B 3722

A mezőföldi löszvegetáció términtázati szerveződése

Ph.D. értekezés

Horváth András

Szegedi Tudományegyetem
Ökológiai Tanszék
Természetvédelmi Ökológia Doktori Program

Szeged
2000

ELŐSZÓ

A vegetáció *community-unit* és *kontinuum* felfogása (valójában a *redukcionista* és a *holisztikus* szemlélet) között a növényökológiában egykor viharosan dúló vita valójában sohasem akörül forgott, hogy szerveződik-e életközösség, vagy sem. A tényleges különbség az, hogy az előbbi megközelítés a szerveződést a populációk interakcióiban felfedezhető szabályokban *(assembly rules)* „alulról felfelé" keresi, míg az utóbbi magára az egész közösségre (az *ökoszisztémára*) jellemző sajátosságokban véli megtalálni. Egy szerveződési szintnek az egyik módon a *kollektív*, míg a másik úton az *emergens* tulajdonságai közelíthetők, melyek egymással *komplementerek* (vö. pl. VIDA 1996). Bár a magasabb szintek jelenségei kauzálisan visszavezethetők az alacsonyabb szintek mozgástörvényeire, de csak ezáltal – ellentétben a redukcionizmus állításával (lásd pl. HARPER 1982) – nem adható meg az adott jelenség teljes magyarázata, mert hiányzik belőle a magasabb szint *specifikus kényszereinek* leírása (POLÁNYI 1969; CSÁNYI 1988). Az életközösségek struktúrái a populációkra nézve *határfeltételeket* jelentenek; ezek, és a populációs szint törvényszerűségeinek *együttes* ismerete vezet az életközösség folyamatainak lehetőség szerint teljes megértéséhez (vö. ODUM 1977; WILSON 1988; WIEGLEB 1989; ALLEN – HOEKSTRA 1992). Ennek ellenére az individualista kutatói tábor valójában mind a mai napig erőteljesebb befolyással bír, aminek egyik oka a holisztikus elképzelések gyakori bizonytalanságában rejlik. A bizonytalanság részben azzal magyarázható, hogy egy életközösség holisztikus jelenségeiről empirikus benyomásokkal csak akkor rendelkezhetnénk, ha megfelelően nagy tér- és időtartományt tudnánk áttekinteni. Érzékelésünk, ezáltal szemléletmódunk azonban meglehetősen korlátos. Az életközösségre vonatkozó ismereteink nagyrészt a komponensek szintjéről érkeznek, ezért szó szerint: nem látjuk a fától az erdőt. Ráadásul *működni* sem látjuk. Ilyen szempontból az infraindividuális biológiának jóval könnyebb a helyzete; az élettannak nem kell bebizonyítania, hogy az egyed mint szerveződés objektíve létezik, de a látás vizsgálata sem úgy alakult, hogy a receptorok és neuronok bonyolult együttműködéséből kibontakozott a tudás: az állat képes érzékelni a külvilágot.

A holisztikus elképzelések vagy nehezebben születnek meg, vagy pedig támadhatóbbak. Az ok egyrészt tehát az, hogy a rendszer egészének szervezettségi állapotára jellemző adekvát paraméterek megtalálása a részek felől nem könnyű, másrészt pedig az eleinte eléggé általánosan megfogalmazott hipotézisek tesztelése terepi szituációban a sztochasztikus hatások miatt nem mindig eredményes. Mindezt súlyosbítja, ha a tézis megfogalmazása inoperatív vagy bizonytalan, és ezért félreérthető (JUHÁSZ-NAGY 1986; PICKETT – KOLASA 1989). Lássunk egy példát. CLEMENTS (1916) szukcessziós elméletének alapja a *szuperorganizmusnak* vélt vegetáció, amely, mint önálló egység, fejlődése során meghatározott stádiumokon halad keresztül, mígnem eléri a klimax állapotot. Ami az elképzelésben a mai megítélés szerint is helytálló az az, hogy a növényközösséget *önorganizálódó rendszernek* tekintette. Ez utóbbi egzakt megfogalmazása később termodinamikai alapokon történt (maximum energia elv: LOTKA 1922; önorganizálódó disszipatív struktúrák koncepciója: PRIGOGINE 1955), amelyek értelmében az energiát áramoltató és anyagcsereciklusokban működő életközösségek belső szervezettsége, komplexitása, diverzitása szükségszerűen nő, a komponensek (itt populációk) egyre magasabb fokon specializálódnak (BRUELISAUER *et al.* 1996). Ami CLEMENTS elméletében bírálható volt (pl. az egyre öncélúbbá váló klasszifikációs törekvés), azt a redukcionista vonal azóta is támadja, miközben elhalványult magára a szerveződésre vonatkozó utalás, és csak a mechanikusan értelmezett *„community-unit"* terminus maradt meg (WHITTAKER 1975). Szembeszegült ezzel az *individualista elképzelés*, amely a populációk egyéni, egymással koordinálatlan eloszlását mondja ki a környezeti tényezők gradiensei mentén (*kontinuum teória*, vö. GLEASON 1926; AUSTIN – SMITH 1989). Még ha ez igaz is, nem mond ellent annak, hogy a növénytárulás több, mint populációk halmaza, legfeljebb azt jelenti, hogy térbeli határai – ha vannak – a populációk eloszlásainak térbeli határaival nem esnek egybe. Ráadásul kimutatták, hogy bizonyos esetekben gradiens-elemzéssel a kétféle teória egyaránt elvethető (SHIPLEY – KEDDY 1987; kritikája: WILSON 1994). A community-unit teória megerősítése

végett finomítható a modell: bizonyos fajoknak megengedjük, hogy egymástól függetlenül jelenjenek a gradiens mentén, ezek a „minor" fajok, míg a „major" fajoktól elvárjuk, hogy szabályosan váltsák egymást (GAUCH – WHITTAKER 1972). Azonban most is ugyanaz a helyzet: ha a terepi eset nem felel meg a várakozásnak, attól szervezettség még fennállhat. Be kell látnunk, hogy mivel a populációk a tér- és időskála igen eltérő tartományait érzékelik és tüntetik ki életük során – vagyis egymástól eltérő léptékű az ökológiai viselkedésük –, ezért nem szükségszerű, hogy a belőlük szerveződő életközösség térben egyértelműen lehatárolható szerkezeti egységekben létezzen. De ha vannak is ilyen egységek, lehet, hogy egy-egy populáció gradiens menti elterjedésénél jóval kisebb vagy nagyobb tartományban kell keresni őket. Másrészt, ha valóban az egész közösség szerveződésére vagyunk kíváncsiak, amit többek között a mintázatban rejlő dependenciával mérhetünk, akkor azt ne a populációk önálló térbeli eloszlásainak összegével vagy átlagával, és ne is csak a páros asszociáltságokkal közelítsük, hanem az összes viselkedést egyszerre figyelembe vevő *kölcsönös információval* (JUHÁSZ-NAGY 1967).

A skálázás fontossága a *viselkedés* kapcsán további érvekkel alátámasztható. Az élőlények létét folyamatosan próbára teszik a külvilágból érkező hatások, amelyek összességükben a *környezetüket* jelentik (JUHÁSZ-NAGY 1986). A segítő vagy gátló tényezők állandó kihívást jelentenek, amelyeknek fennmaradásuk érdekében meg kell felelniük. A megfelelés *viselkedési* folyamattal kapcsolatos, amelynek több formája lehetséges (vö. JUHÁSZ-NAGY – VIDA 1978). Viselkedés például a *szervezet homeosztázisa*, amely a szervek, sejtek, sejtalkotók működése révén valósul meg, és igen rövid idejű válaszokat is lehetővé tesz, ilyen az *állati egyed magatartása* (növények esetén pl. *klonalitás*), illetve a genetikai értelemben vett *populáció társulása* más fajok populációival. A viselkedésre általánosan igaz, hogy *szabályozási* folyamatokkal függ össze, amelyek igyekeznek az adott objektum, a fenti példákban egy genom hordozójának állapotát megfelelő állapottér-tartományban tartani. Ha egy adott szinten már nem vezet eredményre a szabályozás, akkor egy magasabb szinten következhet be a viselkedés. Ha például egy növényi populáció egy adott helyen tenyésző növénytársulásba nem tud beilleszkedni (a viselkedés itt *cönológiai preferencia*), akkor vagy biogeográfiailag viselkedik, azaz elvándorol, vagy *evolúciósan adaptálódik* (ez már *vezérlés*). A viselkedés tehát *léptékfüggő*. Ha a szabályozás és vezérlés, illetve a kettő koordinációját végző *irányítási* folyamatok bizonyos „terelő" struktúrákhoz köthetők, akkor értelmezhetővé válik a *szerveződés* (JUHÁSZ-NAGY – VIDA 1978).

Valószínűsíthető, legalábbis jóval több közvetlen élményünk van arról, hogy a *genom közvetlen hordozója* képes a legintenzívebb és legsokoldalúbb viselkedésre. Ebből azonban nem következik az, hogy a cönózis egyszerűen csak az egyedek, illetve a belőlük „összeálló" populációk halmaza, hiszen világos, hogy a szupraindividuális szerveződések is rendelkeznek emergens tulajdonságokkal, így a növényközösség maga is viselkedik – térben és időben egyaránt (pl. zonáció, szukcesszió). Másrészt hangsúlyozni kell, hogy a „felülről lefelé" történő értelmezés is minden esetben elkerülhetetlen, mert a felsőbb szerveződési szintek adják meg a keretet az alsóbb szintek objektumainak viselkedéséhez. Példa erre az újdonsült *„kognitív ökológia"*, amely szerint például az idegrendszer is csak úgy érthető meg egészében, ha az egyed szerepét pontosan látjuk abban a rendszerben, amely feltételeihez többek között az idegi szabályozás által alkalmazkodnia kell (vö. HEALY – BRAITHWAITE 2000).

Ahogy a viselkedési formák *idő-* és *térlépték* szempontjából különböznek egymástól, ugyanúgy eltérnek léptékben egymástól azok a *feltételek*, amelyek a viselkedést kiváltják. Például a *mikroklíma* csak kis térléptékben hat, de az egyik legközvetlenebb hatás egy populáció vagy egy növénytársulás felé, a *makroklíma* viszont nagyobb léptékben hat (meghatározó egy adott biom számára), független a mikroklímától, de hatása a mikroklíma alakításán keresztül érvényesülhet az egyed vagy a populáció számára. Ezért csak fenntartásokkal mondható, hogy egy populáció számára a makroklíma fontosabb a mikroklímánál, hiszen előfordulhat, hogy ez utóbbi elnyomja a makroklíma hatását, lehetővé téve a populáció egzisztenciáját. A Kárpát-medence átmeneti klímája mindezt elősegíti (FEKETE 1995).

Egyre több, bár még viszonylag kevés tapasztalattal rendelkezünk arról, hogy a különböző léptékek növényökológiai jelenségei miként hatnak egymásra (áttekintést ad: BARTHA 2000). Ennek egyik fő oka az, hogy – elsősorban metodológiai problémák miatt – az egyes léptékek szimultán vizsgálata nehéz, ráadásul egy szűk skálatartomány jelenségei is legtöbbször igen összetettek. A növényökológia szintézise felé talán az egyetlen járható út, ha a törvényszerűségeket térszerkezeti, términtázati oldalról közelítjük (JUHÁSZ-NAGY 1972a, 1979, 1986); az esszenciális *térbeli skálázás* ebben az esetben magától értetődővé válik. A következő (vagy párhuzamos) lépés pedig a mintázatok időbeli dinamizálása, vagyis az idődinamika térben explicit kiterjesztése lehet (vö. CZÁRÁN 1998).

A *szünfenetikai mintázatok* vizsgálatának elsődleges fontossága mellett számos érv szól. Ilyen az *általános indikáció* elve is (JUHÁSZ-NAGY 1986), ami egyszerűen úgy fogalmazható meg, hogy „ami a vizsgálandó objektum számára lényeges, megmutatkozik, és akkora intenzitással, amennyire lényeges" (JUHÁSZ-NAGY 1979). A hatótényezők megnyilvánulása *autofenetikus* (egzisztenciális, pl. populációk diszpergáltsága), illetve *szünfenetikus* (koegzisztenciális, pl. szintezettség) *szerkezetekben* valósul meg. Általános értelemben egy *struktúra*: adott *entitás* adott *komponenseinek* adott *térben* való adott *elrendeződése*. A konkrét elemzések során mind a négy „adott" pontosan meghatározandó. A *mintázat* az általános struktúra-fogalom speciális esete, amely bizonyos komponenseknek egy adott térben történő statisztikus ismétlődését jelenti. A szerkezet kutatásának a lényege legáltalánosabban mindig ugyanaz: adott típusú *random szituációtól* való eltérés *jellegének* és *mértékének* vizsgálata (JUHÁSZ-NAGY 1979). A „szerkezet nélküli" random szituációkat a *nullmodellek* határozzák meg, amelyek egy vagy több *nullhipotézisből* erednek. A nullhipotézisek felállítása mindig az objektum saját jellemvonásaitól, és az előzetes elképzelésektől függ, akár hagyományos statisztikai tesztek, akár speciális random referenciák segítségével teszteljük őket. A szupraindividuális (szünbiológiai) szerkezeteket és mintázatokat a *szünmorfológia* vizsgálja (JUHÁSZ-NAGY 1986), aminek egyik – az értekezésben is többször előkerülő – alapfogalma a *cönológiai preferencia* (lásd ***7.1. melléklet***). Ha egy mozaik-foltokból felépülő valamilyen vegetációs mintázatból indulunk ki, akkor a *preferenciális alapprobléma* az, hogy „adott típusú mozaik-folt és adott populáció kapcsolata milyen preferenciális relációkkal jellemezhető" (JUHÁSZ-NAGY 1979). A preferenciális alapprobléma kiterjeszthető akár táji, akár biogeográfiai léptékű mintázatokra, és az azokat alkotó komponensekre is.

A dolgozat általános célja a *mezőföldi löszflóra és vegetáció términtázatainak szünmorfológiai elemzése, a különböző térskála-tartományokban megfigyelhető mintázati jelenségek lehetőség szerinti összekapcsolásával*. A skálázás jelentőségét az előzőekben is kiemeltem: szünbiológiai objektumok esetében meglehetősen kevés ténnyel rendelkezünk a szerveződés léptékére vonatkozóan. Az időbeli skálázás kényszerű mellőzésével csak a térskála egyes tartományaiban volt lehetőségem vizsgálódni. Bár a kutatásokra kijelölt térléptékek elég széles tartományt ölelnek fel, a mintavételezéseket azonban egymással nem átfedő intervallumokban végeztem, ezért a skálázás nem lehetett folyamatos. Emiatt a mintázatokból kapott jelenségek egymásra vonatkoztatása is sokszor nehézségekbe ütközött. Valójában az értekezés nem tekinthető másnak, mint a szünbotanikai mintázatok átfogó térskálázását célzó kezdeti lépések egyikének. A kutatásokhoz a Mezőföld löszvegetációja alkalmas vizsgálati objektumnak bizonyult, kiválasztásában azonban inkább emocionális indítékok játszottak szerepet.

A fentiekben egyrészt a vizsgálatok célját körvonalaztam, másrészt utaltam a témakör néhány fontosabb alapfogalmára. Végül szeretném köszönetemet kifejezni mindazoknak, akik az értekezés alapjául szolgáló munkáknak részesei voltak, valamiképp segítettek benne. Először is főnökömnek, GALLÉ LÁSZLÓNAK, aki bizalmával és az eszközök biztosításával lehetőséget adott arra, hogy kutatási munkámat szabadon és folyamatosan végezhessem. Ő volt az, aki széleskörű ökológiai ismereteit megosztva több téma felé irányt mutatott. LENDVAI GÁBOR hívta fel figyelmemet a Mezőföld értékes és páratlanul gazdag vegetációjára. Egyetemi szakvezetőm, BAGI ISTVÁN nagy tapasztalata, kritikai szemléletmódja, eredeti ötletei mindig ösztönzően hatottak rám. Kutatásaim elkezdéséhez hitet és konkrét programot JUHÁSZ NAGY PÁL szuggesztív és páratlanul ötletgazdag, a „dolgokat helyükre tevő" írásai adtak. A munkák folytatásához szükséges bátorítást, a löszvegetációval kapcsolatos sok terepi és elméleti ismeretet FEKETE GÁBOR tanár úrtól kaptam meg. BARTHA SÁNDOR vezetett be az információelméleti eljárások metodológiai és metodikai részleteibe, munkái folyamatos megerősítést jelentettek számomra is. DOMBOS MIKLÓS barátommal együtt kezdtük el első „komoly" kutatási témánkat a Belsőbárándi völgyrendszerben, ahol számos, nem csak tudományos kalandban volt részünk. Szegedi botanikus kollégáim, MARGÓCZI KATALIN és KÖRMÖCZI LÁSZLÓ ötleteikkel, a közös terepi vizsgálatok során nyújtott tanácsaikkal, gondolataikkal valamiképpen folyamatosan részt vettek munkáimban. Sok biztatást és segítséget kaptam a vácrátóti csapat tagjaitól is. A munkák jelentős részében barátok és munkatársak (akkor még szakdolgozók) vettek részt, együttműködésüket, a gondolatok frissen tartását köszönöm nekik: BOSNYÁK SZILVIA, FÓTI SZILVIA, SZŰCS ORSOLYA, KÖSZLER ZOLTÁN. A cönológiai felvételek némelyikét SZERÉNYI JÚLIÁVAL közösen készítettük. A talajminták egy részének felvételét és analízisét KOVÁCS GÁBOR végezte. Szóbeli vagy levélbeli florisztikai adatokért CSIHAR LÁSZLÓNAK, FARKAS SÁNDORNAK, MÉSZÁROS ANDRÁSNAK és TAKÁCS ANDRÁS ATTILÁNAK mondok köszönetet.

„A kutató elme nehezen nyugszik bele abba, hogy a természet nem hasonlítható matematikai pontossággal megszerkesztett mérnöki konstrukcióhoz, hanem sokkal inkább az evolúció csapongó fantáziája által létrehozott és nagyrészt véletlen folyamatokkal formált művészi alkotáshoz, amelynek értelmezése nehéz feladat elé állítja a jelenségek okát fürkésző Embert, de amely talán éppen sztochasztikus jellege miatt szerez annyi esztétikai élvezetet a szemlélődő Embernek." (JERMY 1987: p. 38.)

TARTALOMJEGYZÉK

1.	**TUDOMÁNYOS ELŐZMÉNYEK ÉS CÉLKITŰZÉSEK**	**1**
1.1.	**Általános célkitűzések**	**1**
1.2.	**Növényföldrajzi áttekintés**	**3**
1.2.1.	A Mezőföld florisztikai kutatása	3
1.2.2.	Tájtörténeti háttér	4
1.2.3.	Flóragradiensek kutatása	5
1.2.4.	Konkrét kérdések a biogeográfiai jelenségek köréből	6
1.3.	**A löszvegetáció makrocönológiai ismerete**	**7**
1.3.1.	A mezőföldi lösznövényzet cönotaxonómiája	7
1.3.2.	A löszgyepek strukturális és dinamikai jellemvonásai	9
1.3.3.	Konkrét makrocönológiai kérdések és célkitűzések	12
1.4.	**Szárazgyepek términtázati szerveződésének vizsgálata**	**13**
1.4.1.	A términtázati szerveződés információstatisztikai elemzése	13
1.4.2.	Gyepek információstatisztikai vizsgálata	15
1.4.3.	Löszgyepekre vonatkozó mikrocönológiai kutatások	17
1.4.4.	Konkrét mikrocönológiai kérdések és célkitűzések	18
2.	**ANYAG ÉS MÓDSZER**	**19**
2.1.	**A Mezőföld általános természetföldrajzi vonásai**	**19**
2.1.1.	Geológiai és geográfiai jellemzés	19
2.1.2.	Klimatikus adottságok	21
2.2.	**A mintavételi területek**	**23**
2.3.	**Biogeográfiai vizsgálatok módszertana**	**27**
2.4.	**Makrocönológiai vizsgálatok**	**29**
2.4.1.	Mintavételi módszerek	30
2.4.2.	Gyeptípusok szüntaxonómiai vizsgálata	32
2.4.3.	Gyeptípusok szünmorfológiai elemzése	33
2.4.4.	Degradálódás vizsgálatának módszerei	34
2.4.5.	Állomány mintázatainak analízise	36
2.4.6.	Gyeptípusok átmenetének vizsgálata	37
2.5.	**Mikrocönológiai metodika**	**37**
2.5.1.	Az információstatisztikai elemzésekhez kifejlesztett program	37
2.5.2.	Elsődleges és másodlagos mikrocönológiai mintavétel	38
2.5.3.	Random referenciák	40
2.5.4.	Az analízisekhez felhasznált változók	41
2.5.5.	A vizsgálati szituációkban alkalmazott módszerek	41
2.6.	**Talajtani és mikroklimatológiai vizsgálatok**	**43**
2.6.1.	Talajklíma mérések	43
2.6.2.	Talajminták elemzése	44

3. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK ... 45
3.1. A Mezőföld növényföldrajzának néhány vonása ... 45
3.1.1. Általános metodikai problémák ... 45
3.1.2. Tájtörténeti rekonstrukció ... 46
3.1.3. A Mezőföld löszflórájának általános értékelése ... 48
3.1.4. A mezőföldi löszflóra regionális mintázata ... 51
3.1.5. A növényfajok regionális léptékű preferenciális tulajdonságai ... 54
3.2. A mezőföldi löszgyepek makrocönológiai sajátosságai ... 60
3.2.1. Gyeptípusok elkülönítése ... 61
3.2.2. A gyeptípusok kapcsolata a klimatikus és a talajtani tényezőkkel ... 70
3.2.3. Az egyes gyeptípusok makrocönológia attribútumai ... 74
3.2.4. A cönotaxonok fajkészlete és a mezőföldi löszflóra kapcsolata ... 76
3.2.5. Legelési gradiens hatása a gyepek makrocönológiai tulajdonságaira ... 78
3.2.5.1. Legelési gradiens kimutatása ... 79
3.2.5.2. A gradiens hatása a fajkészletre ... 80
3.2.5.3. Kompozíciós (texturális) és fiziognómiai változások a degradálódás során ... 83
3.2.6. A *Brachypodium pinnatum* hatása erdőssztyepprét-állomány mintázataira ... 86
3.2.7. Makrocönológiai jellegek változása kitettségi gradiens mentén ... 90
3.2.8. A növényfajok cönológiai viselkedésének áttekintése ... 95
3.3. A löszgyepek kisléptékű términtázati szerveződése ... 97
3.3.1. Metodikai problémák ... 97
3.3.2. Mintázatszerveződés primer szukcesszió során ... 100
3.3.3. A fő cönotaxonok strukturális különbségei ... 104
3.3.4. Gyeptípusok átmenetének mintázati változása ... 110
3.3.5. A términtázat változása degradálódás folyamán ... 115
3.4. Az eredmények összegző diszkussziója ... 118
3.4.1. Makrocönológiai szerveződés a gyeptípusok alapján ... 118
3.4.2. A fajkészlet és a cönológiai szerveződés összefüggései ... 119
3.4.3. Mikroklimatikus gradiens – cönoklin – cönoton – ökoton ... 122
3.4.4. Primer szukcesszió ... 124
3.4.5. A löszgyepek degradálódása ... 126
3.4.6. A fajok különböző léptékű viselkedéseinek összehasonlítása ... 128
3.4.7. Általános következtetések és kitekintés ... 130
3.4.8. Természetvédelmi megfontolások ... 132

4. ÖSSZEFOGLALÓK ... 134
4.1. Új tudományos eredmények ... 134
4.2. Summary ... 139

5. FELHASZNÁLT IRODALOM ... 144

6. PUBLIKÁCIÓK ÉS ELŐADÁSOK JEGYZÉKE ... 154
6.1. Az értekezés témaköréből készült publikációk és előadások ... 154
6.2. Egyéb publikációk és előadások ... 155

7. MELLÉKLETEK ... M.1
7.1. Az értekezésben használt terminusok definíciója ... M.1
7.2. A mezőföldi löszflóra listája ... M.3
7.3. Florisztikai minták jellemzői ... M.9
7.4. A fajok cönotaxonokra jellemző paraméterei ... M.10
7.4.1. A fajok átlagos borítási értékei a cönotaxonokban ... M.10
7.4.2. A fajok differenciáló képessége a két fő gyeptípus (A és B) között ... M.14
7.4.3. A fajok differenciáló képessége az egyes gyeptípusok között ... M.15
7.5. A belsőbárándi mintaterület flórája ... M.16

1. TUDOMÁNYOS ELŐZMÉNYEK ÉS CÉLKITŰZÉSEK

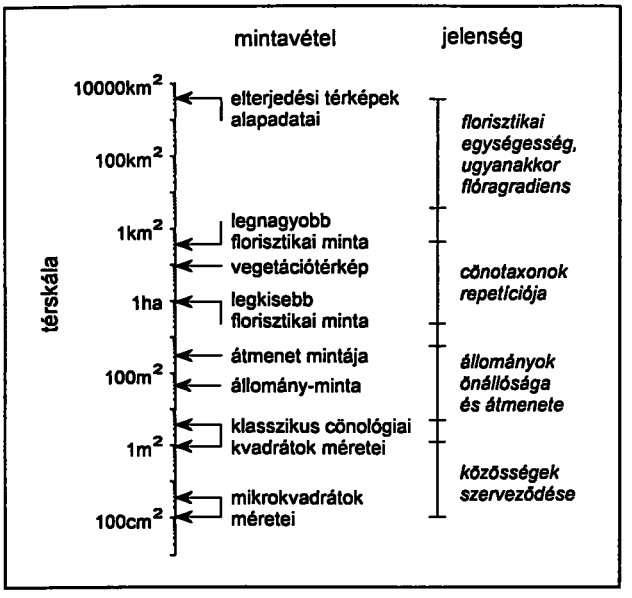
1.1. ÁLTALÁNOS CÉLKITŰZÉSEK

Az értekezés tárgya a mezőföldi lösznövényzet különböző léptékekben megnyilvánuló térbeli mintázatainak elemzése. A vizsgálatok elsősorban a *szünmorfológia*, kisebb részben a *szüntaxonómia*, és közvetett módon a *szündinamika* tárgykörébe tartoznak (vö. JUHÁSZ-NAGY 1986). A nagyobb léptékekben elsősorban *autofenetikus* (pl. fajok elterjedése), a kisebb térskála-tartományokban pedig már jórészt *szünfenetikus* mintázatok analízisére került sor (JUHÁSZ-NAGY 1979). Ez utóbbi kutatások fő célja az állományok koordináltságának, mintázati szerveződésének elemzése volt.

A *térbeli skálázás* csak diszkontinuus módón valósulhatott meg, mert *meghatározott* térskála tartományok álltak rendelkezésre. Bár a cönológiai léptékekben átfedő térsorozati mintavételekkel sikerült megteremteni a skála folytonosságát, a biogeográfiai jelenségek felé hiátus alakult ki. A földrajzi (lásd ***2.1. fejezet***) és tájtörténeti okok ***(1.2.2. fejezet)*** miatt adottá váló releváns topográfiai térintervallumok a Mezőföld löszvegetációjában: **T1**: a Mezőföld kiterjedése (kb. 4400 km^2); **T2**: a lényeges makroklimatikus és geológiai vonásokban megegyező régiók mérete (nagyságrendben 100 és 1000 km^2); **T3**: az izolálttá váló löszvölgyek, völgyrendszerek, földvárak és szakadópartok kiterjedése (néhány hektár és néhány km^2 között); **T4**: adott geomorfológiai és mikroklimatikus paraméterekkel bíró völgyoldalak (0.1–1 ha). Világos, hogy a biogeográfiai jelenségek maximális kiterjedését **T1**, felbontását **T2** limitálja, az ezekhez kapcsolódó mintavétel pedig csak **T3**-ban valósulhat meg. Másrészt, a cönológiai mintázatok nodumainak legnagyobb mérete **T3** lehet, egy adott cönotaxonhoz tartozó állományok pedig legfeljebb csak **T4** területű egységekben létezhetnek – feltéve, ha az ott említett tényezők hatással vannak rájuk.

A szünbiológia szubdiszciplináris tagolása szerint (vö. JUHÁSZ-NAGY 1986; BARTHA 2000) három tudományterület nevezhető meg, amelyek jellemző térléptékei feltételezhetően „létrehozzák" a maguk jelenségeit a mezőföldi lösznövényzet mintázatában ***(1.1. ábra)***: **L1**: *biogeográfiai* jelenségek léptéke, amely a regionális preferenciák színtere; **L2**: *makrocönológiai* jelenségek léptéke, amelyben a társulások állományai, illetve azok ismétlődése, átmenete és mozaikja figyelhető meg; valamint **L3**: a *mikrocönológiai* jelenségek léptéke, amelyben a mintázati szerveződés értelmezhető. A dolgozat fő fejezeteit alapvetően e három szubdiszciplína alapján osztottam további részekre.

A különböző mintázatokra feltehető *általános kérdések* a fentiekben meghatározott léptékekhez igazodnak, és azt a sematikus logikai vázat alkotják, amely a konkrét kérdések alapját jelenti. **K1**: Mennyire tekinthető a mezőföldi löszflóra egységesnek, ugyanakkor milyen jelleggel és intenzitással valósulnak meg a flóra regionális léptékű aszimmetriái (flóragradiensek)? **K2**: Az egyes növényfajok földrajzi elterjedési mintázatai mutatnak-e regionális preferenciákat? Ilyen szempontból mely fajok tekinthetők hasonlóaknak? **K3**: Az állományok fiziognómiai szerkezete, és a fajok texturális viszonyai alapján a vegetációnak milyen típusai különíthetők el? Az egyes típusoknak milyen mértékű a koordináltságuk? Milyen abiotikus tényezőkhöz kötődnek? **K4**: Milyen az egyes fajok differenciáló képessége az egyes növényzeti típusok között? Ennek alapján hogyan csoportosíthatók? **K5**: Miben más, és mennyiben hasonló az egyes fajok biogeográfiai és cönológiai preferenciája, valamint regionális és cönotaxon szintű differenciáló képessége? **K6**: Milyen léptékben valósul meg legintenzívebben, és milyen mértékű a növényközösségek términtázati szerveződése? **K7**: Hogyan jellemezhető az egyes populációk mintázati szerveződésben betöltött szerepe? Ennek alapján a populációkból milyen csoportok (koalíciók) különíthetők el? **K8**: Mekkora az átfedés a fajok makro- és mikrocönológiai viselkedésének csoportjai között?



1.1. ábra. A mintavételi eljárások során célba vett tértartományok elhelyezkedése a vizsgált térskálán. A skála adott, közelítőleg behatárolható intervallumaihoz rendelve szerepel az azokban megnyilvánuló néhány jelenség.

A **K1**, a **K3** és a **K6** kérdés *holisztikus* módon közelít, míg *redukcionista* irányba mutat a **K2**, **K4**, **K7**. Az egyes térléptékek közötti kapcsolat megteremtésének egyik lehetőségét célozza a **K5** és a **K8**. Másik lehetőség a *hatótényezők skálázása* lehet (pl. makroklíma – mezoklíma – mikroklíma). A szünbiológiai vizsgálatok egyik feladata éppen a különféle léptékbeli kapcsolódások megkeresése. Az értekezésben mindazonáltal csak a fent említett két értelmezési lehetőség bemutatására vállalkozom.

A válaszadás első lépése a vizsgálandó mintázatok körülhatárolása. Mivel egy adott *szerkezet* nem más, mint adott *entitás* [E] adott *komponenseinek* [K] adott *térben* [T] való adott *elrendeződése* [R], a konkrét feladat e négy összetevő pontos definiálása (JUHÁSZ-NAGY 1979). Az összes vizsgált mintázat meghatározása helyett néhány jellemzőbb példát mutatok be. A *flóragradiensek* vizsgálata során [E] a Mezőföld löszflórája, [K] valamilyen releváns növényföldrajzi vagy cönológiai jellegben megegyező fajok halmazainak összessége (pl. szubmediterrán flóraelemek, erdőssztyepp növények), [T] a valós, topográfiai tér, [R] a komponensek adott irányban mért gyakorisága trend jelleggel változik. A *cönotaxonok* ordinációs technikákkal végzett tipizálása során [E] a löszvegetáció, [K] a cönológiai felvételek által reprezentált állományok, [T] az ordináció sokdimenziós absztrakt tere, [R] a tér első néhány dimenziójában a komponenseket képviselő pontok aggregációja. A gyeptípusok *geomorfológiai adottságokhoz* való (közvetett) kötődésének elemzése esetén [E] a löszvegetáció valamely típusa, [K] több cönológiai felvétel által képviselt ismétlések, [T] a domborzati paraméterek (kitettség, lejtőszög) által alkotott kétdimenziós poláris tér, [R] az egyes ismétléseket képviselő pontok nem random elrendeződése. Az állományok *términtázati szervezettségének* analízise során [E] egy adott növényzeti típusú állomány, [K] a populációk különböző kombinációi (a florulák), [T] a valós, topográfiai térnek egy transzektje, [R] az egyes floruláknak a mintavételi egységekben való ismétlődése.

A mintázatok referenciáit jelentő *random szituációknak* több típusa lehet attól függően, hogy milyen jellegű és mértékű deviációt tartunk fontosnak az adott mintázat létrejöttében. A felállított *nullhipotézis* tehát egy *adott*, szerkezet nélküli állapotra vonatkozik. A *random referenciák* során az egyes nullhipotézisek kombinálhatók, ezáltal különböző mértékben általánosnak tekinthető random szituációkat adnak meg. Az egy vagy néhány változóval jellemezhető szituációkban a hagyományos statisztikai tesztek megfelelő random referenciákat képviselnek, és a random szituációtól való eltérés szignifikanciáját is megadják. Az egykomponensű términtázatok esetén néha szintén használhatók, de mivel a mintavételi tér mindig korlátos (széli hatás), és a mintavétel gyakran nem független, ezért helyettük *random mintázatok* szimulálandók (MANLY 1997). Különösképpen érvényes ez a sok faj által alkotott mintázatokra, amelyek esetén hagyományos statisztikai tesztek ráadásul nem is léteznek. Éppen ezért, a dolgozatban elemzett mintázatok nagy része esetén gondoskodni kellett a random referenciák számítógépes generálásáról, valamint a hibavalószínűségi szintek megállapításához szükséges statisztikai tesztekről is *(2.5.3. fejezet)*.

1.2. NÖVÉNYFÖLDRAJZI ÁTTEKINTÉS

1.2.1. A MEZŐFÖLD FLORISZTIKAI KUTATÁSA

Hazánk területének közel egyhuszad részét foglalja el a Mezőföld, vegetációjának behatóbb kutatása azonban az ország más vidékeihez képest hosszú ideig váratott magára. A feltáratlanság egyik legfőbb oka az értékes területek rejtettsége, és nem utolsó sorban az a szemlélet, amely – a tájegység elnevezésével egybehangzóan – a terület mezőgazdasági jellegét hirdette. A Mezőföld felszínének mintegy háromnegyed részét löszös alapkőzet borítja, az ezen tenyésző ősi löszvegetáció viszont csak párszor tíz négyzetkilométernyi összterületre zsugorodott össze. Mindez a tájegységben már több évezrede folyó, és az utóbbi néhány száz évben egyre kiterjedtebbé váló mezőgazdasági művelés következménye. A völgyrendszerek máig fennmaradt erdőssztyepp fragmentumai erősen veszélyeztetett, pótolhatatlan kincsekké váltak (vö. pl. MOLNÁR – KUN 2000).

A botanikai feltárás e tájon is KITAIBEL (1799) tevékenységével kezdődött. Őt MENYHÁRT (1877) követte, aki Paks környékéről jelzi jellegzetes lösznövények előfordulását. SCHILBERSZKY (1891) egy igen ritka sztyeppfaj, a *Ceratoides latens* mezőföldi előfordulásáról számol be; sajnálatos módon azóta a faj nem került elő. A *Crambe tataria* kenesei állományának felfedezéséről tudósít JÁVORKA (1932). Az érdi magaspartról említ fajokat BOROS (1944). Az idézett munkák azonban csak eseti és lokális adatokkal szolgáltak. A Mezőföld növényföldrajzi és cönológiai elemzését először BOROS ÁDÁM adta meg (BOROS 1953, 1959). Részletesen jellemzi a szakadópartok flóráját, de több fajt felsorol a zártabb löszvegetációból is. Leszögezi, hogy „a lösz gyepe nem más, mint az eredeti löszpuszták növénytakarója", bár sokszor csak gyomokkal keverten, mezsgyéken maradtak fenn töredék állományai. Kiáll a löszgyepek önállósága mellett, összehasonlítva a lejtősztyepprétek és a homok vegetációjával. Fajlistával támasztja alá, hogy számos mészkőhegységi növény sokkal inkább a löszterületekre ereszkedik le, mint a homokra. E fajok mezőföldi elterjedését véleménye szerint a Tolnai-dombvidék közvetítette. Tipikus lösznövénynek tekinti a *Taraxacum serotinum*-ot és az *Ajuga laxmannii*-t, bár megjegyzi, hogy középhegységi lejtőtörmeléken is előfordulhatnak. Megfigyelése szerint „minél gyepesebb a lösz, annál inkább hasonlít vegetációja a száraz domboldalakon más kőzeten is kialakuló növényegyüttesekhez" (BOROS 1959).

A löszvegetáció részletes társulástani vizsgálatát és a szukcessziósor feltárását ZÓLYOMI BÁLINT végezte el, jelentős részben mezőföldi megfigyelései és cönológiai felvételei alapján (ZÓLYOMI 1956, 1957, 1958, 1959, 1967). Ezek a munkák sokkal általánosabbak és jóval inkább cönológiai szemléletmódúak annál, hogy a Mezőföld részletes növényföldrajzi jellemzését megadnák. Ennek ellenére számos új florisztikai adattal is szolgál, elsősorban Érd, Százhalombatta, Kulcs, Paks, Nagyhörcsök, Balatonkenese környékéről. Nagy hangsúlyt fektet arra, hogy a löszvegetációt a homokitól elkülönítse, így számos jellemző fajt felsorol (pl. *Allium paniculatum, Silene longiflora, Cytisus austriacus, Euphorbia pannonica, Viola ambigua*). A jellemző fajok közül megemlíti azokat is, amelyeket a Mezőföldön nem lelt meg: *Adonis x hybrida, Salvia nutans, Echium rubrum, Aster cinereus, Sternbergia colchiciflora*; e növények azóta sem kerültek itt elő. Ő is kiemeli a *löszgyepek* és a *pusztafüves (mészkő) lejtősztyepprétek* hasonlóságát, szembeállítva őket a *homokpusztarét* és *sziklafüves (dolomit) lejtősztyepprét* párossal. A *tatárjuharos lösztölgyes* kapcsán bemutatja a jellemző lágyszárú erdőssztyepprét növényeket (pl. *Carex michelii, Phlomis tuberosa, Brachypodium pinnatum, Inula germanica*), valamint utal arra, hogy e zárótársulás kontinentális elterjedésű fajai közé a Mezőföldön és környékén számos szubmediterrán flóraelem is vegyül. Tárgyalja az *Ősmátra-elmélet* néhány aspektusát is (vö. BORHIDI 1997), így említést tesz a lösztakarónak a középhegységek lábaira való felhúzódásáról, másrészt a síksági növények régebbi időkre visszavezethető hegyi származásáról (ZÓLYOMI 1958).

A nyolcvanas évektől lendült fel ismét a tájegység kutatása, így a ma ismert löszvölgyek közül a legtöbb botanikai felfedezése az elmúlt két évtizedre korlátozódik. Az észak-mezőföldi *Váli-völgy* vidékének löszgyepjeit és jellegzetesebb fajait is bemutatja KERESZTY (1977), többek között az *Euphorbia pannonica, Scabiosa canescens, Phlomis tuberosa, Veronica paniculata* előfordulását jelzi. Szintén Észak-Mezőföld löszflórájához jelent adalékot VÖRÖSS (1987-88) *Amygdalus nana* adata. MAJER (1985) Dég környékének, így részben a *Bozót-patak* völgyének vegetációját jellemzi, felsorolva a löszgyepek néhány érdekesebb növényét is (pl. *Allium flavum, Inula germanica, Linum hirsutum, Silene longiflora*). Először KEVEY (1989) ad hírt a *Crambe tataria* Bölcske környéki löszvölgyekben való előfordulásáról, majd KALOTÁS (1990), valamint FARKAS (1990, 1994) mutatja be a tolnai Mezőföld löszflóráját és vegetációját. Innen ismeretes a *Spiraea media* egyetlen alföldi lelőhelye (FARKAS – KUN 1998). Először LENDVAI (1993) bukkan rá a hazánkból kipusztultnak vélt *Nepeta parviflora* két populációjára a tájegység középső, illetve északi részén, majd SZERÉNYI (1999) is megleli három termőhelyét. Az észak-mezőföldi löszterületek újabb kutatása is számos florisztikai meglepetéssel szolgál (SZERÉNYI 1997, 2000; SZERÉNYI – KALAPOS 1998). Magam a nyolcvanas évek közepétől kezdődően kapcsolódtam be a feltáró munkába, részben természetvédelmi felmérési célzattal (LENDVAI – HORVÁTH 1994; HORVÁTH 1991, 1996, 1997, 1998a).

A feltárt kisebb-nagyobb löszvölgyek által megőrzött gyepek és cserjések fajai alapján egyre pontosabban lehet rekonstruálni a Mezőföld eredeti löszflórájának jellegzetességeit. A rendelkezésre álló általános ismeretek: (1) megtalálható a hazai löszflóra jellegzetes lágyszárú növényeinek nagy része; (2) előfordulnak a löszcserjések és a lösz erdőssztyepp tipikus képviselői is, bár az erdők fásszárú vegetációja már csak igen kicsiny töredékeiben létezik (vö. FEKETE 1956); (3) a Tiszántúl löszflórájához képest eltérés mutatkozik, ami egyrészt a mezőföldi flóra erdőssztyepp elemekben való gazdagságában, másrészt néhány tiszántúli löszfaj hiányában rejlik (vö. JANKÓ – ZÓLYOMI 1962; SOÓ 1968; KISS 1983; PAULOVICS *et al.* 1988; TÓTH 1988; MOLNÁR 1992; ZÓLYOMI – FEKETE 1994; V. SIPOS – VARGA 1998a); (4) több szubmediterrán flóraelem előfordulásával lehet számolni, még olyannal is, mint a *Convolvulus cantabrica*, ami egyébként a mészkő- és a dolomitsziklagyepek növénye; az ok a jelentős szubmediterrán klímahatásban keresendő (vö. ZÓLYOMI *et al.* 1997). Az előző állítások megerősítése (vagy éppen elvetése) végett, és egy még árnyaltabb növényföldrajzi kép megszerkesztése miatt is fontos a mezőföld löszvegetációjának még kiterjedtebb és részletesebb elemzése, ugyanakkor szükségesek a tájtörténeti vizsgálatok is.

1.2.2. TÁJTÖRTÉNETI HÁTTÉR

A Kárpát-medencei vegetáció holocénkori fejlődésének általános története a Mezőföldön az alföldi régiók többségéhez hasonló módon játszódhatott le (vö. ZÓLYOMI 1958). A sztyeppfajok többsége, elsősorban a kontinentális (pontusi) elterjedésűek, a boreális korban hódították meg a tájegységet. Az atlantikus fázisban a tölgyes erdők kiterjedésével párhuzamosan kerülhetett sor a szubmediterrán flóraelemek bevándorlására. A sztyeppek talán némileg összébb zsugorodtak, de a szakadópartokon és a meredek völgyoldalakon változatlanul tenyésztek tovább. A beerdősödés a későbbiek során még fokozódott volna, ám egyre nagyobb mértékben megnyilvánult az ember hatása (vö. JÁRAI-KOMLÓDI 1966; ZÓLYOMI 1967; MEDZIHRADSZKY *et al.* 2000).

A mezőföldi lösztérségek vegetációjának sorsával kapcsolatos tények közül a legfontosabb sajnos az, hogy az egykori klímazonális növényzetet jelentő lösz erdőssztyepp legnagyobb része megsemmisült. Az erdőket feltehetőleg már a térségben letelepedett kőkori emberek kezdték irtani (kezdetleges eszközeikkel könnyebb volt az erdőtalajokat megművelni), a fémkorszakok népe pedig már a kohászathoz, a kerámiák kiégetéséhez is jelentős mennyiségű fát vágott ki, és az erdőkben is számottevővé vált a legeltetés, makkoltatás (MEDZIHRADSZKY *et al.* 2000). Az erődítések építéséhez is igen sok faanyagra volt szükség (egy földvárhoz kb. 15 hektárnyi öreg erdőre), márpedig a bronzkori Mezőföldön 15–20 km-enként követték egymást az erődített településrendszer földvárai (FARKAS 1989). Ezek egyik tagjaként létesült a sárbogárdi *Bolond-vár* (*28.* mintaterület), és a *8.*

mintavételi helyként szolgáló *belsőbárándi völgyrendszerben* fellelhető *Eb-vár* is. Bizonyosnak vehető, hogy a földvárak elnéptelenedése idején még jókora területeket birtokolhatott az eredeti vegetáció, hiszen az elhagyott, de előtte nyilván nem kímélt sáncokra onnan telepedhetett át a löszflóra mára már florisztikai kincsnek számító számos tagja (vö. ZÓLYOMI 1967).

A későbbiek során tovább fokozódott az erdők pusztítása, másrészt a gyepek feltörése és legeltetése (GYÖRFFY – ZÓLYOMI 1996). Az erdőket gyakorlatilag az utolsó szálig kiirtották. Ami mára az egykori erdőssztyepp vegetáció erdő tagjának hírmondójaként fennmaradt, az is leginkább csak ritkás akácos ültetvény, spontán visszatelepült cserje és lágyszárú szinttel. (Ennek ellenére még ezek is óriási kincset jelentenek, vö. MOLNÁR *et al.* 2000.) A sztyepprétek a völgyrendszerek meredekebb oldalainak egy részén jobb vagy rosszabb állapotban átvészelték a sok száz vagy ezer éve tartó legeltetést, és nemcsak a jellegzetes sztyeppfajokat őrizték meg, hanem számos erdőssztyepp elemnek is refúgiumaként szolgáltak. Tisztázandó kérdés az, hogy azok a jelenleg fátlan löszterületek, amelyeken igen jelentős számú erdőssztyepp elemet találunk (pl. *belsőbárándi löszvölgyek*), vajon mióta őrzik ezeket a legalább részben erdőhöz kötődő fajokat erdei vegetáció hiányában? Az ugyanis talajtani vizsgálatok alapján is teljesen egyértelmű – a feltalaj pH-jának viszonylag alacsonyabb voltából következően –, hogy a Mezőföld nagy részét egykor erdők borították (KORPÁS 1959).

Magyarország területének tájhasználati viszonyaira utaló első részletes leírások és térképek II. József korából, az I. Katonai Felmérésből származnak. Ennek kapcsán a térképészek 1783-ban járták be tájegységünk érintett területeit. A II. Katonai Felmérésre Fejér megyében 1856-60 között, míg a harmadikra 1882-ben került sor. A térképek megkülönböztetik a főbb élőhely-, és földhasználati típusokat, úgymint erdők, gyümölcsösök, rétek és legelők, mocsárrétek és mocsarak stb. A térképek és azok leírásai alapján kísérlem meg a mezőföldi lösszvidék tájtörténetének rekonstrukcióját.

1.2.3. FLÓRAGRADIENSEK KUTATÁSA

A Mezőföld eredeti löszvegetációjában fennálló regionális aszimmetria nem ismeretlen, hiszen megjelenik hazánk természetes vegetációtérképén is (ZÓLYOMI 1989). A térkép szerzője kétféle élőhelytípust különböztet meg, melyek közül a *tatárjuharos tölgyesek* kategóriát jelöli be a tájegység löszterületeinek nagy részére. Elsősorban az éghajlattal kapcsolatos megfontolások alapján *(vö. 2.1.2. fejezet)* a másik térképezett egységgel *(löszpuszták, pusztai cserjés és lösztölgyes foltokkal)* a Velencei-tótól DK-re a Dunáig elterülő vidéket jellemzi. Ezzel a megosztással arra utal, hogy az említett régióban számottevőbb kontinentalitás és éghajlati vízhiány következtében az eredeti vegetáció is valószínűleg nyíltabb kellett, hogy legyen (vö. PÉCZELI 1967; BORHIDI 1981; PÉCSI 1989). Mindemellett a florisztikai mintázatban meglévő esetleges flóragradiens egzakt leírását eddig egyetlen munka sem szolgáltatta.

Hazánk más tájain érvényre jutó flóragradiensekről ellenben több tanulmány is készült. Két típusukat lehet megkülönböztetni (ZÓLYOMI – FEKETE 1994): (1) a lösz sztyepprétek variánsainak Kárpát-medence léptékű földrajzi elkülönülése, (2) azonos variánson belüli flóragradiens.

Az **1.** típus lényege az, hogy a löszgyepeknek *(Salvio – Festucetum rupicolae)* alapvetően három, egymással vikariáló változata mutatható ki, melyek különbségei elsősorban jellemző fajaik areális eltéréseire, tehát florisztikai (s végső soron makroklimatikus) okokra vezethetők vissza (ZÓLYOMI – FEKETE 1994; ZÓLYOMI *et al.* 1997). Egyikőjük a *submatricum* variáns (ZÓLYOMI 1969; VIRÁGH – FEKETE 1984), amely elsősorban az Északi-középhegység Alfölddel határos hegylábi régiójában tenyészik, és erdőssztyepp fajokban gazdagabb, miközben pusztai elemekben szegényebb, mint a másik két változat. Közülük a tiszántúli típusra *(tibiscense)* jellemző az *Adonis x hybrida, Salvia nutans, Anchusa barrelieri, Sternbergia colchiciflora* (JANKÓ – ZÓLYOMI 1962; TÓTH 1988; MOLNÁR 1992), ellenben a Mezőföldön, a Gödöllői-dombvidéken és a Budai-hegység környékén tenyésző *pannonicum* variánsban a *Taraxacum serotinum,* az *Ajuga laxmannii,* a *Silene longiflora,* az *Euphorbia pannonica* vagy a *Jurinea mollis* gyakori néhány más faj mellett (ZÓLYOMI 1958; LENDVAI – HORVÁTH 1994; RÉDEI *et al.* 1998, MOLNÁR 1999).

Az alföldi és a középhegységi sztyepprétek Bükk-hegység vidékén megfigyelhető átmeneteit, és az egyes típusok sokváltozós analízisekkel történő elkülöníthetőségét tanulmányozta VOJTKÓ – FARKAS (1999). Megállapították, hogy a löszgyep ott előforduló két variánsának (*pannonicum* és *submatricum*), és a két lejtősztyepprétnek (*Inulo hirtae – Stipetum tirsae* és *Pulsatillo zimmermannii – Festucetum*) az állományai az alföld ⇨ hegyalja ⇨ hegylábperem ⇨ hegyvidék gradiens zónáinak megfelelően florisztikai adatok alapján jól elkülöníthetők egymástól, függetlenül a társulás típusától.

Az azonos variánson belüli flóragradiensre (2. típus) a *Gödöllői-dombvidéknek* az Alföld felé való átmenetében elnyúló kb. 40 km hosszú sáv (Isaszeg – Gyömrő – Bénye – Albertirsa) szolgál példával (ZÓLYOMI – FEKETE 1994). A sáv mentén a *Salvio – Festucetum rupicolae pannonicum* állományaiban ÉNy-on a jellemző fajok viszonylag ritkábban, viszont középhegységi sztyeppfajok (pl. *Globularia punctata, Hippocrepis comosa*) gyakrabban jelennek meg. Ez az összetétel azonban fokozatosan az ellenkezőjére fordul, és a DK-i perem felé az alföldi sztyepp- és erdőssztyepp-flóra egyre több elemmel képviselteti magát (pl. *Agropyron pectinatum, Astragalus excapus*). A dombvidék délkeleti kistájának, a *Monor–Irsai-dombságnak* az újabb florisztikai kutatásai is felhívják a figyelmet a terület átmeneti jellegére (SCHMOTZER – VIDRA 1997, 1998).

A Duna–Tisza köze homokhátságán fennálló ÉNy–DK-i irányultságú edafikus átmenetnek (vastagodó homokréteg, kevesebb kolloidfrakció), és klimatikus gradiensnek (növekvő szemiariditási index) az erdei flórára gyakorolt hatása jól nyomon követhető. FEKETE *et al.* (1999) az erdei növényfajokat négy típusba sorolja aszerint, hogy lokális areáik DK felé milyen távolságig nyúlnak le. A szerzők pozitív kapcsolatot mutatnak ki a fajok cönológiai affinitásának szélessége és a földrajzi elterjedtség között. A flóragradiens létrejöttét kialakító tényezőkhöz sorolják még a középhegységi erdőktől való geográfiai távolságot arra utalva, hogy a középhegységi erdőterület az erdei fajok szempontjából propagulumforrásnak tekinthető. Az is világossá vált, hogy az adott területen nem csak a fentiekben vázolt flóragradiens áll fenn, hanem más átmenetek is kimutathatók, pl. az erdőssztyepp nyíltságában, az erdőfoltok méretében (KOVÁCS-LÁNG *et al.* 1998), illetve a *Festucetum vaginatae* állományainak kombinációs diverzitásában és koordináltságában (lásd BARTHA 2000, ***1.4.2. fejezet***).

Az előző alrészben bemutatott növényföldrajzi adatok, és a saját korábbi megfigyelések alapján, valamint a tájegység klimatikus adottságainak ismeretében ***(2.1.2. fejezet)*** a Mezőföld vonatkozásában is feltételezhető egy (vagy akár több) flóragradiens megléte. Ezek feltárása nemcsak a florisztikai jelenségek megértése miatt lehet fontos, hanem a löszgyepek cönológiai karaktere és términtázati szerveződése szempontjából is értelmező adatokkal szolgálhat.

1.2.4. KONKRÉT KÉRDÉSEK A BIOGEOGRÁFIAI JELENSÉGEK KÖRÉBŐL

1. A mintavétel körülményei hogyan módosítják a florisztikai minta fajszámát? ***(3.1.1. fejezet)***
2. Miként alakult a mezőföldi löszvidék tájtörténete az utóbbi kétszáz évben? ***(3.1.2.)***
3. Hogyan alakul, és mennyiben speciális a flóraelemek eloszlása? Ez milyen mértékben tükrözi a természetföldrajzi adottságokat, így pl. a relatíve jelentős szubmediterrán behatást? ***(3.1.3.)***
4. Mekkora az erdei és erdőssztyepp fajok aránya a többi fajhoz képest, ebből hogyan rekonstruálható az egykori erdőssztyepp? ***(3.1.3.)***
5. Melyek a mezőföldi löszflóra jellegzetes, más tájaktól elkülönítő általános vonásai? ***(3.1.3.)***
6. Kimutatható e flóragradiens a Mezőföld nyugati és keleti része között egyrészt az erdei–erdőssztyepp, másrészt a domb- és hegyvidéki, és harmadrészt a szubmediterrán, illetve kontinentális elemek tekintetében? ***(3.1.4.)***
7. Miként alakulnak az egyes növények táji léptékű gyakorisági viszonyai? ***(3.1.5.)***
8. Hogyan csoportosíthatók a fajok preferenciális (térbeli gyakorisági és a flóragradienshez kötődő) viselkedéseik alapján? ***(3.1.5.)***
9. A lösztakaró minőségi tulajdonságai (típusos lösz vagy homokos összetétel), illetve mennyiségi paraméterei (vastag alapkőzet, vagy vékony, felszakadozó felszíni réteg) hogyan módosítják az általános növényföldrajzi mintázatot? ***(3.1.5.)***

1.3. A LÖSZVEGETÁCIÓ MAKROCÖNOLÓGIAI ISMERETE

1.3.1. A MEZŐFÖLDI LÖSZNÖVÉNYZET CÖNOTAXONÓMIÁJA

A mezőföldi löszvegetáció általános képének első vázlatát BOROS (1953, 1959) adja meg. A löszgyepek állományalkotó füveiként a *Festuca rupicola, Bothriochloa ischaemum, Stipa capillata, Agropyron pectinatum, A. intermedium, A. repens* fajokat jelöli meg. Jellemzi a szakadópartok nyílt társulását (BOROS 1944), és érvel a *Bothriochloa* által alkotott gyep önállósága mellett. Magát a *Bothriochloá*-t nemcsak a másodlagos gyepek jellemző fajának tartja, hanem utal arra, hogy ősi állapotában a meredek, szakadékos lejtőkön természetes módon is előfordulhatott, és onnan terjedt el a leromlott élőhelyekre. Ugyanezt tartja – jogosan – számos más, ma már elsősorban degradált gyepekben tenyésző fajról is (vö. BOROS 1958).

A löszvegetáció fitocönózisainak első leírását ZÓLYOMI (1958) adja meg. Felvázolja a löszön végbemenő szukcessziósort, melynek állomásaiként az alábbi asszociációkat jelöli meg: (1) *löszfal pionír társulás: Agropyro – Kochietum prostratae*, (2) *löszpusztagyep: Salvio – Fesucetum rupicolae*, (3) *törpemandulás cserjés: Amygdalaetum nanae*, végül (4) *tatárjuharos lösztölgyes: Aceri tatarici – Quercetum*. Az asszociációkat cönológiai tabellákkal és részletes leírásokkal jellemzi (ZÓLYOMI 1956, 1957, 1958). A lösz gyepét egységesebbnek tekinti, mint BOROS, és tagadja a *Bothriochloa*-közösség asszociáció mivoltát. Szerinte a löszpusztagyep minden kitettségben, többé-kevésbé meredek (5–45°) lejtőkön tenyészik. Érdekes, hogy a ma már a Mezőföld szinte minden térségéből ismert *Brachypodium pinantum*-os gyepeket sem ő, sem BOROS nem említi, maga a faj is csak két cönológiai mintában szerepel (a Mezőföldön készültek közül csak egyben), „+" abundancia-kóddal.

A *löszpartokon* egy iniciális moha-zuzmó közösséget (BOROS 1959; GALLÉ 1964; PÓCS 1999) követően kialakuló fitocönózis uralkodó növénye a *Kochia prostrata*, gyengén záródó gyepet alkot az *Agropyron pectinatum*. Jellemzőek az ürömfajok *(Artemisia pontica, A. campestris)*, az *Iris pumila, Linaria genistifolia, Xeranthemum annuum, Sedum maximum, Anthemis tinctoria*, a füvek közül a *Bromus tectorum, B. mollis, Poa bulbosa*. Jelentős számban vannak jelen egyévesek (ZÓLYOMI 1958; HORVÁTH 1997a). A *löszpusztagyep* mezőföldi állományaiban ZÓLYOMI (1958, 1967) szerint gyepképző a *Festuca rupicola, Stipa capillata, A. intermedium, Chrysopogon gryllus*, tömeges lehet a *Cytisus austriacus, Euphorbia pannonica, Jurinea mollis, Salvia nemorosa, Aster linosyris, A. amellus*, jellemző a *Silene longiflora, Viola ambigua, Ajuga laxmannii, Taraxacum serotinum, Serratula radiata*, megjelenik a *Crambe tataria, Allium paniculatum*. Erdőssztyepp faj többek között a *Campanula bononiensis, Chrysanthemum corymbosum, Phlomis tuberosa, Nepeta pannonica, Inula hirta*. Az *Amygdalaetum nanae* löszcserjésben a névadó faj mellett megjelennek mind a löszgyepek, mind pedig a lösztölgyes növényei (előbbiek közül pl. *Vinca herbacea, Viola ambigua, Veronica spicata, Inula ensifolia*, utóbbiak közül pl. *Dictamnus albus*). Az *Amygdalus* helyett gyakran a *Prunus fruticosa* alkot cserjést (ZÓLYOMI 1958). A lösz erdőssztyepp egyik legjellemzőbb növénytársulása, amely egykor a löszerdőket szegélyezte. A *tatárjuharos tölgyes* zonális erdő, lombkoronaszintjében főleg *Quercus robur, Qu. pubescens, Acer tataricum, Ulmus campestris* elegyedik. Fejlett a cserjeszintje (*Ligustrum vulgare, Cornus* spp., *Euonymus* spp., *Viburnum lantana*, stb.), a Mezőföld peremein megjelenik benne a *Fraxinus ornus* (lásd FEKETE 1956; ZÓLYOMI 1957, 1958, 1959). Gyepszintje is dús, lágyszárú növényei közül jellemző a *Brachypodium sylvaticum, B. pinnatum, Lithospermum purpureo-coeruleum, Carex michelii, Iris variegata, Inula germanica*, stb.

Az egyes asszociációk (főleg a sztyepprét és az erdő) regionális különbségeit – elsősorban florisztikai alapon – többen vizsgálták (így pl. JANKÓ – ZÓLYOMI 1962; ZÓLYOMI 1957, 1958, 1969; TÓTH 1988; MOLNÁR 1992; ZÓLYOMI – FEKETE 1994). Mivel az eltéréseket vázlatosan bemutattam (***1.2.3. fejezet***), és a továbbiakban a cél elsősorban nem a löszvegetáció egységeinek részletes

rendszertani értékelése, ezért az egyes tájegységekben tenyésző (egymással vikariáló) asszociációtípusok összehasonlításától itt eltekintek. Kivételt ezalól a továbbiakban *erdőssztyepprét*nek is nevezendő félszáraz gyeptípus, a *Brachypodium pinnatum* dominálta társulás jelent, amelynek mind cönotaxonómiai, mind szerveződési sajátosságai több érdekes problémát vetnek fel.

A *Brometalia erecti* asszociációsorozat *félszáraz gyepjei* Közép-Európa szubmediterrán klímahatások által befolyásolt területein sokfelé előfordulnak (így a Kárpát-medencében is), azonban részletes cönológiai jellemzésük és rendszerezésük az utóbbi évtizedekre maradt (áttekinti: VARGA *et al.* 2000). Hazai felmérésük ugyancsak hézagos, amit jelez, hogy még SOÓ (1964) is csak rövid említést tesz róluk. Bár azóta több összefoglaló tanulmány számba veszi (pl. BORHIDI 1993; KOVÁCS 1995; VARGA – V. SIPOS 1999), kiterjedtebb vizsgálatuk csak néhány területre vonatkozik (Kőszeghegység: KOVÁCS 1994; Bükk-hegység: SCHMOTZER – VOJTKÓ 1997a, 1997b; Aggteleki-karszt: V. SIPOS – VARGA 1997, 1998b; Gödöllői-dombvidék: FEKETE – VIRÁGH 1997; HAYEK – VIRÁGH 1997; FEKETE *et al.* 1998). Jónéhány (sokszor nehezen elkülöníthető) félszáraz gyeptípust írtak le, amelyek több asszociációcsoportba tartoznak attól függően, hogy milyen flóraelemek vannak bennük túlsúlyban. Közülük hazánkban kettő releváns, a *Bromion erecti*, amelyben a szubatlanti, és a *Cirsio – Brachypodion*, amelyben pedig a pontus-pannóniai klímahatások erősek. A Kárpát-medencében utóbbi tekinthető elterjedtebbnek, asszociációi a pannon flóratartomány erdőssztyepp vegetációjának tipikus komponensei (VARGA – V. SIPOS 1999). Elsősorban a kollin-szubmontán régióból kerülhetnek elő, ahol a szubmediterrán és a kontinentális klímahatások egyaránt jelentősek. Eredetüket tekintve főleg irtásrétek: bükkösök, gyertyános–tölgyesek vagy melegkedvelő tölgyesek helyén jönnek létre, így fennmaradásuk általában valamilyen emberi használathoz (kaszálás, legeltetés, égetés) kötött. Többszintű, fajgazdag gyepek, erdei, erdőssztyepp és sztyepprét elemekkel. Állományalkotó pázsitfű fajaik: *Brachypodium pinnatum, Agropyron intermedium, Helictotrichon pubescens, Briza media, Bromus erectus, Festuca rupicola, Carex montana, C. humilis, C. michelii, Stipa*-fajok.

A *Cirsio – Brachypodion* csoportba sorolt asszociációk egymástól való elkülönítése nehéz. Ennek oka nagyrészt a másodlagos eredetben, a sokféle használati módban és a lokális tájtörténetben keresendő, amelyek együttesen dinamikusan változó, sokféle egyéni jelleggel bíró asszociációtípusokat eredményeznek. BARÁTH (1963) a Visegrádi-hegység peremén felhagyott szőlőkultúrák helyén, meredek, ÉNy–K-i kitettségű lejtőkön bukkan rá a *Brachypodium pinnatum*-nak az egykori erdőkből fennmaradt fajokkal együtt alkotott gyepére. SCHMOTZER – VOJTKÓ (1997a, 1997b) a származás fontosságát hangsúlyozzák, vizsgálataik a különböző magassági zónák erdőállományainak (bükkös, gyertyános–tölgyes, cseres–tölgyes, lösztölgyes) helyén létrejött *Polygalo – Brachypodietum pinnati* fitocönózisaira vonatkoznak. Az asszociáció elsődleges eredetére is utalnak, ugyanis a Bükk-hegység dolomitján megfelelő geográfiai paraméterek mellett a *Cirsio – Quercetum* erdővel mozaikos élőhelyet képez. A használati mód (főleg kaszálás) florisztikai összetételt és fiziognómiai szerkezetet befolyásoló szerepére hívja fel a figyelmet VARGA *et al.* (2000) a *Hypochoerio – Brachypodietum*, *Polygalo – Brachypodietum*, és az újonnan leírt *Poo badensis – Caricetum montanae* asszociációk kapcsán (V. SIPOS – VARGA 1997). A xerotherm tölgyesek kiirtása után bekövetkező sztyeppesedési folyamat különböző stádiumait, vagyis a *Brachypodium*-os gyepek különböző változatait különíti el FEKETE – VIRÁGH (1997), HAYEK – VIRÁGH (1997), és FEKETE *et al.* (1998). A Kőszegi-hegységben és környékén több szálkaperjerét típus előfordul, melyek közül a *Lino tenuifolio – Brachypodietum pinnati* asszociációhoz sorolható állományok tűnnek a leggyakoribbaknak (KOVÁCS 1994).

Látható, hogy a xeromezofil, *Brachypodium* dominálta gyepek a Kárpát-medencében főleg a középhegységekben és a dombvidékeken alakultak ki, jórészt másodlagosan, erdőirtásokat követően; mindezt SOÓ (1947) erdélyi vizsgálatai is megerősítik. Ugyanakkor több megfigyelés szól amellett, hogy az erdőssztyepp mozaikok, és a száraz tölgyesek (így lösztölgyesek) tisztásainak, szegélyeinek eredendően is egyik komponensét jelentik (SCHMOTZER – VOJTKÓ 1997b; SZUJKÓ-LACZA – RAJCZY 1986; ZÓLYOMI – FEKETE 1994). Ezért nem meglepő, hogy az Alföldről is előkerültek erdőirtások után fennmaradt, vagy másodlagosan kiterjedt állományaik (pl. Észak-Bácska löszvölgyeiből, a Soltisík szikpadkáiról, HORVÁTH 1997c). Mezőföldi jelenlétük az utóbbi időben vált bizonyossá (FARKAS 1994; LENDVAI – HORVÁTH 1994; HORVÁTH 1996; SZERÉNYI – KALAPOS 1998; SZERÉNYI 2000). Mivel a mezőföldi állományok cönológiai jellemzése eddig még nem történt meg, ezért ezt az értekezés egyik céljául tűztem ki. Tettem ezt azért is, mert sajátos összetétele, tájtörténeti, dinamikai jellege miatt társulásszerveződési problémák vizsgálatára is vélhetően alkalmas objektummá válhat.

1.3.2. A LÖSZGYEPEK STRUKTURÁLIS ÉS DINAMIKAI JELLEMVONÁSAI

A lösz-szukcessziósornak mint *klimatikus zonális szeriesznek* az átfogó elemzését FEKETE (1992) nyújtja, összehasonlítva a homoki edafikus extrazonális xeroszeriesszel. Megállapítja, hogy a szukcesszió a talaj fejlődésével párhuzamos módon, lineárisan halad előre, bár a sztyepprét és az erdő között a váltás kétirányú lehet, az erdőssztyepp klímának köszönhetően. Az átmenetek erősen meghatározottak, a fajkompozíciós elkülönülés nagy: a kezdeti és a végső stádium között a fajoknak 97%-a kicserélődik. A sztyepprét–erdő átmenet kevésbé éles, ez az erdő belső ciklusának, a gapképződésnek is következménye. A nagyobb lépés az első két asszociáció között történik, ahol a sor ily módon abrupttá válik (ZÓLYOMI – FEKETE 1994). Kismértékű az átfedés az átmenetek között a habitat-preferencia tekintetében is, amelyet pl. a fajok vízigényének ZÓLYOMI-féle *W-értékével* mérhetünk. Az állományok koordináltsága a homoki társulásokhoz képest nagy, de önmagában is jelentős: a felvételek hasonlósága az átlagos korrelációs értékkel kifejezve 0.5–0.6 körüli (FEKETE 1992). A szukcesszió sor fenti értékelése holisztikus attribútumok alapján történik, regionális és állomány léptékben. Ebben a léptékben tehát a löszgyepek meghatározottsága magas fokú.

Árnyaltabbá válik a kép, ha a löszgyepeknek a különböző mértékű zavarás miatt kialakuló *típusait* vesszük figyelembe. A *degradálódás* hátterében a termőhely leromlása, ezen belül legfőképp a talaj egyre rosszabb vízgazdálkodása áll (ZÓLYOMI – FEKETE 1994). A nedvességgradiens mentén való elmozdulást az alábbi, egymással sok esetben összefüggő tényezők okozzák: (1) természetes geográfiai adottságok, így a löszlejtők kitettsége és meredeksége: az ÉK-re néző meredek oldalakon legkisebb a besugárzás, a nagyobb lejtőszöggel nő az erózió mértéke; (2) a legelő állatok által okozott taposás talajtömörödéshez, a meredekebb lejtőkön fokozott erózióhoz vezet; (3) a gyepek rendszeres felégetése is szárazodással jár (pl. a hiányzó avarréteg miatt); (4) az erózió elsőként a talaj felső, humuszos szintjét távolítja el, amely pedig – nagyobb kötöttségénél fogva – a jobb vízgazdálkodásért is felelős. Amennyiben a nedvességgradiens geomorfológiai adottságokhoz kötődik, vagyis ökoklin jön létre pl. a különböző meredekségű és kitettségű völgyoldalak fokozatos átmenetében, akkor ennek megfelelően a típusok térbeli sorozata, az ún. *cönoklin* figyelhető meg (ZÓLYOMI – FEKETE 1994).

Az egyes cönotaxonok elkülönítése elsősorban domináns fajaik (főleg pázsitfüvek), másrészt a fajkompozíció és a fiziognómiai struktúra alapján lehetséges. A domináns füvek egymást váltása a kompetitív erőviszonyok megváltozása miatt következhet be, amelyet fiziológiai adottságaik (C3–C4 típusú fotoszintézis), fenofázisbeli eltolódásaik (pl. termésérlelés ideje), perturbáltság- vagy stressztűrésük (pl. tüskézettség, ill. keménymagvúság), stb. határoz meg (ZÓLYOMI – FEKETE 1994; vö. pl. ENDRÉDI – HORVÁTH 1979). A vízgazdálkodás leromlása és a zavarás erősödése miatt kialakuló löszgyep-típusokat az ***1.1. táblázat*** veszi sorra.

A típusok három asszociációhoz tartozhatnak: (1) az erdőssztyepprét és a *Brachypodium*-típus a *Cirsio – Brachypodion* asszociációcsoport valamely asszociációját képviseli; (2) a *löszlegelő* önálló asszociációként *(Cynodonti – Poëtum angustifoliae)* leírt egység, amely több szubasszociációra vagy változatra osztható; (3) a többi típus a *Salvio – Festucetum rupicolae* asszociációhoz sorolható. A jellemzett típusok elsősorban a Gödöllői-dombvidék löszvölgyeiből, és a Bükkalja lejtőiről lettek leírva, de azoknál jóval szélesebb elterjedési területen felbukkannak. A saját előzetes vizsgálatok szerint a mezőföldi gyepeket is jól képviselik (HORVÁTH 1991, 1996). Természetesen előfordulhat, hogy helyi tényezők módosítják a típusok jellegét, egymásba való átalakulásuk dinamikáját, vagy más típusok kialakulását is eredményezhetik (VIRÁGH – FEKETE 1984; TÓTH 1988).

A tipizálási problémákon túl a fontosabb holisztikus kérdések az egyes degradáltsági típusok kompozíciójára, texturális sajátságaira, önállóságára, koordináltságára, egymásba való átalakulásuk dinamikájára, háttértényezőktől való függésükre, vagyis makrocönológiai léptékű szerveződésükre vonatkozhatnak. Az első ilyen vizsgálatot VIRÁGH – FEKETE (1984) végezte. A degradáltsági sor esetükben (a Bükkalján) az erdőssztyepprétől kiindulva a *Festuca rupicola* típusnak megfelelő *Pulsatillo – Festucetum rupicolae* asszociáción keresztül többek között a *Chrysopogon-* és a *Bothryochloa*-típusig tart. Elemzéseiket a mintaterület vegetációtérképére alapozták, és az egyes stádiumokból származó kvadrát felvételek statisztikai feldolgozásával végezték.

1.1. táblázat. Az irodalomból ismert néhány löszgyep-típus áttekintése. *Hum.* = a termőhely (talaj) humiditásának relatív mértéke, *Antr. zav.* = antropogén zavarás viszonylagos erőssége. Referenciák: VIRÁGH – FEKETE 1984; ZÓLYOMI – FEKETE 1994; HOCHSTRASSER 1995; FEKETE *et al.* 1998.

Típus neve (domináns faj)	*Jellemző fajok; fiziognómia és foltosság*	*Hum.*	*Antr. zav.*	*Létrejöttének körülményei, előfordulás*
erdőssztyepprét	széleslevelű füvekben és kétszikűekben gazdag; többszintű	5	1	az egykori erdőtisztások, erdőszegélyek gyepe; igen ritka, az erdőmaradványok védelmében maradhatott fenn
Brachypodium pinnatum	széleslevelű füvek; fajgazdag, többszintű	5	2	az erdőirtásokat követően terjedt el, északias lejtőkön, legfeljebb enyhe zavarás mellett erdővédelem nélkül is fennmaradt
Bromus erectus	több xerofil faj jelenléte; kevésbé strukturált	4	2-3	az erdőirtások után gyorsan elterjed, de nem marad fenn tartósan, hanem általában *Festuca*-típussá alakul át
Festuca rupicola	kevesebb széleslevelű kétszikű; egyszerűbb fiziognómiai struktúra	3	2-3	az erdőssztyepprétből az erdőirtások után általában ez a típus alakul ki; csak enyhe legelés mellett maradhat fenn
Chrysopogon gryllus	a *Chrysopogon* szinte egyeduralkodó fű, nagy foltokat képez	2	3	a *Festuca rupicola* típusból vezethető le a talaj szárazodása és eróziója nyomán, leginkább délies kitettségben tenyészik
Festuca pseudovina	kevesebb évelő faj, mikrofill kétszikűek; alig strukturált, alacsony	2	4	a fokozódó diszturbáció miatt lehordódó termőréteg, és az erőteljesebb legelési nyomás miatt alakul ki és terjed el
Stipa capillata	a Stipa csomói között egyévesek és kevés évelő; nyílt gyep	1	4-5	az erősen lehordódott humuszrétegű délies kitettségű völgyoldalak tipikus közössége, amely edafikus klimaxnak tekinthető
Bothriochloa ischaemum	ritkásan álló fűcsomók között a *Bothriochloa* uralkodik; felnyílt gyep	1	5	többféle úton, a *Festuca*-gyepek intenzív legeltetésével, vagy felszántásukat, művelésüket követően jön létre
Cynodonti – Poëtum angustifoliae	általában a *Poa* a domináns; fajszegény, egyszerű gyep	1-3	5	a löszgyepek túllegeltetése során alakul ki, a leromlás végső stádiumát képviseli, igen elterjedt, nem csak völgyoldalakon

A degradálódással párhuzamosan a vizsgált paraméterek közül a fontosabbak változása a következőképpen foglalható össze (vö. VIRÁGH – FEKETE 1984): (1) legnagyobb a *fajkészlete* az erdőssztyepprétnek (75 taxon), amely kizárólagos termőhelye néhány karakterfajnak; erdőssztyepp fajok egyébként többnyire minden típusban előfordulnak; (2) a kvadrátonkénti *átlagos fajszám* nő (nagyjából 30-ról 35-re), emellett a variációs koefficienssel kifejezhető *fajszám-meghatározottság* is erősödik; (3) ugyanakkor az *egyenletesség* mérséklődik, és ennek köszönhetően a (*Shannon-index*-szel számolt) *diverzitás* is csökken; (4) a korrelációs koefficiens átlagos értékével kifejezhető *koordináltság* először kissé nő, majd csökken (az erdőssztyepprét és a *Festuca*-típus esetén értéke 0.70–0.73, a monodomináns füvekkel jellemezhető stádiumokban 0.9 körüli, a végső fázisban 0.7); (5) a többi típushoz való *hasonlóságban* a *Festuca*-típus éri el a legnagyobb értéket, ő vesz fel központi helyzetet a főkomponens analízis ordinációs terében. A koordináltság változásának értelmezése azért nem könnyű, mert figyelembe kell venni egyrészt azt, hogy egy-egy faj elszaporodásával értéke akkor is növekszik, ha a fajok összerendeltsége éppen lazul, másrészt erős abiotikus hatások is okozhatnak magas koordináltságot (ZÓLYOMI – FEKETE 1994).

Részben hasonló trendek figyelhetők meg a Gödöllői-dombvidék löszgyepeinek degradálódása során is (FEKETE ap. HOCHSTRASSER 1995): (1) a legnagyobb *fajkészlettel* (82 növénnyel) szintén az erdőssztyepprét rendelkezik; (2) viszont a kvadrátonkénti *átlagos fajszám* a típusok összességében alacsonyabb, és a leromlás során csökken (27–30-ról 20 körülire); (3) a *diverzitás* az előbbivel megegyező módon csökken; (4) a koordináltsággal komplementernek tekinthető mennyiség, a százalékos különbözőséggel kifejezett *belső heterogenitás* a *Bothriochloa*-típus estén a legnagyobb, amit az erdőssztyepprét értéke követ, a legkisebb pedig a *Stipa*- és a *Chrysopogon*-típusban.

A két helyszín degradálódási sora közötti különbségek egy része valószínűleg a florisztikai különbségekből is adódik, mert így eltérő az a fajkészlet, amelyből az egyes típusok „kiválogatják" a

saját fajaikat. A florisztikai különbség kifejeződik többek között a Bükkalja löszvegetációjában megfigyelhető erdei és erdőssztyepp fajok nagyobb számában is (vö. ZÓLYOMI – FEKETE 1994).

Különféle funkciós csoportoknak az egyes gyeptípusokhoz rendelhető borításait, azok jellegzetes eloszlásait tanulmányozta BARTHA *et al.* (1998b). Az azonos funkciós csoporthoz tartozás kritériumai az alábbiak voltak: fő életforma (sás, pázsitfű, fás- vagy lágyszárú kétszikű), méret, élethossz, szaporodási sajátosságok, terjedésmód, növekedési forma, modulok szerveződése, xerofil vagy mezofil jelleg. Az eredmények közül az alábbiak említhetők: (1) a mezofil és a xerofil csoportok alternatív módon kötődnek az egyes típusokhoz; (2) az egyévesek kis relatív borításúak, de minden típusban előfordulnak; elsősorban a gyepek nyiladékaiban jutnak szerephez; (3) a nem-klonális törpecserjék, illetve a klonális évelő lágyszárúak a *Festuca*-típusban érnek el maximális borítást; (4) a klonális törpecserjék inkább a szárazabb *Festuca*- és a *Bothriochloa*-típusokban jellemzőek; (5) a sások, valamint a cserje és famagoncok nem mutatnak cönológiai preferenciát. E vizsgálat több erénye közül kiemelendő az, hogy nem a fajok, hanem a koalíciók preferenciális viselkedése alapján értelmezi a társulások szerveződését, ezáltal a redukcionista megközelítést a holista felé közelíti.

A Gödöllői-dombvidéken kiterjedt vizsgálatokat végeztek a *Brachypodium*-os gyeptípusok sztyeppesedése során végbemenő kompozíciós és strukturális változások nyomon követésére. Ezek elsősorban makrocönológiai léptékűek (FEKETE – VIRÁGH 1997; HAYEK – VIRÁGH 1997; FEKETE *et al.* 1998), míg néhányuk inkább mikrocönológiai indíttatású (lásd ***1.4. fejezet***). A *Brachypodium pinnatum* általános cönológiai viselkedésével kapcsolatban leszögezhető, hogy a Kárpát-medencében nem tekinthető agresszív invádornak, ellentétben Európa humidabb régióival (FEKETE *et al.* 1998). Hollandia legdélibb tartományainak fajgazdag mészkő gyepjeiben különböző tényezők (pl. nitrogén felhalmozódás) hatására agresszív módon terjed, miközben jelentős mértékben csökken a gyepek diverzitása (BOBBINK – WILLEMS 1987; WILLEMS – BOBBINK 1990). Bár kompetitív stratégiája révén hazánkban is képes az erdőirtások után a löszlejtőkön elterjedni és társulásokat alkotni, de csak a kiegyenlített mikroklímájú, meredek, északias oldalakon tud tartósan fennmaradni. Ha fokozódik az élőhely szárazodása, vagy intenzívebbé válik a zavarás (ami többek között szintén szárazodáshoz vezet), akkor a sztyeppfajok előrenyomulásával önmaga háttérbe szorul (ZÓLYOMI – FEKETE 1994).

A *Brachypodium*-gyepek sztyeppesedési folyamata során több típust lehet cönológiailag elkülöníteni. Bár VIRÁGH – BARTHA (1998a) tanulmánya főleg a kisléptékű mintázati szerveződésre összpontosít, három *Brachypodium* gyeptípus texturális sajátosságait is megadja. A szerzők erdő-típusú, átmeneti jellegű, és sztyepp-típusú változatot különítenek el ***(1.2. táblázat)***. Az elhatárolás legfontosabb bélyegét a fajok borítási értéke, és az erdei és sztyeppfajok aránya jelenti (HAYEK – VIRÁGH 1997). E két csoport egymással komplementer: a fajok egyrészt a *Quercetalia pubescentis*, másrészt pedig a *Festucetalia valesiacae* csoportból kerülnek ki (FEKETE – VIRÁGH 1997). Előbbiek közé tartozik pl. a *Betonica officinalis, Viola hirta, Campanula persicifolia, C. bononiensis, Carex michelii, Chrysanthemum corymbosum, Trifolium alpestre*, a második csoportba a *Festuca rupicola, Medicago falcata, Veronica austriaca, Adonis vernalis, Cytisus austriacus, Euphorbia pannonica*. A gyeptípusok kompozíciós elkülönülése a különböző vegetációs foltokon belüli, és a közvetlenül szomszédos foltok közötti dinamikák eredője, és kevésbé a táji léptékű jelenségek (pl. flóragradiens) következménye (FEKETE *et al.* 1998).

1.2. táblázat. Három *Brachypodium*-os löszgyeptípus néhány sajátossága (VIRÁGH – BARTHA 1998a).

paraméter	*erdő-típus*	*átmeneti típus*	*sztyepp-típus*
gyepmagasság [cm]	50–60	30–45	30–35
avarréteg vastagsága [cm]	10–15	5–10	2–6
összfajszám	50	60	53
összborítás [%]	100	130	115
mezofil fajok relatív összborítása [%]	62	52	42
xerofil fajok relatív összborítása [%]	25	46	54
Brachypodium pinnatum borítása [%]	74.9	35.0	22.0
Festuca rupicola borítása [%]	3.6	7.7	15.4
Bromus erectus borítása [%]	23.0	17.6	20.0

Sorra veendő még néhány olyan általános kérdés, amelyek a fentiekben idézett munkáknak is alapját képezik. A kiindulást az asszociáció klasszikus, de meglehetősen intuitív definíciója jelenti: az asszociáció a növénytakaró [1] önálló [2] egysége, amely [3] meghatározott faji összetételű, [4] állandó megjelenésű, [5] egyedeiben törvényszerűen ismétlődő, és [6] meghatározott környezeti igényű növénytársulás (SOÓ 1965; JAKUCS – PRÉCSÉNYI 1981; lásd még ***7.1. melléklet***). Az egyes kitételeknek megfelelően csoportosítva a kérdéseket, bemutatok egy lehetőséget arra, miként lehet a társulás fogalmát operatívabbá tenni (vö. JUHÁSZ-NAGY 1986; FEKETE 1995):

[1] Egy növénytársulás mennyire önállóan jelenik meg a térben, azaz más társulásokkal való táji asszociáltsága mennyiben véletlenszerű (adott háttértényezők mellett)?

[2] Diszkontinuus-e a vegetáció, de elsősorban nem gradiens mentén, hanem: adott koegzisztenciális térben a cönostátuszokat reprezentáló pontok milyen mértékben aggregálódnak?

[3] A fajkompozíció milyen mértékben fed át más társulásokkal? Vannak-e speciális, csak az adott közösségre jellemző fajkombinációk (koalíciók)?

[4] Milyen a fajösszetétel, a textúra, a különböző struktúrák (mintázatok) időbeli dinamikája?

[5] Milyen mértékű a térbeli repetíció sikere, vagyis milyen fokú a koordináltság?

[6] Milyen erős az abiotikus háttértényezőkhöz való kötődés, vagyis szignifikáns-e egy releváns közösségi attribútum, és valamely környezeti paraméter korrelációja?

E kérdések makrocönológiaiak, elsősorban a *community-unit* elképzeléssel vannak kapcsolatban. A társulás „valódi", szemmel nem feltétlenül megfigyelhető, és texturális attribútumokkal sem minden esetben leírható szerveződését csak mikrocönológiai léptékben tanulmányozhatjuk.

1.3.3. KONKRÉT MAKROCÖNOLÓGIAI KÉRDÉSEK ÉS CÉLKITŰZÉSEK

1. Az ordinációval kapott sokdimenziós térben aggregálódnak-e a löszvegetációból származó cönológiai felvételek? Ha igen, milyen nodumok különíthetők el? A nodumok milyen kapcsolatban állnak a löszgyepek már elkülönített típusaival? *(3.2.1. fejezet)*
2. Cönológiai preferenciáik hasonlósága alapján a fajoknak milyen csoportjai jönnek létre? A fajcsoportok abundanciái alapján szegregálódnak-e az egyes minták? *(3.2.1.)*
3. Milyen mértékben kötődnek bizonyos abiotikus háttértényezőkhöz az egyes típusok? A vizsgálandó faktorok: kitettség, lejtőszög, mikroklíma, talajnedvesség, humusztartalom. *(3.2.2.)*
4. Az elkülönített gyeptípusok kompozíciósan mennyire önállóak? Mennyire konzervatív a típusok ismétlődése térben, azaz milyen az egyes típusok koordináltsága? *(3.2.3.)*
5. Ha létezik flóragradiens (lásd ***1.2.4. fejezet*** **6.** és **8.** kérdése), az azt létrehozó fajok melyik cönotaxonokhoz (gyeptípusokhoz) kötődnek? *(3.2.4.)*
6. Az egyes gyeptípusok milyen mértékben válogatnak a rendelkezésre álló fajkészletből, így pl. a geográfiai léptékben gyakori vagy ritka fajok köréből? *(3.2.4.)*
7. Adott releváns gyeptípusnak (vö. **5.** kérdés) a különböző régiókban tenyésző állományai között kimutatható-e florisztikai különbözőség, amely a flóragradiens következménye? *(3.2.4.)*
8. A különböző, geográfiai léptékű preferenciát mutató fajcsoportok, és az egyes cönotaxonómiai csoportok aránya hogyan változik legelési gradiens mentén? *(3.2.5.2.)*
9. A legelés erősödése során miként módosulnak az állományok makrocönológiai (texturális, fiziognómiai, koordináltsági, stb.) attribútumai, valamint a fajok viselkedése? *(3.2.5.3.)*
10. Az erdőssztyepprét egy állományának belső (pl. fajszámra vonatkozó, diverzitási, hasonlósági) mintázatai hogyan változnak meg a térben kiterjedő *Brachypodium pinnatum* hatására? *(3.2.6.)*
11. Miként alakulnak a releváns makrocönológiai állapotparaméterek, valamint a fajok és a fajcsoportok eloszlásai egy kitettségi gradiens mentén? *(3.2.7.)*
12. Kitettségi gradiens során kimutatható-e a két különböző jellegű löszgyep-típus között cönoton? Ha igen, akkor milyen holisztikus paraméterekben nyilvánul meg? *(3.2.7.)*
13. Hogyan rendeződnek el a fajok a cönológiai felvételekre vonatkozó borítás és gyakoriság állapotterében? Áttekintendők a fajok cönológiai viselkedési formái is. *(3.2.8.)*

Az előzőekben feltett kérdések megválaszolásához kísérleti alapot jelentető konkrét feltételek és szituációk a Mezőföld páratlanul gazdag és változatos löszvegetációja által felkínált számos lehetőség közül az alábbiak voltak:

- Mezőföld szerte jelentős számú völgyrendszer található, bennük a löszvegetáció sokféle típusa tenyészik, másrészt egy-egy gyeptípus repetíciójára is számtalan lehetőség adódik.
- A különböző releváns háttértényező-kombinációk is ismétlődnek (pl. azonos kitettségű és lejtőszögű völgyoldalak), így az egyes gyeptípusok ezekhez való kötődése tanulmányozható.
- Mivel a gyepek használata – pl. juhokkal való legeltetése – a különböző völgyekben eltérő intenzitású, a degradálódás eltérő fokozatai figyelhetők meg. Előfordul olyan eset is (Belsőbárándi völgyek), amikor adott völgyrendszer mellékvölgyeinek sorozatában áll fenn legelési gradiens, melyben így a biogeográfiai adottságok konstansnak vehetők.
- Legelési nyomás alól felszabadult völgyoldal regenerálódó erdőssztyepprétje figyelhető meg Igar-Vámiszőlőhegy közelében. Itt vizsgálható, hogy a *Brachypodium pinnatum* térben kiterjedő populációja miként hat az állomány belső szerkezetére, diverzitási és hasonlósági mintázatára.
- Völgyrendszerek olyan helyein, ahol két mellékvölgy egymáshoz közel helyezkedik el, kialakulhat egy egyenletesen változó kitettségi (mikroklimatikus) gradiens. Ha ez elég széles tartományt fed le (pl. ÉK–Ny), akkor a gyeptípusok térbeli átmenete (cönoklin) jön létre.

1.4. SZÁRAZGYEPEK TÉRMINTÁZATI SZERVEZŐDÉSÉNEK VIZSGÁLATA

1.4.1. A TÉRMINTÁZATI SZERVEZŐDÉS INFORMÁCIÓSTATISZTIKAI ELEMZÉSE

A szupraindividuális szerveződésnek, és a különböző szündinamikai folyamatok lényegének a megértése csak a jelenségek holisztikus közelítésével, a *releváns állapotparaméterek* feltárásával, és megváltozásuk adekvát leírásával válhat teljessé. Eközben a vizsgált objektum és dinamikája leírására *állapotteres reprezentációt* alkalmazunk (JUHÁSZ-NAGY – VIDA 1978). A különféle szünbiológiai közösségek átalakulása holisztikus megközelítésben tekinthető úgy, mint *cönostátusz transzformáció* (JUHÁSZ-NAGY 1985a), ezért a kutatások során a cönostátuszokat jellemző állapotváltozók alkotta állapottérben az egyes állapotok közötti átmenetek által kirajzolódó trajektóriákat keressük. A cönostátusz transzformáció lehet időbeli dinamikai (pl. szukcesszió, degradáció) vagy térdinamikai (pl. cönotaxonok egymásba való átmenete valamilyen gradiens mentén). A releváns állapotparaméterek kiválasztásához a közösségek términtázati szerveződésének azon attribútumai szolgálhatnak alapul, amelyek a populációk koegzisztenciáját közelítik. Ennek jelenleg legoperatívebb szünmorfológiai módszere a koegzisztenciális szerkezetekre összpontosító, és a térbeli skálázást is figyelembe vevő, átgondolt metodológiai alapozásra épülő *információstatisztikai modellcsalád* (JUHÁSZ-NAGY 1972a, 1972b, 1973, 1976, 1979, 1980, 1984, 1985c).

Mivel eredendően nem rendelkezünk ismeretekkel a términtázat szerveződésének léptékére vonatkozóan, ezért minden szünmorfológiai vizsgálatot különböző térléptékek mellett kell elvégezni (GREIG-SMITH 1964; PODANI 1984a; PODANI *et al.* 1993). Ez nemcsak a közösségek szerkezetében végbemenő állapottranszformációk több térlépték melletti szimultán nyomon követését teszi lehetővé, hanem gyakran éppen valamely állapotparaméter szélsőértékének térskála menti elmozdulása jelzi a szünbiológiai folyamatot (JUHÁSZ-NAGY 1973, JUHÁSZ-NAGY – PODANI 1983; BARTHA 1992). Az információstatisztikai módszercsalád szerves része a *térbeli skálázás* (JUHÁSZ-NAGY 1972a). A cönostátuszt jellemző releváns állapotparaméterek több esetben valamilyen karakterisztikus skálával egyeznek meg (vö. pl. BARTHA 1992, 2000).

Valójában a biogeográfiai és makrocönológiai vizsgálatok is a releváns állapotparaméterek kiválasztását, és a belőlük létrehozott állapottérben végbemenő dinamikák megértését célozzák meg. Pl. az *1.2.4. fejezet* 6. kérdése a flóragradiens létére vonatkozik, ami csak akkor válik érdemben vizsgálhatóvá, amikor definiáljuk azokat az állapotváltozókat (pl. erdei és erdőssztyepp fajok aránya) amelyek megváltozása az adott szituációban lényeges növényföldrajzi jelenséget közelítenek. Az információstatisztikai módszerek néhány jellegzetességét azonban ki kell emelni:

1. Az alkalmazott térlépték lokális, *mikrocönológiai*. A vizsgálat térbeli kiterjedése ezért legfeljebb néhányszor tíz m^2, a mintavételi egység (a vizsgálat léptéke) legtöbbször csak tíz-száz cm^2.
2. Ebből következik, hogy eltérőek azok a jelenségek, amelyeket vizsgálni lehet (vö. *1.1. ábra*). A lépték lehetővé teszi, hogy a populációk közötti interakciók mechanizmusai, illetve a velük kölcsönös összefüggésben levő *koegzisztenciális mintázatok* tanulmányozhatók legyenek (JUHÁSZ-NAGY 1979, 1986). A kutatások így a „társulási szabályok" (assembly rules), a növénytársulások (ecological communities) mibenlétének keresésére irányulhatnak (vö. WILSON 1994; PALMER – WHITE 1994; DALE 1994; BELYEA – LANCASTER 1999; OBORNY 2000; KERTÉSZ 2000).
3. Az állapotparaméterek a *szünfenobiológiai alapjelenségekre* (preferencia, diverzitás, hasonlóság) vonatkoznak (JUHÁSZ-NAGY 1986). A koegzisztencia erősségét egy adott állomány populációinak szimultán mintázataiban rejlő azon információval fejezzük ki, amely az egyes *términtázatok kölcsönös függőségét* méri (JUHÁSZ-NAGY 1967). Ehhez információelméleti modellek szolgálnak alapul (JUHÁSZ-NAGY 1976, 1984).
4. Az állomány términtázati szerveződését a *szünkrétikus függvények* (pl. florális diverzitás, lokális disztingváltság, asszociátum), a populációk részvételét a koegzisztenciális mintázatban pedig a *diakrétikus függvények* (pl: lokális entrópia, teljes asszociáltság) mérik (JUHÁSZ-NAGY 1984). A két organizációs szint alapjelenségei e *karakterisztikus függvényekkel* egymásra vonatkoztathatók. A *florális diverzitás (FD)* a megvalósult fajkombinációk sokféleségét méri. A fajok előfordulási bizonytalanságát kifejező *lokális entrópiák* összegzésével jutunk a *lokális disztingváltsághoz (LD)*, ami a növényzet foltosságára, heteromorfiájára utal. A populációs mintázatok térbeli függőségét az *LD* és az *FD* különbsége, az *asszociátum (Ass)* méri. Kompetitív interakciók, vagy abiotikus kényszerek által erősen szervezett közösségek mintázatára magas *Ass* érték várható.
5. A *karakterisztikus áreák* a függvények maximum értékéhez tartozó térléptékek. A *maximum área* (A_{max}) az a területérték, amelyben a legnagyobb a fajkombinációk diverzitása. A *kompenzációs área* (A_{comp}) léptékében mutatja a vegetáció a legnagyobb mértékű heterogenitást. A maximális *Ass* értékhez tartozó A_{Ass} pedig a mintázati szerveződés térléptékére utal (JUHÁSZ-NAGY 1984).
6. A fentiekben körvonalazott vizsgálatokhoz adekvát metodikára van szükség (KENKEL *et al.* 1989). Ennek fő elemei: (a) az elsődleges mintavétel *gridben* vagy *transzektben* elhelyezkedő nagyszámú (több száz vagy több ezer) mikrokvadrátban a fajok *prezencia–abszencia* értékének rögzítésével történik; (b) a *térbeli skálázást* az elsődleges mintavételi egységek összevonásával kapott másodlagos mintavétel, a *térsorozati elemzés* teszi lehetővé (PODANI 1984a, 1992; ERDEI – TÓTHMÉRÉSZ 1993); (c) az erősen időigényes számításokat speciális számítógépes programokkal végezhetjük el (lásd ERDEI – TÓTHMÉRÉSZ 1993; BARTHA *et al.* 1994; TÓTHMÉRÉSZ – ERDEI 1995); (d) a *nullhipotézisek* a parciális mintázatok különböző szintű függetlenségét mondják ki, a mintázatok randomizációját különféle *random referenciákkal* állítjuk elő (vö. HORVÁTH 1998b).

A különböző térléptékek mintázatainak egymásra vonatkoztatása legegyszerűbben a fajkészlet segítségével ragadható meg. Az állományok lokális fajkészlete (az *aktuális fajkészlet*) felfogható úgy, mint az „élőhelyi fajkészlet" (*habitat species pool*, amit az abiotikus környezeti tényezők korlátoznak, vö. *1.3.3. fejezet* 3. kérdés) és a „földrajzi fajkészlet" (*geographical species pool*, ami a régióból történő bevándorlások eredője, vö. *1.2.4. fejezet* 5. kérdés) halmazának metszetéből az a részhalmaz, amelyet a közösség belső dinamikái szűkítenek be (BELYEA – LANCASTER 1999). Az információstatisztikai módszerek e belső dinamikák eredőjeként előálló mintázati szerveződést közelítik, és szolgálhatnak törvényekkel (szabályokkal) az egyébként sok szempontból véletlen folyamatok által meghatározott szünbiológiai jelenségek körében (BARTHA 2000). A szabályok gyakran *korlátozási relációk*, amelyek az adott cönológiai állapottérben meghatározzák a dinamikák trajektóriáinak lehetséges térrészét, és amelyek a mintázatok és a mintázatgeneráló mechanizmusok egymásra vonatkoztatását is lehetővé teszik (vö. BARTHA *et al.* 1995b, 1998a).

Az információstatisztikai módszerek alkalmazásával kapcsolatos néhány általános probléma:

- A térsorozati mintavétel ideális esetben a különböző méretű cirkuláris plotok nagyszámú random kihelyezése által jön létre (vö. JUHÁSZ-NAGY 1979; JUHÁSZ-NAGY – PODANI 1983). A mintavétel egyszerűsítése érdekében ehelyett, és a fajok térképezése helyett (vö. PODANI 1984b) egymással érintkező *mikrokvadrátokat* használunk, majd ezek összevonásával jön létre a térsorozati minta. Mivel a másodlagos mintavétel ekkor a lehető legnagyobb ismétlésszám érdekében *teljeskörű*, és a mintavételi egységek egymással átfednek *(complete sampling)*, a mintavételi terület túlmintázott, ami a statisztikai kiértékelésben okoz nehézséget (PODANI *et al.* 1993). Emiatt (is) elkerülhetetlen a nullmodellek alkalmazása, a random mintázatok generálása Monte-Carlo szimulációval.
- Ha a primer mintavételi egységek négyzetrácsban helyezkednek el, akkor adott számú mintavételi egység esetén a transzekthez képest redundánsabbak az adatok. A lineáris transzekt esetén viszont a „széli hatás" *(edge effect)* erősödik fel (BARTHA – HORVÁTH 1987; KENKEL *et al.* 1989). Utóbbi részben kivédhető a cirkuláris transzekt alkalmazásával (PALMER – VAN DER MAAREL 1995; BARTHA – KERTÉSZ 1998). A transzekt hosszú kvadrátjai esetén egyébként a terület értéke is csak relatíve értelmezhető, és nem hasonlítható az izodiametrikus kvadrátok területéhez. Mindezek ellenére, a transzekt alkalmazása elterjedtebb, mivel nagyobb állományrészt képes átfogni.
- Zérusnál nagyobb térbeli függőség adódhat egymástól független parciális mintázatok esetén is a korlátozott mintanagyság miatt (vö. pl. SZOLLÁT – BARTHA 1991). A mintázatban megnyilvánuló *texturális kényszerek* kiküszöbölése végett ezért random referenciákat kell előállítani, pl. *teljes randomizációs* módszerrel (*complete randomization* vagy *independent assignment*, vö. ROXBURGH – MATSUKI 1999). Ennek hátránya azonban, hogy megszünteti az egyes populációk mintázatának autokorrelációját (pl. aggregált diszpergáltságát), ami a szerveződés értelmezésének egyik korlátja lehet. Megoldásként a *random elcsúsztatás* alkalmazása jöhet szóba (*random shift*, PALMER – VAN DER MAAREL 1995; BARTHA – KERTÉSZ 1998). A különböző nullmodellek statisztikai validálása során bizonyos esetekben (erős autokorrelációnál) a random elcsúsztatás sem bizonyult alkalmas eljárásnak (ROXBURGH – CHESSON 1998; ROXBURGH – MATSUKI 1999). Az idézett munkák validálási tesztjei azonban néhány szempontból vitathatóak (vö. HORVÁTH – MAKRAI 2000).
- A *ritka fajok* műtermék okozó hatása abban rejlik, hogy lokális entrópiájuk értéke a nagyobb mintavételi egységek használatakor erősen függ a mintavételi rácsban vagy transzektben elfoglalt konkrét helyüktől. Emiatt válik e fajok lokális entrópiájának random tartománya nagy léptékeknél egyre szélesebbé (vö. HORVÁTH 1998b). A ritka fajokat ezért a fajkészletből célszerű eltávolítani; a ritkaság határául a gyakorlatban általában az 1% vagy a 2% relatív frekvenciát választják (vö. BARTHA – HORVÁTH 1987; BARTHA 1992; TÓTHMÉRÉSZ – ERDEI 1992). Másik megoldás a *Rényi-féle entrópiafüggvény* alkalmazása (TÓTHMÉRÉSZ 1994a).

1.4.2. GYEPEK INFORMÁCIÓSTATISZTIKAI VIZSGÁLATA

Az információstatisztikai módszerek alkalmazása konkrét szünbiológiai objektumokra JUHÁSZ-NAGY PÁL saját vizsgálatait követően (JUHÁSZ-NAGY 1972a, 1979; JUHÁSZ-NAGY – PODANI 1983) BARTHA SÁNDOR kutatásaival vált egyre szélesebb körűvé (pl. BARTHA 1990, 1992, 1993, 2000; BARTHA *et al.* 1995a, 1997a, 1997b, 1998b, 1998c; SZOLLÁT – BARTHA 1991; VIRÁGH – BARTHA 1998a, 1998b). A tanulmányok többsége lágyszárú növénytársulások términtázatának átalakulását vizsgálja valamilyen szündinamikai folyamat során.

Meddőhányókon végbemenő *primer szukcesszió* első 20 évének történéseit elemzi BARTHA (1990, 1992, 1993). Megállapítja, hogy a gyors texturális változások és évenkénti fajcserék során az *FD* értéke az első 10 évben nő, de a 4. évben átmeneti csökkenés tapasztalható. A térbeli dependencia *(Ass)* az időben nő, bár a 4. és 17. évben lokális minimumot mutat. A gyakori fajok esetén azonban a növekedés az első 10 évben monoton. Mind az A_{max}, mind pedig az A_{Ass} a 2. évben ér el lokálisan maximális, a 10. évben minimális értéket. A gyomfajokból primitíven szerveződött közösségek az intenzív zavarás hiányában összeomlanak. Tanulságos az a tény, miszerint a texturális kényszerek

miatt a gyakori fajokból álló fajkombinációknak több mint 99%-a eleve nem valósulhat meg. Angliai meddőhányók pionír növényzetét nagyon hasonló *Ass* és A_{Ass} értékek jellemezték, mint a fenti esettanulmány hazai meddőhányóit (HORVÁTH – MAKRAI 2000). A térbeli dependencia random referenciáktól való eltérése is pozitív volt, a teljes randomizáció és a random elcsúsztatás során egyaránt, mutatva, hogy a texturális kényszereken és autokorrelációkon túl a primitív, 10 fajból álló növényközösség is képes mintázatilag szerveződni. A maximális szerveződés léptéke a random elcsúsztatás esetén 0.0225 m^2 (15 cm × 15 cm), ami alapján feltételezhető, hogy a térbeli függőségek nem csak abiotikus kontroll miatt jönnek létre, hanem populációs interakciók is kialakíthatják őket.

A homoki *szekunder szukcesszió* egyik kezdő stádiumában, a *Brometum tectorum* asszociáció állományában a folyamat során egyrészt nő az *Ass* értéke, másrészt csökken az A_{Ass} (JUHÁSZ-NAGY – PODANI 1983). Hasonlóképpen, felhagyott szántóföldek növényzetének szekunder szukcessziója során is jellemző módon az A_{max} csökken (BARTHA *et al.* 1997b). A homoki szukcesszió különböző stádiumait elemezte MARGÓCZI (1995). Az általa vizsgált erdei és cserjés állományok gyepszintjétől itt eltekintve kiemelhető, hogy a fentiekhez hasonlóan a szukcesszió során egyre erősebb a homoki gyepek términtázatának szerveződése. Az *Ass* a pionír *Festucetum vaginatae* állományban éri el legalacsonyabb, míg a homoki sztyepprétben a legmagasabb értékét.

Úgy tűnik, hogy a *degradálódás* során a szukcesszióval ellentétes irányú mintázati változások játszódnak le (lásd: „abnormális szukcesszió", JUHÁSZ-NAGY 1986). Ezt erősíti meg dolomitgyepek fenyvesítésének hatását elemezve BÓDIS – BARTHA (1997). Megállapítják, hogy a kopárfásítás okozta degradáció az A_{max} értékének növekedéséhez vezet, ami érzékletesen mutatja a társulás szerkezetének „szétesését". Érdekes, hogy az *FD* és *Ass* az erdők kiirtása után kifejlődő degradált dolomitgyepben magasabb értéket ér el, mint a natív, paraklimax zárt és nyílt dolomit-sziklagyep állományokban (SZOLLÁT – BARTHA 1991). Egy másik vizsgálat a hosszúfüvű préri egyes állományait rendszeresen, eltérő gyakorisággal érő égetés hatásával foglalkozik (BARTHA *et al.* 1997a; BARTHA 2000). Azt tapasztalták, hogy az égetések között eltelt idő csökkenésével együtt az *FD* értéke gyenge emelkedés után csökken, az *Ass* erős csökkenéssel zérushoz közelít, az A_{max} értéke pedig növekszik.

Dolomitgyepek az objektumai annak a vizsgálatnak, amelyben az eltérő kitettségű hegyoldalak mikroklimatikus különbségeinek a növényzet szerkezeteire gyakorolt hatását elemzik (SZOLLÁT – BARTHA 1991; BARTHA *et al.* 1998c). Tanulságos, hogy a fajkészlet és a fiziognómiai struktúra szemmel jól látható különbségei (pl. hogy a délies oldalak gyepjei foltosak, az északiak homogének) mikrocönológiai módszerekkel nem voltak kimutathatók. Az azonos kitettségű oldalak állományaira jellemző karakterisztikus függvény-értékek variációja olyannyira nagy, hogy a kétféle oldal mediánjai szignifikánsan nem különböznek egymástól. Ez elmondható akár az *FD* és *Ass*, akár azok térléptékére (A_{max}, A_{Ass}) is. Ha azonban csak az első néhány leggyakoribb fajt tekintjük, akkor a belőlük felépülő szub-közösségek a déli oldalakon már diverzebbek, mint északi kitettségben, és a karakterisztikus térléptékek is nagyobbak. Ez jó összhangban van a vártakkal, aminek az oka az, hogy a fiziognómiai mintázatok legfontosabb jellemzőit éppen a domináns fajok alapján becsüljük.

Különböző *préri* állományok mintázatait kutatja BARTHA *et al.* (1995a). Megállapítják, hogy a vastagabb talajú, produktívabb lowland préri *FD* értéke kisebb, mint a sziklás talajú upland és hillside prérié. Utóbbiak esetén a felszín változatossága emeli a kisléptékű élőhely(microsite)-diverzitást, ami miatt csökken a kompetitív kizárás hatása, és ezért nő a diverzitás. A térbeli függőség mindhárom helyen erős, de érdekes, hogy a *relatív asszociátum (Ass / FD)* a lowland esetén a legkisebb. Az upland és a hillside préri nagyobb relatív asszociátum értéke arra utal, hogy a kompetíción kívül más faktorok is felelősek lehetnek az erős térbeli függőség kialakulásáért.

A vegetációs *határok és átmenetek* érzékeny letapogatása is lehetővé válhat az információ-statisztikai módszerek segítségével. Félsivatagi cserjés, félsivatagi gyep és rövidfüvű préri találkozási zónájában (New Mexico) kimutatták, hogy a texturális állapotjelzők által megkülönböztethető néhány zóna további belső szerkezettel rendelkezik, amit az *FD*, az *Ass* vagy a megvalósult fajkombinációk számának trendszerű változása jelez (KERTÉSZ – BARTHA ap. BARTHA 2000). Hasonlóan, a nagyobb léptékű (makrocönológiai – növényföldrajzi) gradiens kisléptékű mintázatra gyakorolt hatását elemzi GOSZ *et al.* (ap. BARTHA 2000). Megállapítják, hogy a *Festucetum vaginatae* állományainak maximális *FD* értéke függ attól, hogy az állomány hol foglal helyet a Duna-Tisza közi flóragradiens mentén (vö. ***1.2.3. fejezet***, FEKETE *et al.* 1999). Minél erősebb a szemiariditás és a zavarás, annál kisebb az állomány mintázatának belső gazdagsága *(FD)* és koordináltsága *(Ass)*.

A fentiekben citált munkák több esetben nemcsak a vegetáció szerkezetének holisztikus jellegű megközelítésére vállalkoznak, hanem az egyes populációk mintázati szerveződésben betöltött szerepét, vagy a páros asszociáltságokból kialakuló koalíciós struktúrákat is vizsgálják. Utóbbit teszi egy-egy esettanulmány kapcsán BARTHA (1992) és MARGÓCZI (1995), a páros asszociáltságot információelméleti függvénnyel számolva, valamint térben skálázva. A mintázat és az azt kialakító mechanizmusok összekapcsolhatóságára mutat be szép példát BARTHA *et al.* (1998a). Eredményeik szerint a karakterisztikus függvényekből *(FD – Ass)* felépülő állapottér olyan partíciókra osztható fel, amelyeket a térben explicit populációdinamikai modellek (CZÁRÁN 1998) különböző paramétereivel jellemezhető szimulált mintázatfejlődés egyes végállapotai jelölnek ki. A paraméterek változtatásával az alábbi mechanizmusok dominanciáját hozzák létre: niche differenciáció, kompetitív dominancia, zavarás, környezeti heterogenitás. Az egyes állapottér-tartományokhoz a valóságban létező konkrét állományok is hozzárendelhetők azok karakterisztikus értékei alapján. Az állományok már ismert mechanizmusai, és az állományokhoz tartozó, viszont szimulációval kapott tartományokat jellemző mechanizmusok igen jó egyezést mutatnak (BARTHA *et al.* 1998a; BARTHA 2000).

1.4.3. LÖSZGYEPEKRE VONATKOZÓ MIKROCÖNOLÓGIAI KUTATÁSOK

Különböző típusú löszgyepek összehasonlító elemzését először HOCHSTRASSER (1995) végezte el a Gödöllői-dombvidékről származó mintákon. Összesen hétféle gyeptípusban készültek transzekt felvételek, melyek kb. 2000 db 5 cm × 5 cm-es mikrokvadrátból álltak. A típusok az alábbiak voltak: *Festuca*, degradált *Festuca*, *Bothriochloa*, *Bromus*, *Stipa* és *Chrysopogon* típus (vö. ***1.1. táblázat***). Az első négyből egymás utáni két évben is történt mintavétel (1993, 1994). Az éves dinamika jellemzői: (1) A *Festuca* és a *Bothriochloa* típus kompozíciója stabilnak tekinthető, míg a degradált *Festuca* és a *Bromus* típus esetén néhány faj (pl. *Agropyron repens, Filipendula, Teucrium*) frekvenciája erősen megváltozott. A változás valószínűleg szukcesszionális transzformációt jelez. (2) A *fajkombinációk* görbéinek lefutása a degradált *Festuca* típus esetén változott meg a legkevésbé. A változás esetenként jelentős, pl. a *Bromus* típus esetén a 10 frekvens fajra nézve. (3) A *Bothriochloa* típus kivételével (amely kisebb értékekkel rendelkezik) a típusok maximális *FD* értékeikben átfednek egymással. Ha csak a 10 leggyakoribb fajt tekintjük, az átfedés mind a 8 minta között fennáll. (4) Az *LD* maximumértékei a *Bothriochloa* típus mindkét mintájában lényegesen alacsonyabbak, a *Bromus* típus mindkét mintájában magasabbak, mint a maradék két típus esetén, amelyek ilyen alapon nem különíthetők el egymástól. A 10 leggyakoribb fajt tekintetében az átfedés mind a négy típus között teljes. (5) A maximális *Ass* értékek az *LD*-vel megegyezően alakulnak. Az *asszociátum* terepi és random maximumának különbsége a *Festuca* típus esetén mindkét évben jelentősen meghaladja a *Bothriochloa* típusét, azonban a másik kettőtől már nem különböznek ilyen élesen. (6) Összességében elmondható, hogy a mintázat karakterisztikáinak időbeli variációja nem túl nagy. Mind a hét vizsgált típust tekintve a következő eredmények születtek. (1) A legtöbb típusban magas az *FD* értéke, ezért ez a löszgyepekre tipikus jelenségnek tűnik. Valamivel kisebb *FD*-vel a *Bothriochloa* és a *Stipa* típus rendelkezik. (2) Mindegyik típusban jelentős a térbeli szerveződés mértéke. A relatív asszociátum az 1%-nál gyakoribb fajok esetén 0.3 és 2 bit közötti. (3) Mivel mind az *FD*, mind az *Ass* értéke magas a randomizált mintázatok esetén is, a texturális kényszerek (abundanciális relációk) fontos összetevői a mintázat szerveződésének. (4) A térbeli dependencia *(Ass)* a szukcesszionálisan átmenetinek tekinthető *Chrysopogon* és *Bromus* típusban a legerősebb (HOCHSTRASSER 1995).

A *Festuca* és a *Bothriochloa* típus különböző állományaira vonatkoznak azok a vizsgálatok, amelyekben a fajok funkciós csoportjainak térbeli szerveződését elemezték (BARTHA *et al.* 1998b). A mezofil és xerofil csoportok között negatív asszociáltságot mutattak ki, az egyéves kétszikűek és efemer fajok is általában elkülönülnek az évelő kétszikűektől. A *Brachypodium*-os gyepek három típusa által alkotott szukcessziós sorban a koalíciós szerkezet átalakulását elemzi VIRÁGH – BARTHA (1998a, 1998b). Megállapítják, hogy az erdő-típusban csak pozitív páros asszociáltságok léteznek, az átmeneti-típus rendelkezik a legtöbb szignifikáns, számban hasonló pozitív és negatív kapcsolattal. A

sztyepp-típus negatív és pozitív kapcsolatainak száma szintén közel ugyanannyi, de kevesebb, mint az átmeneti-típusban. A koalíciós struktúra mindhárom esetben komplex, jól elkülöníthető koalíciók nem jönnek létre, ellentétben pl. a homoki gyepek néhány tagból álló egyszerű koalicióival (vö. MARGÓCZI 1995). Az összes szignifikáns asszociáltságnak a lehetséges maximumhoz viszonyított aránya a sztyeppesedés során csökken. Ez az arány azonban viszonylag alacsony (10–14%), ami a fajok közötti diffúz kompetícióra utal. A sztyeppesedési folyamat során a *Brachypodium* klónok életképessége csökken, ami a mikroklimatikus adottságok és lokális kolonizációs lehetőségek változását eredményezi, és ez vezethet a fajkészlet és a koalíciós struktúra fokozatos átalakulásához.

A löszgyepek és a homoki gyepek *(Festucetum vaginatae)* összehasonlítása során kiderült, hogy a löszgyepek bizonyos tekintetben koordináltabbak (BARTHA *et al.* ap. BARTHA 2000). A maximális *Ass* és maximális *FD* állapotterében ugyanis a löszgyep állományok pontjai kisebb tartományon belül helyezkednek el. Hasonlóképp kisebb a pontok szóródása az előbbi két változó *térléptéke* által alkotott fázistérben is. Mindez arra utal, hogy a zonális löszgyep önmagát nagyobb pontossággal reprodukálja, szabályozottsága jobb. Figyelemre méltó ugyanakkor az a megfigyelés, miszerint a *Salvio – Festucetum rupicolae* kevésbé zavart állományaiban csak viszonylag gyenge interspecifikus asszociáltságok mérhetők, míg a degradált állományokban erősek, és koalíciók is kialakulnak (OBORNY *et al.* ap. OBORNY 2000). A szerző szerint „óvatosságra int, hogy a nagy földrajzi skálán koordináltnak bizonyuló, tehát erősen szűrő társulás belül, a saját fajokkal szemben meglehetősen 'liberális' lehet". „Az adott környezethez hosszú ideje adaptálódott, komoly evolúciós múlttal rendelkező közösségek tájléptékben lehetnek erősen koordináltak, de belül, finom tér- és időskálán nincsenek feltétlenül 'agyonszabályozva'" (OBORNY 2000).

1.4.4. KONKRÉT MIKROCÖNOLÓGIAI KÉRDÉSEK ÉS CÉLKITŰZÉSEK

Az irodalmi áttekintés alapján a löszvegetáció mikrostruktúrájának ismeretében felfedezhető számos hiány, amelyek alapján a fő célkitűzések kijelölhetők. Egyrészt még nem dokumentált a lösznövényzet primer szukcessziója mint szünmorfogenezis. Bár a különböző degradált löszgyep típusokról rendelkezünk részletes információkkal, a degradálódás folyamata lépésről lépésre még nem jellemzett. Összehasonlító tanulmányok szükségesek az északias és a délies kitettségű völgyoldalak eltérő mikroklimatikus adottságai által eredményezett makrocönológiai eltérések kisléptékű mintázati tulajdonságainak feltárására. Vizsgálandó e kétféle típus közötti térbeli átmenet is.

Mindezek alapján – párhuzamban a makrocönológiai problémákkal – megfogalmazhatók azok a legfontosabb kérdések és feladatok, amelyek megválaszolásához részben az ***1.3.3. fejezetben*** bemutatott vizsgálati szituációk teremtik meg az alapot.

1. Legalább részben megoldandók az ***1.4.1. fejezetben*** bemutatott metodikai problémák. *(3.3.1.)*
2. A löszvegetáció primer szukcessziója során megfigyelhető-e a términtázat komplexitásának és szervezettségének növekedése? A szukcesszió milyen trajektóriákat rajzol ki a karakterisztikus függvények, és azok karakterisztikus áreái alkotta állapottérben? Mennyiben hasonló ez a dinamika a más alapkőzeten megfigyelt primer szukcesszióhoz? *(3.3.2.)*
3. Az északias és a délies kitettségű völgyoldalak fiziognómiailag, fajkészletben és texturálisan erősen különböző cönotaxonjai mutatnak-e különbséget mikrocönológiai jellegekben, vagyis elsősorban a szünkrétikus függvények értékeiben és azok térbeli skálázottságában? *(3.3.3.)*
4. A mintázati szervezettségben való részvételük alapján hogyan viselkednek a makrocönológiai (***1.3.3. fejezet*** **2.** kérdés) és a növényföldrajzi (***1.2.4. fejezet*** **8.** kérdés) fajcsoportok? *(3.3.3.)*
5. Amennyiben az előzőekben vizsgált attribútumokban jelentős eltérés mutatkozik, hogyan megy végbe e jellegek egymásba való átmenete a két cönotaxon közötti kitettségi gradiens mentén? Kimutatható-e a cönoton (vö. ***1.3.3. fejezet*** **12.** kérdés) e változók alapján? *(3.3.4.)*
6. A legelési gradiens által eredményezett degradálódás mely karakterisztikus mikrocönológiai állapotparaméterekkel követhető nyomon? Milyen különbség mutatkozik e változók értékében a kétféle kitettségű gyeptípus leromlása során? *(3.3.5.)*

2. ANYAG ÉS MÓDSZER

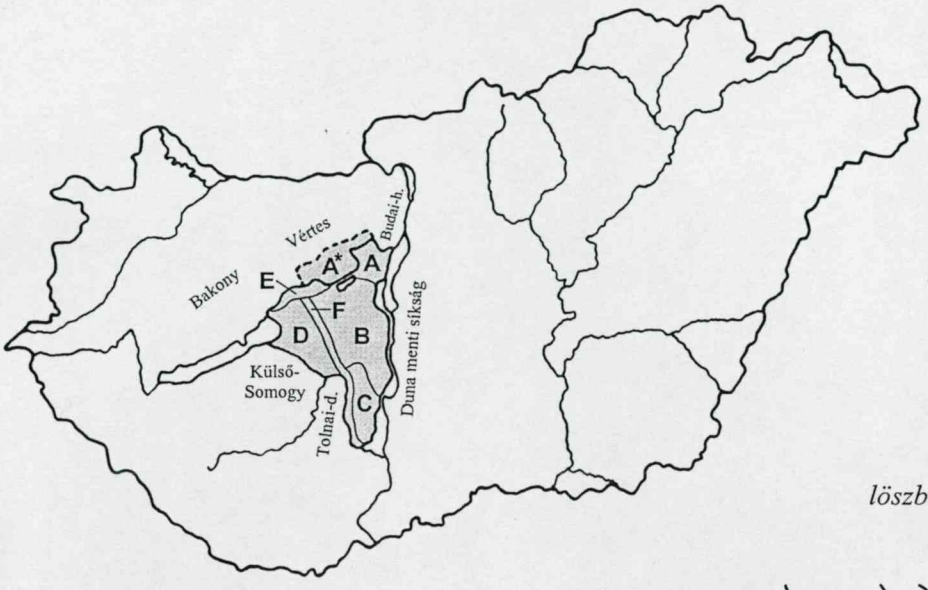
2.1. A MEZŐFÖLD ÁLTALÁNOS TERMÉSZETFÖLDRAJZI VONÁSAI

2.1.1. GEOLÓGIAI ÉS GEOGRÁFIAI JELLEMZÉS

A Mezőföld morfológiai és geológiai szempontból nem tekinthető a szoros értelemben vett Alföld részének. Tektonikus mozgásokkal kiemelt, összetöredezett pannon táblarögökből álló löszborította dombvidék, a Dunántúl egyéb területeitől is eltérő természetföldrajzi arculatú önálló geomorfológiai tájegység. Mint a tágabb értelemben vett Alföld legnyugatibb középtája, összekötő lépcsőfok a Dunántúli-dombság felé (ÁDÁM *et al.* 1959, 1967). Átmeneti jellege megmutatkozik tengerszint feletti magassági viszonyaiban is, mivel legalacsonyabb völgysíkjai nem érik el a 100 m-t, ugyanakkor jelentős része emelkedik 150 m fölé, s több pontja meghaladja a 200 m-t is. (Az Alföld közepes tengerszint feletti magassága 108.5 m.)

Határainak kijelölése az északnyugati részeket kivéve egyértelmű *(2.1.A. ábra)*. Keleten a *Duna-völgy* választja el az *Alföld* többi részétől, délen és délnyugaton a *Sió-völgy* határolja, majd a Balaton partvidéke övezi Siófok és Fűzfő között. ÉNy felé a *Dunántúli-középhegységig* húzódik, ám míg a *Bakony* alatt a *Sárrét* széle határozottan meghúzható, és a *Tétényi-fennsík* is egyértelműen már a szomszédos tájegység részének tekinthető, addig a *Vértes* és a *Gerecse* irányában elmosódnak a határai. A tágabb értelmezés a pannon és negyedidőszaki üledékek összefüggő felszíni jelenléte alapján a Mezőföld részének tekinti a *Velencei-hegységtől* északnyugatra elterülő vidékeket is (ÁDÁM *et al.* 1959), míg az elfogadottabb nézet szerint az *Etyeki-dombvidék*, a *Lovasberényi-hát*, a *Zámolyi-medence* és a *Sörédi-hát* már nem képezi a Mezőföld részét (PÉCSI 1989).

Bár a tájegység általános földrajzi képét dombvidéki jellege határozza meg, sem fejlődéstörténetileg, sem szerkezetileg nem tekinthető egységesnek. A mintegy 4400 km^2 területű tájegység néhány nagyobb tájrészből, ezek mindegyike pedig számos kistájból tevődik össze *(2.1.A–B. ábra)*. A tájrészek általános jellemzői ÁDÁM *et al.* (1959) és PÉCSI (1989) alapján: (A) Az *Észak-Mezőföld* valódi dombvidék, aprólékosan feldarabolt pannon táblarögeit többnyire lösz fedi. Ez a lösztakaró azonban vékony, így helyenként kibukkan alóla a harmadkori tengeri üledék (székesfehérvári *Aszal-völgy*, érdi szakadópart). (B) Legtagoltabb felszínű a központi helyet elfoglaló *Közép-Mezőföld*. Itt megfigyelhetők a lösz karsztosodásának fiatalabb és idősebb képződményei (löszdolinák, uvalák, eróziós-teraszos völgyek, komplex képződésű völgyrendszerek, stb.). A felszínt teljesen behálózzák a kisebb-nagyobb mélyedések. A völgyek lefutását a tektonikai vonalak előrejelezték, így alakult ki nagyjából ÉNy–DK-i irányultságuk. A Duna mentén meredek szakadóparttal végződik. (C) A *Dél-Mezőföld* nagy része az *Ős-Sárvíz* hordalékkúpja, homokbuckákkal tagolt terület. Kisebb löszhátak itt is előfordulnak (pl. *Györkönyi-hát*), a felszíni alapkőzet azonban többnyire homok. (D) A *Nyugat-Mezőföld* a tájegység legegységesebb, de morfológiai formákban legszegényebb része, amely a Sárvíztől nyugatra helyezkedik el. Peremeiről azonban (főleg a Sárvíz- és a Sió-völgye felől) kiterjedt völgyrendszerek vágódtak a belseje felé (pl. Simontornya–Ozora környékén). (E) A *Sárrét* alacsony fekvésű, vízjárta medencéjével, lápos talajaival jól elkülöníthető egységet alkot. Lösz előfordulásával itt nem lehet számolni. (F) A *Sárvíz-völgy* 5–7 km széles sávja *Közép-* és *Nyugat-Mezőföld* löszplatója közé ékelődik be, majd a Sió-völgyével egyesülve a *Dél-Mezőföld* nyugati határát képezi.



A)

A Mezőföld elhelyezkedése, főbb részei és a szomszédos tájegységek

B)

A Mezőföld vízhálózata, löszborította térségei és azok kistájai

A Mezőföld részei:

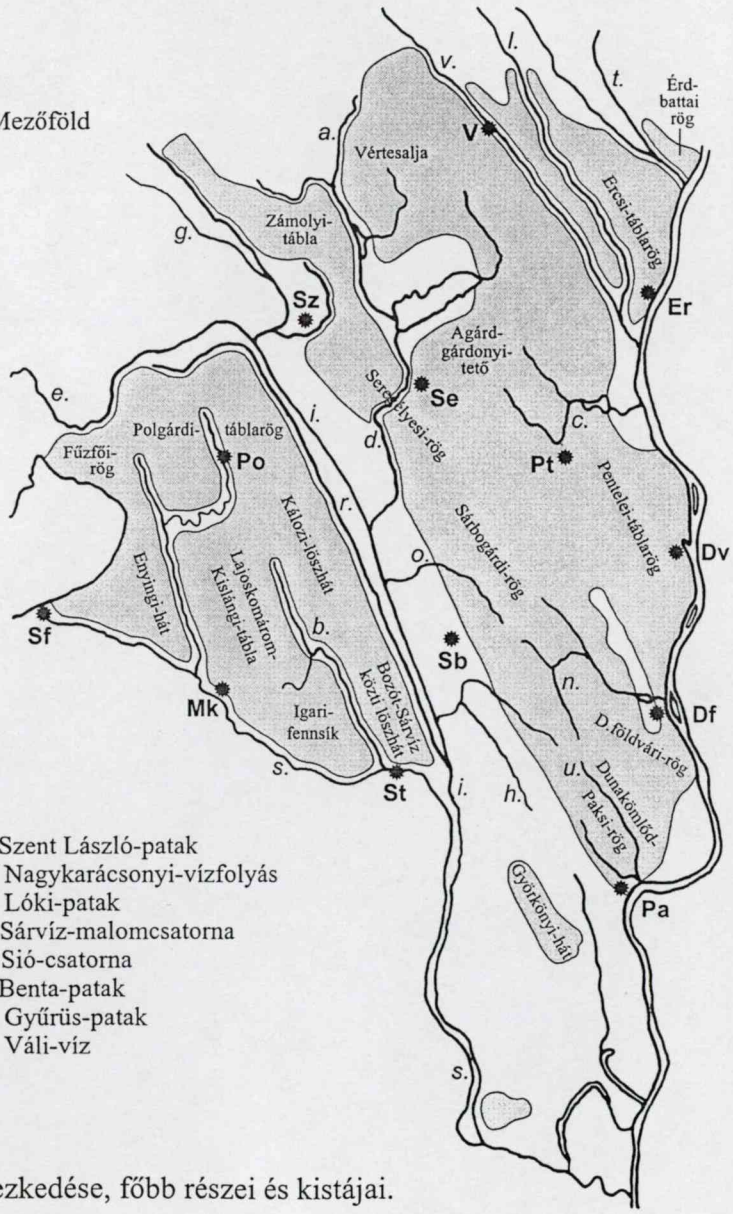
A : Észak-Mezőföld
A* : tágabb értelemben vett Észak-Mezőföld
B : Közép-Mezőföld
C : Dél-Mezőföld
D : Nyugat-Mezőföld
E : Sárrét
F : Sárvíz-völgy

Jelölt települések:

Df : Dunaföldvár
Dv : Dunaújváros
Er : Ercsi
Mk : Mezőkomárom
Pa : Paks
Po : Polgárdi
Pt : Perkáta
Sb : Sárbogárd
Se : Seregélyes
Sf : Siófok
St : Simontornya
Sz : Székesfehérvár
V : Vál

Jelölt vízfolyások:

a.: Császár-patak
b.: Bozót-patak
c.: Cikolai-vízfolyás
d.: Dinnyés-Kajtori-csatorna
e.: Séd
g.: Gaja
h.: Hardi-ér
i.: Sárvíz
l.: Szent László-patak
n.: Nagykarácsonyi-vízfolyás
o.: Lóki-patak
r.: Sárvíz-malomcsatorna
s.: Sió-csatorna
t.: Benta-patak
u.: Gyűrüs-patak
v.: Váli-víz



2.1. ábra. A Mezőföld elhelyezkedése, főbb részei és kistájai.

Összességében megállapítható, hogy lösz alapkőzet elsősorban *Észak-*, *Közép-* és *Nyugat-Mezőföld* felszínét fedi (***2.1.B. ábra**:* szürke szín). A három tájegység közötti eltérés legfőbb oka az, hogy a Mezőföld északnyugati–északi részében csak a glaciálisok későbbi periódusaiban következett be a hulló por felhalmozódása és lösszé alakulása, míg a központi részeken és a délkeleti vidékeken a jégkorszak elejétől nagyjából folyamatos volt. Míg Paksnál igen mély, mintegy 60 m vastag löszréteg halmozódott fel, addig a Vértes alatti területeken sokszor még a tíz centimétert sem éri el.

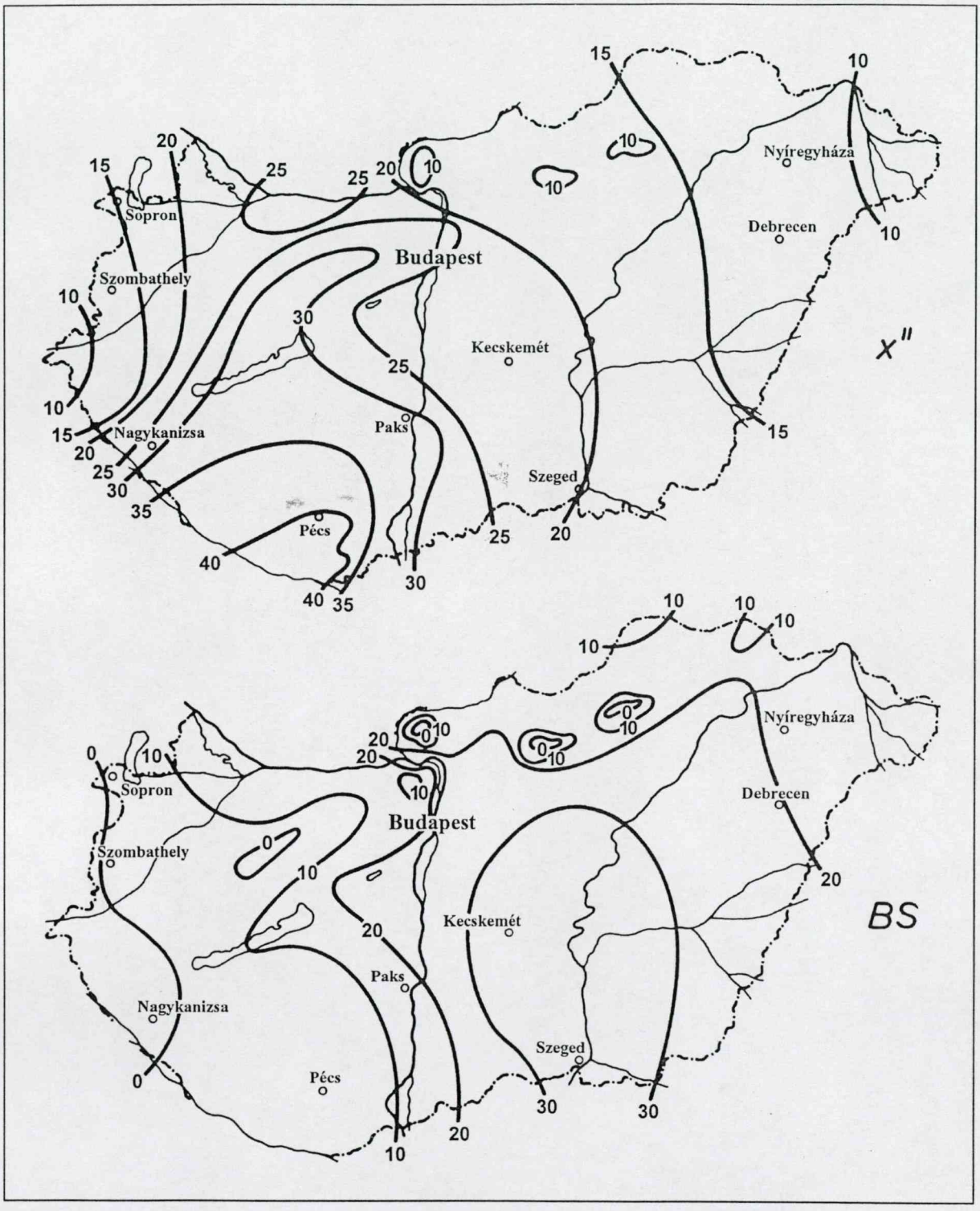
A *lösz* alapanyagát, a jégkorszaki gleccserek végmorénáinak hordalékából származó finom port a keleti szelek szállították a Mezőföld területére. A sakktáblaszerűen feldarabolódott, és különböző magasságokra kiemelt pannon táblarögök csapdaként fogták meg a hulló port, és megakadályozták, hogy a légáramlatok tovább vigyék. A por megkötésében a növényzet, az akkor elterjedt *hideg löszpuszta* vegetáció is szerepet játszott. A hűvös, száraz klímában pedig megkezdődött e kőzetliszt lösszé alakulása. A kb. 10–50 μm átmérőjű, túlnyomóan kvarcból álló szemcsék összecementálódását az általában jelentős mennyiségű (1–20%) karbonáttartalom tette lehetővé (PÉCSI 1993).

A lösztérségre jellemző *völgyek* kialakulása a lösz alapkőzet lepusztulási jelenségeivel, elsősorban *karsztosodásával* kapcsolatos. A csapadékvíz beszivárgása után a benne oldott légköri széndioxid szénsavként oldani kezdi a löszszemcséket összeragasztó mészhártyát. A kőzet szerkezete ezáltal fellazul és megbomlik, így a felszín alatt, vagy a felszínen szivárgó vizek magukkal ragadják a szemcséket. A lösztábla belsejében üregek, a felszínén pedig kisebb-nagyobb árkok alakulnak ki. Az üregek beszakadásával, az árkok mélyülésével, és a felszíni erózió egyre erősebbé válásával kialakulnak a löszvölgyek. A mélyebb fővölgyekből a löszplatóba újabb és újabb mellékvölgyek vágódnak bele, miközben az erózió a talaj és az alapkőzet jelentős mennyiségét távolítja el. A végeredmény a löszplatók hullámos felszínébe bemélyedő elágazó *völgyrendszerek* változatos világa. A völgyek lefutási irányát legtöbbször az ÉNy–DK-i fő, és az erre merőleges mellék törésvonalak determinálták, amelynek a következménye egyes völgyrendszerek zegzugos, derékszögű megtörésű haladási iránya lett. A löszplató síkja és völgytalp között akár 60–70 m-es szintkülönbség is lehet, a völgyoldalak meredeksége pedig elérheti a 40–45°-ot. *Löszpiramis* ott jön létre ahol a fővölgyből egymáshoz közel két mellékvölgy vágódik hátra, és köztük a gerinc csonkakúp-szerűen kipreparálódik. A Duna és a Balaton partjánál a víz alámosó tevékenysége miatt *szakadópartok* jöttek létre. (Kenese és Érd szakadópartjai elsősorban pannon agyagból állnak.) A *löszmélyút* kialakulásának feltétele a rendszeres, évtizedekig tartó, állandó nyomvonalú úthasználat (BORSY 1993).

Részben a lösz változatos felszíni formakincse tette lehetővé azt, hogy a rajta kialakuló löszvegetáció azonos makroklimatikus viszonyok között is több típusra differenciálódjon. Másrészt szinte kizárólag csak a meredek völgyoldalakon maradhatott fenn a természetes növényzet, mivel a kitűnő csernozjom talajú löszfennsíkok már régóta műveltek. A Mezőföld geomorfológiai adottságai az első megtelepedő embercsoportok térbeli eloszlását is meghatározta. Az egykori (főleg bronzkori) *földvárak* elsősorban a löszplató peremein sorakoztak, ahol kedvező rálátás nyílott a folyók síkjára, és a víznyerő helyek is közel voltak. A földvárak később – nem felszántható változatos felszínük folytán – az ősi vegetáció refúgiumaivá váltak *(*vö. ***1.2.2. fejezet)**.

2.1.2. KLIMATIKUS ADOTTSÁGOK

A Mezőföld éghajlata is átmeneti az Alföld, valamint a Dunántúl középhegységi és dombvidéki tájai között. Az évi középhőmérséklet 10–11°C között alakul, a déli és keleti részek a melegebbek. A januári középhőmérséklet –1.5°C és –2°C között várható, a téli hideg nyugatról kelet felé haladva fokozódik, akárcsak a téli napok száma (25–30 nap). A nyári meleg szintén keleti irányban erősödik (21–22°C júliusi középhőmérséklet, 15–25 hőségnap), így megállapítható, hogy a kontinentalitás kelet felé növekszik (PÉCZELI 1967). Ezt támasztja alá a csapadék területi eloszlása is: az évi összeg DK-en alig éri el az 500 mm-t, míg ÉNy-i határain, valamint a Dunántúli-dombvidékkel határos peremén megközelíti a 600 mm-t. Az éghajlati vízhiány évi összege a keleti részeken meghaladhatja a 350 mm-t, viszont nyugat felé 200 mm-re csökken (PÉCSI 1989).



2.2. ábra. A szubmediterrán csapadékjárási típus (x''), és a sztyeppévek gyakorisága (BS) Magyarországon. (BORHIDI 1981 alapján.)

Megállapítható, hogy több klimatikus paraméter mutat ÉNy–DK-i irányú folyamatos változást a Mezőföldön belül. A Velencei-tótól DK-re megfigyelhető egy szárazabb, melegebb terület, amely az Alföld felől nyúlik be, s legerősebben Dunaújváros–Nagyvenyim környékére terjed ki (HAJÓSY 1959). A *Zólyomi-féle klímastatisztika* (ZÓLYOMI 1958) alapján a szubmediterrán *jellegű* évek (x'', x''f, BSx'') együttesen 43%-ot tesznek ki, szemben pl. a Tiszavidékre jellemző 32%-kal (ZÓLYOMI *et al.* 1997). Ez azonban csak átlagos jellemvonás, mert a szubmediterrán csapadékjárási típus (x'') az évek 30%-ában jelentkezik a Mezőföld nyugati, és kevesebb, mint 25%-ban a keleti régióiban, míg a sztyeppévek (BS) gyakorisága 25%, illetve 15% körüli a keleti peremvidékek javára (***2.2. ábra***, BORHIDI 1981). A *klímazonális növénytakaró térképen* megfigyelhető, hogy a Mezőföld teljes egészében az erdőssztyepp-öv része, de ezen is látható, hogy a *szemiariditási index* a Duna mentén a 3 helyett már az 5 értéket veszi fel (BORHIDI 1961; PÉCSI 1989; SOÓ 1965).

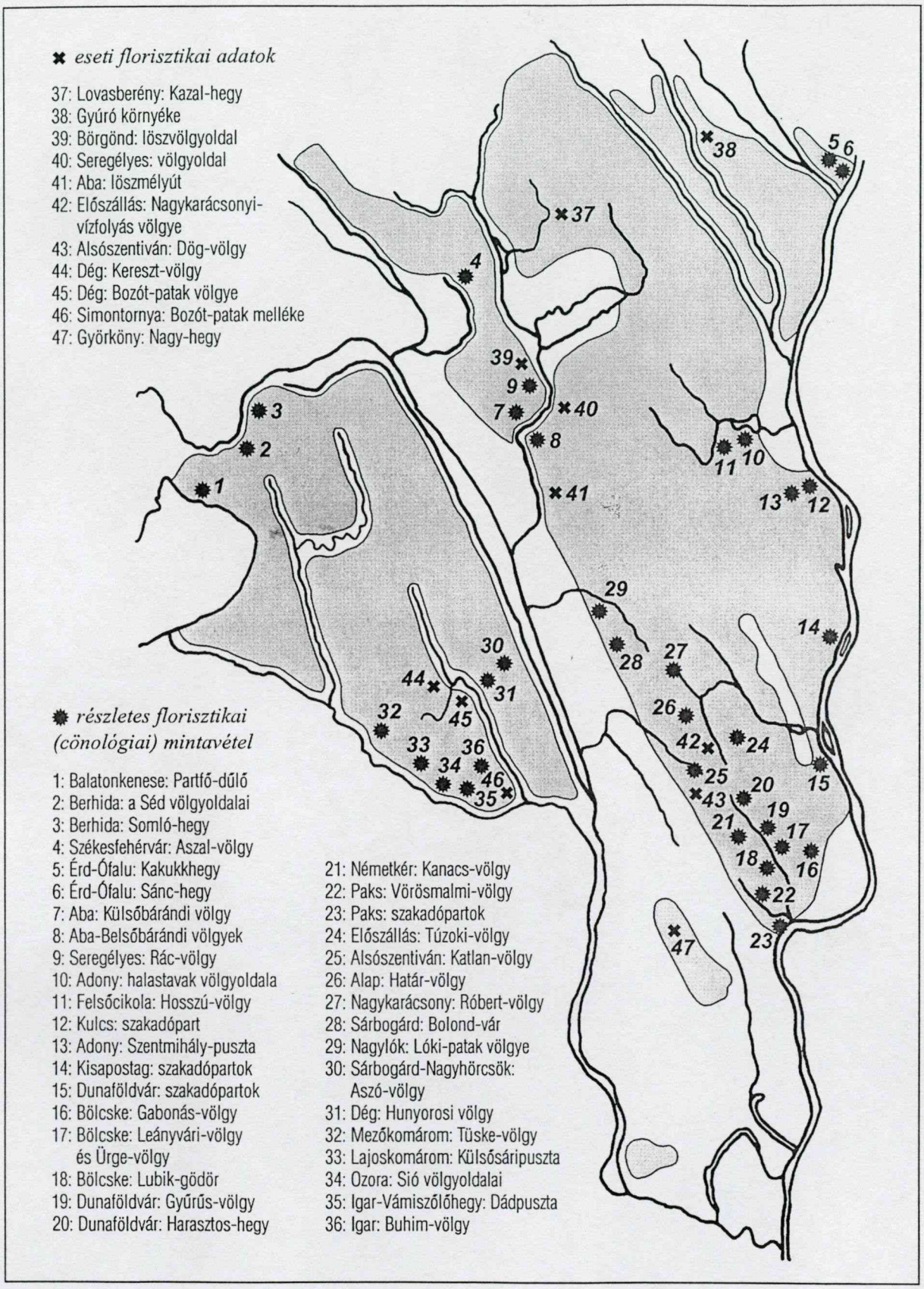
2.2. A MINTAVÉTELI TERÜLETEK

A Mezőföld löszvidékeiről az 1980-as évek közepétől kezdtem el florisztikai és cönológiai adatokat gyűjteni, melyek összesen 47 mintavételi helyről származnak ***(2.3. ábra, 2.1. táblázat)***. 36 területről készítettem részletes fajlistát, ezek közül 17 helyről klasszikus cönológiai felvétel, és 8 helyről mikrokvadrátos transzekt is rendelkezésre áll. A mintavételi helyek mindegyike löszvölgyben, vagy szakadóparton és környékén található, hiszen a természetes löszvegetáció fennmaradására csak ezeken a helyeken volt lehetőség. Mivel a völgyek eloszlása a Mezőföld löszterületén nem egyenletes, ezért a mintavételi pontok sem fedik le egyenletesen a tájegységet. A völgyek florisztikai adatgyűjtés céljára történő kijelölésében szerepet játszott azok minél természetesebb állapota is, így jónéhány ismert, de erősen degradált növényzetű völgy nem került feldolgozásra. Megemlítendő, hogy a völgyek botanikai felfedezése még folyamatban van, ezért sem lehetett teljeskörű a mintavétel. (Az Észak-Mezőföldi részek részletes felmérése a közelmúltban kezdődött el, vö. SZERÉNYI 2000.)

Mivel az egyes mintavételi helyek természetföldrajzi adottságai jelentősen eltérnek, és a különbségek, lokális specialitások kihatással vannak a florisztikai változatosságra is, ezért fontos ezeket az adottságokat röviden ismertetni. A 36 alaposabban tanulmányozott mintaterület geológiai és geomorfológiai sajátságait az alábbiakban adom meg (részben ÁDÁM *et al.* 1959 alapján), ugyanakkor kitérek vegetációjuk általánosabb (pl. degradáltsági) tulajdonságaira is. Csoportosításuk az egyes tájrészekhez való tartozásuk alapján történt. (Lásd még: ***2.1. táblázat, 2.1.*** és ***2.3. ábra***.)

A *Nyugat-Mezőföld* északi részén elhelyezkedő *Fűzfő–küngösi-táblarög* nagy részét pannon üledékek (agyag, homok, homokkő) építik fel, amelyre csak vékony rétegben települt lösz. Kenesénél a táblarög 70–80 m-rel emelkedik a Balaton vízszintje fölé, és meredek szakadópartban végződik. A szakadópart és közvetlen környéke (Partfő) került bele az *1.* mintába, ideértve a Balatonkenesei Tátorjános Természetvédelmi Területet is *(Balatonkenese: Partfő-dűlő és szakadópart)*. A növényzet a platón eléggé leromlott, itt kiskertek is sorakoznak. A táblaröghöz tartozik a *2.* mintavételi terület is *(Berhida: a Séd völgyoldalai)*, amely közvetlenül Berhida déli határában, a *Séd* fölött keleti irányban emelkedő völgyoldalakat foglalja magába. Az ÉNy–Ny-i kitettségű, pannon homokos-agyagos rétegekből felépülő oldalban néhány kisebb mellékvölgy vágódott hátra; a lejtőkön cserjések és sztyepprétek tenyésznek. Berhidától ÉK-re emelkedik a 167 m magas kicsiny pannon rög, a *Somló*, amely már a *Polgárdi-táblaröghöz* sorolandó. A pannon homokos-agyagos üledékek között kavicsrétegek és homokkőpadok is megtalálhatók, amelyeket a *Somló* ÉK-i oldalán húzódó mély *Somló-völgy* helyenként átvág *(3., Berhida: Somló-hegy és környéke)*. Néhol épebb, máshol eléggé degradált lösznövényzet figyelhető meg.

Az *Észak-Mezőföldhöz* tartozó *Zámolyi-tábla* alapja pannon üledék, mely északi részén vékonyabb löszös üledékekkel borított. A Székesfehérvártól északi irányban elhelyezkedő, ÉÉK–DDNy lefutású *Aszal-völgybe* a felső végénél ÉK-i irányból torkollik be az elágazó *Rác-völgy (4., Székesfehérvár: Aszal-völgy és Rác-völgy)*. A becsatlakozása közelében egy kisebb feltárásban jól láthatók azok a pannon homokkő rétegek, amelyeket csak néhány centiméter vastagságú lösztakaró fed. A lösztakaró helyenként felszakadozik, másrészt foltokban a Vértesből lehordódott dolomit- és kvarckavics takarja. A *Rác-völgy* lejtőinek nagy részét akáccal telepítették be, de közéjük spontán módon őshonos cserjék települtek be, s ezek alatt az erdei lágyszárú fajok fennmaradhattak. A fás részek között sztyepprét foltok helyezkednek el. Az *Aszal-völgy* nyílt terület, egykor erősen legeltették.



2.3. ábra. Mintavételi helyek a Mezőföld löszvegetációjából.

2.1. táblázat. Mintavételi helyek a mezőföldi löszvegetációból. A mintavétel típusa: **F**: fajlista, **C**: klasszikus cönológiai felvétel, **M**: mikrokvadrátos transzekt (vagy négyzetrács), **R**: csak bizonyos fajok és vegetációs típusok regisztrálása.

Ssz.	*Település*	*Mintavételi hely*	*szakadó-part társulás*	*xerofil sztyepp-rét*	*erdős-sztyepp-rét*	*cserjés vagy erdős folt*
1	Balatonkenese	Partfő-dűlő és szakadópart	F	F		
2	Berhida	a Séd völgyoldalai		F	F	R
3	Berhida	Somló-hegy és környéke		F	F	R
4	Székesfehérvár	Aszal-völgy és Rác-völgy		F C	F C	F
5	Érd-Ófalu	Kakukkhegy lejtői		F	F	F
6	Érd-Ófalu	Sánc-hegy és szakadópartok	F	F		
7	Aba	Külsőbárándi (Határ-)völgy		F C	F	
8	Aba	Belsőbárándi völgyrendszer		F C M	F C M	
9	Seregélyes	Rác-völgy		F	F	
10	Adony	Líviai-halastavak fölötti völgyoldalak			F	
11	Felsőcikola	Hosszú-völgy Perkáta felé		F		R
12	Kulcs	szakadópart és környéke	R	F C M	F C	
13	Adony	Szentmihály-puszta		F C M		
14	Kisapostag	szakadópartok és löszoldalak	F M	F		R
15	Dunaföldvár	szakadópartok és környékük	F M			R
16	Bölcske	Gabonás-völgy		F C		
17	Bölcske	Leányvári- és Ürge-völgy		F C		
18	Bölcske	Lubik-gödör		F	F C	R
19	Dunaföldvár	Gyűrűs-völgy és kis mellékvölgyei		F C	F	R
20	Dunaföldvár	Harasztos-hegy környéki völgyek		F		F C
21	Németkér	Kanacs-völgy és mellékvölgyei		F C	F C	R
22	Dunakömlőd	Vörösmalmi-völgy		F C		
23	Paks	szakadópartok	F M	F		
24	Előszállás	Túzoki-völgy		F	R	R
25	Alsószentiván	Katlan- és Hangosi-völgy		F	F C	R
26	Alap	Határ-völgy		F	F	
27	Nagykarácsony	Szarvaspusztai Róbert-völgy		F C M	F C	R
28	Sárbogárd	Bolond-vár és környéke	F C	F	F C	R
29	Nagylók, Kislók	Lóki-patak völgye		F		R
30	Sárbogárd	Nagyhörcsöki Aszó-völgy		F C	F C	R
31	Dég	Hunyorosi völgy		R	F	R
32	Mezőkomárom	Tüske-völgy	R	F		R
33	Lajoskomárom	Külsősáripusztai völgyek		F	F	F
34	Ozora	Sió-völgye fölötti löszoldalak		F	F	
35	Vámiszőlőhegy	Dádpusztai völgyek		F	F C M	F
36	Igar	Buhim-völgy		F	F	
37	Lovasberény	Kazal-hegy		R		
38	Gyúró	a falu környékének löszvölgyei		R		R
39	Börgönd	löszvölgyoldal		R		
40	Seregélyes	Dinnyés-Kajtori csatorna völgyoldala		R		
41	Aba	löszmélyút		R		R
42	Előszállás	Nagykarácsonyi-vízfolyás völgye		R		
43	Alsószentiván	Dög-völgy		R		
44	Dég	Kereszt-völgy		R		
45	Dég	Bozót-patak völgye		R		
46	Simontornya	Bozót-patak melléke		R		
47	Györköny	Nagy-hegy		R		

Az *Észak-Mezőföld* legészakkeletibb darabja az *Érd-battai táblarög*, amelynek felszíne a Duna vízszintjétől mintegy 70 m magasra emelkedik ki. Pannon agyagos-homokos üledék alkotja, amely részben lösszel takart. Érd-Ófalutól DK-re meredek, ÉK-i kitettségű oldal határolja, ez a *Kakukkhegy (5., Érd-Ófalu: Kakukkhegy lejtői)*. A meredek oldalakon igen szép sztyepprétek, illetve cserjés-erdős foltok maradtak fenn; utóbbiak a *tatárjuharos lösztölgyes* maradványainak tekinthetők. A *Kakukkhegytől* DK-re, közvetlenül a Duna-meder fölött emelkedik a *szakadópart*, amely tömegét pannon agyagrétegek adják (BOROS 1944). Ez a plató irányában fokozatosan átmegy a *Sánc-hegy* lösztakarójába, amelyen bronzkori földvár sáncainak maradványai figyelhetők meg *(6., Érd-Ófalu: Sánc-hegy és szakadópartok)*.

A *Seregélyesi-rög* már a *Közép-Mezőföld* területére esik. A rög vastag lösztakarójába bevágódott, ÉÉK–DDNy lefutású, kb. 1.5 km hosszú, csak igen kicsiny mellékvölgyekkel tagolt, a *Dinnyés–Kajtori-csatorna* síkjába nyíló löszvölgy jelenti a *7.* mintaterületet, ez a *Külsőbárándi (Határ-)völgy*. Területén egykor intenzív legeltetés folyt. A csatorna átszeli a *Seregélyesi-rögöt*, hosszú völgyet alakítva ki benne. Ennek a völgynek Belsőbáránd település határában a csatorna bal partján emelkedő oldalai megőrizték az eredeti löszvegetáció maradványait, így itt is mintavételre került sor *(8., Aba-Belsőbárándi völgyrendszer)*. A fővölgyből sorozatban több mellékvölgy vágódott hátra a platóba, amelyek közelítőleg ÉNy–DK-i lefutásúak. Maga a fővölgy kanyarodik, így mintavételezett oldalai északiból nyugati kitettségbe mennek át. Szintén a *Seregélyesi-rög* egyik völgye a *Rác-völgy*, Seregélyestől ÉNy-i irányban. Nagyjából ÉNy–DK-i lefutású, de közben közel derékszögű kanyarokat vesz. Hossza valamivel több, mint 2 km *(9., Seregélyes: Rác-völgy)*.

A *Pentelei-táblarög* keleti pereme közelében, Adonytól nyugatra helyezkednek el a Líviai-halastavak, amelyeket a *Cikolai-vízfolyás* táplál. A tavak fölött helyenként meredek löszoldalak emelkednek, melyeken kisebb foltokban fennmaradt a löszvegetáció *(10., Adony: Líviai-halastavak fölötti völgyoldalak)*. A *Cikolai-vízfolyás* a Líviai-halastavakba torkollása előtt még nagyjából D–É irányban fut, keresztül a *Hosszú-völgyön*. Ennek nyugati kitettségű oldalain, és az ezekbe bevágódott ÉNY–DK-i irányú mellékvölgyek egyes részein találunk löszgyepeket *(11., Felsőcikola-Perkáta: Hosszú-völgy)*. A *Pentelei-táblarög* Kulcsnál meredek oldalakkal és helyenként szakadóparttal törik le a Duna-völgyébe. Fő tömege lösz, de helyenként, így a *12.* mintaterület *(Kulcs: szakadópart és környéke)* egyik völgyoldalában is a lösz rétegsorok közül előbukkan a folyóvízi eredetű homokréteg. Adonytól délre, a 6. sz. főút közvetlen közelében létrehozott Adonyi Gyapjas Csüdfüves Természetvédelmi Terület jelenti a *13.* mintavételi egységet *(Adony: Szentmihály-puszta)*. A lösztáblába itt egykor a Duna egyik fattyúága ékelődött be, mely később kiszáradt; a szelek homokkal töltötték fel, a felszínét átdolgozták, szélbarázdákat vésték bele. A löszös és homokos rétegek vertikálisan váltják egymást. A terület vegetációja eléggé degradáltnak tekinthető. A *Pentelei-táblarög* Kisapostagtól északra részben meredek, részben lankásabb oldalakkal törik le a Duna-völgyére. A partból néhol kisebb völgyek vágódtak be a löszplatóba *(14., Kisapostag: szakadópartok és löszoldalak)*, melyek oldalain nyíltabb és zártabb löszgyepek, valamint cserjés-erdős foltok tenyésznek. A löszpart déli irányban is tovább folytatódik, azonban Dunaföldvárnál már a *Dunaföldvári-rög* részeként. A földvári *Alsó-Öreghegy* mintegy 60 m-rel emelkedik a Duna vízszintje fölé. Keleti peremén is, de a területén kialakult számos löszmélyút oldalában is szakadópartok figyelhetők meg. A szakadópartok és a löszmélyutak környékét foglalja magába *15.* mintahely *(Dunaföldvár: szakadópartok és környékük)*.

A *közép-mezőföldi* löszplató délkeleti irányban a *Dunakömlőd–paksi-rög*ben végződik. Felszínébe komplex keletkezésű (a lösz karsztosodásával, suvadásával és felszíni eróziójával létrejött) völgyrendszerek mélyednek be. Mindegyikük a madocsai Duna-terasz síkjára torkollik. Egyik legészakibb tagjuk a csak kevésbé elágazó *Gabonás-völgy*. Kb. 3.5 km hosszan húzódik ÉNy–DK-i irányban *(16., Bölcske: Gabonás-völgy)*, völgyoldalai jórészt erősen legeltetettek. A legkiterjedtebb, a legtöbb mellékvölggyel rendelkező, és a környék legszebb kifejlődésű völgyrendszere a *Gyűrűsi-völgyrendszer*. Fővölgyének az ÉNy–DK-i lefutású *Gyűrüs-völgy* tekinthető, amelyben a *Gyűrüs-patak* csordogál. Majdnem egy helyről ágazik ki belőle északi irányba a *Leányvári-* és az *Ürge-völgy*, amelyek együttesen jelentik a *17.* mintavételi helyet *(Bölcske: Leányvári- és Ürge-völgy)*. A *Gyűrüs-völgy* alsó szakaszának egy kisebb, meglehetősen izolált nyugati oldalágában történt a *18.* mintavételi hely kijelölése *(Bölcske: Lubik-gödör)*. Északra néző oldala becserjésedett, csak kisebb sztyepprét foltok tarkítják. A *Gyűrüs-völgy* középső szakasza, és a belőle kiágazó kicsiny mellékvölgyek tartoznak a *19.* mintához *(Dunaföldvár: Gyűrűs-völgy)*. Ezeket a lejtőket manapság is rendszeresen legeltetik. A völgy ÉNy-i végével a *Harasztos-hegy* platójába mélyül, itt is számos kisebb-nagyobb völgy alakult ki *(20., Dunaföldvár: Harasztos-hegy környéki völgyek)*. A *Kanacs-völgy* a *Gyűrüs-völgyből* Ny–ÉNy-i irányban ágazik ki, maga is számos mellékvölgyet ereszt *(21., Németkér: Kanacs-völgy és mellékvölgyei)*. Egyes részeit intenzíven, másokat kevésbé legeltetik. A *Vörösmalmi-völgy* is egy hosszú ÉNy–DK-i lefutású völgyrendszer, Dunakömlődnél végződik, növényzete általában közepesen leromlott *(22., Paks-Dunakömlőd: Vörösmalmi-völgy)*,. A *Dunakömlőd–paksi-rög* meredek peremeinél természetes vagy mesterséges szakadópartok jöttek létre (pl. a paksi téglagyár löszfala), ezeket foglalja magába a *23.* minta *(Paks: szakadópartok)*.

A *Sárbogárdi-rög* délkeleti sarkánál, Előszállástól DNy-ra helyezkedik el egy völgyrendszer, amelynek fásítás nélkül maradt részeiről származik a *24.* minta *(Előszállás: Túzoki-völgy)*. Alsószentiványtól Ny–DNy-i irányban számos löszvölgy alakult ki, melyek két nagyobb völgyrendszert alkotnak. Ezek egyike a *Hangosi-völgy*, amelynek északi részét *Katlan-völgynek* nevezik. Itt figyelhető meg egy szép löszpiramis, ami ugyancsak a *25.* minta részét képezi *(Alsószentiván: Katlan- és Hangosi-völgy)*. A *Sárbogárdi-rög* egy kiterjedt völgyrendszerének fővölgyét jelenti a *Nagykarácsonyi Róbert-völgy*. Alaptól ÉNy-ra az *alapi Határ-völgy*

csatlakozik belé, ennek ÉNy-i vége közelében vettem fel a *26.* minta fajlistáját. A *Róbert-völgy* felső szakasza Szarvaspuszta közelében végződik el, s ezeken a részeken – a fővölgy és kisebb mellékvölgyeinek oldalain – maradt meg természetesebb állapotban a löszvegetáció *(27., Nagykarácsony-Szarvaspuszta: Róbert-völgy)*. A *Sárbogárdi-rög* nyugati peremével párhuzamosan, annak közvetlen közelében Kislók mellett egy kisebb löszvölgy húzódik, amely kanyart véve a Sárvíz-völgyébe torkollik. A természetes adottságokat kihasználva a bronzkori emberek földvárat hoztak itt létre, a három irányban izolált platódarabot a déli részén is leválasztva a plató többi részétől. A földvár meredek oldalai, és a szomszédos völgy szakaszai megőrizték a löszflóra ritkább tagjait is, így ezek a részek is mintavételezésre kerültek *(28., Sárbogárd: Bolond-vár és környéke)*. Ettől nem messze, Kislóktól ÉNy felé húzódik a *Lóki-patak völgye* (*29.* mintahely), amely Felsőkörtvélyesnél lép ki a Sárvíz síkjára. Néhány kisebb mellékvölggyel és löszmélyút-szakasszal bír, egyes részei viszonylag jó állapotban maradtak fenn, míg mások az intenzív legeltetés miatt erősen leromlottak, azonkívül akácos telepítésekkel is számolni kell.

A nagyhörcsöki *Aszó-völgy* már *Nyugat-Mezőföld* lösztáblájának a *Bozót-völgy–Sárvíz-völgy közötti löszöshát* nevű részébe vágódott bele. A fővölgy derékszögű kanyarokat vesz (a vetődéseknek megfelelően), valamint néhány mellékvölgy is csatlakozik hozzá. Nyugati vége kerülhette csak el a nagyarányú fásításokat, ez szolgált mintavételül *(30., Sárbogárd-Nagyhörcsök: Aszó-völgy)*. Ettől DNy-ra található az a DK–ÉNy-i lefutású völgy, amely élesen DNy-nak térve Dégnél csatlakozik be a *Bozót-patak* völgyébe *(31., Dég: Hunyorosi völgy)*. A *32.* mintavételre kijelölt hely a *Mezőkomáromi Tüske-völgy* már a *Lajoskomárom–kislángi-tábla* része. A közelítőleg ÉNy–DK-i lefutású fővölgy Mezőkomárom alatt torkollik a Sió-völgybe, miközben számos mellékvölgy csatlakozik hozzá. Nagy részét tájidegen fafajokkal ültették be, növényzete jelentősen degradálódott. A Sió-völgyből ettől DK-re is számos völgyrendszer harapózott hátra, azonban azok már a *Bogárd–igari-löszfennsíkba* mélyedtek. Közéjük tartozik a Külsősáripuszta környékéről induló, és közelítően déli irányba tartó völgyrendszer *(33., Lajoskomárom: Külsősáripusztai völgyek)*. Oldalain kisebb foltokban szép, fajgazdag erdőssztyepprétek tenyésznek, a cserjések árnyékában ritkább erdei lágyszárúak élnek. Ozorától ÉK-re néhány kisebb völgyecske mélyült a löszplatóba, ezek jelentik a *34.* mintát *(Ozora: Sió-völgye fölötti löszoldalak)*. Tőlük keletre csatlakozik be a Sió-völgyébe egy kétfelé ágazó völgyrendszer, melynek nyugati mellékvölgyében maradt fenn épebb állapotban a természetes vegetáció *(35., Igar-Vámiszőlőhegy: Dádpusztai völgyek)*. Egykor intenzíven legeltették, erre utal a meredek völgyoldalak lépcsős felszíne. Egyes részeire akácost telepítettek, de őshonos cserjék is kiterjedt foltokat képeznek, melyek védelmében számos erdei vagy erdőssztyepp növény talált menedéket. Regenerálódott gyepjei szép erdőssztyepprétekké alakultak át. Az *Igari Buhim-völgy* (a *36.* mintavételi terület) pedig annak a völgyrendszernek az északi szakasza, amely több mellékvölgyet magába véve Vámpusztánál éri el a Sió völgysíkját. Nagy részének vegetációja közepesen degradálódott, de épebb löszgyepek is megtalálhatók benne.

2.3. BIOGEOGRÁFIAI VIZSGÁLATOK MÓDSZERTANA

A 47 mintavételi terület közül néhány csak eseti florisztikai adatot szolgáltatott, míg 36 helyről készítettem részletes fajlistát. A fajlisták összeállításához a helyek többségében többszöri mintavétel történt, mely az esetek harmadában elérte a 8 napot. Ugyanakkor minden harmadik mintavételi helyen csak egyetlen napi terepbejárást végeztem, amelyek során azért így is jelentős számú növényfaj került elő; e területek felének fajlistáját irodalmi adatokkal tudtam kiegészíteni *(2.2. táblázat)*.

A fajlistákat *Excel* táblázatba rendeztem, melyben a fajokra jellemző magassági elterjedési adatokat *(VERT)*, flóraelem kategóriákat *(FLE)* és cönoszisztematikai besorolásokat *(COENOS)* is megadtam HORVÁTH *et al.* (1995) és SIMON (1992) alapján. A florisztikai elemzésekhez a fajlistákból kihagytam a szegetális és a ruderális gyomokat, az efemer egyéveseket, valamint az ültetett, főként tájidegen fákat és cserjéket, mivel ezek jelenléte nem az eredeti löszvegetáció biogeográfiai adottságait indikálja. Az előfordulások összesítését mind a mintavételi helyekre *(S)*, mind pedig az egyes taxonokra *(f)* elvégeztem, amelyek alapját képezték a további statisztikai vizsgálatoknak. A mintákat ily módon az alábbi florisztikai és biogeográfiai jellegű paraméterrel jellemeztem: $S_{össz}$: az összes regisztrált faj száma, S_{EL} : az erdei lágyszárúak száma, S_{ES} : az erdőssztyepp fajok száma, *EJ* : a minta erdei és erdőssztyepp fajokban való gazdagságát, erdei karakterét kifejező *erdőjelleg*, amelyet az alábbi módon határoztam meg: $EJ = 2\ S_{EL} + S_{ES}$; S_{KM} : a kollin–montán régióra (a síkságira nem) jellemző fajok száma, S_{Sz} : a szubmediterrán flóraelemek száma, S_{Ko} : a kontinentális elemek száma. A változók összfajszámra vonatkozó relatív értékeit is megadtam *(EJ%, KM%, Sz%, Ko%)*.

2.2. táblázat. A florisztikai adatok forrása. *Mh* = mintavételi hely sorszáma, N_S = a saját terepnapjaim száma, *N* = az irodalmi adatok alapján korrigált terepnapok száma.

Mh	*Saját megfigyelés [év és hónap]*	N_s	*N*	*Irodalom és más közlés*
1	'90: 05, 06, 08; '92: 05; '97: 05; '98: 05; '99: 05, 07	9	10	ZÓLYOMI 1956, SZILI ex verb.
2	'98: 06	1	1	MÉSZÁROS 1997
3	'98: 06	1	1	MÉSZÁROS ex verb
4	'95: 06, 10; '96: 05, 08, '97: 07, 09; '99: 05	10	10	
5	'95: 07; '97: 07	3	8	SZERÉNYI 1997
6	'95: 07	1	6	BOROS 1944, SZERÉNYI 1997
7	'93: 06; '98: 07	2	2	
8	'89: 03; '90: 05; '91: 05; '92: 05; '93: 05, 06; '94: 05, 06; '95: 04, 06; '96: 04, 05, 06, 08; '97: 05, 06, 07, 08, 09; '98: 05, 06, 07; '99: 05	59	59	
9	'97: 07	1	1	
10	'97: 07	1	2	SZERÉNYI 2000
11	'97: 07	1	2	SZERÉNYI 2000
12	'92: 04; '93: 06; '94: 05, 06; '95: 02, 06; '97: 07	8	9	ZÓLYOMI 1956
13	'93: 06; '95: 02, 06; '96: 11; '97: 06, 07	7	7	
14	'92: 04; '94: 05, 06; '95: 06	5	6	LENDVAI ex litt., Somorácz ex verb.
15	'90: 05; '92: 04; '94: 05; '95: 06; '96: 04; '97: 04, 07; '98: 07; '99: 05; 2000: 04	13	14	ZÓLYOMI 1956
16	'90: 05	1	2	FARKAS 1994
17	'90: 05; '91: 05; '94: 03; '96: 07	10	11	FARKAS 1994
18	'97: 05	1	2	FARKAS 1994
19	'90: 04, 05, 07; '91: 05; '92: 04, 05; '94: 03; '95: 04, 06; '96: 07, 10; '99: 05	17	17	
20	'89: 04; '90: 04; '91: 04; '92: 04; '94: 04, 05; '96: 07	8	8	
21	'90: 04, 05; '91: 04, 05; '92: 04; '94: 03, 05, 06; '95: 03; '96: 07; '99: 05	14	14	
22	'90: 05	1	1	
23	'96: 07; '97: 06	2	2	
24	'88: 10; '90: 02; '92: 04; '97: 06	4	4	
25	'88: 07; '89: 03; '90: 02, 03, 05; '91: 05, 06; '94: 03, 05; '96: 04; '97: 03, 05	11	12	FARKAS 1997
26	'95: 06; '96: 05	2	2	
27	'88: 03; '90: 05; '91: 03, 06; '94: 03; '95: 06; '96: 05, 06, 09; '97: 04; '99: 05	17	17	
28	'93: 06; '94: 04, 06, 09; '96: 04, 05, 08, 09	8	8	
29	'90: 05; '91: 06; '96: 04; '97: 03	4	4	
30	'88: 03; '90: 02; '94: 02, 03; '95: 03; '96: 08; '97: 03	7	8	ZÓLYOMI 1956
31	'97: 08	1	1	
32	'95: 07	1	1	
33	'92: 05; '95: 07, 10	3	3	
34	'94: 05	1	1	
35	'94: 05, 06, 09; '95: 04, 06; '97: 07	13	13	
36	'95: 07	1	1	

A mintavételi helyek nem növényföldrajzi jellegű attribútumai közül az összehasonlító elemzésekhez az alábbiak szolgáltak alapul: *T* : a florisztikai mintavétel területe, amely általában nem egyezik meg egy adott löszvölgy teljes területével, mivel abban gyakran ültetett erdőfoltok is megtalálhatók, másrészt a völgyalj is kimaradt, eltérő (általában higro–mezofil) vegetációja miatt; D_{Dk} : a mintaterület távolsága a Dunántúli-középhegységtől, ill. a Velencei-hegységtől való távolság, amennyiben ez az érték kisebb az előbbi távolság háromnegyedénél, D_{Dd} : a mintaterület távolsága a Dunántúli-dombvidéktől, D_{min} : a domb- és hegyvidékektől való legkisebb távolság: az előbbi három érték közül a legkisebb; *N* : az összes terepnapok száma, amely esetén a saját megfigyelési napok számához *(N_S)* ötöt adtam hozzá, ha az irodalomból jelentős számú új faj vált ismertté (két esetben volt ilyen: *5.* és *6.* terület), illetve egyet, ha csak néhány fajjal egészült ki a lista.

A távolságokat és a mintavétel körülményeit jelentő háttérváltozók és a biotikus attribútumok közötti korrelációs kapcsolatot *Spearman-* és *Pearson-féle korrelációs együtthatóval* (r_S *ill.* r_P) egyaránt jellemeztem (szabadsági fokok száma: $\nu = 34$). Mivel összesen csak három változó (az *EJ%*, az *Sz%*, és a *Ko%*) értékei tekinthetők normál eloszlásúaknak *(Shapiro–Wilk-féle W-teszt)*, és így a változópárok együttes eloszlása csak kivételes esetben mutat kétdimenziós normál eloszlást, az r_P alkalmazásának egyik feltétele nem teljesül; mindazonáltal a kétféle korrelációs együttható eléggé hasonló eredményt adott. A szignifikánsnak adódó korrelációk egyszerű ellenpróbája végett kilencszer elvégeztem a fajlistákat tartalmazó eredeti (terepi) adatmátrix értékeinek randomizálását olymódon, hogy mind a fajok összes előfordulásai, mind pedig a minták összfajszámai konstansok maradtak (*random kombináció*, vö. ***2.5.3. fejezet***).

A további statisztikai elemzésekhez a mintavételi helyeket D_{min} értékeik alapján három csoportba soroltam (így még elegendő ismétlés *[m]* állt rendelkezésre mindegyik csoportban):

- D_1: $D_{min} < 10$ km, $m = 11$,
- D_2: $10 \text{ km} \leq D_{min} \leq 20$ km, $m = 19$,
- D_3: $D_{min} > 20$ km, $m = 9$.

A csoportok mintáihoz tartozó növényföldrajzi attribútumok mediánjainak összehasonlítását *Kruskal–Wallis teszttel* végeztem el (*STATISTICA program*: STATSOFT 1995).

Az egyes növényfajoknak a domb- és hegyvidékektől való esetleges távolság-függését szintén a távolsági csoportok segítségével, a fajoknak az egyes csoportokban mért relatív előfordulási gyakoriságai (f_{D1}, f_{D2}, f_{D3}) alapján elemeztem. A fajokat ezen eredmények, valamint az összes mintavételi helyen való relatív előfordulási gyakoriságuk *(f)* alapján *preferencia-osztályokba* soroltam. A jellegzetesen viselkedő fajok közül példaképp néhánynak a mezőföldi elterjedését térképen ábrázoltam. Ezekhez a térképekhez már nem csak a részletes fajlistákat használtam fel, hanem az eseti megfigyelések és az irodalmi közlések adatait is.

A mezőföldi löszvegetációnak a Kárpát-medencén belüli összehasonlító vizsgálata végett hazánk más tájegységeiben tenyésző löszgyepekből is florisztikai és cönológiai mintát vettem. E tájegységek és mintavételi helyek az alábbiak voltak: *Tolnai-hegyhát* (Pálfa: *Öreghegy*, Kisszékely: *Hamarászó-völgy*, Simontornya: *tölgyes tisztásai*); *Külső-Somogy* (Balatonszárszó: *löszdomb*); *Észak-Bácska* (Hajós: *löszoldal*, Császártöltés: *löszoldal*, Nemesnádudvar: *Mély-völgy*, Érsekhalma: *löszvölgy*); *Tokaj-Hegyalja* (Tokaj: *Nagykopasz*, Tarcal: *Temető-oldal*); *Harangod* (Megyaszó: *Hernád-part*, Onga: *Kettőshalom*); *Bükkalja* (Kerecsend: *Lógó-part*), *Gödöllői-dombság* (Isaszeg: *Szarkaberki-völgy*, Pécel: *löszoldalak*); *Békés–Csanádi-hát* (Battonya: *Kistompapuszta*, Királyhegyes: *Csikóspuszta*, Csorvási TT).

A tájtörténeti elemzésekhez egykori katonai felmérések térképeit használtam fel. A térképtári szelvények azonosító kódjai öt mezőföldi völgyrendszerre az alábbiak. Az *I. Katonai Felmérés* esetén (1783 körül): XI-22., XI-23., XII-23., XI-25., XII-25., *II. Katonai Felmérés* (1856-60): XXX-53., XXX-54., XXX-56., XXXI-56., *III. Katonai Felmérés* (1882): 5161/1., 5161/3., 5261/1-4.

2.4. MAKROCÖNOLÓGIAI VIZSGÁLATOK

Makrocönológiai mintavételeket többféle léptékben és elrendezésben a különböző kutatási céloknak megfelelően végeztem. A legfontosabb módszer a vegetációtérképezés, az állomány szintű florisztikai mintavétel, és a hagyományos kvadrátos felvételezés volt. Több esetben a mikrokvadrátos felvételek is alkalmasak voltak arra, hogy a mintavételi egységek összevonásával (másodlagos mintavétellel) a nagyobb térléptékeknek megfelelő jelenségek is vizsgálhatóak legyenek. A különféle célokra szolgáló minták paramétereiről a ***2.3. táblázat*** ad áttekintést. A mintavételi szituációkat, és a minták feldolgozásának módszereit az alfejezetekben részletesen ismertetem.

2.3. táblázat. A makrocönológiai minták jellemzői. *F.m. ssz.* = florisztikai mintavételi hely sorszáma (vö. *2.1. táblázat*), BPP = *Brachypodium pinnatum*.

Vizsgált jelenség	*Mintavétel típusa*	*Mintavételi egységek*		*Minta-terület*	*Mintavételi elrendezés*	*F.m. ssz.*
		mérete	*száma*			
cönotaxonok repetíciója táji léptékben	vegetáció-térképek	felbontás: 5 m × 5 m	5 db térkép	8 ha – 40 ha	völgyrendszerek térképezése	4., 8., 27., 28., 30.
gyeptípusok taxonómiája, morfológiája	kvadrátok	2 m × 2 m	170	Mező-föld szerte	a völgyoldalak homogénnek tűnő nagyobb foltjaiból, többnyire random módon	lásd *2.4. táblázat*
degradálódás texturális fenetikája	fajlisták	0.25 ha – kb. 1 ha	17	2.3 km hosszú fővölgy	az egyes mellékvölgyekből és a fővölgy szakaszairól	8. (Belső-báránd)
	BPP folt-térképe	felbontás: 5 m × 5 m	1 db térkép		a völgyoldalakon végig folyamatosan	
	kvadrátok	2 m × 2 m	66		völgyoldalanként 6 - 6	
erdős-sztyepprét állomány mintázata	kvadrátok	20 cm × 20 cm 40 cm × 40 cm 1 m × 1 m 2 m × 2 m	1250 300 50 10	5 m × 10 m	a kvadrátok négyzethálót alkotnak	35. (Dád-puszta)
gyeptípusok átmenete	kvadrátok	2 m × 2 m	22	200 m hosszú	a kvadrátok vonal mentén egymástól 10 m-re	8.

2.4.1. MINTAVÉTELI MÓDSZEREK

Vegetációtérképezés

A vegetációtérképek készítésének célja egyrészt a természetközeli löszgyepek kiterjedésének megállapítása, másrészt a különböző gyeptípusok táji repetíciójának felmérése volt. Alaptérképként 1:10000 és 1:25000 méretarányú geográfiai térképszelvények, illetve kb. 1:5000 méretarányú fekete-fehér légifotók szolgáltak. A vegetációs egységeket alapvetően az Á-NÉR kategóriák képviselték (FEKETE *et al.* 1997). A löszgyepeket két típusra osztottam: sztyepprétre és erdőssztyepprétre. Az elkülönítés alapja a domináns faj, az erdőssztyepp fajok jelenléte, és a fiziognómiai struktúra volt.

Vegetációtérkép öt völgyrendszerről készült: Székesfehérvár: *Aszal-völgy*, Nagykarácsony: *Róbert-völgy*, Sárbogárd: *Bolond-vár*, Nagyhörcsök: *Aszó-völgy*, Belsőbáránd: *Dinnyés–Kajtori-csatorna völgyrendszere*. A térképek dokumentációja jelen értekezésben az utolsónak felsorolt terület kivételével nem szerepel, eredményeiket azonban itt is felhasználtam (lásd HORVÁTH 1996). Mivel a belsőbárándi völgyrendszer vegetációtérképe több szempontból is elemzésre került, ezért fontos azt e helyütt is közre adni. A sztyepprétek völgyoldalakhoz való viszonyának, az egyes gyeptípusok térbeli ismétlődésének, és a degradálódási gradiens szemléltetésére szolgál. Ez utóbbi végett készítettem el a *Brachypodium pinnatum* állomány-foltjainak térképét is. Alapja a fekete-fehér, 1:5000 méretarányú légifotó, amelyen terepi azonosítással pontosan körülhatárolhatóak a faj tömött gyepű foltjai, amelyek a vegetáció többi részétől világosabb színükkel ütnek el.

Florisztikai mintavételezés

A Belsőbárándi völgyrendszer esetén került sor fajlisták összeállítására. A flóralisták a mellékvölgyek egymással szemközti oldalairól és a fővölgy különböző szakaszairól származnak (lásd még *2.4.4. fejezet*). A mintavételi helyeket a völgyszakaszok középső részein jelöltem ki, így sem a peremek gyomflórája, sem pedig a völgyalj mezofil növényzete nem befolyásolja a mintákat. A fajlisták az egyes mintaterületek homomorf állományairól többszöri terepbejárás során készültek az 1995–1998 közötti időszakban.

Klasszikus cönológiai felvételezés

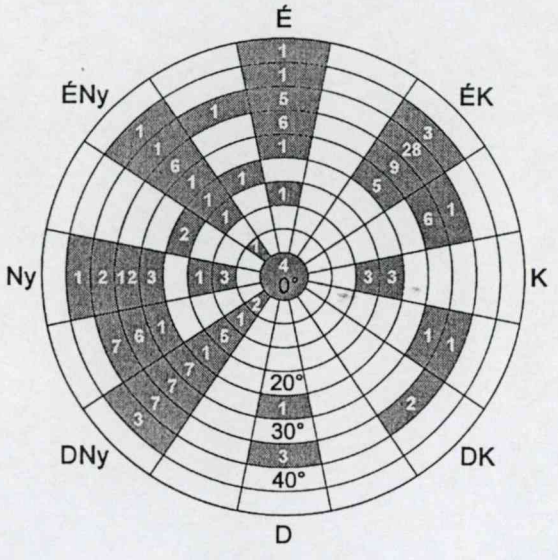
A Mezőföldön összesen 170 cönológiai felvételt készítettem, melyek 17 florisztikai mintavételi helyszínről származnak. Az azonos helyről származó, hasonló lejtőparaméterekkel rendelkező minták csoportokat alkotnak, amelyeket *kóddal* jelöltem; az ezeken belüli minták ismétléseknek számítanak *(2.4. táblázat)*. A kvadrátok mérete 2 m × 2 m. Az egyes fajok *relatív borítási értékeit* becsültem meg *(B%)*. A felvételek elkészítésére legkorábban május végén került sor, legkésőbbi mintavétel pedig szeptember első feléből származik, amikor a vegetáció még jó állapotban volt. Mivel a mintavételi időpontok nagy részében az *efemer egyéves* növények már nem voltak jelen, ezért minden felvételből kihagytam őket. Az egyesített cönológiai tabella 195 edényes növényfajt tartalmaz, amelyeken kívül önálló attribútum a fedetlen talajfelszínek aránya.

2.4. táblázat. A klasszikus cönológiai minták alapadatai. *F.m.ssz.* = a florisztikai mintavételi hely sorszáma. *M. sz.* = minták (ismétlések) száma.

Kód	*Felvétel helye*	*F.m. ssz.*	*Felvétel ideje*	*Kitettség*	*Lejtőszög [°]*	*M. sz.*	*Kvadrátok sorszáma*
AM	Aszal-völgy, mellékvölgy	4	1996.08.10.	É	15	1	73.
AP	Aszal-völgy, plató közelében	4	1996.08.10.	ÉNy	15	1	71.
AV	Aszal-vögy (Rác-völgy)	4	1997.07.23.	É-ÉNy	20-40	8	72., 74-80.
HP	Belsőbáránd: Határvölgy pereme	7	1998.07.01.	Ny	25-30	3	161-163.
HV	Belsőbáránd: Határvölgy	7	1998.07.01.	Ny	25-35	4	157-160.
D1	Belsőbáránd, 1. mellékvölgy	8	1997.07.17.	DNy	30	6	81-86.
D3	Belsőbáránd, 3. mellékvölgy	8	1997.07.17.	Ny	30	6	87-92.
D4	Belsőbáránd, 4. mellékvölgy	8	1997.07.23.	DNyNy	30-35	6	93-98.
D5	Belsőbáránd, 5. mellékvölgy	8	1997.08.30.	DNy	20-25	6	99-104.
D6	Belsőbáránd, 6. mellékvölgy	8	1997.09.02.	DNy	30-35	6	105-110.
E1	Belsőbáránd, 1. mellékvölgy	8	1997.07.17.	ÉK	30-35	6	111-116.
E2	Belsőbáránd, 2. mellékvölgy	8	1997.07.17.	ÉK	30-35	6	117-122.
E4	Belsőbáránd, 4. mellékvölgy	8	1997.07.24.	ÉKK	30	6	123-128.
E5	Belsőbáránd, 5. mellékvölgy	8	1997.08.31.	ÉK	30	6	129-134.
E6	Belsőbáránd, 6. mellékvölgy	8	1997.09.13.	ÉK	35	6	135-140.
A0–9	Belsőbáránd, átmenet E2–D3 között	8	1998.06.26.	ÉK⇨Ny	25-35	10	147-156.
BN	Belsőbáránd, fővölgy délebbi része	8	1998.07.01.	DNyNy	25-30	6	141-146.
KK	Kulcs: szakadópart fölött	12	1997.07.26.	DKK	30-35	2	69-70.
KU	Kulcs: szakadópart melletti oldal	12	1993.06.19.	DK	35	2	67-68.
AD	Adonyi Természetvédelmi Terület	13	1997.07.26.	ÉK	30	1	42.
AE	Adonyi Természetvédelmi Terület	13	1997.07.26.	ÉNy	2	1	43.
AN	Adonyi Természetvédelmi Terület	13	1997.07.26.	DNy	5-20	5	37-41.
BG	Bölcske: Gabonás-völgy	16	1990.05.30.	Ny	15	1	164.
LV	Bölcske: Leányvári-völgy	17	1990.05.28.	ÉNyNy	20	2	166-167.
LK	Bölcske: Leányvári-völgy	17	1990.05.29.	K	15	3	168-170.
UV	Bölcske: Ürge-völgy	17	1996.07.04.	K	20	3	30-32.
LG	Bölcske: Lubik-gödör	18	1997.05.23.	É	30	4	33-36.
GY	Dunaföldvár: Gyűrűs-völgy	19	1996.07.15.	DNy	30-40	7	13-19.
GD	Dunaföldvár: Gyűrűsi oldalvölgy	19	1996.07.17.	D	35	3	21-23.
GE	Dunaföldvár: Gyűrűsi oldalvölgy	19	1996.07.17.	É	35	3	24-26.
GN	Dunaföldvár: Gyűrűsi oldalvölgy	19	1996.07.17.	Ny	25-40	3	27-29.
GO	Dunaföldvár: Gyűrűsi oldalvölgy	19	1996.07.20.	–	0	1	20.
GV	Dunaföldvár: Gyűrűs-völgy	20	1996.07.04.	Ny	7-10	3	10-12.
KV	Németkér: Kanacs-völgy oldala	21	1996.07.03.	DNy	15	3	1-3.
VV	Németkér: Vajai-völgy	21	1996.07.15.	ÉK	35	3	7-9.
VG	Németkér: Vajai-völgy fölötti gerinc	21	1996.07.15.	–	0	3	4-6.
PV	Paks: Vörösmalom-völgy	22	1990.05.30.	DNy	15	1	165.
KH	Alsószentiván: Kerék-hegy	25	1997.05.24.	ÉNy	30	2	65-66.
SE	Nagykarácsony-Szarvaspusztai völgy	27	1996.06.08.	É-ÉK	23-35	3	56-58.
SZ	Nagykarácsony-Szarvaspusztai völgy	27	1996.06.08.	D-DNy	25	2	54-55.
BV	Sárbogárd: Bolondvár	28	1997.05.23.	É	35-45	3	62-64.
NA	Nagyhörcsök: Aszó-völgy	30	1996.08.09.	ÉK	25	2	59-60.
NN	Nagyhörcsök: Aszó-völgy	30	1996.08.09.	ÉNy	25	1	61.
DP	Igar-Vámiszőlőhegy, Dádpuszta	35	1994.06.22.	ÉK	30-40	10	44-53.

2.4.2. GYEPTÍPUSOK SZÜNTAXONÓMIAI VIZSGÁLATA

Cönotaxonok elkülönítéséhez az összes rendelkezésre álló mintát (a 170 cönológiai felvételt) felhasználtam *(2.4. táblázat)*. Az egyesített cönológiai tabella fajainak száma 196. Mivel vizsgálandó a cönotaxonok *égtáji kitettség* és *lejtőszög* szerinti elkülönülése, ezért fontos a minták e két paraméter szerinti eloszlásának ismerete *(2.4. ábra)*. A kitettség cirkuláris skáláját egyes esetekben lineárissá konvertáltam olymódon, hogy a mikroklimatikusan legkiegyenlítettebb ÉK-i kitettségtől való eltérést kódoltam: vagyis ÉK = 1, DNy = –1, É = K = 0.5, D = Ny = –0.5, ÉNy = DK = 0, ÉÉNy = 0.25, stb. Ily módon tehát egy *ÉK–DNy-i komponens* ($KIT_{ÉK}$) lett értelmezve (vö. ASZALÓS – HORVÁTH 1998).



2.4. ábra. A 170 cönológiai felvétel kitettség és lejtőszög szerinti megoszlása. A poláris diagram koncentrikus gyűrűi a lejtőszög 5° szélességű érték-kategóriáit képviselik 0° és 45° között. A szürke mezőkbe írt fehér számok az adott paraméterekkel rendelkező kvadrátok számai.

A cönotaxonok elkülönítéséhez elsősorban *többváltozós módszereket* használtam. Az analíziseket a *SYN-TAX*, valamint a *STATISTICA* programcsomagok tették lehetővé (PODANI 1988, 1993; STATSOFT 1995). A 170 cönológiai felvétel csoportosítása az alábbi eljárásokkal történt: (1) *divizív klasszifikáció* (bináris értékekre): egyrészt a változók *kölcsönös információja* szerint, másrészt az *entrópia maximális csökkenése* alapján; (2) *agglomeratív klasszifikáció* (*csoportátlag* összevonási algoritmussal): bináris értékekre: *Jaccard-index*, *Euklideszi távolság*, borítási értékekre: *hasonlósági hányados, Euklideszi távolság, százalékos különbözőség, átlagos karaktereltérés, 1 – korreláció*; (3) *főkomponens analízis*: *centrált PCA* (kovarianciák alapján), valamint *standardizált PCA* (korrelációk alapján); (4) *főkoordináta analízis (PCoA)* különbözőségi indexei: bináris értékekre: *Euklideszi távolság*, borítási értékekre: *1 – korreláció*. Az első három tengely relatív sajátértékei sorrendben: a *centrált PCA* esetén 32%, 18%, 8.7%, a *standardizált PCA* esetén: 4.4%, 3.4%, 3.15% (!); az *Euklideszi távolság* esetén 17.5%, 7.7%, 5.1%, végül a *korreláció* esetén 30%, 15% és 8.7%.

A minták közvetlen klasszifikációján és ordinációján kívül „közvetett" rendezést is elvégeztem, amely koalíciók elkülönítését, majd a minták ezek borításával való jellemzését jelenti. A közvetett rendezés célja az volt, hogy ne csak az egyes fajok sokdimenziós terében, hanem a hasonló cönológiai viselkedésű taxonokból képzett fajcsoportok *koalíciós terében* is láthatóvá váljanak az esetleges vegetációs nodumok. Ennek a *koalíciós rendezésnek* a metodikai lépései az alábbiak voltak:

1. Elkerülendő az esetleges műtermékeket, és az áttekinthetetlen plexusgráfokat, azokat a fajokat választottam ki, amelyek a cönológiai mintáknak legalább 10%-ában jelen vannak.
2. A 74 taxon között *páros asszociáltságokat (PA)* számoltam információelméleti megközelítéssel (lásd ***2.5.4. fejezet***). A szignifikanciaszintek megállapításához az adatmátrix randomizálása az *INFOTHEM* program *random kombináció* nevű eljárásával történt, ami a mátrix sorainak és oszlopainak marginális összegeit nem változtatja meg (vö. ***2.5.3. fejezet***).

3. A $p = 0.001$ szinten szignifikáns *PA*-értékek felhasználásával *plexusgráfot* szerkesztettem. A fajok iniciális elrendezésére *PCoA* szolgált (*szorzat-momentum korrelációs koefficiens*, 1–2. tengely), melyet a jobb áttekinthetőség kedvéért a pontok „kézi" átrendezése követett.
4. A jól elkülönülő (belül csak pozitív *PA* értékekkel rendelkező, de kifelé negatív értékeket mutató) koalíciókhoz tartozó fajok borítási értékeit összeadva, az *összborítások* által alkotott koordinátarendszer (egyfajta *koalíciós állapottér*) szolgált végül a cönológiai felvételek elrendezésére.

A közvetett és közvetlen csoportosítás alapján nyert nodumokhoz (típusokhoz) tartozó minták további elemzése elsősorban az alábbi többváltozós eljárásokkal történt: agglomeratív klasszifikáció abundanciális adatok alapján (1) *százalékos különbözőség* és (2) *Euklideszi távolság* index-szel; (3) *centrált PCA*; (4) *PCoA Euklideszi távolságok* felhasználásával.

A kapott nodumok jellemzése végett az eredeti cönológiai felvételeket a kapott rendszer szerint csoportosítottam, majd minden nodumra kiszámoltam a fajok átlagos borítási értékét ($B\%_{átlag}$) és a konstanciáját *(KONST)*, ami itt általánosan értelmezve a fajnak a nodumhoz tartozó mintákban levő relatív előfordulási gyakorisága. Ezek után minden nodum-párt három különbözőségi értékkel jellemeztem: (1) a prezencia-abszencia adatokra vonatkozó *Jaccard-index*, (2) a borítási értékekkel, illetve (3) a konstanciákkal számoló *százalékos különbözőség*. Mindegyik nodumot a különbözőségi értékek átlagaival jellemeztem, amelyek megmutatják a nodumok helyzetét a többihez való átlagos fajkészletbeli, dominanciabeli, és konstanciabeli viszonyai alapján (vö. VIRÁGH – FEKETE 1984). A kapott hasonlósági mátrixokból klasszifikációval dendrogramok is készültek.

A nodumok jellemzéséhez, ezáltal cönotaxonokká való átminősítéséhez a fajok borítási és konstancia értékei mellett a fajszám, az összborítás, a lejtőszög és a KIT_{EK} átlaga szolgált alapul. A nodumok egyértelmű elkülönítéséhez szükség van a differenciális fajok megadására. A differenciális fajok kiválasztásához magának a *differenciálás mértékének* a meghatározása szükséges. Ez két aspektusból értelmezhető attól függően, hogy a borításbeli *(B%)* vagy a gyakoriságbeli *(f)* különbségeket vizsgáljuk. E két paraméter alapján vezettem be a $DIFF^B$, illetve a $DIFF^K$ változót, amelyeket mindig két nodum (példaként itt **a** és **b**) vonatkozásában használandók egy adott fajra:

$$DIFF^B(a,b) = \left| B\%_{átlag}(a) - B\%_{átlag}(b) \right|, \text{ illetve } DIFF^K(a,b) = \left| f(a) - f(b) \right|.$$

Ez utóbbi mérték a *fidelitás* egyfajta értelmezését is jelenti, hiszen egy faj akkor tekinthető hűbbnek egy adott nodumhoz egy másikhoz képest, ha a $DIFF^K$ értéke nagyobb, mint egy másik fajé. Ez pedig akkor következik be, ha a gyakorisági értékek – amelyeket jelen általános cönológiai kontextusban *konstanciának (KONST)* nevezhetünk – jelentős mértékben eltérnek. Ha kettőnél több nodum között vizsgálandó a differenciáló képesség, akkor célszerűen a *variancia* értékek használhatók, amelyeket szintén akár a borításokra, akár a konstanciákra kiszámolhatók.

2.4.3. GYEPTÍPUSOK SZÜNMORFOLÓGIAI ELEMZÉSE

A makrocönológiai jellegű szünmorfológiai elemzésekhez a háromnál több cönológiai mintával rendelkező gyeptípusokat választottam ki. A cönotaxonokat az alábbi paraméterekkel jellemeztem:

- *fajszám 7 mintában*: a legkisebb mintaszámmal rendelkező gyeptípus miatt kellett a minták számát korlátozni. A 7-7 kvadrát kiválasztása véletlenszerűen történt az adott típuson belül.
- *fajszám átlaga* és *szórása*: a cönológiai felvételek fajszámainak átlaga és szórása.
- *saját fajok száma* és *aránya*: „saját" faj az, ami csak az adott cönotaxonban fordul elő.
- *cönológiai koordináltság*: adott típushoz tartozó minden egyes mintapár között számolt *Pearson-féle korrelációs koefficiens* értékeinek átlaga (vö. VIRÁGH – FEKETE 1984).
- *cönológiai heterogenitás* („*belső heterogenitás*", FEKETE ap. HOCHSTRASSER 1995): a mintapárok között számolt, a fajok borításait figyelembe vevő *százalékos különbözőségi* értékek átlaga.
- *florisztikai heterogenitás*: a mintapárok között számolt *Jaccard-index* értékeinek átlaga.
- *diverzitás*: fajszám-borítás diverzitás, $\log_2$-vel számolt *Shannon-Weaver index* értékek átlaga.
- *egyenletesség*: a diverzitás és az $S \cdot \log_2 S$ hányadosainak átlaga, ahol S a fajszám.

A *diverzitási rendezés* (PATIL – TAILLIE 1979; TÓTHMÉRÉSZ 1995, 1997) során a diverzitási függvény a *Rényi-féle általános entrópia*, a skálaparaméter az index α paramétere. Az elemzés során minden egyes mintára kiszámoltam a függvény értékeit $\alpha = 0, 0.2, ..., 4.0$ esetén (α = 1-nél *Shannon index-szel*), majd az azonos típusokhoz tartozó minták értékeit az egyes α értékeknél átlagoltam. Így a típusokra jellemző átlagos diverzitási profilokat kaptam.

A típusok további jellemzésére a biogeográfiai módszertanban már bemutatott változók szolgáltak: *relatív erdőjelleg (EJ%)*, *kollin–montán elterjedésű fajok aránya (KM%)*, valamint a *szubmediterrán* és a *kontinentális flóraelemek aránya (Sz% és Ko%)*. A különböző preferencia-osztályokba tartozó fajok relatív mennyiségei szintén összehasonlítási szempontot jelentettek.

2.4.4. DEGRADÁLÓDÁS VIZSGÁLATÁNAK MÓDSZEREI

A *Belsőbárándi völgyrendszer* Dinnyés–Kajtori-csatornával párhuzamos fővölgye, és az abba bevágódó mellékvölgyek jelentették azt a természet és tájtörténet adta kvázi kísérleti szituációt, amely a legelési gradiens vizsgálatára alkalmas volt. Azok a mellékvölgyek jöhettek számításba, amelyek közel azonos égtáji kitettségűek, és elég hosszúak ahhoz, hogy megfelelően nagy homogén állománnyal szolgáljanak. Hat ilyen mellékvölgy található a völgyrendszerben. Számozásuk keletről nyugat felé: 1–6. Az emelkedő számérték egyúttal az egyre intenzívebb legeltetésre utal. Az északias és délies kitettségű oldalpároknak megfelelően a minták kódjai E vagy D betűből és a sorszámból állnak (vö. ***2.4. táblázat***: D1 ... E6). Mivel a 2. számú mellékvölgy délies, és a 3. sz. mellékvölgy északias kitettségű oldala nem volt elég hosszú, ezért ott nem készültek minták. A tíz völgyoldalon kívül még egy helyről történt mintavétel, mégpedig a fővölgy azon szakaszáról, amelynek a kitettsége megegyezik a mellékvölgyek DNy-i oldalaival, degradáltsága viszont a legerősebb, mert közvetlenül a nyári karám mellett helyezkedik el. Kódja: BN.

A cönológiai mintavételek 6-6 ismétlésből állnak. A 6 db 2 m × 2 m-es kvadrát az 50 m hosszú mikrokvadrátos transzektek fölött kb. 0.5 m-rel, azok 0., 10., 20., 30., 40. és 50. méterénél készültek (vö. ***2.5.1. fejezet***), az előző alrészekben ismertetett metodika szerint. Florisztikai adatgyűjtésre is sor került, ami azonban különbözik a ***2.3. fejezetben*** leírtaktól, mivel a biogeográfiai vizsgálatok során maga a völgyrendszer szolgál egyetlen mintaként. Fajlisták összeállítására további mintahelyeket is kijelöltem a fővölgy közelítőleg észak-északnyugatra néző oldalán. Ezek kódjai: N0 ... N4. Végül platóhelyzetben, a 6. mellékvölgy és egyúttal a seregélyesi földút közelében ugyancsak történt florisztikai mintavétel, melynek kódja BX ***(3.22. ábra)***. A gyep itteni erős degradálódását a jelenleg is folyó intenzív legeltetésen kívül katonai gyakorlótérként való egykori használata okozta.

A minták áttekintésére szolgál a ***2.5. táblázat***. A területeket a kitettségen és lejtőszögön kívül a Belsőbáránd–Seregélyes földúttól való távolsággal ($D_{út}$) jellemeztem. Ez a távolság annak az útnak a közelítő hossza, amelyet a legelő birkanyájnak kell megtenni az adott helyszín eléréséig, vagyis a mellékvölgyek bejáratáig, illetve a fővölgy-szakaszok közepéig. A $D_{út}$ negatív értéket is felvehet abban az esetben, ha a mintavételi területre a földúttól nem északi, hanem déli irányban kell elindulni.

A mellékvölgyek sorrendjével (1⇨6) egyre erősödő diszturbáció abban rejlik, hogy a völgyrendszerben történő legeltetés Belsőbáránd település felé erősödik. Ennek oka az, hogy mind a karám, mind a delelőhely a fővölgyet átszelő földút közelében található, innen terelik ki és hajtják vissza a juhnyájat minden nap, így ennek közelében az állatok többet tartózkodnak. Másrészt az 1. és 2. mellékvölgy az utolsó néhány évben mentesült a legeltetés alól. A legelésen és taposáson kívül van azonban még egy zavaró hatás, az égetés, mely változó gyakorisággal jelentkezik. A munka elkezdésének évében az 1. mellékvölgy nagy részét, így a mintaterületet is felégették, ennek hatásával ezért ugyancsak számolni kellett. A vegetációs időszak legelején történt égés során legfőképp az avarréteg semmisült meg, de bizonyos fajok abundanciájában is bekövetkezhettek változások.

A legelési gradiens közvetlen kimutatása a talajparaméterek közül a *foszfát-* és a *nitrát-tartalom* mérésével történt (lásd ***2.6.2. fejezet***). A völgyoldalankénti 10-10 ismétlés adatai közül az extrém értékeket elhagytam. Az adatok statisztikai analíziséhez nemparaméteres tesztek szolgáltak.

2.5. táblázat. A degradálódási vizsgálatokkal kapcsolatos belsőbárándi mintavételek paraméterei.

mintavétel helyszíne	*minta kódja*	*kitettség*	*átlagos lejtőszög [°]*	*távolság a földúttól ($D_{út}$) [m]*	*florisztikai mintavétel*	*klasszikus cönológiai minta*	*mikro-kvadrátos transzekt*
1. mellékvölgy	D1	DNy	30	2100	x	x	x
3. mellékvölgy	D3	Ny	30	1800	x	x	x
4. mellékvölgy	D4	DNyNy	33	1110	x	x	x
5. mellékvölgy	D5	DNy	23	760	x	x	x
6. mellékvölgy	D6	DNy	33	510	x	x	x
1. mellékvölgy	E1	ÉK	33	2090	x	x	x
2. mellékvölgy	E2	ÉK	33	1870	x	x	x
4. mellékvölgy	E4	ÉKK	30	1090	x	x	x
5. mellékvölgy	E5	ÉK	30	740	x	x	x
6. mellékvölgy	E6	ÉK	35	490	x	x	x
Fővölgy déli része	BN	DNyNy	28	–150	x	x	x
1. mellékvölgytől K-re	N0	ÉNy	30	2160	x		
1. és 2. mellékvölgy között	N1	ÉNy	35	1990	x		
2. és 3. mellékvölgy között	N2	É	33	1830	x		
3. és 4. mellékvölgy között	N3	ÉÉNy	28	1430	x		
4. és 5. mellékvölgy között	N4	ÉÉNy	28	920	x		
Plató a földúthoz közel	BX	–	0	360	x		

Részben a gradiens meglétének közvetett bizonyításához, részben pedig a florisztikai jellegű változások detektálásához a florisztikai adatok elemzését az alábbiak alapján végeztem el: (1) A fajok cönoszisztematikai besorolásán alapuló két változó egyike a *GYJ%*, ami a minták fajkészletében a gyomjellegű és társulásközömbös fajok aránya (A, H és I cönoszisztematikai kategória, HORVÁTH *et al.* 1995); a másik pedig a *relatív erdőjelleg (EJ%*, lásd ***2.3. fejezet***). (2) A fajok regionális preferencia-csoportjaiba eső taxonok száma és aránya. Így *Ritka%*: a mezőföldi léptékű florisztikai mintavételben 20%-nál nem nagyobb gyakoriságú fajok aránya a belsőbárándi florisztikai minták fajkészletében; *Nyugati%*: a Mezőföld területén nyugatias elterjedésűnek számító fajok aránya (***3.1.5. fejezet***). (3) A mintaterületek fajlistáit sokváltozós analíziseknek vetettem alá; a klasszifikációs és az ordinációs eljárás *(PCoA)* során a *Jaccard különbözőségi indexet* használtam. A változók és a degradálódással fordítottan arányos $D_{út}$ közötti kapcsolatot *Spearman-féle rangkorrelációval* mértem. (4) A változók különböző kitettségű oldalakra vonatkozó értékeinek eltérését kitettség-páronként *Wilcoxon-féle páros előjelteszt* segítségével vizsgáltam. Ehhez a leromlási gradiens mentén nagyjából azonos stádiumot képviselő mintákat csoportokba vontam össze, az ezekből képzett párok jelentették az ismétléseket: N0–D1–E1, N1–D3–E2, N2–D4–E4, N3–D5–E5, N4–D6–E6. (A nagyobb sorszámú D és E mintákhoz rendelt N minták kisebb sorszámának oka: az adott mellékvölgyekkel közel azonos távolságra levő fővölgy szakaszokat nagyobb valószínűséggel érheti a legeltetés.) Tesztelendő az is, hogy a DNy-i kitettség különbözik-e a másik kettőtől a leromlás mentén. Ehhez *ismételt méréses (repeated measures) ANOVA* alkalmazására van szükség, *előre tervezett összehasonlítással.*

A fajok cönológiai preferenciáinak osztályozása végett egyrészt az északias, illetve délies kitettséghez való kötődést, másrészt a degradálódás mértéke szerinti előfordulásukat vettem figyelembe. Utóbbit a florisztikai mintavételi területek völgyrendszerbeli felső (kevésbé degradált) és alsó (degradálódott) helyzetével közelítettem. Az alábbi kategóriákat definiáltam: ***akcidens*** a faj, ha csak egyetlen florisztikai mintában volt benne; ***felső északi***: $f(a) = 0$, $f(fE) \geq 1$, $f(D) = 0$, vagy $f(D) > 0$ és $f(fE) / f(D) \geq 4$; ***felső déli***: $f(a) = 0$, $f(fD) \geq 1$, $f(E) = 0$; ***alsó északi***: $f(f) = 0$, $f(aE) \geq 1$, $f(D) = 0$; ***alsó déli***: $f(f) = 0$, $f(aD) \geq 1$, $f(E) = 0$; ***felső (észak–dél)***: $f(a) = 0$, $f(E) \geq 1$, $f(D) \geq 1$, $f(E) / f(D) < 4$; ***alsó (észak–dél)***: $f(f) = 0$, $f(E) \geq 1$, $f(D) \geq 1$; ***északi (alsó–felső)***: $f(fE) \geq 1$, $f(aE) \geq 1$, $f(D) = 0$, vagy $f(D) > 0$ és $f(E) / f(D) \geq 4$; ***déli (alsó–felső)***: $f(fD) \geq 1$, $f(aD) \geq 1$, $f(E) = 0$, vagy $f(E) > 0$ és $f(D) / f(E) \geq 3$; ***általánosan elterjedt***: $f(f) \geq 1$, $f(a) \geq 1$, $f(D) \geq 2$, $f(E) \geq 2$, $0.25 < f(D) / f(E) < 3$; ***nem besorolható***: fentiek egyike sem igaz (általában ritka fajok tartoznak ide). A *f* változók a fajokra vonatkozó lokális előfordulási gyakoriságok, az alábbiak szerint meghatározott florisztikai mintákban: *f(fE)*: E1, E2, N0, N1, N2 (felső északias oldalak), *f(aE)*: E5, E6 (alsó

északias oldalak), *f(fD)*: D1, D3 (felső délies oldalak), *f(aD)*: D5, D6, BN (alsó délies oldalak), *f(f)*: E1, E2, N0, N1, N2, D1, D3 (felső – kevésbé degradált – oldalak), *f(a)*: E5, E6, D5, D6, BN, BX (alsó – degradálódott – oldalak), *f(E)*: E1, E2, E4, E5, E6, N0, N1, N2, N3, N4 (északias oldalak), *f(D)*: D1, D3, D4, D5, D6, BN (délies oldalak).

A degradálódásnak a gyepek texturális sajátosságaira kifejtett hatását a cönológiai minták felhasználásával követtem nyomon: *összborítás (ΣB%)*, 6 kvadrátból összesített *fajszám* (S_{Q6}), *cönológiai koordináltság, cönológiai heterogenitás, florisztikai heterogenitás, faj-borítás diverzitás, egyenletesség*. Utóbbi paraméterek leírása: ***2.4.3. fejezet***.

2.4.5. ÁLLOMÁNY MINTÁZATAINAK ANALÍZISE

A kiválasztott állomány a *Dádpusztai* (*35.*) mintavételi terület egyik ÉK-i kitettségű, kb. 35°-os meredekségű völgyoldalán tenyésző erdőssztyepprét. A lejtőn a gyepek és cserjés-fás foltok mozaikot alkotnak. A cönológiai mintaterületet egy 20–30 m széles tisztás közepén jelöltem ki, kiterjedése 10 m × 5 m. A tisztást két oldalról és a völgyoldal alján cserjés határolja, felső peremét szántóföld szegélyezi. A mintaterület bal felső sarkánál egy *Pyrus pyraster* fácska áll, lombja a terület fölé lóg. A minta alsó szegélyénél pedig egy kisebb *Pyrus*, valamint egy nagyobb *Crataegus monogyna* él. A völgyoldalt egykor intenzíven legeltették. A legeltetés felhagyása, a 80-as évek után a kedvező kitettség következtében kiterjedt a *Brachypodium*-os erdőssztyepprét, melyben számos erdőssztyepp faj maradt fenn. A cserjések is regenerálódtak. A kicsiny *Quercus pubescens*-csoport aljnövényzete a tatárjuharos lösztölgyesre emlékeztet. A fás foltok felől több helyen megfigyelhető a *Brachypodium pinnatum* inváziója a gyepek felé. Hasonlóképp, a mintaterület melletti kis fásszárúak árnyékolásának következtében is elszaporodott a *Brachypodium*, és a mintaterület bal oldalán dominánssá vált.

A mintavételezést a négyzetrács 20 cm × 20 cm-es celláiban a fajok borításának becslésével végeztem. Az 1250 kiskvadrátban összesen 70 faj fordult elő. Az elsődleges mintából, különböző számú érintkező kiskvdarát összevonásával (a fajok borítási értékeinek átlagolásával) másodlagos mintákat állítottam elő ***(2.6. táblázat)***. Ezáltal térsorozati elemzésekre kerülhetett sor.

A mintákat az alábbi elemzéseknek vetettem alá: (1) agglomeratív klasszifikáció *százalékos különbözőség* és *hasonlósági arány* indexekkel, az utóbbival kapott dendrogram 0.7 különbözőségi értékénél elkülönített csoportok allokálása az eredeti rácsra (DP**); (2) a kapott csoportok rácsbeli szomszédsági viszonyait úgy vizsgáltam, hogy az adott típusú (csoportú) cellák alsó és baloldali szomszéd celláinak típusait számoltam össze *(n)*, melyhez az adott csoport gyakorisága alapján várható értéket hasonlítottam *(n*)*; (3) a különböző fajoknak az egyes csoportokra jellemző borítási értékeit (azok szignifikáns eltéréseit) *Kruskal–Wallis teszttel* ellenőriztem (DP**); (4) minden egyes cellára kiszámoltam a *fajszámot*, a *Shannon-féle* faj-borítás *diverzitást*, valamint az *erdőjelleg (EJ)* és *relatív erdőjelleg (EJ%)* értéket; ezen értékek és a *Brachypodium pinnatum* cellákban (kvadrátokban) mérhető borítása közötti kapcsolatot *Spearman-féle rangkorrelációval* értékeltem (DP*** ... DP); (5) a *Brachypodium* borítási értékei, a hasonlósági csoportok és a diverzitási értékek *topográfiailag allokált* (JUHÁSZ-NAGY 1986) mintázatát diagramokon ábrázoltam, amelyek ekképpen a mintavételi rács hasonlósági, diverzitási, illetve *Brachypodium*-dominancia térképének tekinthetők.

2.6. táblázat. A dádpusztai minták paraméterei.

minta kódja	*minta típusa*	*mintavételi egység (kvadrát) mérete*	*összevont kis-kvadrátok száma*	*mintavételi egységek (kvadrátok) száma*	*mintaterület kiterjedése*
DP***	elsődleges	20 cm × 20 cm	–	50 × 25 (1250)	10 m × 5 m
DP**	másodlagos	40 cm × 40 cm	2 × 2 (4)	25 × 12 (300)	10 m × 4.8 m
DP*	másodlagos	1 m × 1 m	5 × 5 (25)	10 × 5 (50)	10 m × 5 m
DP	másodlagos	2 m × 2 m	10 × 10 (100)	5 × 2 (10) vö. ***2.4. táblázat***: DP	10 m × 4 m

2.4.6. GYEPTÍPUSOK ÁTMENETÉNEK VIZSGÁLATA

Különböző cönotaxonok egymásba való átmenetének vizsgálatát a *Belsőbárándi völgyrendszer* 2. és 3. mellékvölgyében, a köztük levő átmenetben végeztem *(3.22. ábra)*. Mivel a két mellékvölgy egymáshoz közel vágódott hátra a fővölgyből, így néhányszor tíz méteres völgyoldal szakasz maradt csak fenn közöttük. A 2. mellékvölgy ÉK-i kitettségű oldala fokozatosan átmegy a 3. mellékvölgy Ny-i kitettségű lejtőjébe. A lejtőszög végig 30° körül alakul. A völgyoldalak középső sávjában egy vonal mentén egymástól 10–10 m-re helyeztem le az összesen 22 db 2 m × 2 m-es kvadrátot. (A 13. és 14., illetve a 14. és 15. kvadrát között csak 5 m távolság volt.) Az első 6 kvadrát az E2, az utolsó 6 a D3 lejtőre esett, a közbülsők pedig az átmeneti völgyszakaszra. Statisztikai összehasonlítások végett ún. „zóna-csoportokat" hoztam létre, melyekbe 5-5 cönológiai felvétel tartozik *(2.7. táblázat)*.

A cönológiai felvételek feldolgozásának módszerei: (1) Ordináció: *PCA (kovariancia analízis)* és *PCoA (százalékos különbözőség index)*. Az első két tengely együttes sajátértéke a *PCA* esetén 76%, a *PCoA* esetén 43%. A két eljárás hasonló eredményt adott, a dolgozatban a *PCA*-ét mutatom be. (2) Az egyes cönológiai felvételekből a zóna-csoportokra vonatkozó változók (átlag és medián): *fajszám*, *összborítás*, fajszám-borítás *diverzitás* a *Shannon-formulával*, *egyenletesség* [*diverzitás* / ($S \log_2 S$)], a minták átlagos hasonlóságával (a páronkénti korrelációs értékek átlagával) megadott *koordináltság*, *erdőjelleg* és *relatív erdőjelleg*. (3) Statisztikai tesztekként nemparaméteres próbákat alkalmaztam. A változóknak a kvadrátok sorrendjével mutatott kapcsolatát *Spearman-féle korrelációval* elemeztem. A változók zóna-csoportokra jellemző mediánjainak különbözőségét az összes csoport viszonylatában *Kruskal–Wallis teszttel* ellenőriztem, a csoport-párok összehasonlítására pedig *Mann–Whitney U-teszt* szolgált. (4) Egyes esetekben a változók értékének a kvadrátok gradiens szerinti sorrendjétől való függését illesztett görbékkel szemléltettem. Mivel nem a konkrét függvény keresése volt a cél, hanem csak a fő trendek illusztrálása, az illesztés hatékonyságát csak szemmel ellenőriztem.

2.7. táblázat. A kitettségi átmenettel kapcsolatos mintavételi kvadrátok általános paraméterei.

sorszám	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
kvadrát kódja	E2	E2	E2	E2	E2	E2	A0	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	D3	D3	D3	D3	D3	D3
rel. távolság [m]	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	125	130	140	150	160	170	180	190	200
zóna-csoport	ÉK						É					ÉNy						Ny				

2.5. MIKROCÖNOLÓGIAI METODIKA

2.5.1. AZ INFORMÁCIÓSTATISZTIKAI ELEMZÉSEKHEZ KIFEJLESZTETT PROGRAM

A mintázatelemzés információstatisztikai módszere megköveteli a hatékony számítógépes adatfeldolgozó programok használatát. A korábban is rendelkezésre álló programok mellett (PODANI 1988, 1993; ERDEI – TÓTHMÉRÉSZ 1993; BARTHA *et al.* 1994; TÓTHMÉRÉSZ – ERDEI 1995), a speciális feladatok elvégzése, a műveletek lehető legnagyobb fokú automatizálása, és az eredményül kapott több száz MB adat további feldolgozása céljából szükség volt saját szoftver kifejlesztésére, mely a kutatás közben folyamatosan felmerült metodikai problémákra is megoldást kínált. A végső változat az INFOTHEM 3.0 (az első, lényegében megegyező verzió leírása: HORVÁTH 1998b).

Az INFOTHEM program főbb alkalmazási lehetőségei az *1.4.1. fejezetben* felvázolt metodikai kívánalmaknak megfelelően: (1) Beépített *adatszerkesztővel* rendelkezik, amely a bináris értékek hatékony kezelését segíti. Eltérő formátumú (szekvenciális) adatállományok importálása lehetséges, és a populációkhoz tartozó kódok is beírhatók. A kezelhető legnagyobb adatállomány 200 faj és 20000 mintavételi egység adatából állhat. (2) Összesen 132 féle *szünkrétikus* és *diakrétikus* függvény értékét képes kiszámítani. (3) A legalapvetőbb szünkrétikus függvények esetén lehetőség van a *Rényi-féle entrópia* formula alkalmazására. (4) A *páros asszociáltság* értékeinek kiszámításához az információelméleti és a χ^2-formula egyaránt alapul szolgál. A szignifikáns asszociáltságból felépülő plexusgráf áttekinthető szerkesztése is lehetővé válik. (5) A *térbeli skálázás* szerves része a programnak. Több lehetőség van a másodlagos mintavétel beállítására (lehet random, szisztematikus, teljeskörű, stb.), amit a program az analízis során automatikusan elvégez. (6) A statisztikai kiértékeléshez, a különböző nullhipotézisek tesztelésére összesen 14 féle *random referencia* áll rendelkezésre. A randomizációk száma maximálisan 10000 lehet. (7) Az eredmények jól strukturált, és más programokhoz könnyen transzportálható file-okba kerülnek. (8) A beépített grafikus rendszer segítségével áttekinthetővé és egymással összehasonlíthatóvá válnak az eredmények.

2.5.2. ELSŐDLEGES ÉS MÁSODLAGOS MIKROCÖNOLÓGIAI MINTAVÉTEL

Az elsődleges mintavételi egységek (mikrokvadrátok) mérete 10 cm × 10 cm. A mintavételi egységek száma mintánként a legtöbb esetben 500 (a cönoklin vizsgálatban több), melyek lineáris transzektbe illeszkednek *(2.8. táblázat)*. A Mezőföldi löszvegetáció különféle állományaiból felvett transzektek hossza összesen 1.1 km, amely 11232 mikrokvadrátból áll; az elvégzett vizsgálatokhoz szükséges mennyiséget ez éppen hogy eléri. A transzekt-elrendezés lehetővé teszi a térbeli skálázást másodlagos mintavételezés segítségével. A transzekteket az egyes völgyoldalak középső sávjában jelöltem ki úgy, hogy lehetőleg homomorf állományfoltokban fussanak, amelyet sem a völgyalj, sem a szántóföld pereme felől nem ér jelentős zavaró hatás. A mikrokvadrátokban a növényfajok eredése prezencia-abszencia értékekkel szerepel. Az efemer egyéves növények felvételezésére nem került sor.

2.8. táblázat. A mikrokvadrátos minták felvételi adatai.

Kód	*Felvétel helye*	*Felvétel ideje*	*Transzekt [m]*	*Kitettség*	*Lejtőszög [°]*
AD	Adonyi Természetvédelmi Terület	1995. 06. 23.	50	ÉK	30 (20-40)
BN	Belsőbáránd, fővölgy délebbi része	1997. 07. 01.	50	DNyNy	28 (25-30)
D1	Belsőbáránd, 1. mellékvölgy	1996. 06. 12-14.	50	DNy	30
D3	Belsőbáránd, 3. mellékvölgy	1996. 06. 17-19.	50	Ny	30
D4	Belsőbáránd, 4. mellékvölgy	1997. 06. 22-23.	50	DNyNy	33 (30-35)
D5	Belsőbáránd, 5. mellékvölgy	1996. 06. 20.	50	DNy	23 (20-25)
D6	Belsőbáránd, 6. mellékvölgy	1997. 06. 13-15.	50	DNy	33 (30-35)
DF	Dunaföldvár, szakadópart	1995. 06. 12.	50	DNy	70 (60-80)
E1	Belsőbáránd, 1. mellékvölgy	1996. 06. 14-16.	50	ÉK	33 (30-35)
E1b	Belsőbáránd, 1. mellékvölgy	1998. 06. 18-23.	50	ÉK	33 (30-35)
E2	Belsőbáránd, 2. mellékvölgy	1996. 06. 17-21.	50	ÉK	33 (30-35)
E4	Belsőbáránd, 4. mellékvölgy	1997. 06. 18-22.	50	ÉKK	30
E5	Belsőbáránd, 5. mellékvölgy	1997. 06. 13-17.	50	ÉK	30
E6	Belsőbáránd, 6. mellékvölgy	1997. 06. 15-17.	50	ÉK	35
KA	Kisapostag, szakadópart	1995. 06. 12.	50	D	50 (40-60)
KU	Kulcs, szakadópart melletti oldal	1995. 06. 23.	50	DK	40 (35-45)
PH	Paks, halászcsárdai szakadópart	1997. 06. 30.	50	D-DNy	65 (50-80)
PT	Paks, téglagyári szakadópart	1997. 06. 30	50	K-DK	70 (60-80)
SZ	Nagykarácsony-Szarvaspusztai völgy	1995. 06. 08-10.	50	D	15 (10-20)
AT	Belsőbáránd, átmenet az E2 és D3 között	1997. 06. 21-22.	73.2	ÉK⇨Ny	30 (25-35)
ED	E2 + AT + D3	1996, 1997	173.2	ÉK⇨Ny	33-30-30
EN	Belsőbáránd, 3. mellékvölgy hajlata	1998. 06. 17-25.	100	É⇨Ny	30

Az egyes kísérleti szituációkat az *1.4.4. fejezetben* feltett kérdéseknek megfelelően a minták különféleképpen összeállított csoportjai jelentették:

A löszvegetáció primer szukcessziójának egyes stádiumait a különböző meredekségű lejtőkön a fejlődés különböző fázisaiban megrekedt állományok jelentették. Az állományok továbbfejlődése a meredekebb lejtők növényzetének erősebb abiotikus kontrollja miatt gátolt (vö. PÓCS 1999). A szukcessziós sorozatba rendezett hasonló kitettségű (DK–D–DNy), hasonlóan kevésbé legeltetett, de eltérő meredekségű minták: *szakadópartok* (65–70°): DF, PH, PT; *szakadópart–gyep átmenetek* (40–50°): KA, KU; *löszgyepek* (15–30°): D1, D3, D4, SZ.

Az eltérő kitettségű gyepek összehasonlítására 6-6 minta állt rendelkezésre: *délies kitettségű*: D1, D3, D4, D5, D6, SZ; *északias kitettségű*: E1, E1b, E2, E4, E5, E6. Az E1 és az E1b minta felvétele között két év telt el; párhuzamos lefutásúak, de az E1b jelű az adott völgyoldalon kb. 1.5 m-rel magasabban húzódik. A belsőbárándi D és E minta-sorozatok tagjainak állományai között legelés okozta degradáltsági különbségek vannak (vö. *2.4.4. fejezet*).

Az északias kitettség *Brachypodium*-os erdőssztyepprétje és a délies kitettség sztyepprétje közötti átmenetben (vö. *2.4.6. fejezet, 2.7. táblázat*) két transzekt húzódott. A hosszabb az ED, amely az E2 völgyoldalon kezdődött, és az átmeneti völgyhajlaton keresztül a D3 oldal közepéig tartott; összesen 1732 db mikrokvadrátból állt. Ezzel párhuzamosan, kb. 2 m távolságra húzódott az EN, amely csak 1000 db mikrokvadrátból állt, az N2 völgyoldalon kezdődött és a D3 oldal felső végéig tartott. Mindkét transzekten egy-egy 500 mikrokvadrátból álló ablakot jelöltem ki, amelyet az EN esetén 100, az ED esetén 50 mikrokvadrátonként helyeztem le. Az átmenet egyes zónáit reprezentáló részminták: az EN esetén É-ról Ny felé haladva: ENa, ENb, ..., ENf (összesen 6); hasonlóképp az ED esetén ÉK-ről Ny felé haladva EDa, EDb, ..., EDz (összesen 26). (Az EDy és az EDz ablakának kezdőpontja között csak 32 mikrokvadrát különbség van az 50 helyett, vö. *2.9. táblázat*)

A legelési gradiens a *2.4.4. fejezetben* leírt módon jött létre. Az északias és délies kitettségű oldalt megkülönböztetve az alábbi 7, illetve 6 mintából álló degradáltsági sorokat elemeztem és hasonlítottam össze: *északias kitettségben*: E1, E1b, E2, E4, E5, E6, AD; *délies kitettségben*: D1, D3, D4, D5, D6, BN. Az északias kitettségű oldalak legdegradáltabb távoli referenciájaként szolgáló AD minta némiképp kilóg a többi közül, hiszen nem a Belsőbárándi völgyekből származik. Számos tekintetben különböző adottságai miatt csak feltételesen vontam be a feldolgozásba. Az Adonyi Természetvédelmi Területről származik, ahol az alapkőzet laza, homokos-lösz és löszös-homok. Az ebben kialakult szélbarázdának az északkeletre néző, kb. 30°-os meredekségű oldalán jelöltem ki a transzektet. A növényzet az egykori, feltehetően intenzív taposás és legeltetés miatt erősen leromlott, amihez a laza alapkőzet rossz vízgazdálkodása is hozzájárult. Bár a kitettség alapján *Brachypodium*-os erdőssztyepprét lenne itt elvárható, a degradálódás következtében az állomány már sztyepprétnek tekinthető. Domináns pázsitfüvei: *Festuca rupicola, Bothriochloa ischaemum, Bromus inermis, Agropyron intermedium*. Utaltam már rá, hogy a D1 és E1 völgyoldal jelentős részét a mintavétel évének tavaszán előre nem látható módon felégették. Ezt a degradáltsági állapotok értékelésekor figyelembe kell venni.

A *térbeli skálázás* végett a transzektek elsődleges mintaként szolgáló mikrokvadrátjaiból azok összevonásával állítottam elő a 29 térsorozati lépéshez szükséges *másodlagos mintákat*. Az egyesítés eredményeképp vagy a fajok prezencia–abszencia értékei kerülnek az új mintavételi egységekbe (az információstatisztikai analízisekhez csak erre van szükség), vagy bizonyos esetekben az összegzett frekvencia értékek. A másodlagos mintavételi egységek a transzekt dimenzióiból adódóan a nagyobb térléptékek mellett egyre elnyújtottabb alakúak. Ezért a *térskála* mértékegysége nem m^2, hanem a másodlagos minta hosszára utalva m-ben adom meg. Mivel a kisebb térskála tartományokban a térsorozati lépések célszerűen sűrűbben követik egymást, ezért a 0.1 m-től 40 m-ig tartó skála minden diagram esetén logaritmikus beosztású. A szomszédos primer mikrokvadrátok egyesítésével kapott másodlagos mintavételi egységeket a transzekt mentén minden lehetséges pozícióba kihelyeztem *(complete sampling)*.

A *ritka fajok* műterméket okozó hatása miatt (lásd *1.4.1. fejezet*) több esetben a 4%-os értéket meg nem haladó relatív gyakoriságú fajokat kizártam a fajkészletből. A megvalósult fajkombinációk jelentős (mintanagyságot megközelítő) száma miatt gyakran a fajkészlet további redukciója is szükségessé vált, amikor 10%-nál húztam meg a relatív gyakorisági határt. Végül volt olyan eset is, amikor a számításokat a mintáknak csak a 10 leggyakoribb fajára végeztem el.

2.5.3. RANDOM REFERENCIÁK

Koegzisztenciális mintázatok elemzése során a *nullhipotézis* arra az állapotra vonatkozik, amelyben nincs térbeli függőség a populációk között. A *random referenciák* ennek a nullhipotézisnek megfelelő, de különböző szinten randomizált mintázatokat jelentenek, mivel a térbeli függetlenség is többféle fokozatban értelmezhető. Az INFOTHEM program által felkínált tizenhárom féle *Monte-Carlo randomizációs teszt* közül az alábbiakat használtam fel (vö. HORVÁTH 1998b):

1. *Random kombináció*: az eredeti gyakoriságoknak megfelelő számban véletlenszerűen szórjuk szét a populációk előfordulásait az elsődleges mintaegységekben úgy, hogy minden mikrokvadrátban változatlan marad a populációk száma (a marginális összegek állandóak). Kódja: *RC*.
2. *Teljes randomizáció* (*complete randomization*, DIGGLE 1983; *independent assignment*, ROXBURGH – MATSUKI 1999): a populációk előfordulásait a terepi gyakoriságoknak megfelelő számban, de véletlenszerűen pozícionáljuk a transzekt mentén. Ez a legáltalánosabb körben elterjedt random referencia, ami biztosítja a populációk független kombinálódását. Használatával a texturális kényszerek hatása kiküszöbölhető. Kódja: *CR*.
3. *Random elcsúsztatás* (*random shift*, PALMER – VAN DER MAAREL 1995): ennek során az egyes populációk előfordulási mintázatait a transzekt mentén elcsúsztatjuk. Mivel az elcsúsztatás hossza véletlenszerű, az egyes populációk random módon kombinálódnak, miközben eredeti diszpergáltságuk (az autokorreláció mértéke) változatlan marad. Szigorú nullmodell-feltételt képvisel, az ettől való kis eltérés is már egyértelműen a mintázati szervezettség meglétére utal. Ugyanakkor, ha nem tapasztalunk eltérést, az nem feltétlenül jelenti a szervezettség hiányát, hiszen egy adott diszpergáltság kialakulása lehet a szerveződés eredménye is. Kódja: *RS*.
4. *Populációnkénti teljes randomizáció*: a 2. eljárás adaptálása a diakrétikus modellekhez. A random mintázatot minden egyes populációra külön-külön hozzuk létre, miközben kiszámítjuk az adott populációra vonatkozó diakrétikus függvényeket. Ezáltal (az adott populációtól eltekintve) az eredeti közösség mintázata megmarad, így a populáció részvétele a közösség szervezettségében a többiek között létesült térbeli kapcsolatrendszer megváltoztatása nélkül elemezhető. Kódja: *DD*.
5. *Populációnkénti random elcsúsztatás*: a 3. eljárás a diakrétikus függvényekhez. Kódja: *SD*.
6. *Másodlagos randomizáció*: teljes randomizáció olymódon, hogy nem az eredeti mintázatot, hanem az abból származó másodlagos mintákat randomizálja külön-külön. Kódja: *SR*.

A nullmodelltől való eltérés szignifikanciaszintjének meghatározásához nagyszámú random mintázat előállítása szükséges. Mivel a számítások időigényesek, ezért a random referenciák számát optimalizálni kell; az előzetes vizsgálatok alapján 99 randomizáció elegendőnek bizonyult (HORVÁTH 1998b). A rövidebb futásidejű számításoknál 499 randomizációt végeztem. A random mintázatokra kiszámolt függvényértékek minden egyes térsorozati lépés mellett egy adott intervallumon belül helyezkednek el. Ez a tartomány a teljes térskála mentén az ún. *random sáv (random envelope)*, melyet a minimális és maximális értékekkel adunk meg ekképpen: $E_{RR}^{min}[F]$ és $E_{RR}^{max}[F]$, ahol *RR* az alkalmazott random referencia kódja, *F* pedig az adott függvény. A random mintázattól való eltérést az adott függvény terepi értéke, azaz *F*, és a random tartomány értékeinek átlaga, vagyis az $E_{RR}[F]$ közötti különbség adja meg, amelyet differencia-értéknek nevezek, és a $D_{RR}[F]$ változóval jelölök; $D_{RR}[F] = F - E_{RR}[F]$.

Az alkalmazott statisztikai teszt egyoldalú, a szignifikanciaszint (elsőfajú hiba valószínűsége, vagyis *p*) kiszámításához az alábbi képlet szolgált alapul (MANLY 1997):

$$p = (NR - ND + 1) / (NR + 1),$$

ahol *NR* a random referenciák száma, *ND* a random mintázatra kapott értéktől való pozitív vagy negatív eltérések közül azoknak a száma, amelyekből több fordult elő (ez az aktuális nullhipotézis). Ez a formula a statisztikai tesztet konzervatívvá teszi, ha sok a zérus $D_{RR}[F]$ érték. Ezt elkerülendő, a zérus értékek számát félszer figyelembe kellene venni (*Lancester-féle „medián valószínűség" eljárás*, LANCASTER 1969). A random csúsztatásra elvégzett *validációs eljárás* szerint azonban az alkalmazott statisztikai teszt se nem túl liberális, se nem túl konzervatív (HORVÁTH – MAKRAI 2000).

2.5.4. AZ ANALÍZISEKHEZ FELHASZNÁLT VÁLTOZÓK

Az információstatisztikai modellek értekezésben alkalmazott függvényei az *NRF* kivételével az adott térsorozati lépéshez tartozó mintanagysággal *(m)* standardizáltak. Mértékegységük: bit.

Szünkrétikus modellek (vö. JUHÁSZ-NAGY 1984, 1985c; JUHÁSZ-NAGY – PODANI 1983):

- *NRF: a megvalósult fajkombinációk (florulák) száma*;
- *FD: florális diverzitás*, a létrejött fajkombinációk sokféleségét, az állomány komplexitását méri;
- *LD: lokális disztingváltság*, a mintázat heterogenitására, foltosságára utal; a populációk *lokális entrópiáinak* összege;
- *Ass: asszociátum*, a populációk kölcsönös és többszörös mintázati dependenciájának mértéke, ami az állomány términtázatának szervezettségét mutatja;
- *Diss: disszociátum*, a populációk *teljes disszociáltságainak* összege, az *asszociátumnak* mintegy a komplementer mennyisége, amely a populációk términtázati függetlenségét méri;
- *RLD: relatív lokális disztingváltság*, ami egy fajra vonatkozik, *RLD = LD / S*;
- *LEv: lokális egyenletesség*, az *LD*-vel komplementer függvény, értéke akkor nagy, ha a fajok már a lehető legtöbb mintavételi egységben jelen vannak, avagy hiányoznak;
- *RAss: relatív asszociátum*, *RAss = Ass / FD* (BARTHA *et al.* 1995a);
- *R'Ass*: a *relatív asszociátum másik változata*, *R'Ass = Ass / LEv*;

Diakrétikus modellek (vö. JUHÁSZ-NAGY 1984, 1985c):

- *H: lokális entrópia*, egy adott populáció előfordulási bizonytalansága;
- *TAss: teljes asszociáltság*, adott populáció részvétele a közösség términtázati szerveződésében;
- *TDiss: teljes disszociátum*, a *TAss* komplementer mennyisége, *TDiss = H – TAss*;
- *PA: páros asszociáltság*, az asszociátum két populációra vonatkoztatott megfelelője; *PA = G / 2*, vö. ZAR 1984: p. 53.

A fenti változókat mindig a térskála függvényeiként vizsgálom. Összehasonlításokhoz gyakran a globális *maximum* vagy *minimum* értéküket használom, melyeket az alábbi módon jelölök: F_{max} és F_{min}, ahol F az adott függvény. A hozzájuk tartozó térskála pontok a *karakterisztikus áreák*, melyeket általános jelölése az alábbi módon történik: $CA(F_{min})$, vagy ha a maximumra vonatkozik, akkor alsó index nélkül: $CA(F)$. A dolgozatban használt karakterisztikus áreák (vö. JUHÁSZ-NAGY 1984, 1985c; ***1.4.1. fejezet***): *CA(FD): maximum área* (A_{max}), *CA(LD): kompenzációs área* (A_{comp}), *CA(Ass): az asszociátum globális maximumához tartozó skálapont* (A_{Ass}). Mivel a térskálát m-ben adtam meg, a *CA* értékek mértékegysége is a méter. A *karakterisztikus intervallum (CIV)* az a térskála tartomány, amely magába foglalja a legfontosabb karakterisztikus áreákat (JUHÁSZ-NAGY 1984). Határa a CIV_{min} és a CIV_{max}, szélessége a *wCIV*, $wCIV = \log_{10}CIV_{max} - \log_{10}CIV_{min}$. Néhány esetben kiszámoltam az adott függvény térskála mentén mérhető értékeinek összegét; erre a Σ előtag utal (pl. *ΣDiss*).

2.5.5. A VIZSGÁLATI SZITUÁCIÓKBAN ALKALMAZOTT MÓDSZEREK

A használt statisztikai tesztek minden esetben a nemparaméteres próbák közül kerültek ki. Ennek elsődleges oka a legtöbbször eléggé korlátozott mintanagyság. Alkalmanként (ellenőrzésként) a tesztek paraméteres változataival is elvégeztem a számításokat, amelyek leggyakrabban azonos eredményt adtak. Két változó közötti kapcsolat feltárásához tehát a *Spearman-féle rangkorrelációt*, csoportok mediánjainak összehasonlítására pedig a *Mann–Whitney U-tesztet* használtam. Többször előfordult, hogy a kis ismétlésszám miatt a tesztek még a látszólag egyértelműnek tűnő esetekben is legfeljebb csak a $p = 0.05$ szinten szolgáltattak szignifikáns értékeket. Ennek ismerete akkor fontos, amikor kétféle teszt eredményeit hasonlítom össze; az értekezés megfelelő részén utalok erre.

Metodikai problémák vizsgálata

A véges mintanagyságból eredő problémák bemutatásához szimulációs vizsgálatot végeztem. Ennek során teljes térbeli randomitással *(CR)* rendelkező közösségeket állítottam elő 500 mintavételi egységben. A 18 közösség fajszámban különbözött, ami 2 és 30 között változott. A fajok gyakorisága minden esetben 50 volt. A másodlagos mintavétel paraméterei és a számítások a terepi mintákéval egyeztek meg. A fő szünkrétikus függvények térskála menti maximális értékeit használtam fel.

A minták összehasonlítása, és az asszociátum fajszámtól való függésének bemutatása végett a különböző fajszámú szub-közösségek Ass_{max} és $Ass_{max} - E_{CR}[Ass]_{max}$ értékét a fajszám függvényében ábrázoltam. A szub-közösségeket a gyakoriság szerinti sorban egymás után következő fajok fokozatos elhagyásával állítottam elő, a legritkább fajnál kezdve a szelekciót. Random referencia: 99 teljes randomizáció *(CR)*.

A különböző random referenciák használatának bemutatása céljából a D4 minta 10%-ot elérő fajaiból álló szub-közösségét a fő szünkrétikus függvényekkel jellemeztem. Nullmodellek előállítása a *CR* és *SR* eljárással történt, a randomizációk száma 499 volt.

Primer szukcesszió elemzése

A teljes fajkészletű mintákhoz *CR*, míg a 10%-os gyakorisági határt elérő fajok alkotta szub-közösségekhez *CR*, *RS* és *SR* eljárással állítottam elő random referenciákat. Azonos fajszámokból álló, de a két szélső stádiumból származó minták összehasonlításához a DF és az SZ szolgált alapul. Mindkét minta fajszámát nyolcra csökkentettem. A DF esetén a 2%-os gyakoriságot meghaladó fajok kerültek feldolgozásra, míg az SZ mintából azokat a fajokat választottam ki, amelyek gyakorisági értékei a legközelebb álltak a DF fajaiéhoz. A gyakorisági értékek sorrendben: DF: 195, 119, 118, 66, 56, 40, 33, 16; SZ: 212, 140, 108, 74, 51, 40, 35, 16. Random referenciaként 99 *SR* szolgált.

Cönotaxonok összehasonlítása

Az analíziseket a minták különféleképpen csökkentett fajszámú szub-közösségeire végeztem el. A négyféle minta-változat: (1) teljes fajkészlet, (2) 4%-os relatív frekvenciát meghaladó fajok, (3) legalább 10% relatív gyakoriságú populációk, (4) az első 10 leggyakoribb faj. Utóbbi két esetben a nullmodellekhez a *CR*, *RS* és *SR* módszer szolgált alapul. A kétféle cönotaxon mintáit reprezentáló pontokat az attribútumok állapotterében ábrázoltam. A *strukturális koordináltság* összehasonlításához a pontfelhők fázistérbeli szóródását vettem alapul (vö. BARTHA 2000).

A 10 leggyakoribb faj közötti páros asszociáltságok kiszámításakor random referenciaként 99 random elcsúsztatás *(RS)* szolgált. A legalább két egymás követő térsorozati lépésben szignifikáns pozitív, illetve negatív *PA* értékeket számoltam össze ($p = 0.05$). A *PA* értékek előjelét a random mintázatra kapott *PA* értéktől való eltérés előjele adta (vö. BARTHA – KERTÉSZ 1998).

A különböző regionális vagy cönológiai preferenciával jellemezhető fajcsoportok mintázati szerveződésben betöltött szerepének összehasonlításához az északias kitettségű völgyoldalak 4%-nál nagyobb gyakoriságú fajaiból álló szub-közösségeit használtam fel. A fajcsoportokat a biogeográfiai és a cönotaxonómiai elemzések szolgáltatták Minden fajt a diakrétikus függvények karakterisztikus értékei közül az alábbiakkal jellemeztem: $TDiss_{CA(Ass)}$, $D_{SD}[TAss]_{CA(Ass)}$, $TDiss_{max}$, $CA(TDiss)$, ahol az alsó indexben a $CA(Ass)$ térlépték azt jelenti, hogy a függvény karakterisztikumát az adott szub-közösség maximális szerveződést felmutató skálapontjánál mérhető értéke jelentette. A fajokra vonatkozó diakrétikus értékek fajcsoportokra kapott mediánjainak különbözőségét *Mann–Whitney próbával* teszteltem azokban az esetekben, amikor mindkét csoport fajszáma elérte a hármat.

Kitettségi gradiens vizsgálata

A fajok gyakorisági eloszlásának ábrázolása végett a transzekt mentén 50-50 mikrokvadrát összevonásával másodlagos mintát hoztam létre. Az egymással nem átfedő másodlagos mintavételi egységekben a mikrokvadrátok fajainak prezencia értékeit összeadtam, s az így kapott gyakoriságokat néhány jellegzetes faj esetén diagramokon ábrázoltam. A 34 másodlagos mintaegységet a legalább 5 összgyakorisággal rendelkező 66 faj alapján ordinációnak vetettem alá *(PCA, kovariancia analízis)*. Az első két tengely együttes sajátértéke 61%-nak adódott.

2.9. táblázat. A kitettségi gradiens mentén lefektetett transzekt részmintáinak elhelyezkedése. A relatív távolság a részminta közepének a transzekt kezdetétől való távolsága. A transzekt közelítően a makrocönológiai felvételezéssel párhuzamos sávban fut (vö. *2.7. táblázat*, *3.22. ábra*).

minta sorszáma	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
részminta kódja	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	w	x	y	z
rel. távolság [m]	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100	105	110	115	120	125	130	135	140	145	148
kitettség	ÉK				É									ÉNy									Ny			

A többi vizsgálatban a *3.5.2. fejezetben* említett ENa ... ENf, illetve EDa ... EDz részmintákat dolgoztam fel (lásd *2.9. táblázat*). Vizsgáltam az összfajszám alakulását a teljes fajkészlet, illetve a különböző mértékben redukált fajkészletek esetén, amikor az $f \geq 1\%$, $f > 4\%$ és $f \geq 10\%$ volt az alsó frekvencia-határ. Az összes jelenlétek számát a mintákban előforduló összes faj prezencia-értékeinek összegzésével kaptam. Ez az érték a mikrokvadrátokon belüli fajtelítettségre utal.

Az információstatisztikai analízisekhez minden részminta 10 leggyakoribb faja által alkotott szub-közösségek, illetve a gradiens mentén egyenletesen elhelyezkedő hat részminta esetén még a 4%-nál nagyobb relatív gyakoriságú fajokból álló szub-közösségek szolgáltak alapul. Az alkalmazott randomizációs eljárás a szünkrétikus értékekhez: 99 *RS* és *SR*, a diakrétikus függvényekhez: 99 *SD*. Mivel a *Festuca rupicola* és a *F. pseudovina* a transzekt mentén fokozatosan váltja fel egymást, és identifikációjuk néha problémás volt, ezért a mintákban nem különböztettem meg őket. Ugyanígy, a *Carex michelii* és a *Carex tomentosa* fiatal egyedeit sok esetben szintén nem lehetett elkülöníteni, ezért e két faj is egyetlen populációként szerepel. Az ENa minta tíz leggyakoribb faja között páros asszociáltságokat is számoltam.

Degradálódással kapcsolatos elemzések

Az analízisekhez felhasznált szub-közösségek: (1) 4%-nál gyakoribb fajok, (2) a 10 legnagyobb relatív frekvenciájú faj. Utóbbi esetben randomizáláshoz az *SR* és az *RS* eljárást használtam.

2.6. TALAJTANI ÉS MIKROKLIMATOLÓGIAI VIZSGÁLATOK

2.6.1. TALAJKLÍMA MÉRÉSEK

Az északias, illetve délies kitettségű, viszonylag meredek völgyoldalak mikroklímabeli különbözőségének vizsgálata volt a cél. A mérés helyszíne a Belsőbárándi völgyrendszer 1. számú mellékvölgyének két szemközti oldala. A D1 és az E1 völgyoldal középső sávjában, lecsupaszított talajfelület alatt történt a mérés LogIT-műszerrel. (A völgyoldalak paraméterei: *2.4. táblázat*.) A mérés 1998. június 30. 10:30 és 1998. július 1. 21:00 között zajlott le. A mintavételek közötti időtartam: 17 min 4 sec. A mérés a talaj három rétegében: 2, 3 és 10 cm mélyen történt. Az időjárás a mérés alatt: 10:30-tól napsütés, meleg, gyenge szél; 18:00-tól egyre erősödő felhősödés; 19:50-től csendes eső; 20:30-tól felhős ég, gyenge szél; napkeltétől napsütés, gyenge szél; 06:50-től többnyire felhős ég, enyhe szél; 09:10-től napsütés, meleg, enyhe szél; napnyugtától igen gyenge szél. Az összehasonlításokhoz az adatsorokból 24 órás szakaszokat különítettem el, összesen ötöt (12:00–12:00, 14:00–14:00, ..., 20:00–20:00). Mivel a mérésnek nincs ismétlése, ezért az adataiból származó eredmények felhasználása csak tájékozódó jellegű.

2.6.2. TALAJMINTÁK ELEMZÉSE

A talajminták felvétele 7 cm átmérőjű talajfúróval a talaj felső, 0–25 cm-es rétegéből, bizonyos esetekben ezen kívül a 25–50 cm közötti szelvényből történt. A mintavételekre különböző években került sor, de a legtöbb esetben a nyári hónapokban, és hosszabb száraz periódus idején. Ezekben az esetekben került sor az *aktuális relatív nedvességtartalom* (a talaj száraz tömegére vonatkozó százalékos víztartalom) meghatározására. Az így kapott értékek természetesen csak esetiek, de mivel az időjárási körülmények hasonlóak voltak, egymással összevethetőek. Az *Arany-féle kötöttség* (K_A), a *százalékos humusztartalom*, a *foszfáttartalom* (P_2O_5 mg/100g) és a *nitráttartalom* (NO_3^- mg/100g) meghatározása BUZÁS (1993) alapján történt. A paraméterek meghatározását természetesen megelőzte a növényi maradványok eltávolítása, és a minták homogenizálása. Az elemzésekhez szolgáló talajminták áttekintésére szolgál az ***2.10. táblázat***. A talajjellemzők értékei a vizsgálati szituációkban általában nem követték a normális eloszlást, ezért a statisztikai feldolgozások a nem paraméteres próbákra épültek (*Spearman*-féle rangkorreláció, *Mann–Whitney* teszt).

Meg kell még jegyezni, hogy a degradáltsági gradiens kimutatása érdekében talajtömörödöttség mérésekre is sor került *3T-System* típusú penetrométerrel. A mintavétel a talaj felső 30 cm-es rétegében, függőlegesen 1 cm-enként valósult meg. Sajnos azonban az ismétlések száma annyira kevés volt (15-15 mintánként), hogy a talaj egyenetlenségei miatt létrejött nagy adatszórás következtében a völgyoldalak műtermékmentes összehasonlításra nem nyílt lehetőség. A vizsgálat eredményei ezért nem kerültek be a dolgozatba.

2.10. táblázat. A talajminták tulajdonságai. *m* = mintaszám, *ANT* = aktuális nedvességtartalom, K_A = Arany-féle kötöttség, *HT* = humusztartalom. Cönológiai felvételek sorszáma: lásd ***2.4. táblázat***.

felvételi hely	*kód*	*m*	*mélyebb réteg is 25–50 cm*	*vizsgált paraméterek*					*cönológiai felvételek sorszámai*
				ANT	K_A	*HT*	P_2O_5	NO_3^-	
Németkér: Kanacs-völgy oldala	KV	3	x	x	x	x			1-3.
Németkér: Vajai-völgy fölötti gerinc	VG	3	x	x	x	x			4-6.
Németkér: Vajai-völgy	VV	3	x	x	x	x			7-9.
Dunaföldvár: Gyűrűs-völgy	GV	3	x	x	x	x			10-12.
Dunaföldvár: Gyűrűs-völgy	GY	6	x	x	x	x			13-18.
Dunaföldvár: Gyűrűsi oldalvölgy	GD	3	x	x	x	x			21-23.
Dunaföldvár: Gyűrűsi oldalvölgy	GE	3	x	x	x	x			24-26.
Dunaföldvár: Gyűrűsi oldalvölgy	GN	3	x	x	x	x			27-29.
Belsőbáránd, 1. mellékvölgy	D1	10		x	x	x	x	x	81-86.
Belsőbáránd, 3. mellékvölgy	D3	10		x	x	x	x	x	87-92.
Belsőbáránd, 4. mellékvölgy	D4	10		x	x	x	x	x	93-98.
Belsőbáránd, 5. mellékvölgy	D5	10		x	x	x	x	x	99-104.
Belsőbáránd, 6. mellékvölgy	D6	10		x	x	x	x	x	105-110.
Belsőbáránd, 1. mellékvölgy	E1	10		x	x	x	x	x	111-116.
Belsőbáránd, 2. mellékvölgy	E2	10		x	x	x	x	x	117-122.
Belsőbáránd, 4. mellékvölgy	E4	10		x	x	x	x	x	123-128.
Belsőbáránd, 5. mellékvölgy	E5	10		x	x	x	x	x	129-134.
Belsőbáránd, 6. mellékvölgy	E6	10		x	x	x	x	x	135-140.
Bölcske: Gabonás-völgy	BG	1	x		x	x			164.
Bölcske: Leányvári-völgy	LV	1	x		x	x			167.
Bölcske: Leányvári-völgy	LK	1	x		x	x			170.
Adonyi Természetvédelmi Terület	AD	5	x		x				–
Kulcs: szakadópart melletti oldal	KU	7	x		x				–
összes minta száma:		142	42	127	142	130	100	100	

3. EREDMÉNYEK

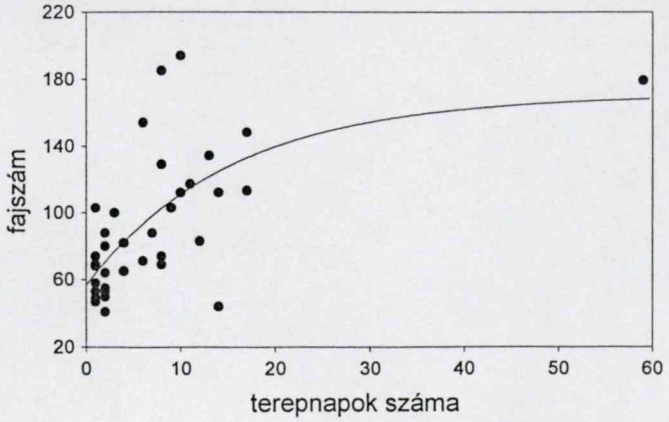
3.1. A MEZŐFÖLD NÖVÉNYFÖLDRAJZÁNAK NÉHÁNY VONÁSA

A vizsgálatok eredményeit öt alrész foglalja össze. Az első a mintavétel körülményeire, és a belőlük fakadó fajszám kiértékelési problémára összpontosít. A másodikban a mezőföldi löszterületek tájtörténetének néhány fontosabb vonásáról esik szó. A harmadik mutatja be a mezőföldi löszflóra általános tulajdonságait, amelyeket hazánk más régióinak löszflórájával is összevet. A negyedik alrész az egyes mintavételi helyek fajkészleteinek összehasonlításával a löszflóra regionális léptékű términtázatát elemzi, és az eredményül kapott flóragradiensek néhány jellegzetességét vázolja fel. Az ötödik alrészben pedig a fajok földrajzi léptékű preferenciális sajátságairól, és e tulajdonságuk alapján történő csoportosításukról esik szó.

3.1.1. ÁLTALÁNOS METODIKAI PROBLÉMÁK

Mivel a későbbiek során a különböző minősítésű fajok *száma* kulcsszerepet játszik, ezért fontos tudni az egyes mintaterületeken regisztrált *összes előforduló faj számának* ($S_{össz}$) a mintavétel körülményeitől való függését. Egyrészt pozitív összefüggés várható a mintavételi napok száma és a regisztrált fajszám, valamint a mintavételi terület nagysága és a fajszám között. Mindenekelőtt fontos hangsúlyozni, hogy a fajlisták nem tartalmazzák a *szegetális* és a *ruderális gyomokat*, az *efemer egyéveseket*, valamint az ültetett, főként *tájidegen fákat* és *cserjéket*, hiszen ezek előfordulása nem áll közvetlen kapcsolatban az eredeti löszvegetáció növényföldrajzi sajátosságaival. A konkrét fajszámok tehát csak az antropogén hatásoktól mentes löszvegetáció elemeire vonatkoznak.

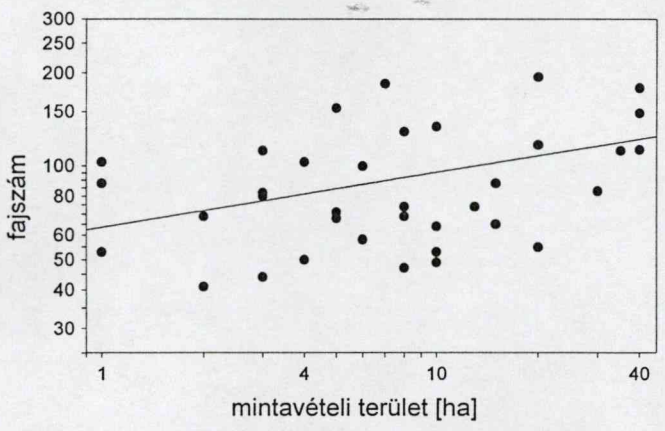
A terepnapok száma *(N)* és a fajszám ($S_{össz}$) közötti összefüggés *telítődési jelleget* mutat *(3.1. ábra)*. A pontos összefüggés a mintavételi módszer jellegéből adódóan nehezen határozható meg (pl. a terepi napok során több esetben nem florisztikai, hanem pl. cönológiai felvételezés történt), mindenesetre a kapcsolat tényével számolni kell. Ezért is szükséges a fajszám jellegű mennyiségeket az összfajszámra vonatkoztatva megadni (pl. *EJ%, KM%, Sz%, Ko%*).



3.1. ábra. A mintavételi napok száma és a regisztrált fajszám közötti összefüggés. Az illesztett telítődési függvény egyenlete $S_{össz} = 170 \cdot (1 - 0.668 \cdot 0.937^{N})$, ahol $S_{össz}$ a fajszám, és N a terepnapok száma.

Bár az értékek meglehetősen szórnak, a terület és a fajszám közötti kapcsolatra az ismert általános szigetbiogeográfiai összefüggés értelmében $S_{össz} = C \cdot T^Z$ alakú hatványfüggvény illeszthető *(3.2. ábra)*. Mivel a mintavételi területek kijelölése a természetesebb állapotúnak tekinthető vegetáció kiterjedése, és nem a valós völgyrendszer–szigetek mérete alapján történt, ezért – bár a Z kitevő értéke ($Z = 0.176$) az összefüggő szárazföldi területek szabadon választott egységeire kapott értékekhez jól illeszkedik (vö. BEGON *et al.* 1990: p. 778.) – el kell tekintenem a pontos összefüggés értelmezésétől. Mindazonáltal a pozitív korreláció magyarázatát részben valószínűleg a *habitat-diverzitás elmélete* (LACK 1969, 1976) adja meg, bizonyos fajok, pl. hegyvidéki vagy erdei elemek estében pedig az *egyensúlyi fajszám elmélet* (MACARTHUR – WILSON 1967). Az előbbit erősíti az a tény is, hogy a nagyobb kiterjedésű völgyrendszerek többféle kitettségű és meredekségű völgy-oldalain változatosabbak a mikroklimatikus feltételek, így többféle löszgyep-típus (habitat) alakulhat ki. Az eredmények alapján egyértelművé vált, hogy a korrekt elemzésekhez akkor, amikor bizonyos jellegű fajok számát a mintavételi területek más attribútumaival korreláltatjuk, a fajszámokat az összfajszámmal standardizálni kell.

A standardizálás szükségességére példaként tekintsük az *erdőjellegnek (EJ)* és a *relatív erdőjellegnek (EJ%)* a területtel *(T)* való kapcsolatát. Míg az *EJ* és a *T* között gyenge (nem szignifikáns) pozitív korreláció fennáll ($r_S = 0.191$, $p = 0.265$), addig az *EJ%* esetén gyakorlatilag semmiféle összefüggés nem tapasztalható ($r_S = 0.0345$, $p = 0.842$). Ez utóbbi az elvárt valós kapcsolat, hiszen kis terület ugyanúgy alkalmas lehet az erdei és erdőssztyepp fajok megtelepedésére (pl. ***10***. mintaterület), mint a nagyobbak (pl. a ***4***. vagy ***35***. terület).



3.2. ábra. A mintavételi terület és a regisztrált fajszám közötti összefüggés logaritmikus skálákon. Illesztett hatványfüggvény egyenlete:
$S_{össz} = 63.67 \cdot T^{0.176}$,
ahol $S_{össz}$ a fajszám, és T a mintavételi terület hektárban.

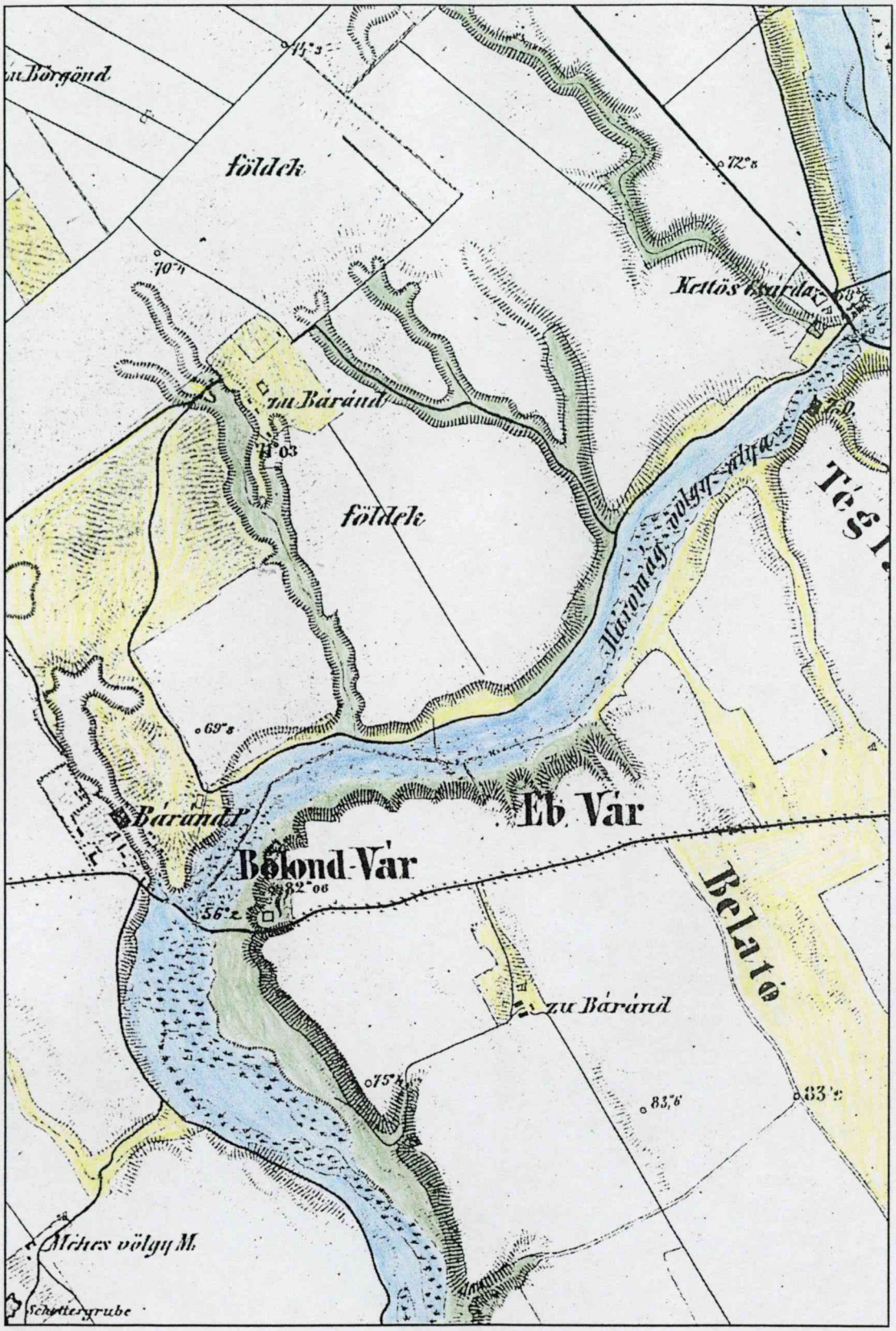
3.1.2. TÁJTÖRTÉNETI REKONSTRUKCIÓ

Az elmúlt kétszáz év tájhasználatban bekövetkezett változásait az I., II. és III. Katonai Felmérés során készült térképek és azok leírásai alapján az alábbiakban foglalhatjuk össze.

1. Az erdőterületek aránya 1783 óta lényegében semmit sem változott. Legföljebb kisebb ültetvények (leginkább akácosok) jelentek meg, majd tűntek el, de összefüggő, és főleg: eredeti erdőfoltok már az 1700-as évek végén sem voltak. Az erdők sorsa akkorra tehát már biztosan (valószínűleg jóval korábban) végleg megpecsételődött (vö. MEDZIHRADSZKY *et al.* 2000).

2. A mocsaras, vizenyős területek aránya a jelenleginél általában jóval nagyobb volt, hiszen a csatornázási munkálatok csak később kezdődtek. Így pl. az 1850-es évek végén a mai Dinnyés–Kajtori-csatorna helyén még kiterjedt mocsarak húzódtak (***3.3. ábra***).

3. A gyepek százötven évvel ezelőtt még nagyobb kiterjedésűek voltak a jelenlegieknél, a mai szántóterületek egy részét akkor még legelőként hasznosították (***3.3. ábra***). (Ugyanerre utal KORPÁS 1959.) A nagy kiterjedésű, sík legelőterületek feltételezhetően legalább részben mentesítették a meredekebb oldalak növénytakaróját az állatállomány intenzív legelése alól.



3.3. ábra. Belsőbáránd környéke az 1850-es évek végén. Részlet a II. Katonai Felmérés XXX-54. sz. térképszelvényéről. Méretarány: 1: 25000. *Kék* szín jelöli a mocsaras réteket, *zöld* azokat a gyepeket amelyek máig megmaradtak, *sárga* az azóta felszántott gyepterületeket.

A gyepek jelenkori használatában az alábbi tényezőkkel kell számolni: (a) elsősorban juhokkal történő legeltetés, (b) gépi kaszálás, amely azonban inkább csak a völgyaljakat érinti, (c) egyes völgyekben időnként égetés. Az utóbbi évtizedben bekövetkező táji léptékű történéseket az említett faktorok közül a legeltetés intenzitásának megváltozása szabja meg leginkább. Hazánk gazdasági átrendeződése miatt az állatállomány a legtöbb esetben megcsappant, így sok helyütt a legeltetés mérséklődésével kell számolni. Ennek szemmel látható következménye több esetben a cserjésedés.

A nagyhörcsöki *Aszó-völgy* (*30.* mintaterület) jó példát szolgáltat erre. A völgyrendszer nyugati végében az 1980-as évek közepén még legeltettek, a kilencvenes évek elejére azonban felhagytak vele. A fényképfelvételekkel is dokumentált eredmény az lett, hogy az északkeleti kitettségű oldal pereméről a cserjék (elsősorban a *Crataegus monogyna*) lejjebb húzódtak, és mára az oldal jelentős részét beborítják. Eközben a bozótos tisztásain nagy *Brachypodium pinnatum* foltok jelentek meg. Hasonló eset a *35.* mintaterület (Vámiszőlőhegy: Dádpuszta) egyik völgyéből említhető. Az ÉK-i kitettségű, viszonylag meredek (35°-os lejtésű) oldalon jól láthatóak a közel szintvonalakban haladó, egymás felett nagyjából egy birkányi távolságra elhelyezkedő lépcsőzetes sávok, amelyek az egykori intenzív taposásra utalnak. A terület az utóbbi évtizedben már biztosan mentesült a legeltetés alól, amire a regenerálódott gyep nagy fajszáma, valamint az intenzív legeltetést nem tűrő, specialistának tekinthető erdőssztyepp növények jelentős mennyisége utal. A fenti két eset egyre több felé jellemző dinamikát képvisel. Számos löszterületen ugyanakkor ennek az ellenkezője, vagyis a *sztyeppesedés* folyamata figyelhető meg, amely az erdőirtások után az erdőssztyepprétek pusztagyepekké való átalakulásában nyilvánul meg, miközben a széleslevelű pázsitfüvek xerofil füvekre cserélődnek le (vö. ZÓLYOMI – FEKETE 1994, FEKETE *et al.* 1998). Az említett két völgyben viszont a *Brachypodium pinnatum* állományának kiterjedését lehet tapasztalni. Kérdésként merülhet fel, hogy a faj expanziója a gyepek florisztikai és mintázati paramétereinek milyen megváltozását okozza (lásd. *3.2.6. fejezet*).

Mivel az erdők eltűnésére tett tájtörténeti megállapítások a Mezőföld nagy részére igazak, ezért magyarázatra szorul az a tény, hogy az északias kitettségű lejtők *Brachypodium*-os gyepjei számos erdőssztyepp fajt megőriztek erdő közelsége nélkül legalább 200 éven keresztül. A jelenséget BOROS (1958) a *cönológiai tehetetlenség* törvényével ragadja meg. Utal a populációk életformáira, túlélési stratégiáira, másrészt a szárazgyep közösségek egyensúlyi állapotát tételezi fel, amelyből csak külső (éghajlati, emberi) hatások mozdíthatják ki. Ugyancsak a populációk tehetetlenségének fontosságát emeli ki ERIKSSON (1996), a rosszabb minőségű élőhelyeken ily módon való fennmaradást pedig a növények regionális dinamikai viselkedésének egyik fő formájaként tartja számon. Vajon a populációs sajátosságokon kívül milyen tényezők teszik lehetővé az erdei és erdőssztyepp fajok sztyepprétekben való fennmaradását? Többek között két alternatív hipotézis állítható fel:

(1) Az erdőssztyepp elemek túlélését kizárólag a (legalább részben) megfelelő abiotikus paraméterek határozzák meg, amelyek jelenleg az északias kitettségű, meredek, kevésbé háborgatott, viszonylag kiegyenlített mikroklímájú völgyoldalakon állnak rendelkezésre.

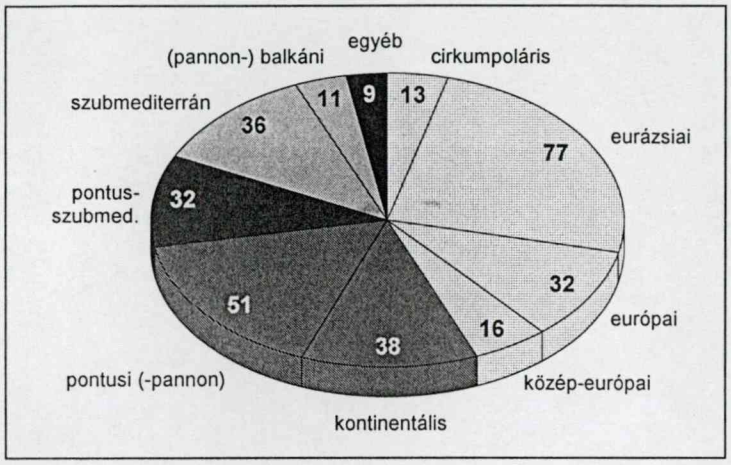
(2) Fentieken kívül a cönológiai tehetetlenség a populációk közötti interakcióknak is köszönhető, amelyek a términtázati dependenciákban megnyilvánulnak, ezért az erdőssztyepp fajokat őrző gyepek szervezettségének is, és az erdőssztyepp fajok ebben való részvételének is relatíve jelentősnek kell lennie. Ez a hipotézis az információstatisztikai vizsgálatokkal tesztelhető (lásd *3.3.3. fejezet*).

3.1.3. A MEZŐFÖLD LÖSZFLÓRÁJÁNAK ÁLTALÁNOS ÉRTÉKELÉSE

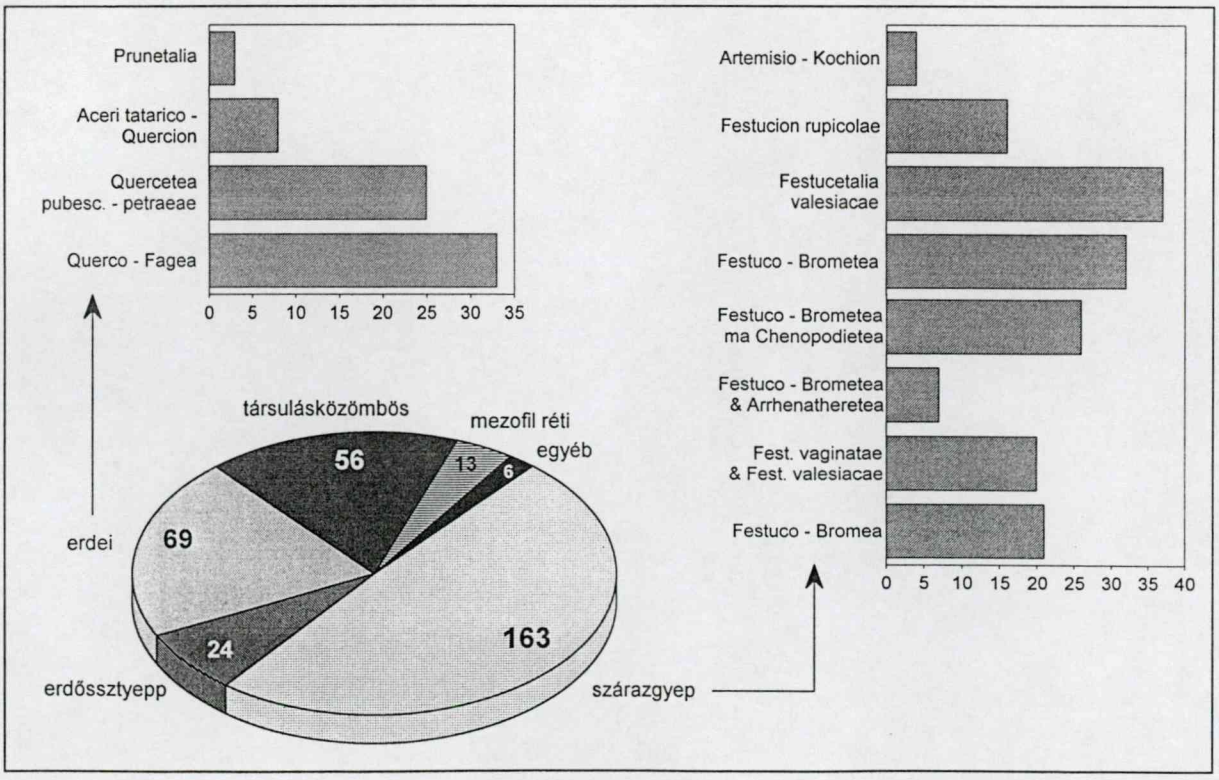
A Mezőföld löszvidékeiről összesen 331 növényfaj jelenléte nyert bizonyítást *(7.2. melléklet)*. E szám értékelésekor fontos figyelembe venni, hogy (1) mivel a Mezőföld minden jelentősebb kistáján előfordul mintaterület, a kapott érték a tájegységre nézve reprezentatív lehet. Ugyanakkor, (2) csak a sztyepprétek, a cserjések és a lösztölgyes maradványok flórája került feldolgozásra, így (3) a völgyaljak ligeterdő foltjai, a mezo- és higrofil rétek fajai nem képviseltetik magukat. Végül, (4) nincsenek a listán a szegetális és a ruderális gyomok, az efemer egyévesek, valamint az ültetett és tájidegen fák és cserjék. Fentiek alapján a kapott fajszám jelentősnek mondható.

A flóraelem-spektrumot tekintve *(3.4. ábra)* megállapítható, hogy az *európai csoportba* tartozó elemek adják az összfajszám 42%-át, ami valamivel kevesebb az országos átlagnál (50%). Jelentős, de a magyar flórához képest csak kissé több a *szubmediterrán jellegű (szubmediterrán, balkáni, pontus–szubmediterrán)* flóraelemek mennyisége (24%). A *kontinentális csoport* elemei (szintén az országos átlaghoz képest) viszont már több, mint kétszer akkora arányban (27%-kal) képviseltetik magukat. Néhány példa a flóraelemek leggyakoribb fajai közül:

- kontinentális: *Fragaria viridis, Phleum phleoides, Astragalus onobrychis, Scabiosa ochroleuca, Achillea collina, Festuca pseudovina, Chrysanthemum corymbosum, Astragalus austriacus*;
- pontusi: *Ranunculus polyanthemos, Achillea pannonica, Nonea pulla*;
- pontus–pannon: *Thymus glabrescens, Taraxacum serotinum, Cytisus austriacus, Viola ambigua*;
- pontus–szubmediterrán: *Eryngium campestre, Agropyron intermedium, Galium glaucum, Stachys recta, Asperula cynanchica, Stipa capillata, Bothriochloa ischaemum, Coronilla varia*;
- szubmediterrán: *Teucrium chamaedrys, Chrysopogon gryllus*;
- pannon-balkáni és balkáni: *Euphorbia pannonica, Ononis spinosa.*



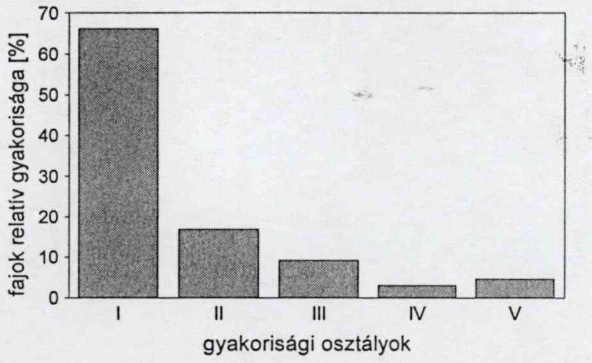
3.4. ábra. A fajok flóraelem szerinti megoszlása. Az azonos csoportba *(európai, kontinentális, mediterrán)* tatozó flóraelem-kategóriák azonos színűek. Az *„egyéb"* csoport tagjai az *adventív, alpin-balkán* és *atlanti-szubmediterrán* elemek, valamint a *pannon endemizmusok* közül kerülnek ki. A feltüntetett értékek fajszámokat jelentenek.



3.5. ábra. A fajok megoszlása cönoszisztematikai kategóriák szerint. Minden érték fajszámot jelent.

A regisztrált növények felét a szárazgyepek tagjai képviselik, mellettük a mezofil réti fajok aránya nem jelentős *(3.5. ábra)*. Ha a szárazgyep fajokon belüli arányokat nézzük, akkor megállapítható, hogy jelentős a szűkebb értelemben vett szárazgyep *(Festucetalia valesiacae)* elemek mennyisége (az összfajszám kilencede), és valódi sztyepprét faj *(Festucion rupicolae)* is számos akad *(3.5. ábra)*. Megjegyzendő, hogy a taxonoknak valamivel több, mint a negyedét az erdei és erdőssztyepp elemek jelentik. Az erdeiek közül minden második a száraz tölgyesekre *(Quercetea pubescenti–petraeae)* jellemző. Ez a tény egyértelműen az egykori erdőssztyepp vegetáció kiterjedt voltára utal, főleg ha számításban vesszük, hogy az erdők csak nagyon töredékes állományokban vannak jelen, így fajaik csak a cserjések védelmében, és a gyepekben maradhattak fenn. Ez utóbbiak feltételezhetően csak úgy őrizhették meg a *jelentős számú* (összesen 60) lágyszárú erdei–erdőssztyepp fajt, ha azok egykor és ma is (erdők hiányában is) képesek voltak a közösségbe integrálódni. Mindez az előző alrészben felállított két hipotézis közül a másodikat erősíti (lásd még ***3.3.3. fejezet***).

Jóllehet az erdei lágyszárú növények és az erdőssztyepp elemek száma összesen 65, és ez relatíve jelentős érték, ha azonban e növényeket gyakorisági osztályokba soroljuk, és ezek eloszlását tekintjük, árnyaltabbá válik a kép. (A cönológiai konstancia osztályaival megegyezőek a frekvencia intervallumok is, és a kódok is.) Megállapítható, hogy e fajok kétharmada a mintaterületeknek kevesebb, mint 20%-ából került csak elő *(3.6. ábra)*.



3.6. ábra. A lágyszárú erdei és az erdőssztyepp fajok relatív gyakorisága a mintavételi helyeken való előfordulás öt gyakorisági osztályában. A frekvenciaosztályok: I = – 20%, II = 20 – 40%, III = 40 – 60%, IV = 60 – 80%, V = 80 – 100%.

3.7. ábra. Az összes regisztrált faj relatív gyakorisága az egyes gyakorisági osztályokban. A mintavételi területeken való előfordulás frekvenciaosztályai megegyeznek az előző ábrán szereplőkkel.

A ***3.6. ábra*** diagramján észrevehetjük azt is, hogy az utolsó gyakorisági osztályba tartozó (vagyis leggyakrabban előforduló) fajok száma az előző osztályba tartozókéhoz képest kissé megnő. Ugyanezt tapasztaljuk akkor is, ha a gyakoriságok eloszlását a teljes fajkészletre vonatkoztatjuk *(3.7. ábra)*. Ez a sajátosság formailag megegyezik a klasszikus cönológiában kimutatott *gyakorisági törvénnyel* (RAUNKIAER 1934). Kiértékeléshez azonban figyelembe kell venni azt a tényt, miszerint a növénytársulásokban tapasztalt összefüggés egyszerű diszpergáltsági és denzitási jelenségek miatt is megjelenik (vö. GREIG-SMITH 1964). Másrészt esetünkben fennáll annak a lehetősége, hogy a kevesebbszer mintavételezett területeken csak a gyakoribb fajokat sikerült regisztrálni (azokat, amelyeket már eleve „elvár" a cönológus), mert a ritkább növények megtalálásához gyakran azok megfelelő fenetikai állapota, ezért több időpontbeli terepbejárás szükséges. E lehetőség teszteléseként kiszámítottam a terepnapok száma *(N)*, valamint az V., illetve IV. gyakorisági osztályba eső fajoknak a mintavételi területek összfajszámaira vonatkozó aránya *[S(V)%, S(IV)%]* közötti korrelációs együtthatót. (A szélsőségesen kiugró értékű terepnappal [59] rendelkező mintát nem vettem figyelembe.) Az *N* és az *S(V)%* esetén a negatív korreláció szignifikáns ($r_S = -0.722$, $p < 0.001$), ellenben az *N* és az *S(IV)%* esetén nem szignifikáns a kapcsolat ($r_S = -0.281$, $p = 0.102$). Mindez megerősíti, hogy a gyakorisági osztályok eloszlásában tapasztalt különlegesség nagy valószínűséggel a mintavétel következménye.

A mintákból összesen 29 olyan növényfajt lehetett kimutatni, amelyek vertikális elterjedése a kollin vagy montán régiónál kezdődik, így előfordulásuk a síkvidéki régióra nem jellemző. E fajok közül említhetőek az alábbiak: *Inula oculus-christi, Inula ensifolia, Nepeta pannonica, Lithospermum purpureo-coeruleum, Serratula radiata, Stipa pulcherrima, Linum tenuifolium, Colutea arborescens, Convolvulus cantabrica, Euphorbia polychroma, Veratrum nigrum, Helleborus dumetorum, Spiraea media, Thalictrum aquilegiifolium, Amelanchier ovalis.* Jelenlétük a Mezőföldön nem meglepő, de mindenképpen a löszvegetáció karakterét erősen meghatározó, fontos bélyeg.

A fentiekben részletezett eredmények összefoglalására szolgál a ***3.1. táblázat***, amely bemutatja, hogy a mezőföldi löszvegetáció milyen viszonyban áll az ország többi löszterületének növényzetével. A séma elkészítéséhez alapul szolgáltak a mezőföldi adatokon kívül az irodalmi áttekintésben említett dolgozatok (elsősorban ZÓLYOMI 1958; TÓTH 1988; MOLNÁR 1992; ZÓLYOMI – FEKETE 1994; SCHMOTZER – VIDRA 1998), valamint a ***2.3. fejezet*** végén felsorol területekről gyűjtött saját adatok. Megállapítható, hogy az Alföld más lösztájaihoz képest jelentős a szubmediterrán flóraelemek aránya, ezzel komplementer módon a kontinentális behatás csökken (vö. ZÓLYOMI *et al.* 1997). Emellett nagy számban fordulnak elő erdei–erdőssztyepp fajok, de a szomszédos dombvidékek és középhegységek „flóra-kölcsönző" hatása (lásd még ***3.1.4. fejezet***), illetve a tájegység dombvidéki jellege (ÁDÁM *et al.* 1959) is megmutatkozik a kollin–montán elemek relatíve jelentős mennyiségében.

tájegység	*erdei és erdőssztyepp jelleg*	*szubmediterrán befolyás*	*középhegységi és dombvidéki hatás*
Hortobágy	•	•	•
Békés–Csanádi-hát	•	•	••
Harangod	•••	•	•••
Tokaj-Hegyalja	•••	•	•••
Bükkalja	••••	•	••••
Gödöllői-dombvidék	••••	••	•••
Mezőföld	•••	•••	•••
Észak-Bácska	••	•••	••
Tolnai-hegyhát	••••	••••	•••
Külső-Somogy	••••	••••	•••

3.1. táblázat. A löszvegetáció jellemvonásai a vizsgált tájegységekben. Az egyes paraméterek erősödő jellegére a • jel számossága utal.

3.1.4. A MEZŐFÖLDI LÖSZFLÓRA REGIONÁLIS MINTÁZATA

Az előző alrészben felvázolt jellemvonások csak általános képet rajzolnak a Mezőföld löszvegetációjáról, így további pontosítások szükségesek: vizsgálandók a tájegység flórájára jellemző regionális mintázat sajátosságai. Az ***1.2.3. fejezet*** értelmében elsődleges célnak a feltételezett flóragradiensek létének a lehető legegyértelműbb igazolása (avagy elvetése) tekintendő. A korábbi vizsgálatoknak megfelelően flóragradiens várható el több jellegben az alábbi hipotézisek szerint (vö. ***2.1.2. fejezet***): a középhegység és a dombvidékek irányában növekszik (1) az erdőssztyepp és/vagy erdei elemek száma, (2) a kollin–montán jellegű fajok aránya, valamint (3) a szubmediterrán flóraelemek mennyisége, illetve (4) csökken a kontinentális elterjedésű fajok aránya. Az egyes mintaterületek fenti hipotézisek tesztelésére szolgáló paramétereit a ***7.3. melléklet*** foglalja össze.

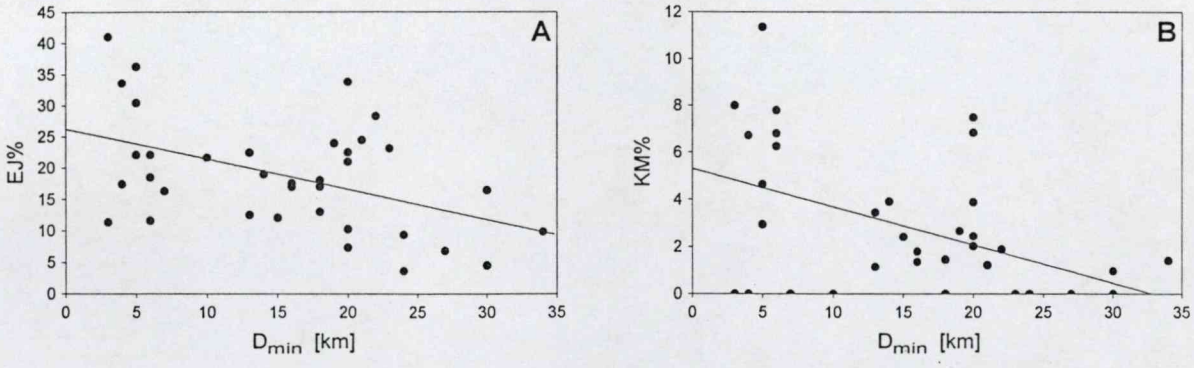
A flórára vonatkozó paraméterek közül a vizsgálatokhoz a ***3.1.1. fejezet*** megállapításai szerint az összfajszámra vonatkozó %-os értékek használandók fel. A szubmediterrán és kontinentális hatás várható komplementer viselkedése végett az *Sz%* és a *Ko%* hányadosa *(Sz/Ko)* még kifejezőbb lehet. Előbbiek, valamint a D_{Dk}, D_{Dd}, és ezek közül a legkisebb távolság (D_{min}) közötti *Spearman-féle rangkorrelációs* együtthatókat számítottam ki ***(3.2. táblázat)***. A *D* értékek egyszerű mutatói a középhegység vagy a dombvidékek (vagy mindkettő) közelségének, de egyúttal az éghajlat szubmediterrán jellegének erősödését, és a kontinentalitás csökkenését is kifejezik (vö. ***2.2. ábra***).

3.2. táblázat. A minták távolsági (D_{Dk}, D_{Dd}, D_{min}) és florisztikai paraméterei (*EJ%, KM%, Sz%, Ko%, Sz/Ko*) közötti *Spearman-féle korrelációs együtthatók* értékeinek (r_S), és szignifikancia-szintjeinek (p) mátrixa.

	D_{Dk}		D_{Dd}		D_{min}	
	r_S	p	r_S	p	r_S	p
EJ%	–0.248	0.145	0.006	0.972	–0.391	0.018 (*)
KM%	–0.202	0.238	0.074	0.666	–0.388	0.019 (*)
Sz%	–0.149	0.386	0.281	0.097	–0.119	0.489
Ko%	0.145	0.399	0.211	0.217	0.272	0.108
Sz/Ko	–0.187	0.276	0.104	0.547	–0.245	0.150

A D_{Dk} és a florisztikai paraméterek közötti korrelációk előjelei a hipotéziseknek megfelelően alakulnak, erősségük azonban nem éri el a szignifikánsnak tekinthető határt (***3.2. táblázat***). A D_{Dd} változóval való korrelációk szintén nem tekinthetők szignifikánsaknak, ráadásul ebben az esetben az előjelek sem alakulnak az elvárásoknak megfelelően (a *Ko%* kivételével). Valójában, mind a domb- *és* hegyvidékektől való távolság, mind a szubmediterrán (illetve kontinentális) hatás változása legpontosabban éppen a D_{min} változóval közelíthető (vö. ***2.2. ábra***), a D_{Dk} és a D_{Dd} az eredeti hipotézisben megfogalmazott háttérváltozónak csak egy-egy aspektusát képviselik, s mint látható, ezek önmagukban nem tehetők felelőssé flóragradiens kialakulásáért.

A D_{min} távolsággal való korreláció értéke mind az öt vizsgált florisztikai paraméter esetében a hipotéziseknek megfelelő előjelű, s két változó esetén (*EJ%, KM%*) szignifikáns is (***3.2. táblázat, 3.8.A–B. ábra***). Megállapítható, hogy az erdei és erdőssztyepp elemek aránya, valamint a kollin–montán fajok aránya tekintetében flóragradiens létezésével kell számolni. A flóragradiensek a Mezőföld ÉNy–DNy-i peremei felől tartanak keleti irányba, miközben az említett fajok száma csökken. Látható ugyanakkor az is, hogy sem a szubmediterrán, sem a kontinentális fajok számában nem mutatható ki szignifikáns térbeli trend, és bár a változások iránya a klíma regionális mintázatával összhangban van, a flóraelemek vonatkozásában a mezőföldi löszterület egységesnek tekinthető.



3.8. ábra. A hegy- és dombvidékektől számított legkisebb távolságnak (D_{min}) a relatív erdőértékkel (*EJ%*, **A**), és a kollin–montán fajok relatív számával (*KM%*, **B**) való kapcsolata. A regressziós egyenesek egyenletei: (**A**) $EJ\% = 26.2 - 0.481\ D_{min}$, ebben az esetben $r_P = -0.464$, $p = 0.0044$ (**); illetve (**B**) $KM\% = 5.31 - 0.161\ D_{min}$, ahol $r_P = -0.463$, $p = 0.0045$ (**).

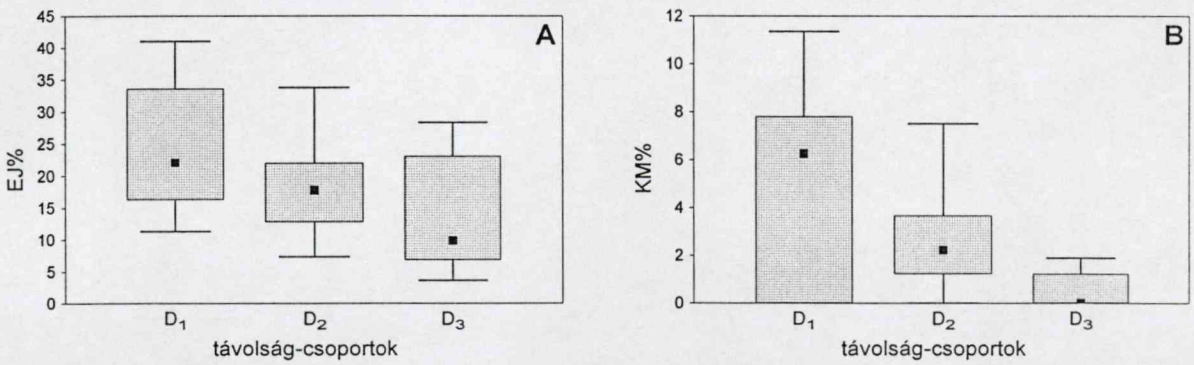
A szignifikánsnak adódott korrelációkat random referenciák segítségével ellenőriztem. A randomizációt nem a két változó értékeinek sorrendjére végeztem el, hanem a nullhipotézis elemibb szintre, közvetlenül a fajok regionális mintázatára vonatkozott. Eszerint: „a fajoknak az egyes florisztikai mintákban való előfordulása véletlenszerű". Azért, hogy a texturális adottságok ne befolyásolják az eredményt, mind a fajok gyakorisági értékeit, mind az egyes minták fajszámait

rögzíteni kell. A randomizáció során az összesített fajlisták mátrixa tehát úgy töltődött fel prezencia értékekkel, hogy a marginális összegek a terepi értékekkel megegyezőek maradtak. Összesen kilenc randomizációt végeztem el, ami statisztikailag csak az 1%-os minimális szignifikanciaszint létrejöttét teszi lehetővé. Mind a kilenc randomizált florisztikai adatmátrix esetén, mindkét változót *(EJ%, KM%)* tekintve az összes kapott r_S abszolút értéke kisebb, mint a terepről származók. Emellett, a kapott korrelációs értékek egyike sem szignifikáns (a hagyományos teszt alapján, $p \leq 0.05$ szinten). Eszerint a random szituációk egyikében sem alakult ki flóragradiens a vizsgált két jellemvonásban.

A flóragradiensek további vizsgálata végett a mintákat D_{min} értékeik alapján (10 km-enként) három távolság-csoportba (D_1, D_2, D_3) soroltam ***(2.3. fejezet)***. Az egyes florisztikai paraméterek csoportokra jellemző mediánjainak összehasonlítását *Kruskal–Wallis teszttel* elvégezve látható, hogy csak a *KM%* esetén van szignifikáns különbség a mediánok között ***(3.3. táblázat, 3.9. ábra)***. Bár szignifikáns korreláció a távolsággal az *EJ%* esetén is kimutatható volt (vö. ***3.8.A. ábra***), és az egyes csoportok mediánjai is csökkenő tendenciát mutatnak, az értékek nagyfokú diszperziója miatt a csoportok között már nincs különbség ***(3.9.A. ábra)***. Úgy tűnik tehát, hogy míg a hegy- és dombvidéki elterjedésű fajok *(KM%)* esetén a flóragradiens eléggé kifejezett, addig az erdei és erdőssztyepp elemek *(EJ%)* megoszlásában tapasztalható különbségek elmosódottabbak.

3.3. táblázat. *Kruskal–Wallis teszt* eredményei. A teszt a florisztikai paramétereknek *(EJ%, KM%, Sz%, Ko%, Sz/Ko)* a minták távolsági csoportjaihoz (D_1, D_2, D_3) tartozó mediánjait hasonlította össze.

	EJ%	*KM%*	*Sz%*	*Ko%*	*Sz/Ko*
Kruskal–Wallis H érték	4.093	9.174	1.587	3.942	3.571
szignifikanciaszint (p)	0.129	0.0102 (*)	0.452	0.139	0.167



3.9. ábra. A relatív erdőjelleg (*EJ%*, **A**), és a kollin–montán fajok aránya (*KM%*, **B**) értékeinek diszperziója az egyes távolság-csoportokban. *Középső négyzet*: medián, *téglalap*: 25–75%, *karok*: minimum és maximum.

A kapott eredmények három pontban összefoglalhatók, értelmezésükre és magyarázatukra pedig az alábbi lehetőségek adódnak.

(1) A szubmediterrán elemek aránya a D_{min} emelkedésével némileg csökken, a kontinentális elemeké pedig növekszik, de a korreláció egyik esetben sem szignifikáns, és nem szignifikáns a két változó hányadosa vonatkozásában sem. Ez arra utal, hogy e kétféle flóraelem a Mezőföld egész területén többé-kevésbé egyenletesen oszlik el annak ellenére, hogy határozott trend figyelhető meg a kétféle (szubmediterrán [x''] és sztyeppjellegű [BS]) csapadékjárási típus klímastatisztikáját tekintve (vö. BORHIDI 1981, ***2.2. ábra***). Ez kiemeli a mezőföldi löszflóra tagjainak areális egységességét, egyúttal erősíti az említett flóraelemek átlagos aránya által jól meghatározott elkülönülést a többi magyarországi löszrégió növényzetétől (vö. ***3.1.3. fejezet***, ***3.1. táblázat***).

(2) Az erdei és erdőssztyepp fajok aránya (illetve a kettőt magába foglaló *EJ%*) fokozatosan csökken a középhegységektől és a dombvidékektől való távolsággal. E flóragradiens kimutatásának alapja a változók (D_{min} és *EJ%*) közötti szignifikáns korreláció. A trend azonban némileg elmosódott, mivel a távolság-csoportokhoz tartozó mediánok között nincs szignifikáns különbség. Mindebből arra következtethetünk, hogy a Mezőföld löszén mindenfelé jellemző (volt) az erdőssztyepp (ezt támasztja alá KORPÁS 1959 is), de a DNy-i és ÉNy-i peremek felé egyre több erdei és erdőssztyepp elemmel gazdagodik. Ez összhangban áll ZÓLYOMI (1989) vegetációtérképével. Hasonló jellegű flóragradienst mutatott ki a Gödöllői-dombvidék löszén ZÓLYOMI – FEKETE (1994), a Duna–Tisza köze homoki flórájában pedig FEKETE *et al.* (1999).

(3) A kollin–montán fajok arányában *(KM%)* mutatható ki a leghatározottabb gradiens. Ezek a növények általában már nem a löszflóra jellemző fajai, hanem sokkal inkább a lejtősztyepprétekből és sziklagyepekből, valamint a hegyvidéki xerotherm erdőkből lehúzódó elemek. Az előbbiekre példa többek között az *Inula ensifolia, Convolvulus cantabrica, Linum tenuifolium, Serratula radiata,* míg utóbbiakra a *Veratrum nigrum, Helleborus dumetorum, Thalictrum aquilegiifolium.* Szerepük már nem a löszflóra saját karakterének kialakításában rejlik, hanem inkább a mezőföldi sztyepprétek és a középhegységi lejtősztyepprétek genetikai kapcsolatának hangsúlyozásában.

A flóragradiens magyarázataként szolgálhatna az *Ősmátra-elmélet* (BORBÁS 1900; ZÓLYOMI 1958; BORHIDI 1997), amely alapján az adott eloszlás mintegy pillanatfelvétele a középhegységi elemek alföldi régiók felé történő vándorlásának. Ebben az esetben felmerül a kérdés, hogy ezek a fajok miért késnek azokhoz képest, amelyek már meghódították a Mezőföldet. A magyarázat úgy tehető pontosabbá, ha a tájökológiai jelenségek egy csoportját is bevonva, egy még dinamikusabban működő Ősmátrát feltételezünk. Ugyanerre utal FEKETE *et al.* (1999) a Duna–Tisza köze erdei flórájában fennálló gradiens elemzése kapcsán. Valószínűsíthető, hogy a Dunántúli-középhegység és a Dunántúli-dombvidék a középhegységi flóra folyamatos utánpótlási bázisaként működik, így a propagulumok időről időre eljutnak (eljutottak) a Mezőföld területére is. Fennmaradásuk azonban itt kevésbé biztosított, így folyamatosan ki is esnek a flórából, és csak azokon a peremi vidékeken maradnak fenn (dinamikus egyensúlyban), amelyekre nagyobb arányban megérkeznek. A kérdés még az, hogy vajon miért kisebb a túlélési esélyük a Mezőföld löszén? A válasz az egyes fajcsoportok esetén eltérő lehet. (a) Az egykor valószínűleg egyenletesebb regionális eloszlású hegyvidéki erdei és erdőssztyepp elemek legnagyobb része az erdőirtások, illetve a fokozódó legeltetés (vö. ***3.29.B. ábra***) következtében tűnhetett el, de az ÉNy-i és DNy-i peremekre még a teljes kiirtás előtti utolsó időkben vissza-visszatelepült, és szerencsés esetben fenn is maradt. (b) A köves-sziklás talajokon is jól fejlődő növények (pl. *Linum tenuifolium, Inula ensifolia*) a lösz vastagabb talaján az erősebb kompetitorok miatt valószínűleg kevésbé versenyképesek. (c) A szubmediterrán hegyi elemek (pl. *Convolvulus cantabrica*) megtelepedése számára a klíma még alkalmas a peremeken, másutt azonban már nem.

3.1.5. A NÖVÉNYFAJOK REGIONÁLIS LÉPTÉKŰ PREFERENCIÁLIS TULAJDONSÁGAI

A növényfajok preferenciális tulajdonságainak általánosan két aspektusa van: a gyakoriság és a térbeli mintázat. Utóbbit most szűkítsük le a flóragradiensek irányának megfelelő gyakorisági változásokra. Vizsgálandó, hogy mely fajok tartozhatnak azonos csoportba növényföldrajzi léptékű preferenciáik alapján. A csoportok kijelöléséhez tehát két tényezőt kell figyelembe venni, egyrészt a mintavételi helyek összességében számolt relatív előfordulási gyakoriságot *(f)*, valamint az egyes távolság-csoportokban (D_1, D_2, D_3) mérhető relatív gyakoriságok (f_{D1}, f_{D2} és f_{D3}) egymáshoz való viszonyát. Az *f* értékeire – a metodikából eredő pontosság–pontatlanság miatt – három kategóriánál többet kijelölni nem érdemes (lásd a ***3.7. ábrát*** és értékelését). A korábban használt frekvencia osztályokat alapul véve ***(3.6. ábra)*** az alábbi, regionális gyakorisági kategóriákat különböztetjük meg:

- *gyakori* az a faj, amelyre: $60\% < f \leq 100\%$ (IV. és V. osztály);
- *közepesen gyakori*, ha $20\% < f \leq 60\%$ (II. és III. osztály);
- *ritka*, amennyiben $0\% < f \leq 20\%$ (I. gyakorisági osztály).

Ez a fajta besorolás számol a fajok további előfordulásával azokban az esetekben, amikor a kevés számú mintavétel során még nem sikerült regisztrálni (vö. ***3.1. ábra***), ezért az első két kategória alsó határa a kisebb értékek felé eltolt (vagyis két-két osztályt foglalnak magukba).

A flóragradiens szerinti regionális faji megoszlásokat célszerűen ugyancsak három kategóriával érdemes jellemezni. Az objektív elkülöníthetőség végett az alábbi definíciókat használjuk rájuk:

- *nyugatias elterjedésű fajok*, amelyeknek a gyakorisága a hegységektől és dombságoktól mért távolsággal monoton csökken: $f_{D1} \geq f_{D2} \geq f_{D3}$, és $f_{D3} < f_{D1} / 2$;
- *keleties elterjedésű fajok* azok, amelyek a Mezőföldnek főleg a keleti pereme közelében gyakoriak: $f_{D1} \leq f_{D2} \leq f_{D3}$, és $f_{D1} < f_{D3} / 2$;
- az *általánosan elterjedt* növények a flóragradienssel korrelációt nem mutatnak, vagyis az előző két pont feltételei nem teljesülnek: $f_{D1} \approx f_{D2} \approx f_{D3}$.

Az f_{D1} és az f_{D3} arányának azért jelöltem ki viszonylag nagy értéket (a kettőt), hogy a mintavétel bizonytalanságából eredő műtermékek (a nem valós, csak gradiens-szerű eloszlások) jelentős része kizárható legyen. Ezen kívül, mivel a 3 mintahelynél kevesebbről előkerült akcidens fajok regionális eloszlása szintén csak bizonytalanul detektálható, jóllehet az előbb említett arány fennállhat (hiszen legalább egy csoportban az előfordulás gyakorisága biztosan zérus), ezért ezeket az elterjedési csoportok egyikébe sem célszerű besorolni, hanem indokoltabb a *bizonytalan* jelzővel illetni őket.

A fentiekben meghatározott kétféle csoportosítást egymással kombinálva a létrejövő releváns csoportok száma $3 \cdot 3 + 1$ (a *bizonytalan elterjedésű ritka* fajok csoportjával együtt). Az egyes csoportokba tartozó fajok számát a ***3.4. táblázatban*** foglaltam össze. Az elterjedtség tekintetében megfigyelhető az általánosan elterjedt növények túlsúlya, a gyakoriság vonatkozásában pedig a ritka fajoké (vö. ***3.7. ábra***). Tapasztalható az is, hogy a gyakori fajok között csak általános elterjedésű fordul elő. Bár ez jól értelmezhető, és a gyakori fajok generalista voltára utal, de nem kis részben az elterjedésekre adott definíciók szigorú feltételeinek a következménye is. Látható azonban, hogy mind a közepesen gyakori, mind pedig a ritka fajok között megjelennek a nyugatias és a keleties elterjedésű, tehát a flóragradiensekkel (vagyis a hegységektől és dombságoktól való távolsággal) korrelációt mutató fajok, sőt, a ritka fajok esetén számuk éppen annyi, mint az általánosan elterjedteké. A mezőföldi löszflóra színező elemei, vagyis a ritka fajok tehát nagyrészt elterjedésbeli aszimmetriával rendelkeznek.

3.4. táblázat. A különféle preferenciális csoportokba tartozó növényfajok száma. A kategóriák pontos meghatározását lásd a szövegben.

	gyakori	*közepesen gyakori*	*ritka*	*összesen*
nyugatias elterjedésű	0	29	55	84
keleties elterjedésű	0	6	3	9
általánosan elterjedt	43	67	57	167
bizonytalan elterjedésű	—	—	71	71
összesen	43	102	186	331

Figyelemre méltó, hogy a nyugatias elterjedésű fajok száma többszöröse (összesen közel tízszerese) a keleties elterjedésűekének. Ez a jelenség több tanulsággal is szolgál. Egyrészt megállapítható, hogy az előző fejezetben vizsgált flóragradiensek kialakításában azok a fajok vállalnak szerepet, amelyek a Mezőföld nyugati peremei felé gyakoriak. Vagyis a flóragradiens hegy- és dombvidéktől távoli részeiben nem az ott újonnan megjelenő fajok jelenléte, hanem a nyugatias elterjedésűek *eltűnése* lesz a megosztottság okozója. Ezzel összefüggésben, az elterjedési gradienst mutató fajok nyugati irányban feldúsuló készletéből közvetett módon a legutóbbi flóravándorlás forráshelyére is következtethetünk. Mindez a ***3.1.4. fejezet*** végén leírtakkal jó egyezésben van.

A regionális preferenciális csoportok jellegzetes tagjait az alábbi, természetesen közel sem teljes felsorolás mutatja be; a teljes listát a ***7.2. melléklet*** tartalmazza.

(1) Általánosan elterjedt gyakori füvek: *Festuca rupicola, Bothriochloa ischaemum, Stipa capillata, Brachypodium pinnatum, Agropyron intermedium, Koeleria cristata, Phleum phleoides*; kétszikűek: *Euphorbia pannonica, Salvia nemorosa, S. pratensis, Galium glaucum, Filipendula vulgaris, Teucrium chamaedrys, Taraxacum serotinum, Centaurea sadleriana, Achillea pannonica, Thalictrum minus, Ranunculus polyanthemos, Astragalus onobrychis, Cytisus austriacus.*

(2) Általánosan elterjedt, közepesen gyakori füvek: *Helictotrichon pubescens, Stipa joannis, Agropyron pectinatum, Chrysopogon gryllus, Briza media*; kétszikűek: *Hypericum elegans, Viola ambigua, Chrysanthemum corymbosum, Nonea pulla, Peucedanum alsaticum, Ajuga laxmannii, Vincetoxicum hirundinaria, Dianthus pontederae, Anemone sylvestris, Inula oculus-christi, I. hirta, Jurinea mollis, Sedum maximum, Vinca herbacea, Amygdalus nana, Iris pumila, Linaria genistifolia.*

(3) Általánosan elterjedt ritka fajok: *Hippocrepis comosa, Linum hirsutum, Crambe tataria, Iris variegata, Astragalus asper, Isatis tinctoria, Pulsatilla grandis, P. nigricans, Allium paniculatum, Kochia prostrata, Onosma arenarium, Veronica paniculata.*

(4) Keleties elterjedésű, közepesen gyakori és ritka fajok: *Euphorbia segueriana, Ranunculus illyricus, Astragalus dasyanthus.*

(5) Nyugatias elterjedésű, közepesen gyakori fajok: *Campanula bononiensis, Linum flavum, Betonica officinalis, Inula germanica, I. ensifolia, Peucedanum cervaria, Anthericum ramosum, Trifolium alpestre.*

(6) Nyugatias elterjedésű ritka fajok: *Aster amellus, Campanula persicifolia, Dictamnus albus, Colutea arborescens, Linum tenuifolium, Rapistrum perenne, Rosa spinosissima, Carex michelii, C. tomentosa, Nepeta pannonica, Orchis purpurea, Rosa gallica, Veratrum nigrum, Phlomis tuberosa, Silene longiflora, Cytisus nigricans, Hypochoeris maculata, Stipa pulcherrima, Serratula radiata, Globularia punctata, Lithospermum purpureo-coeruleum, Origanum vulgare.*

A különböző távolság-csoportokba tartozó mintaterületek összehasonlítását az eltérő regionális preferenciát mutató növényfajok megoszlása alapján a ***3.5. táblázat*** adja meg. Szigetbiogeográfiai megfontolások, így pl. a habitat-diverzitás elmélete (LACK 1969, 1976) alapján nem meglepő, hogy a Mezőföld egészéhez képest a mintaterületek eltérnek abban, hogy a gyakori és közepesen gyakori fajok aránya nagyobb, a ritkáké viszont kisebb. Feltűnően nagy differencia mutatkozik a bizonytalan elterjedésű, tehát nagyon ritka fajok arányában. A várt trendeknek megfelelően a keleties elterjedésű fajok aránya egyre nagyobb, ahogy távolodunk a nyugati peremektől, míg a nyugatias elterjedésűeké fokozatosan kisebb. A D_{min} szerint haladva a legszámottevőbb az eltérés a nyugatias elterjedésű ritka fajok körében. Az általánosan elterjedt csoport tekintetében többszörös különbségek nincsenek.

3.5. táblázat. Néhány, különböző távolság-csoportokba tartozó mintaterület fajainak megoszlása az egyes regionális preferencia osztályokban, százalékos aránnyal kifejezve. A D_3 távolság-csoportba sorolt, hasonló D_{min} értékekkel rendelkező három mintaterületet a megfelelően nagy összterület érdekében vontam össze. Az utolsó oszlop a Mezőföld egészére vonatkozó százalékos értékeket tartalmazza a ***3.4. táblázat*** alapján.

Mintavételi hely		*Aszal-völgy*	*Belsőbáránd*	*Nagy-karácsony*	*Kulcs + Adony + Kisapostag*	*Mezőföld*
Távolság-csoport / D_{min} [km]		D_1 / 5	D_2 / 14	D_2 / 20	D_3 / 31	–
Összterület [ha] / $S_{össz}$		20 / 194	40 / 179	7 / 148	40 / 151	421 / 331
Frekvencia	*Elterjedés*					
gyakori	*általános*	22.2	22.3	29.1	27.8	13.0
közepes	*nyugatias*	14.4	12.8	10.8	8.6	8.8
	keleties	2.1	2.8	3.4	4.0	1.8
	általános	24.7	31.3	31.8	34.4	20.2
ritka	*nyugatias*	17.5	12.8	8.1	2.6	16.6
	keleties	0.5	0.6	0.7	1.3	0.9
	általános	11.9	14.0	11.5	15.9	17.2
	bizonytalan	6.7	3.4	4.7	5.3	21.5

Nem meglepő, hogy a nyugatias elterjedésű taxonok 30%-át erdei és erdőssztyepp elemek jelentik, a többieknek viszont csak 16%-át. A flóragradiensek szerint viselkedő fajok esetén (amelyek ezek szerint csak a löszgyepek némelyikében fordulnak elő) felvetődik az a kérdés, hogy mennyire képesek beilleszkedni (términtázati értelemben is) a növényközösségek regionálisan konstansabb tagjai közé (vö. ***3.3.3. fejezet***). Hiszen ezek – amennyiben igaz pl. a ***3.1.4. fejezet*** végén felállított (b) hipotézis – csak folyamatos propagulum utánpótlással maradhatnak tagjai a társulásoknak.

Néhány, az előzőekben felsorolt jellegzetes elterjedésű faj előfordulási helyeit térképen is feltüntettem ***(3.10. ábra)***. Fontos megjegyezni azonban, hogy e térképek nemcsak a 36 részletes florisztikai mintavétel helyéül szolgáló területek fajlistái alapján készültek, hanem a ***37 – 47.*** mintaterület adatait, és az irodalomban fellelhető utalásokat is figyelembe veszik (MENYHÁRT 1877; HORVÁT 1942; ZÓLYOMI 1957, 1958, 1959; SOÓ 1968; VÖRÖSS 1987-88; LENDVAI – HORVÁTH 1994; SZERÉNYI 2000). Ezért pl. a többek által meglelt *Amygdalus nana* a térkép alapján gyakori fajnak tűnik, szemben a számítások alapján kapott közepesen gyakori minősítéssel. Mivel számos faj kevésbé kerül az érdeklődés középpontjába, ezért a gyakorisági alapon történő összehasonlítás csak a fentiekben alkalmazott módszer szerint tekinthető objektívnek. Ugyanez vonatkozik a flóragradiens szerinti elterjedési sajátosságokra is.

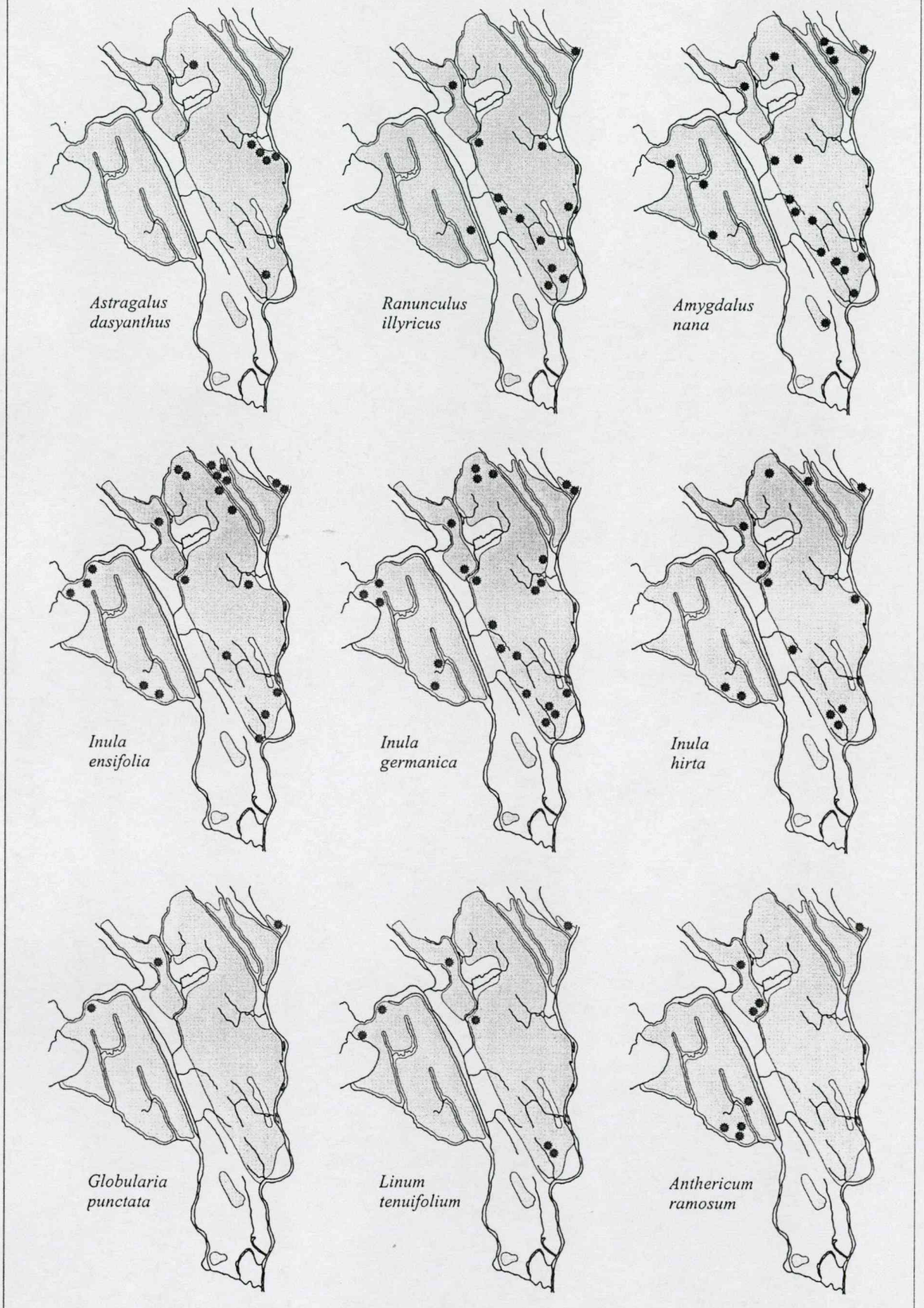
A Mezőföldön keleties elterjedésű fajok közül példaként az *Astragalus dasyanthus* és a *Ranunculus illyricus* lelőhelyeinek eloszlását ábrázoltam. A *Ranunculus illyricus* ilyen térbeli viselkedése nehezen magyarázható, hiszen a Dunántúli-középhegységben nem ritka, illetve a Mezőfölddel határos hegyeken is többfelé előfordul (vö. FARKAS 1999: p. 115.).

Az *Astragalus dasyanthus* ritkábbnak tekinthető: valójában csak három kis régióból került elő (Lovasberény: *Kazal-hegy*, Bölcske: *Ürge-völgy*, illetve Adony és Kulcs környéke; LENDVAI – HORVÁTH 1994; SZERÉNYI 2000). A faj többi, meglehetősen kevés számú hazai populációja is nagymértékben elszigetelt egymástól, melyek összesen csak mintegy 5000 tövet számlálnak (HORVÁTH 1997b). Az *Astragalus dasyanthus* cönológiai karaktere azért érdekes, mert ritkasága ellenére a löszpusztagyep, a lösz-szakadópart, a homoki sztyepprét és a nyílt homokpusztagyep többféle típusában előfordul, ami alapján jellegzetes sztyeppi növénynek tekinthető. SOÓ (1966) még *Festucion rupicolae* elemnek tekinti, az újabb adatok alapján azonban inkább a *Festucion vaginatae & Festucion rupicolae* csoportba sorolható (HORVÁTH *et al.* 1995). Mindezzel összhangban áll mezőföldi elterjedési mintázata, hiszen itt is az egykor relatíve fátlanabb térségben gyakoribb (vö. ***3.10. ábra*** és ZÓLYOMI 1989). A tájegység két legnagyobb állománya a kulcsi (300–500 tő) és az adonyi (200–300 tő). A mintaterületek leírásánál már említettem ***(2.2. fejezet)***, hogy mindkét terület löszrétegei közé számottevő mennyiségben homokos üledékek települtek. A talajtani vizsgálatok alapján megállapítható, hogy az adonyi termőhely talajának alsóbb (25–50 cm közötti, tehát már kevésbé humuszos) rétegében mérhető *Arany-féle kötöttség* (K_A) értéke átlagosan 31, ami a *homok* és a *homokos vályog* fizikai talajféleség átmenetét jelenti, és a kulcsi termőhely esetén is csak *homokos vályog* ($K_A = 34$). (Az *Ürge-völgy* talajának alsóbb rétege esetén $K_A = 41$.) Valószínűleg a kevésbé kötött talaj növényzetének kisebb záródása is hozzájárult e fokozottan védett faj fennmaradásához.

Az *Amygdalus nana* előfordulási térképe alapján ***(3.10. ábra)*** megállapítható, hogy a Mezőföld minden térségében előfordul (egykor előfordult) a löszcserjés társulás. Ez az erdőssztyepp általános elterjedtségére utal. Érdekes, hogy a kontinentálisabb klímájú részekről kisebb számban került elő.

Egymás mellett összehasonlítható három *Inula* faj elterjedése ***(3.10. ábra)***. Míg az *Inula ensifolia* jóval erősebben kötődik a hegy- és dombvidék közelségéhez, addig – a különben még szintén nyugatias elterjedésűnek tekinthető – *Inula germanica* már nagyobb számban megjelenik a löszvidék belsőbb régióiban is. Az *Inula hirtá*-t pedig nagyjából hasonló arányban találjuk meg a háromféle távolság-csoporthoz tartozó területeken, bár sehol sem gyakori.

A *Globularia punctata*, a *Linum tenuifolium* és az *Anthericum ramosum* olyan fajok, amelyek szinte kizárólag csak a Dunántúli-középhegység, illetve a Dunántúli-dombvidék közelében élnek ***(3.10. ábra)***. Érdekes a *Globularia* előfordulása amiatt, hogy lelőhelyei mindegyikén a lösz alapkőzet annyira elvékonyodott, hogy alóla helyenként előbukkannak a harmadkori üledékek (***3.***, ***4.***, ***5.*** terület, lásd még ***2.2. fejezet***). Ezek a berhidai *Somló-hegy*, és a székesfehérvári *Aszal-völgy* esetén jelentős részben homokkőpadok formájában preparálódtak ki, amelyeken viszonylag nyílt vegetáció tenyészik, hasonlóan a faj gyakran sziklás talajú élőhelyeihez. A *Globularia punctata* előfordulása szempontjából ezért nagy valószínűséggel az alapkőzetbeli jellemzők is fontos szerepet játszanak.



3.10. ábra. Növényfajok lelőhelyei a Mezőföldön saját és irodalmi adatok alapján.

A *Cytisus (Lembotropis) nigricans* termőhelyei megegyeznek a *Globularia punctata* lelőhelyeivel (*Somló-hegy, Aszal-völgy*, Érd). Előfordulása azért különös, mert általában mérsékelten savanyúságjelző növénynek tartják (*R-értéke* a ZÓLYOMI-féle skálán 2, a BORHIDI-féle skálán pedig 4, vö. ZÓLYOMI *et al.* 1967; BORHIDI 1993), márpedig a mezőföldi lösz maga is, és így talajai is mészben gazdagok (lásd ***2.1.1. fejezet***). Jelenlétét szintén a felszínre kerülő pannon homok és homokkő rétegek magyarázhatják olymódon, hogy rajtuk mészben szegényebb talajok képződhetnek (vö. KORPÁS 1959).

A *Kochia prostrata* a Mezőföld belső löszterületeiről eddig még nem került elő, ellenben a löszplató peremein kialakuló szakadópartok többségének (Balatonkenese, Érd, Százhalombatta, Kisapostag, Baracs, Dunaföldvár) állományalkotó növénye. Előfordulásának mintázatát a tájegységen belül nyilván nem a makroklíma, nem is az alapkőzet (ami lehet lösz és pannon agyag egyaránt), hanem elsősorban a *geomorfológiai adottságok* határozzák meg. Ugyancsak a löszfelszín geomorfológiai változatossága (vö. ***2.1.1. fejezet***) tehető felelőssé azért, hogy egy adott térségben mennyire sokrétűek a mikroklimatikus adottságok, ami pedig hozzájárul a flóra változatosságának alakításához is – igaz, csak kisebb, nem feltétlenül biogeográfiai léptékben. A kiegyenlítettebb mikroklímát igénylő erdőssztyepp elemeknek a kedvezőtlenebb (szárazabb, erdők nélküli) időszakokban való *fennmaradásában* azonban mindenképpen nagy szerepet játszanak a meredek északias kitettségű völgyoldalak. Másrészt, a sztyeppfajoknak viszont a délies oldalak jelentenek refúgiumot az erdősebb időszakokban.

A löszflóra színező elemeiként tekinthetők azok a növények, amelyek elsősorban a mezofil rétek fajai, és a völgyaljak üdébb termőhelyeiről húzódnak fel az oldalakra (pl. *Senecio doria, Colchicum autumnale, Orchis coriophora, Orchis militaris*, esetleg *Carex flacca*). E növények elterjedési viszonyainak részletes értékelése a Mezőföld léptékében ennélfogva hiábavaló lenne. Megállapítható, hogy a geomorfológiai adottságok egyes esetekben lényeges, más esetekben pedig nem releváns tényezői a biogeográfiai mintázatok kialakulásának.

A nyugatias elterjedésű fajok szempontjából fontos sorra venni azokat a tájegységeket, amelyek propagulumforrásként a flóragradiens létrejöttében szerepet játszhatnak. Északról DNy-felé indulva az alábbiak említhetők (vö. ***2.1. ábra***). Az érdi *Kakukk-hegy* flórájának egy része a tőle északra emelkedő *Tétényi-fennsíkról* érkezhetett (pl. *Stipa dasyphilla, Primula veris, Amelanchier ovalis, Coeloglossum viride:* vö. SZERÉNYI – KALAPOS 1998). A Gyúró környéki területek az *Etyeki-dombsággal* határosak, így ott a lösznövényzet középhegységi tölgyesekkel érintkezik (ZÓLYOMI 1959). A székesfehérvári *Aszal-völgy* ritkább növényei (pl. *Centaurea triumfetti, Helleborus dumetorum, Cytisus nigricans*) akár a *Vértes*, akár a *Velencei-hegység* felől érkezhettek (vö. FEKETE 1956, 1988); a Seregélyes és Belsőbáránd környéki völgyek ez utóbbihoz vannak eléggé közel. A *Fűzfői-rög* és a *Polgárdi-táblarög* termőhelyeinek fajai (pl. *Convolvulus cantabrica, Helianthemum ovatum, Inula salicina*) a *Balaton-felvidék* peremével, illetve a *Bakony* előhegyeivel és a *Péti-dombsággal* fennálló florisztikai kapcsolatra utalnak (vö. MÉSZÁROS 1997). A Mezőföld délnyugati szélének löszvölgyeibe pedig a *Külső-Somogyi-dombvidék* és a *Tolnai-hegyhát* dombjairól kerülhettek be fajok (pl. *Dianthus giganteiformis, Thalictrum aquilegiifolium*, vö. KISS 1880).

A Mezőföld löszvidéke florisztikai sajátosságainak az előzőekben részletesen bemutatott kiváltó okait foglaltam össze a ***3.6. táblázatban***. A táblázat felsorolja az általános okok (faktorcsoportok) konkrét tényezőit, bemutatja azok lehetséges hatásait, a hatások relatív fontosságát a löszflóra alakításában, valamint fajokat említ az adott hatások eredményének példájaként. Fontos hangsúlyozni, hogy a hatásokat jelen esetben a *flóra* szempontjából értékeljük, ezért más térskálán (társulások, állományok esetén) jelentős eltérések adódhatnak. Másrészt, az összefoglalás nem vonatkozik pl. a mohaflórára, amelyről elsősorban csak a szakadópartok vonatkozásában vannak információink (vö. BOROS 1959; PÓCS 1999).

A példaként felsorolt fajok természetesen nem csak egy adott tényező hatását tükrözik, hanem az egyes tényezők „fajkészleteik" szempontjából egymással átfedhetnek. Ez a tény is kiemeli azt, hogy minden egyes konkrét esetben (adott helyen adott időben) az összes tényező együttes hatását figyelembe kell venni az aktuális flóra megítélésében. Fontos megemlíteni azt is, hogy a ***3.6. táblázat*** a lösz természetes vagy természetközeli flórájára vonatkozik, és figyelmen kívül hagyja a honos és behurcolt gyomokat. Ha ez nem így lenne, akkor pl. az erdőirtás, legeltetés és égetés is nagyobb jelentőséggel szerepelne, és más antropogén hatásokat ugyancsak figyelembe kellene venni.

3.6. táblázat. A mezőföldi löszflórát befolyásoló tényezők és hatásaik. A *jelentőség* relatív kategóriái (zárójelben az érintett fajok közelítő aránya): **5**: meghatározó (> 50%), **4**: jelentős (20–50%), **3**: számottevő (5–20%), **2**: mérsékelt (1–5%), **1**: esetleges (≤ 1%).

tényező-csoport	*hatótényező*	*a hatás eredménye*	*jelentőség*	*példák*
makro-klíma	döntően erdőssztyepp klíma	a fajkészlet alapelemeinek kiválogatódása	5	Festuca rupicola, Amygdalus nana, Salvia pratensis, Teucrium chamaedrys, Quercus robur
	jelentős mértékű szubmediterrán befolyás	a Mezőföld löszflórájának elkülönülése az ország többi lösznövényzetétől	4	Colutea arborescens, Euphorbia pannonica, Quercus pubescens, Carex michelii, Jurinea mollis
	a szemiaridítás erősödése K felé	Agárd és Dunaújváros között kiterjedt sztyeppfoltok megjelenése	2	Nepeta parviflora, Astragalus dasyanthus
geológia	lösz alapkőzet	jellegzetes lösznövények	3	Ajuga laxmannii, Viola ambigua, Taraxacum serotinum
	homokrétegek	sztyeppesedés	1	Astragalus dasyanthus
	homokkő padok	„sziklás" talaj	1	Globularia punctata
		enyhén savanyú talajok	1	Cytisus nigricans
tájökológia (tájtörténet is)	hegységek és dombvidékek a nyugati széleken	flóragradiens a hegy- és dombvidéki fajok vonatkozásában	3	Inula ensifolia, Serratula radiata, Nepeta pannonica, Veratrum nigrum, Linum tenuifolium
		flóragradiens az erdei és erdőssztyepp elemek tekintetében	3	Campanula bononiensis, Peucedanum cervaria, Trifolium alpestre, Origanum vulgare
		egyes szubmediterrán flóraelemek lehúzódása	1	Convolvulus cantabrica
	erdőirtás, legeltetés, égetés	főleg az erdőssztyepp elemek megfogyatkozása (fokozódik a sztyeppesedés), mellyel szemben a „cönológiai tehetetlenség" hathat	3	Anemone sylvestris, Allium paniculatum, Chrysanthemum corymbosum, Peucedanum alsaticum
	legeltetés jelenkori felhagyása	spontán cserjésedés, invázív lágyszárúak elterjedése	2	Cornus sanguinea, Brachypodium pinnatum
geomor-fológia	szakadópartok	félsivatagi fajok és a szakadópart társulás tagjainak megjelenése	3	Kochia prostrata, Xeranthemum annuum, Aegilops cylindrica
	északi és déli kitettségű oldalak	mikroklímazugok, amelyek refúgiumokként szolgálnak	3	Vicia tenuifolia, Crambe tataria, Spiraea media,
	völgyalj	mezofil növények bázisa	2	Orchis militaris, Thalictrum lucidum

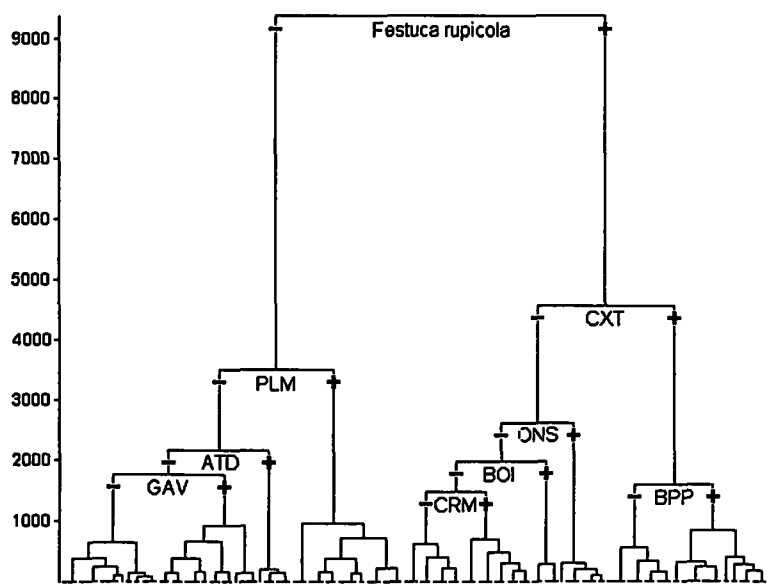
3.2. A MEZŐFÖLDI LÖSZGYEPEK MAKROCÖNOLÓGIAI SAJÁTOSSÁGAI

A makrocönológiai léptékben megfigyelhető jelenségek kutatásának eredményeit nyolc alrész veszi sorra. Az elsőben történik meg a löszgyepek típusainak elkülönítése sokváltozós módszerekkel, illetve fajcsoportok preferenciája alapján. A típusok klimatikus és talajtani háttértényezőkkel való összerendeltségét a második alrész mutatja be. A harmadikban a cönotaxonok koordináltsága kerül a vizsgálat középpontjába, míg a negyedikben a gyeptípusok fajkészleteinek a növényföldrajzi adottságokkal mutatott kapcsolata. A következő három alrész egy-egy spontán cönológiai kísérlet eredményeit tárgyalja, így az ötödik a legelés fokozódásának hatását, a hatodik egy állományalkotó faj terjeszkedésének következményeit, míg a hetedik egy adott kitettségi cönoklinben megnyilvánuló néhány jellegzetességet tárgyal. Az egyes növényfajok cönológiai viselkedésére vonatkozó eredmények több alrészben is előkerülnek, ezek összefoglalására hivatott a nyolcadik alrész.

3.2.1. GYEPTÍPUSOK ELKÜLÖNÍTÉSE

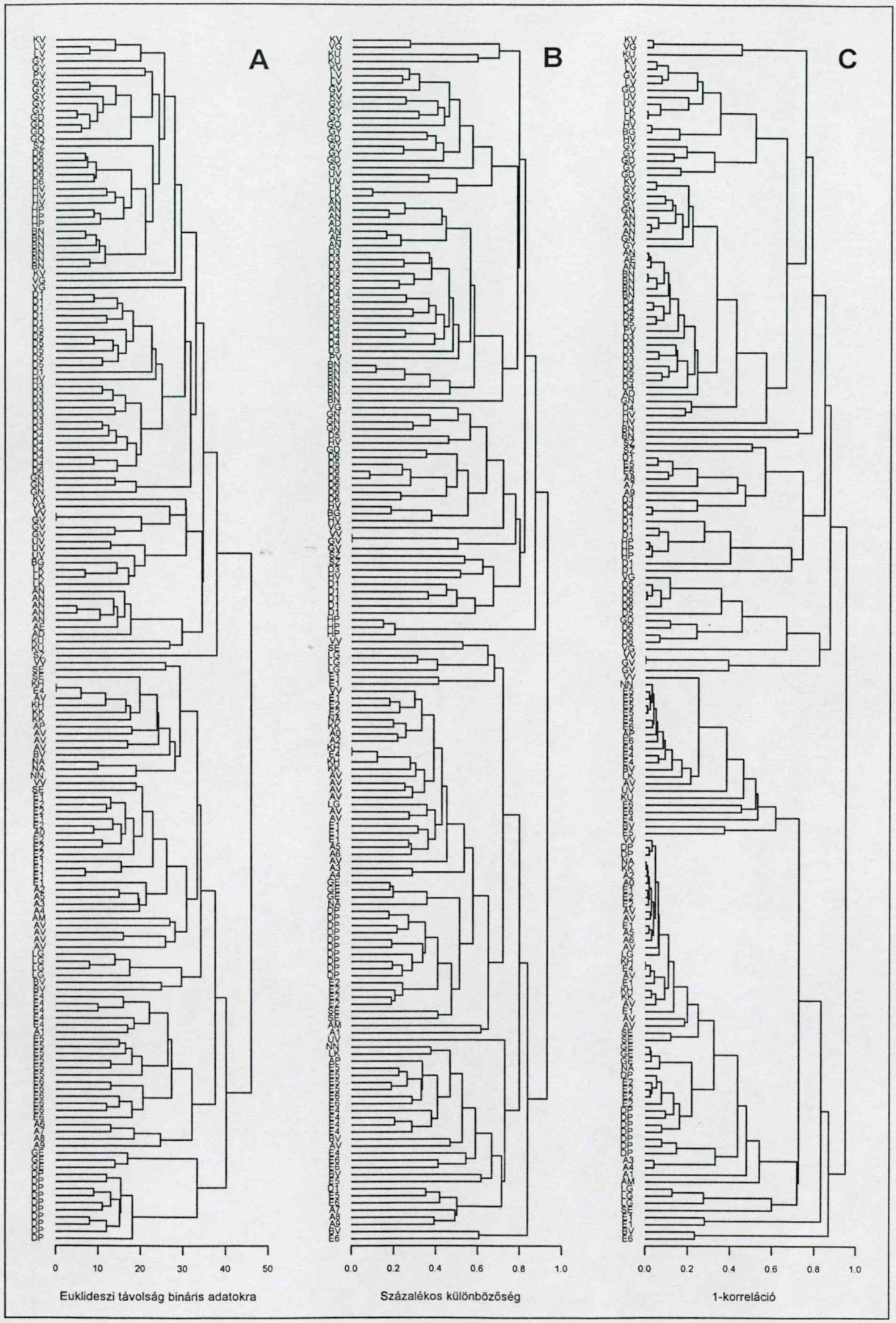
A vegetációs nodumok cönológiai tabellákból többváltozós módszerekkel történő elkülönítése során egy olyan egyszerű koegzisztenciális térben próbáljuk a cönológiai felvételeket képviselő pontok aggregálódásait kimutatni, amelyben a tengelyeket prior attribútumokként a populációk abundanciális, vagy prezencia–abszencia értékei adják meg. Olyan értelemben tekintjük *priornak* ezeket a változókat, hogy a cönotaxonok tényleges vizsgálatát megelőzően, pusztán az objektumok (itt cönotaxonok) körülhatárolását szolgálják (JUHÁSZ-NAGY – VIDA 1978). A *kontinuum probléma* (MCINTOSH 1967; WHITTAKER 1975) kiterjesztésével kapcsolatos kérdés, hogy amennyiben a cönológiai felvételek adott feltételeken belül a lehetséges változatok mindegyikét reprezentálják, a fajok prior attribútum terében egyáltalán van-e remény csoportosulások kialakulására, ekképpen nodumok elkülönítésére (vö. AUSTIN 1985). Ha nincs, az még nem jelenti feltétlenül a kontinuum hipotézis érvényességét az adott léptékben, mert pl. a *fajkombinációk* által alkotott koegzisztenciális térben már esetleg megfigyelhető a szegregáció (FEKETE 1995).

A Mezőföld összesen 17 völgyrendszeréből, többféle kitettségű és meredekségű lejtőről (vö. ***2.4. ábra***), illetve eltérő mértékben degradálódott élőhelyekről származó összesen 170 cönológiai felvételt (lásd ***2.4. táblázat***) különböző többváltozós módszerekkel elemeztem. Az alkalmazott kétféle divizív klasszifikációs eljárás az első lépésben a *Festuca rupicola* jelenléte és hiánya alapján osztotta két, közel egyenlő elemszámú csoportba a mintákat. A *Festuca* hiányával jellemezhető csoportban a *Plantago media* jelentette a következő divizív attribútumot. Azon minták esetén, amelyekben viszont előfordul a *Festuca rupicola*, az egyik eljárás a *Carex tomentosá*-t, a másik pedig az *Ononis spinosá*-t választotta ki a további osztályozáshoz. Még viszonylag éles elválasztást eredményezett a *Festuca* rupicola „–" csoportjaiban a *Galium verum* és az *Astragalus dasyanthus*, a *Festuca* „+" csoportjaiban pedig a *Brachypodium pinnatum*, a *Bothriochloa ischaemum* és a *Crataegus monogyna* (***3.11. ábra.***).



3.11. ábra. Az *entrópia maximális csökkenése* algoritmus alapján végrehajtott divizív osztályozás dendrogramja. Csak a nagyobb csoportok elkülönítéséért felelős fajok kódjai szerepelnek (lásd ***7.2. melléklet***).

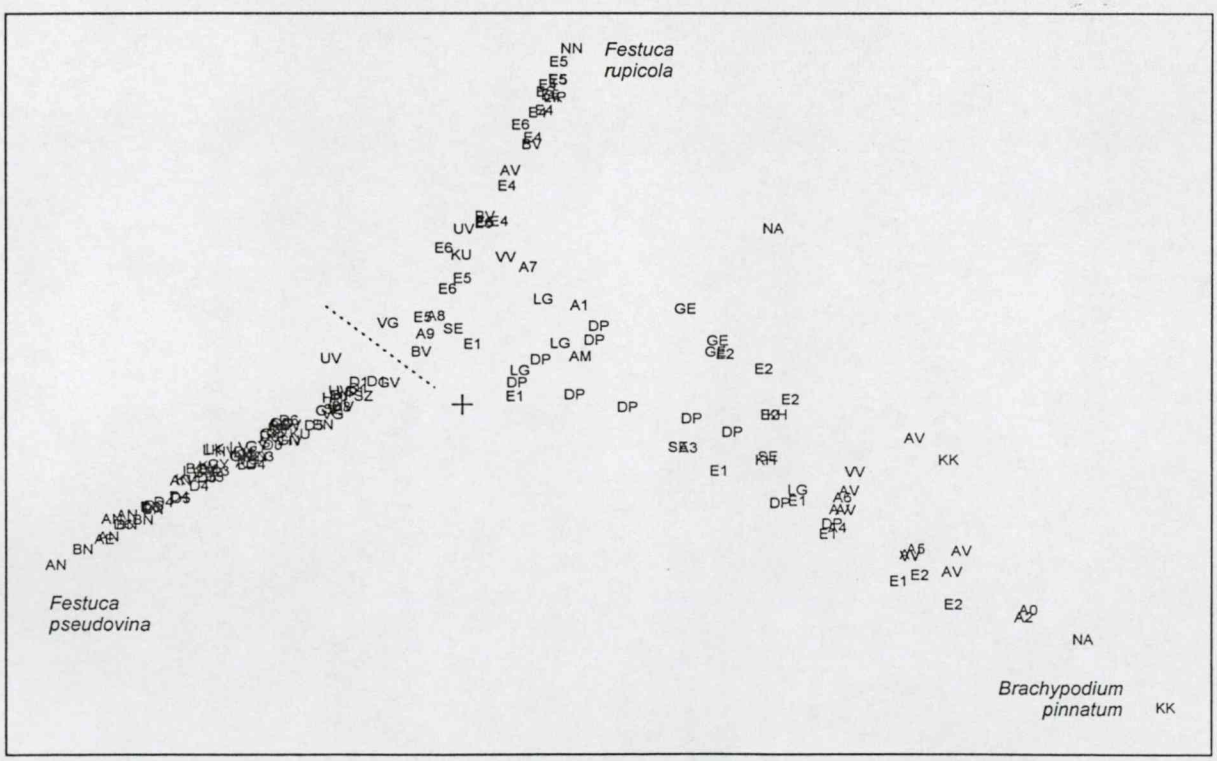
A prezencia–abszencia adatokra épülő agglomeratív klasszifikációs eljárások során a kölcsönös hiányokat is figyelembe vevő *Euklideszi távolság* index használata eredményezett egymástól némileg elkülönülőbb osztályokat *(3.12.A. ábra)*, szemben a *Jaccard különbözőséggel*. Azonban még ott is csak a két legnagyobb csoport tűnik határozottabban elválónak. Érdekes, hogy 7 felvétel kivételével a két csoportba tartozó minták a *Festuca rupicola* jelenlétében (hiányában) is különböznek; ez a divizív osztályozással szinte egyező eredményt jelent. A kisebb mintaszámú, gyakran markánsan elhatárolódó csoportok legtöbbször azonos paraméterekkel rendelkező (azonos kódú) felvételeket tartalmaznak, ami az egyes mintavételi területek florisztikai különállóságára is utal.



3.12. ábra. A 170 mintára kapott dendrogramok három különbözőségi index alkalmazásával.

Az abundanciális értékeket figyelembe vevő különbözőségi indexek alkalmazásával kapott dendrogramok sem tekinthetők jól strukturáltnak (az öt közül itt csak kettőt mutatok be: ***3.12.B–C. ábra***). Most is érvényes, hogy néhány (5–7) kivételtől eltekintve a két legnagyobb csoportba tartozó minták a *Festuca rupicola* jelenléte alapján is különböznek egymástól, azonban elválásuk nem éles. A *korrelációs koefficiens* esetén ***(3.12.C. ábra)*** kialakul néhány határozottabban elkülönülő kisebb osztály, amelyek a másik dendrogramon is többé-kevésbé megfigyelhetők ***(3.12.B. ábra)***. Az azonos kódú minták többnyire egymás közelében helyezkednek el, de kevésbé konzekvensen, mint a bináris adatokra kapott diagram esetén. Ugyanakkor, olyan különbözőségi értéktartományt nem lehet kijelölni, amelyben kis számú csoport egymástól élesen elválna.

Az ordinációs eljárások többsége csak mérsékelt sikerrel tudta az adatstruktúrákat néhány dimenzióba áttranszformálni, amit a tengelyek sajátértékeinek viszonylag egyenletes eloszlása jelez. Így például a *standardizált PCA* esetén az első három tengely együtt az összvarianciának mindössze 11%-át képviseli. Mivel a legjobb hatásfokú a *centrált PCA* volt (figyelemre méltó, hogy a 196 pozitív sajátértékű tengely közül az első kettő relatív részesedése együttesen 50%), ezért a továbbiakban ez szolgál az elemzések alapjául ***(3.13. ábra)***. A diagramon szerepelnek azok a fajok is, amelyek a változók szimultán ordinációs terében nem tömörülnek az origó közelébe, így a komponenseket legnagyobb mértékben meghatározzák. Az első két tengely által alkotott térben „háromágú" ponteloszlás alakul ki, amelyet a három legnagyobb varianciájú faj, a *Brachypodium pinnatum*, a *Festuca rupicola*, és a *Festuca pseudovina* „feszít ki". A karok keskenyek és hosszúak, ez a mintákban fellelhető erős trendekre utal, ugyanakkor jól elkülönülő csoportok nem alakulnak ki, ami viszont a felvételek közötti folyamatos kompozíciós átmenetekről tanúskodik.



3.13. ábra. A cönológiai felvételek *PCA*-val kapott ordinációs diagramja az első két tengely mentén. A biplot ábrázolja a három legnagyobb varianciájú faj relatív helyzetét az origóhoz (+) képest. A szaggatott vonallal elkülönített aggregált csoport tagjai a 3. tengely mentén különülnek el egymástól.

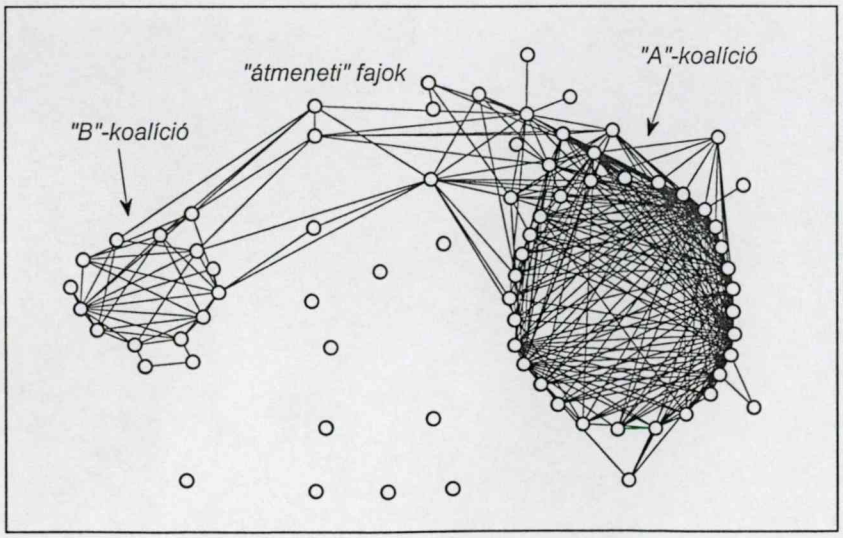
A *centrált PCA* 3. tengelyének relatív sajátértéke 8.7%, így az első két tengelyhez képest az összvarianciának már csak kis részét magyarázza. Ugyanakkor e tengely mentén következik be a *Festuca pseudovina* dominanciájával jellemezhető (a ***3.13. ábrán*** szaggatott vonallal határolt) csoport mintáinak némi szóródása. Egy újabb, kisebb „ág" jön létre, amelyért elsősorban a *Bothriochloa*

ischaemum tehető felelőssé. A legnagyobb ordinációs erővel rendelkező (legnagyobb varianciájú) fajok közül az első 14-et a ***3.7. táblázat*** sorolja fel. Megjegyzendő, hogy mivel a *Festuca rupicola* és a *F. pseudovina* elkülönítése néha körülményes volt, ezért a nagy valószínűséggel *F. rupicola* csomók kapták ezt a nevet, míg a bizonytalanok (pl. a *F. valesiaca*) *F. pseudovina*-ként szerepelnek.

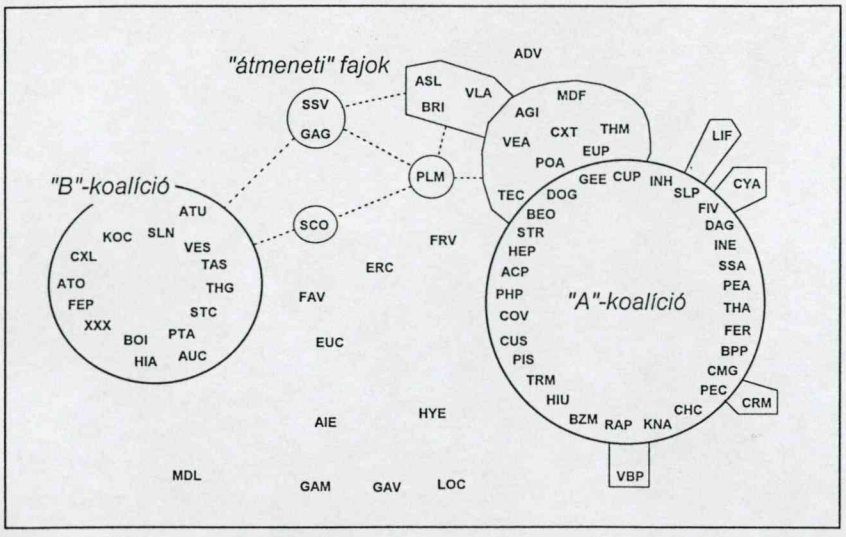
Bár a főkomponens analízis feltárt bizonyos trendeket a cönológiai minták kompozíciós elrendeződésére vonatkozóan, azonban sem ez a módszer, sem a klasszifikációs eljárások nem eredményeztek jól elkülönülő nodumokat. A további vizsgálatok ezért más úton közelítik tipizálás lehetőségét: az ún. *koalíciós rendezéssel* (vö. ***2.4.2. fejezet***). A koalíciók ebben az esetben a cönológiailag hasonlóan viselkedő, vagyis *a mintákban egymással asszociáltan előforduló populációk halmazát* jelentik. A koalíciók elkülönítése *plexusgráf* segítségével történt ***(3.14. ábra)***. Két markánsan elváló fajcsoport figyelhető meg, egy nagyobb (ez legyen az *„A"-koalíció*), és egy kevesebb fajú (*„B"-koalíció*). Bár néhány faj megteremti közöttük a kapcsolatot (ezek az *„átmeneti" fajok*), ugyanakkor számos negatív asszociáltsággal bírnak egymás felé. Feltűnik néhány olyan taxon is, amely pozitív asszociáltságok hiányában teljesen elkülönül a többitől. Egy adott koalícióba tartozónak azokat a fajokat tekintettem, amelyek egymás között csak szignifikáns pozitív kapcsolatokkal rendelkeznek ($p = 0.001$ szinten). A koalíciós struktúra áttekintő vázlata a fajkódokkal együtt a ***3.15. ábrán*** látható.

3.7. táblázat. A cönológiai felvételek 196 faja közül annak a tizennégynek a listája, amelyek a relatív borítási érték *(B%)* tekintetében a legnagyobb varianciával rendelkeznek.

Taxon	*B% átlaga*	*B% szórása*	*B% varianciája*	*Relatív variancia az összvariancia %-ában*
Brachypodium pinnatum	12.827	22.221	493.785	24.789
Festuca pseudovina	11.962	17.113	292.870	14.703
Festuca rupicola	10.792	16.599	275.527	13.832
Bothriochloa ischaemum	5.871	12.552	157.547	7.909
Salvia nemorosa	3.637	10.500	110.259	5.535
Stipa capillata	3.602	10.314	106.374	5.340
Teucrium chamaedrys	3.857	8.274	68.460	3.437
fedetlen talajfelület	3.356	7.506	56.339	2.828
Chrysopogon gryllus	0.827	5.732	32.859	1.650
Thymus glabrescens	3.027	5.669	32.136	1.613
Agropyron intermedium	2.213	5.469	29.912	1.502
Bromus inermis	1.431	5.034	25.341	1.272
Euphorbia pannonica	4.710	4.938	24.387	1.224
Peucedanum cervaria	1.014	4.313	18.602	0.934

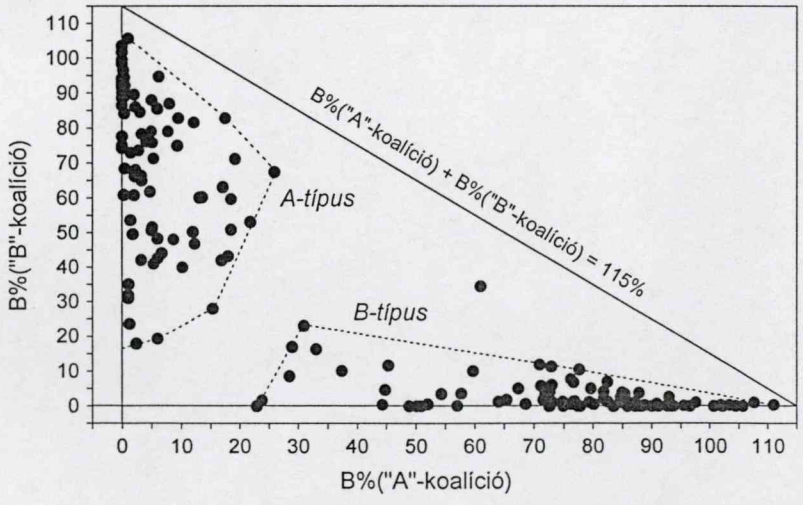


3.14. ábra. A 10%-nál gyakoribb 74 faj közötti szignifikáns pozitív páros asszociáltságok plexusgráfja. Az elrendezés alapját a fajok *PCoA* ordinációs tere jelentette. Két jól elkülönülő koalíció figyelhető meg.



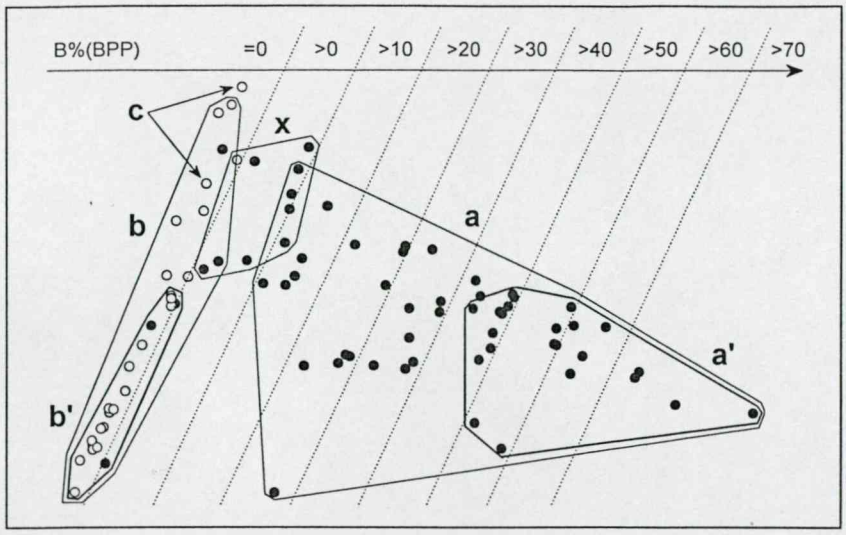
3.15. ábra. A 170 cönológiai felvétel 10%-nál gyakoribb fajaira jellemző koalíciós szerkezet vázlata. A csoportok közötti gyenge kapcsolatokat szaggatott vonalak jelölik. A fajok kódjai a *7.2. mellékletben* találhatók meg.

A *koalíciós rendezés* végeredménye az a koordináta-rendszer, amely tengelyei az egyes koalíciók fajainak összborítását képviselik, a pontok pedig az ezekhez tartozó cönológiai minták *(3.16. ábra)*. Két jól elhatárolódó csoportosulás alakul ki, amelyek súlypontjai is egymástól meglehetősen távol helyezkednek el. Az egyes koalíciók összborításainak átlagai a két mintacsoport esetén, amelyeket ezek alapján *A*-, ill. *B-típusnak* nevezhetünk el: *A-típus*: $B\%_{átlag}(„A"\text{-}koal.) = 75.4\%$, $B\%_{átlag}(„B"\text{-}koal.) = 3.2\%$; *B-típus*: $B\%_{átlag}(„A"\text{-}koal.) = 5.2\%$, $B\%_{átlag}(„B"\text{-}koal.) = 69.8\%$. Ha az így kapott kétféle típust a *PCA* diagramon *(3.13. ábra)* is megjelenítjük, akkor egy minta kivételével éppen a szaggatott vonal mentén válnak el egymástól. A tipizálás két módszere tehát lényegében egyező eredményt adott egy fontos különbséggel: a minták kompozíciós kontinuitása megszakadt, amikor a populációs reprezentációról a koalíciósra tértünk át!



3.16. ábra. 170 cönológiai felvétel elrendeződése a két koalíció összborítása *(B%)* által alkotott koalíciós térben. Az átló a 115%-os borítási összeget (mint lehetséges korlátot) mutatja, a szaggatott vonalak pedig a minták jól elkülönülő két fő típusát határolják.

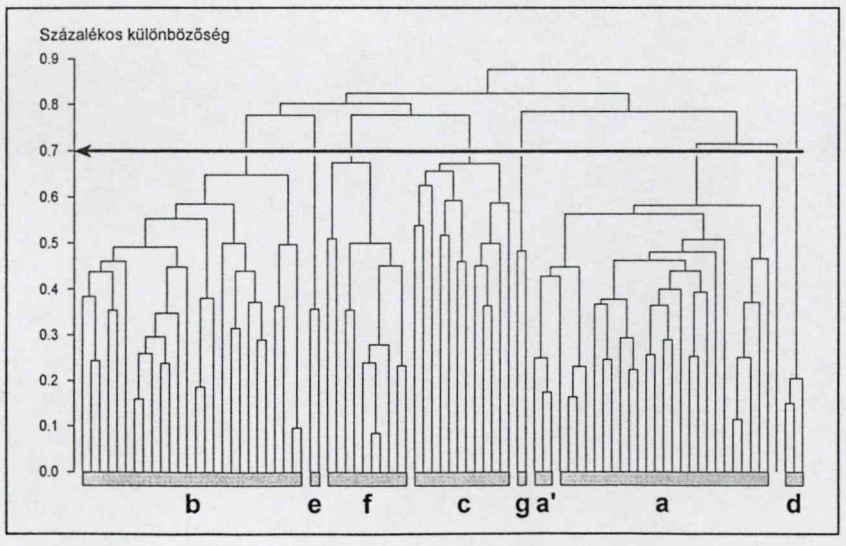
Az *A-típushoz* tartozó 86 minta többváltozós módszerekkel történő feldolgozása során az egyes eljárások hasonló csoportokat eredményeztek. A *PCA* és a *PCoA* 1–2. tengelyének összesített sajátértéke magas, egyaránt 69%. A kétféle klasszifikáció kisebb csoportok terén meglehetősen hasonló eredményt adott, de ezek nagyobb osztályokba való rendeződése már több esetben eltérő volt. A konszenzusnak tekinthető csoportosítást az *Euklideszi távolságok* felhasználásával végzett *PCoA* ordinációs terében mutatom be *(3.17. ábra)*.



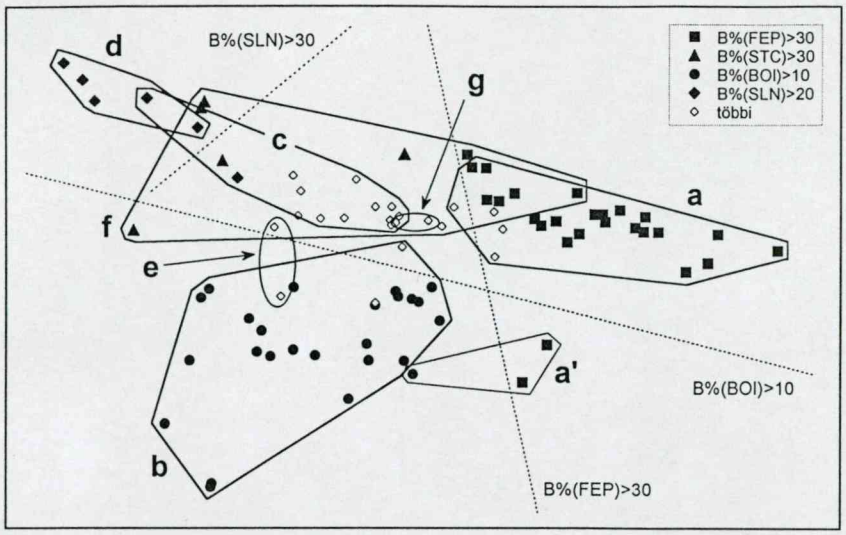
3.17. ábra. Az *A-típus* 86 mintájának elrendeződése a *PCoA* 1. és 2. tengelye mentén. Az üres körök mintáiból hiányzik a BPP *(Brachypodium)*. A sávok a BPP megadott borítási értékeit (B%) jelzik. A csoportok körülhatárolása a klasszifikációk alapján történt, jelölésükre kisbetűk szolgálnak.

Bár az ordinációs térben elrendeződött pontok nem alkotnak egymástól jól elkülönülő csoportokat, a *százalékos különbözőség* alapján végzett klasszifikáció főbb osztályai (***a*** és ***b***) elhatárolódnak egymástól. Kettejüket néhány, átmenetinek tekinthető minta köti össze *(x)*. A két nagy csoport „magját" egy-egy kisebb, szorosabban összetartozó mintákból álló nodum képezi (***a'***, illetve ***b'***). A fajok borításainak relatív varianciáját összehasonlítva megállapítható, hogy a *Brachypodium pinnatum* rendelkezik a legnagyobb aránnyal (44%-kal), melyet a *Festuca rupicola* követ (22%), míg a többieké 5% alatt marad (pl. *Teucrium chamaedrys*: 4.8%, *Agropyron intermedium*: 3.4%). Ebből fakadhat az a sajátosság, miszerint nemcsak a *PCA*, hanem a *PCoA* terében is az egyes minták úgy helyezkednek el, hogy a bennük mérhető *Brachypodium* borítás az első tengely mentén fokozatosan növekszik; a borítási izoklinek azonban egy kissé ferdék, vagyis a 2. tengely is némi részt vállal a trendben (***3.17. ábra***). (A *B%*(BPP) = 0 és a szomszédos sáv kissé egymásba mosódik.) Megállapítható, hogy a ***b-nodum (Ab-típus)*** mintáiban a *Brachypodium* borítása nem éri el a 10%-ot, sőt, általában zérus marad, míg az ***a'-nodum (Aa'-típus)*** legalább 40%-os *Brachypodium* borítással jellemezhető. A két ***c-típusú*** mintában az *Agropyron intermedium* borítása kimagasló (55% és 36%).

A ***B-típushoz*** tartozó 84 minta elemzése a klasszifikációs és az ordinációs eljárásokkal hasonló eredményt adott. Négy nagy és négy kisebb csoport különíthető el, melyek bizonyos fajok dominanciájával általában jól jellemezhetőek *(**3.18.** és **3.19. ábra**)*.



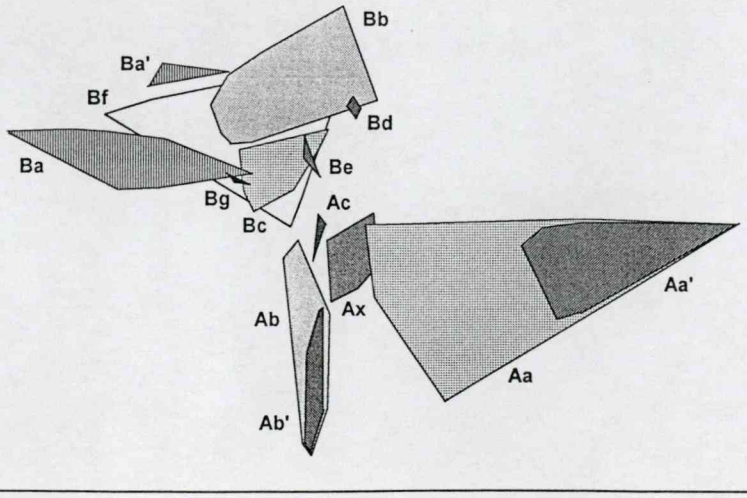
3.18. ábra. A ***B-típus*** 84 mintájának dendrogramja. A különbözőség 0.7 értékénél elvágva a karokat, 4 nagyobb *(**a**, **b**, **c**, **f**)*, és 3 kisebb csoport *(**d**, **e**, **g**)* alakul ki. Az ***a'*** csoport a másik (*Euklideszi távolság* indexszel végzett) eljárás során válik el élesen.



3.19. ábra. A *B-típus* 84 mintájának elrendeződése a *PCoA* 1. és 2. tengelye mentén. A domináns fajok borítási értékeire részben a minták jelei, részben a borítási izoklinek utalnak. A típusok a klasszifikáció (vö. *3.18. ábra*) alapján lettek körülhatárolva és elnevezve. Az *f*-nodum mintái a 3. tengely mentén különülnek el a többitől.

A *PCoA* első két tengelyének relatív sajátértéke összesen 47%, ami azt eredményezi, hogy a minták klasszifikációval kapott csoportjai e két tengely mentén jól elkülönülnek egymástól (az *f*-csoport kivételével, amely a 3. tengely menti koordinátáiban különbözik). Az ***a-nodum (Ba-típus)*** a *Festuca pseudovina* dominanciájával (legalább 30%-os borításával) jellemezhető, míg a ***b-nodum (Bb-típus)*** mintáiban a *Bothriochloa ischaemum* ér el általában jelentős borítást (akár 70%-ot). Kettejük között részben az ***a'-nodum*** jelenti az átmenetet. A ***c-nodumban (Bc-típusban)*** általában egyik pázsitfű sem jut uralomra, hanem inkább kétszikűek jellemzőek (pl. a *Teucrium chamaedrys*). Ezt a csoportban a *Salvia nemorosa* egyre nagyobb borítási értékeivel fokozatosan a ***Bd-típusba*** viszi át, amelyben relatív borítása akár 70%-ot is elérhet. Az ***f-nodum (Bf-típus)*** mintái a *Stipa capillata* dominanciájával, a ***g-nodum (Bg-típus)*** a *Chrysopogon gryllus* uralmával, az ***e-nodum (Be-típus)*** pedig pl. az *Astragalus onobrychys* magas borítási értékével jellemezhető.

A két fő típusban kapott nodumokat ezek után jelöljük át az összes mintát tartalmazó *PCA* diagramra ***(3.13. ábra)*** úgy, hogy az áttekinthetőség kedvéért az első három tengelyt megfelelően elforgatjuk, és síkra kivetítjük (*ROTAPLOT* program, PODANI 1988). A kapott elrendeződés megmutatja az ***A***- és a ***B-típus*** egyes nodumainak egymáshoz viszonyított relatív kompozíciós helyét ***(3.20. ábra)***. Megfigyelhető, hogy a két fő típus közötti kapcsolatot az ***Ab*** irányából a ***Bc***, és részben az ***Ac*** teremti meg. Az ***Aa'***, az ***Ab'***, a ***Ba*** és a ***Bb*** négy fő trendet rejt magában, amelyek kapcsolatok nélkül végződnek az ábra négy oldala közelében. A ***Bf*** több típussal is átfedésben van, bár azoktól egy következő dimenzióban elkülönülhet (mint a ***3.19. ábrán***). A néhány mintát tartalmazó kis nodumok ***(Bd, Be, Bg)*** az átmenetinek tekinthető ***Bc-típus*** közelében helyezkednek el.



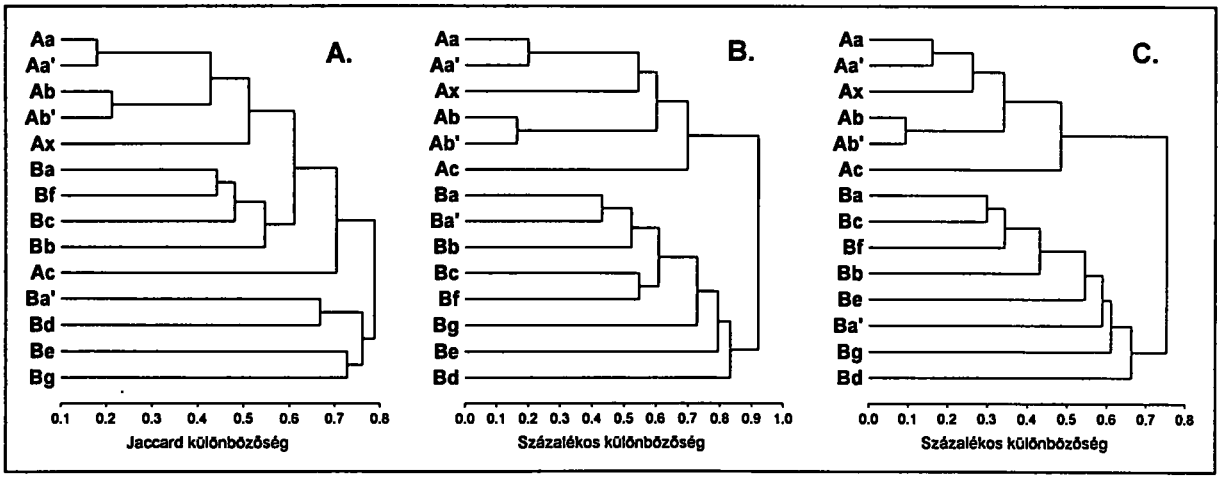
3.20. ábra. A típusok elhelyezkedése a 170 minta *centrált PCA*-val kapott ordinációs terében. Az 1., 2. és 3. tengely által alkotott tér egyik sík vetülete alkotja a koordináta-rendszert. A kódokkal jelölt típusok jellemzését lásd a szövegben és a ***3.9. táblázatban***.

A nodumokra a fajok átlagos borítási értékeit ($B\%_{átlag}$) kiszámolva a domináns fajok kiválaszthatók (lásd ***7.4.1. melléklet***). A nodumokat ezen kívül a fajok konstancia értékei is jellemzik (vö. ***7.4.2.*** és ***7.4.3. melléklet***). Ezek, és a prezencia-abszencia viszonyok alapján a nodum-párok közötti különbözőségek célszerűen szimmetrikus mátrixba rendezve adhatók meg, amelyek sor (vagy oszlop) *összegei* az egyes nodumoknak az össze többihez való fajkészletbeli, dominanciabeli, vagy konstanciabeli helyzetére utalnak ***(3.8. táblázat)***. Látható, hogy fajkészlet alapján az ***Ab***, ***Ab'*** és ***Ba***, borítási értékek szerint a ***Ba***, ***Ab*** és ***Bc***, konstanciák alapján pedig az ***Ab***, ***Ba*** és ***Ab'*** hasonlít legnagyobb mértékben a többihez. Összességében tehát az ***Ab*** és a ***Ba*** számít központi helyzetűnek.

3.8. táblázat. Az egyes nodumok összes többihez képest számolt különbözőségi értékeinek az összegei, a fajok háromféle attribútuma alapján.

Nodumok	*Aa*	*Aa'*	*Ab*	*Ab'*	*Ac*	*Ax*	*Ba*	*Ba'*	*Bb*	*Bc*	*Bd*	*Be*	*Bf*	*Bg*
fajkészlet	8.20	8.05	7.58	7.56	9.50	8.34	7.72	10.03	8.29	8.36	10.51	9.84	8.07	9.69
borítás	9.74	9.98	9.11	9.38	10.69	9.88	8.99	10.21	9.63	9.26	11.61	10.58	9.74	10.87
konstancia	7.02	7.04	6.21	6.40	8.08	7.29	6.31	8.15	7.57	6.95	9.34	8.31	7.29	8.34

A háromféle faji attribútum alapján a nodumok között elvégzett klasszifikációs eljárások némileg eltérő dendrogramokat eredményeztek ***(3.21. ábra)***. Abban megegyeznek, hogy az *A-típus* nodumai (a fajkészlet esetén az ***Ac*** kivételével) önálló csoportot alkotnak. Ezen belül az ***Aa – Aa'*** páros az ***Ab – Ab'*** párostól jól elkülönül. Fajkészlet alapján a kisebb csoportok ***(Ac, Ba', Bd, Be, Bg)*** a többiekhez csak nagy különbözőségekkel kapcsolódnak, amit a kevés mintából összeálló korlátozott fajkészlet okoz. Borítási és konstancia értékek alapján egyaránt jól látszik az ***Ax*** átmeneti jellege az ***Aa*** és ***Ab*** nodum között. Az ***Ac*** a *B-típus* nodumai felé vezet át. A ***Ba*** nodum borítási viszonyokat figyelembe véve inkább a ***Bb*** nodumhoz, míg a konstanciát tekintve a ***Bc***-hez kapcsolódik, bár itt az elválások nem túl élesek. Az egyes nodumok egymástól való hatékony elkülönítése (cönotaxonokként való leírásuk, jellemzésük) a kapott dendrogramok alapján lehetségessé válik.



3.21. ábra. A nodumokra elvégzett klasszifikációk dendrogramjai a fajok prezencia-abszencia értékeire (**A**), a borításokra (**B**), illetve a konstanciákra (**C**) számolt különbözőségek alapján.

A típusok jellemzéséhez a domináns (nagy borítású) fajok mellett a jellemző növények megadása is lényeges, amelyek a nagy differenciáló erejű fajok közül választhatók ki. Ebből a szempontból a fajok cönológiai preferenciális viselkedésük intenzitása szerint, az egyes nodumokban mérhető *konstanciáik (KONST)* különbsége ($DIFF^K$) alapján állítandók sorba (vö. ***2.4.2. fejezetet***). A

$DIFF^K$ egyfajta *fidelitási* mértéknek tekinthető, amennyiben ezt a jelleget általánosabb értelemben használjuk (vö. ***7.1. melléklet***). Minden elkülönítendő nodum-pár vonatkozásában, minden egyes fajra kiszámolva a differenciáló képességet (lásd ***7.4. melléklet***), a jellemző (hű) fajok kiválaszthatók. Az egyes típusok ezek alapján egymástól elkülöníthetők, és más attribútumok felhasználásával együtt jól jellemezhetők ***(3.9. táblázat)***.

3.9. táblázat. A mezőföldi löszvegetáció különböző cönotaxonjainak áttekintése. A típusok névadása részben az irodalomban fellelhető megnevezéseket vette alapul ***(1.1. táblázat)***. *m* = a felhasznált minták száma, *ΣB%* = átlagos összborítás, *S* = átlagos fajszám. *Domináns* egy faj, ha $B\%_{átlag} > 20\%$, *szubdomináns*, ha $B\%_{átlag} > 4\%$ (lásd ***7.4.1. melléklet***). *Fidélis* egy faj, ha $KONST \geq 60\%$, *jellemző* pedig akkor, ha $KONST \geq 40\%$ az adott cönotaxonban, a többiben pedig egyaránt $KONST < 10\%$ (lásd ***7.4.2.*** és ***7.4.3 melléklet***). A csak 2 vagy 3 minta által reprezentált típusokra a fidelitás értelmezése nem releváns. (Fajkódok: ***7.2. melléklet***.)

Cönotaxon neve	*Kód*	*m*	*ΣB%*	*S*	*Fiziognómia*	*Domináns (szubdomináns) fajok*	*Fidélis (jellemző) fajok adott (X) típushoz képest*
hosszúfüvű, zárt lösz sztyepprét, erdőssztyeppprét	***A***	86	111	30	zárt, fajgazdag gyep sok kétszikűvel	BPP, FER, (EUP, SLP)	***B***: FER, BPP, PEA, (SSA, CMG, BEO, CXT, INH, PHP)
± rövidfüvű, xerofil löszgyep	***B***	84	98	22	kevésbé zárt, kevésbé szintezett	FEP, (BOI, STC, SLN, THG)	***A***: FEP, SLN, (STC)
Brachypodium-os erdőssztyeppprét	***Aa***	49	112	30	fajgazdag, több szintes	BPP, (FER, EUP, SLP)	***Ab***: (CRM, CHC) ***Ax***: (COV)
Brachypodium típus	***Aa'***	21	118	27	a BPP uralkodik, egyszerűsödik	BPP, (FER, EUP)	***Aa***: –
Festuca rupicola dominálta erdőssztyeppprét	***Ab***	28	111	30	fajgazdag, több szintes	FER, (TEC, EUP, BRI)	***Aa***: (BOI, SCO) ***Ax***: THG, (COV, BOI, SCO)
Festuca rupicola típus	***Ab'***	19	111	30	még több a FER, egyszerűsödik	FER, (DAG, EUP)	***Ab***: –
erősen leromlott erdőssztyeppprét	***Ac***	2	112	26	kevesebb faj, egyszerűbb szerkezet	AGI, (VLA, FER, PHT)	
sztyeppesedő erdőssztyeppprét	***Ax***	7	110	29	fajgazdag, több szintes	(FER, ASA, INH, PEA, FIV, BPP, CYA, EUP, AGI)	***Aa***: (SIO, VXH) ***Ab***: (CRM, CHC, SIO, VXH, HIU)
Festuca pseudovina típus	***Ba***	26	105	24	néhány szint, egyszerűbb szerkezet, zárt	FEP, (TEC, THG, EUP)	***Bb***: (SSV) ***Bc***: – ***Bf***: (TAS)
átmeneti típus a ***Ba*** és ***Bb*** között	***Ba'***	3	105	17	kezd felnyílni	FEP, BOI, (CUS, THG)	
Bothriochloa típus	***Bb***	26	87	21	felnyíló, egyszerű szerkezetű	BOI, (FEP, XXX, THG, STC)	***Ba***: (BRQ, HIA) ***Bc***: (BRQ, HIA) ***Bf***: –
átmeneti rövidfüvű gyep	***Bc***	12	101	26	nagyobb polikormonok, néhány szint, foltokban egyszerű szerkezet	(SLN, TEC, FEP, EUP, AGI, THG, BRI)	***Ba***: IRP, (CQT, CYA) ***Bb***: IRP, BRI, (ASL, SSV, CYA, FIV, CQT) ***Bf***: (CQT)
völgyperemi gyeptípus	***Bd***	3	92	15	felnyíló, egyszerű, fajszegény	SLN, (AIE, XXX, STC)	
Bromus inermis és *Astragalus onobrychis* típus	***Be***	2	102	24	polikormonok, egyszerű szerkezet	ATO, (BRI, AIE, BOI, EUP, XXX, FEP, EUS)	
Stipa capillata típus	***Bf***	10	105	19	néhány szint, kevés faj, az STC dominál	STC, FEP, (SLN, THG)	***Ba***: (AGP) ***Bb***: (AGP, BRI) ***Bc***: –
Chrysopogon típus	***Bg***	2	113	23	CPG foltjai, néhány szint	CPG, (FEP, CYA)	

3.2.2. A GYEPTÍPUSOK KAPCSOLATA A KLIMATIKUS ÉS A TALAJTANI TÉNYEZŐKKEL

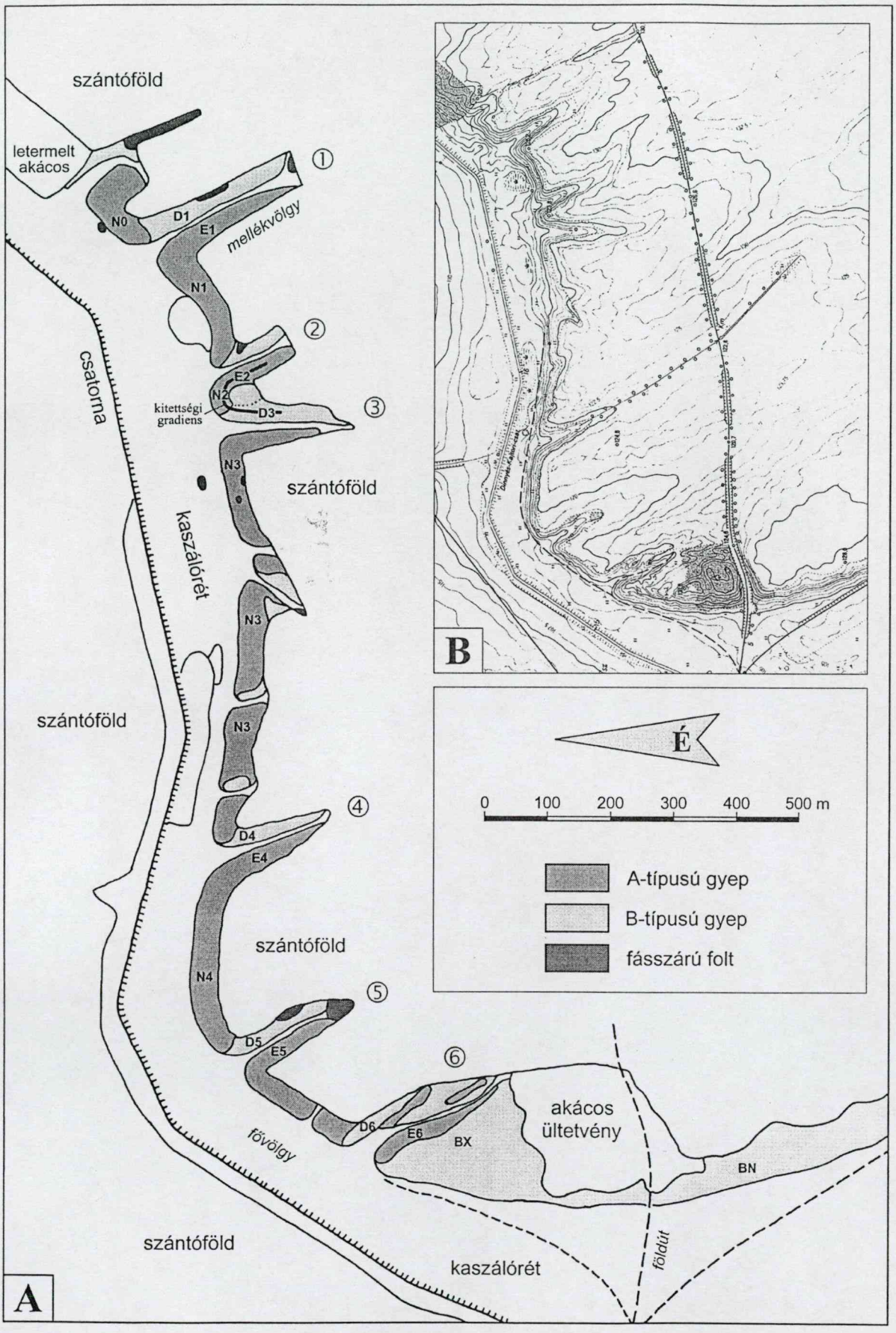
A terepi megfigyelések szerint az *A* cönotaxon, még inkább az *Aa* és *Aa'*, elsősorban az északias kitettségű, meredek völgyoldalak gyepje. Az *A*- és a *B*-típusok cönológiai felvételek nélkül is jól megkülönböztethetők, relatíve nagyobb léptékű vegetációtérképen állományaik rögzíthetők. A Mezőföldön térképezett öt terület közül példaképp kiválasztott belsőbárándi völgyrendszer vegetációtérképén *(3.22. ábra)* látható, hogy az *A*-típusú gyep valóban az ÉK-i, É-i és részben ÉNy-i kitettségű oldalakon tenyészik, míg a *B* cönotaxon állományai a délies és nyugatias lejtőkön, valamint a plató jellegű részeken találhatók meg. A völgyrendszer nagyobb mellékvölgyei közelítőleg ÉÉNy–DDK-i lefutásúak, így szemközti oldalaikon rendre e két gyeptípus néz szembe egymással, de a kisebb eróziós völgyekben is felbukkannak. A többi vegetációs foltot részben az Á-NÉR alapján különítettem el, de a mellékelt térképen az áttekinthetőség kedvéért csak utalok az egyes élőhelyekre. A völgyaljakban főleg üde és száraz kaszálóréteket találunk, de helyenként mocsárrétek és nádas foltok is megjelennek. A völgyoldalak peremeire a szántóföldek felől gyomok terjeszkedtek. (A részletes térkép és leírása: HORVÁTH 1996.)

Az összes cönológiai felvételre elvégzett ordinációs eljárások mindegyike elsősorban az *A* és a *B* cönotaxonok elkülönülését eredményezte (vö. *3.13. ábra*). Várható, hogy az egyes minták ordinációs tengelyekhez tartozó koordinátája és a kitettség ÉK-i komponense *($KIT_{ÉK}$)* között szignifikáns korreláció adódik. Valóban, a PCA diagram első tengelye és a $KIT_{ÉK}$ adataira kiszámolt *Spearman-féle rangkorreláció* értéke nagy és szignifikáns ($r_S = 0.745$, $p < 0.001$). Figyelemre méltó emellett az, hogy a második tengely esetén szintén szignifikáns a korreláció, de értéke kisebb ($r_S = 0.325$, $p < 0.001$), míg a harmadik tengely viszonylatában már nem szignifikáns ($r_S = 0.0097$, $p = 0.902$). Eszerint a PCA elkülönítő ereje – vagyis a variancia maximálása az első tengelyek mentén – éppen a kitettséggel áll szoros (persze csak közvetett) összefüggésben.

Miután világos, hogy a kitettség nagy szerepet játszik a fő cönotaxonok elkülönítésében, a következő kérdés az, (1) hogy a különböző kitettségekhez a típusoknak milyen gyakorisági eloszlása tartozik, illetve, (2) hogy az egyes típusok milyen kitettségekhez kötődnek. E két komplementer kérdés megválaszolható a *3.10. táblázat* megfelelően kitöltött mátrixa alapján. Ha csak a két fő típus megoszlását vizsgáljuk, akkor (1) tekintetében megállapítható, hogy a DNy–Ny-i kitettséghez majdnem kizárólagosan kötődik a *B*-típus, míg az É–ÉK-i kitettséghez az *A*-típus. A K-i és DK-i kitettségben egyik típus sem rendelkezik sokszorosan több mintával a másikhoz képest. A (2)-re válaszolva elmondható, hogy az *Aa* cönotaxon előfordulásának súlypontja az É–ÉK-i, és kisebb részben az ÉNy-i kitettségre esik, míg az *Ab* súlypontja ehhez képest kissé a K-i égtáj felé tolódik el. A *Ba* cönotaxonhoz tartozó mintákat elsősorban a Ny-i kitettségű lejtőkön találhatjuk meg, a *Bb*-típus pedig már részben a DNy-ra néző oldalakra húzódik át, bár ez a különbség nem éles.

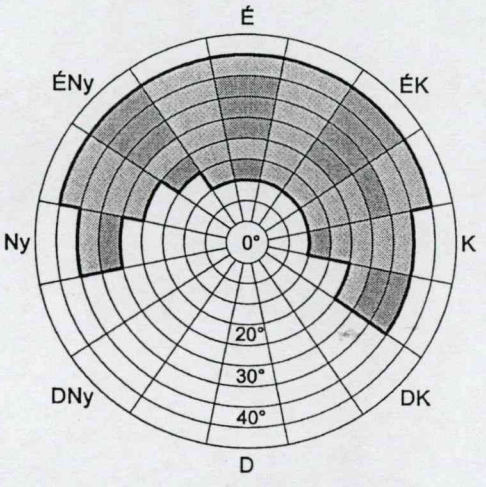
3.10. táblázat. A cönológiai felvételek szám szerinti eloszlása a különböző cönotaxonokban az égtáji kitettségeknek megfelelően.

	A	*B*	*Aa'*	*Aa*	*Ax*	*Ab*	*Ab'*	*Ac*	*Be*	*Bd*	*Ba*	*Ba'*	*Bb*	*Bc*	*Bf*	*Bg*
plató és gerinc		4											1		2	1
D–DDK–DK–DKK	3	5	2	2		1							2	1	1	1
DNy–DDNy		33									7	3	9	7	7	
Ny–DNyNy	2	34				2			2	3	17		8	4		
ÉNy–ÉNyNy	11	3	6	8		3	2				1		2			
É–ÉÉNy	17		4	10	3	3	2	1								
ÉK–ÉÉK	44	1	9	29	3	11	8	1			1					
K–ÉKK	9	4			1	8	7						4			
összesen:	86	84	21	49	7	28	19	2	2	3	26	3	26	12	10	2



3.22. ábra. A belsőbárándi völgyrendszer vegetációtérképe (**A**) és szintvonalas térképe (**B**)
A bekeretezett számok a mellékvölgyek sorszámai, és szerepelnek a mintavételi helyek kódjai is

Mivel az égtáji kitettség nem önmagában hat, hanem a mikroklímára gyakorolt hatásán keresztül, amit viszont a lejtő meredeksége is alapvetően befolyásol, ezért e két paramétert együttesen kell figyelembe venni. Ennek egyik szemléletes módja, ha egy adott cönotaxonhoz tartozó minták megfigyelt előfordulásait a kitettség–lejtőszög poláris diagram megfelelő celláiban ábrázoljuk *(3.23. ábra)*. A példaként kiemelt ***Aa*** cönotaxon kapcsán megfigyelhető, hogy a gyeptípus előfordulása az É–ÉK-i kitettségekben a lejtőszög 15–40° közötti széles tartományában várható. Ugyanakkor, ahogy a kitettség DKK vagy Ny felé hajlik, már csak a meredekebb, legalább 25–30°-os lejtőkön találjuk meg. Ez a viselkedés nyilvánvaló akkor, ha az adott típust a kiegyenlítettebb, hűvösebb mikroklímához kötődő gyepnek tekintjük, hiszen ilyen adottság a délieshez közelebb álló kitettségekben csak a meredekebb oldalakon áll fenn.

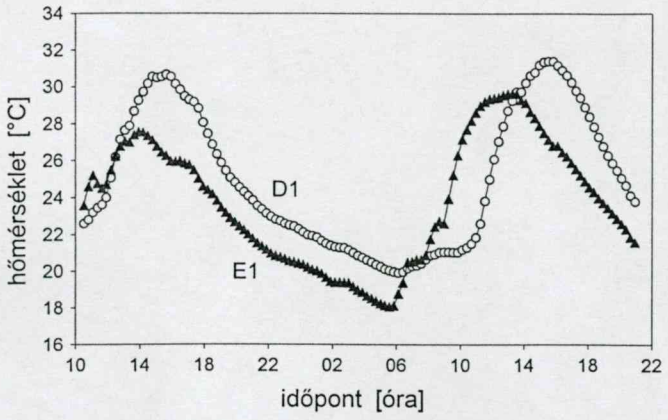


3.23. ábra. A *Brachypodium pinnatum* (BPP) kötődése a különböző kitettségű és lejtőszögű völgyoldalakhoz (vastag vonallal határolva). A sötét mezők a regisztrált előfordulásokat jelentik, a világosak pedig a meglevő adatok alapján extrapolált lehetőségekkel egészítik ki az eloszlást. Mivel a BPP az ***A*** cönotaxonra jellemző, azon belül pedig az ***Aa***-típusban konstanciája 100%, ezért e diagram az ***Aa*** cönotaxon eloszlását egyaránt megjeleníti.

Felmerül a kérdés, hogy az északias és délies kitettségű lejtők milyen mikroklimatikus hátteret biztosítanak a hozzájuk kötődő két fő gyeptípus nagyfokú florisztikai és cönológiai elkülönüléséhez. A talajklíma-mérés (lásd ***2.6.1. fejezet***) eredményeképp megállapítható, hogy a nap nagy részében a DNy-i kitettségű, 30°-os lejtőszögű D1 völgyoldal fedetlen talajának hőmérséklete magasabb, mint a vele szemközti, 35–40°-os meredekségű E1 oldalé, mégpedig a talaj minden rétegében. Mindössze a napkeltétől kb. 13-14 óráig tartó időszakban melegebb az ÉK-i kitettségű völgyoldal felső talajrétege *(3.24. ábra)*. A kétféle kitettségű oldal átlaghőmérséklete, vagy a hőmérséklet különbségek átlaga közötti különbséget vizsgálva látható, hogy minden esetben a déli oldal talaja ér el magasabb értékeket *(3.11. táblázat)*. Ez a különbség azonban pl. 3 cm mélyen 1°C alatt marad. Mivel az adatok meleg és többnyire napsütéses nyári napra vonatkoznak, a különbség az év egészére nézve ennél kisebb. Mégis, ekkora eltérés is elegendő ahhoz, hogy merőben eltérő növényközösségek kialakulását eredményezze.

3.11. táblázat. A belsőbárándi D1 és E1 völgyoldalak talajhőmérsékletének adatai 24 órás időtartamokra vonatkozóan, a talaj 2, 3 és 10 cm mély rétegében 1998.06.30. és 07.01. között.

24 órás időintervallum	*átlaghőmérséklet [°C]*						*hőm. különbség átlaga [°C]*		
	2 cm mélyen		3 cm mélyen		10 cm mélyen		2 cm	3 cm	10 cm
	D1	E1	D1	E1	D1	E1	D1–E1	D1–E1	D1–E1
12:00–12:00	23.85	23.61	23.89	22.99	22.17	20.55	0.25	0.90	1.62
14:00–14:00	23.93	23.84	24.01	23.19	22.19	20.70	0.09	0.82	1.49
16:00–16:00	24.04	23.95	24.15	23.29	22.21	20.84	0.09	0.86	1.37
18:00–18:00	24.01	23.90	24.16	23.27	22.24	20.94	0.11	0.89	1.30
20:00–20:00	24.01	23.86	24.14	23.25	22.24	21.01	0.14	0.89	1.23



3.24. ábra. A talajhőmérséklet változása a talaj 3 cm mély rétegében, lecsupaszított talajfelület alatt 1998. június 30-án és július 1-én. A két mintavételi terület a belsőbárándi völgyrendszer 1. sz. mellékvölgyének két szemközti oldala. Kitettség és meredekség: D1: DNy, 30°; ill. E1: ÉK, 35-40°.

A csupasz völgyoldalak mikroklimatikus adottságai lényegesen módosulnak növényzettel való borítottság esetén, mégpedig a vegetáció típusa, elsősorban annak fiziognómiai szerkezete szerint. Nyilvánvaló, hogy a zártabb, többszintű közösségek alatt a talaj nedvességtartalma nagyobb, mint a rövidfüvű típusok esetén. Kérdéses az eltérés mértéke, és a cönotaxonok ez alapján történő rangsora. Mivel a nedvességtartalom csak aktuálisan mérhető, és jelentősen függ az időjárási viszonyoktól, ezért eltérő időpontú vagy helyszínű mintavételek esetén csak tájékoztató lehet. A saját adatok alapján a talajminták *relatív nedvességtartalma* az ***A***-típus esetén átlagosan 21.0%, a ***B***-típusnál 13.9%. A mediánok is jelentősen eltérnek, s a köztük fennálló különbség szignifikáns (*Mann–Whitney* $z = -5.36$, $m_1 = 36$, $m_2 = 51$, $p < 0.001$).

A nedvességtartalom növekedése az északias kitettség és a nagyobb növényi borítás mellett a talaj fokozottabb kötöttségének is köszönhető lehet. Kérdés, fennáll-e különbség ebből a szempontból a gyeptípusok talajai között. Csak a fő cönotaxonokat tekintve, az *Arany-féle kötöttség* nagyobb átlagértékét tapasztaljuk az ***A*** gyeptípus esetén: K_A ***(A)*** = 61, K_A ***(B)*** = 51. A mediánok eltérése szignifikánsnak adódott (*Mann–Whitney* $z = -5.06$, $m_1 = 37$, $m_2 = 53$, $p < 0.001$). A kötöttség ilyen mértékű eltérése a két típus talajában természetesen nem lehet az alapkőzetbeli különbség eredménye, hanem az eltérő mennyiségben képződő szerves anyag, és az ebből fakadó különböző humusztartalom okozza. Erre utal az is, hogy a 25–50 cm mély talajrétegben a kötöttségek már hasonlóbbak: K_A ***(A)*** = 47, K_A ***(B)*** = 41.

Az egyes cönotaxonok talajára jellemző *humusztartalom* értékei jó támpontot adnak a korábbi cönológiai különbségek értelmezéséhez ***(3.12. táblázat)***. Jelentős a különbség a két fő típus között, az ***A***-típus javára (*Mann–Whitney* $z = -6.19$, $m_1 = 37$, $m_2 = 53$, $p < 0.001$). Az erdőssztyepprét ***(Aa)*** és a *Festuca rupicola* típus ***(Ab)*** között is szignifikáns az eltérés (*Mann–Whitney* $z = -3.96$, $m_1 = 15$, $m_2 = 18$, $p < 0.001$). Az előbbi kettő közötti átmeneti cönotaxon (sztyeppesedő erdőssztyepprét, ***Ax***) humusztartalom tekintetében is közbülsőnek mutatkozik. A ***B***-típusú gyepek közül a legmagasabb értéket a *Festuca pseudovina* típus ***(Ba)*** éri el, mely a ***Bc***-től nem ($p = 0.061$), de a ***Bf***-től és a ***Bb***-től már szignifikánsan különbözik ($p = 0.046$ és $p = 0.006$). A legalacsonyabb értékkel tehát a *Bothriochloa*-típus ***(Bb)*** rendelkezik, de a *Stipa capillata* típus ***(Bf)*** talajának felső 25 cm-ében mérhető humusztartalom sem éri el a 4%-ot.

3.12. táblázat. Az egyes cönotaxonok talajmintáiban mérhető átlagos humusztartalom. Csak a legalább 3 mintával rendelkező típusok értékei szerepelnek, csökkenő sorrendben.

típus kódja	***A***	***B***	***Aa***	***Aa'***	***Ax***	***Ab***	***Ab'***	***Ba***	***Bc***	***Bf***	***Bb***
mintaszám	37	53	15	6	3	18	15	15	8	10	17
átlagos humusztartalom (%)	5.80	3.80	6.63	6.45	5.76	5.12	4.94	4.74	4.01	3.90	3.20

Az előző eredmények birtokában felvázolható az a folyamat, amely az északi kitettségű völgyoldalak zártabb növényzetét (*Aa* cönotaxon), és a talajparaméterek adott megváltozását okozza. Kiindulásul a mikroklímában tapasztalható, látszólag kismértékű eltérés szolgál (vö. ***3.24. ábra*** és ***3.11. táblázat***). Úgy tűnik azonban, hogy az északra néző meredek oldalak valamivel kiegyenlítettebb mikroklímája már lehetővé teszi bizonyos széleslevelű pázsitfüvek, pl. a *Brachypodium pinnatum* megtelepedését, elterjedését és erdőirtások utáni fennmaradását. Erre utal a *Brachypodium* borítása és a $KIT_{ÉK}$ közötti erős korreláció: $r_S = 0.582$, $p < 0.001$. A *Brachypodium* polikormonjai alatt a talaj kevésbé melegszik fel, így a mikroklíma még kiegyenlítettebbé válik. Ez előidézheti újabb fajok megtelepedését. A nagyobb biomasszából több humusz képződik (az összborítás és a humusztartalom közötti korreláció erős: $r_S = 0.555$, $p < 0.001$), amely a kötöttség emelésével hozzájárul még több talajnedvesség megtartásához (a humusztartalom és a kötöttség korrelációja: $r_S = 0.845$, $p < 0.001$, a kötöttség és az aktuális nedvességtartalom között: $r_S = 0.286$, $p = 0.007$). Az előzőek következtében a növényzet záródása, szintezettsége tovább fokozódhat, így az erózió is egyre kisebb mértékű lesz, és a meredek lejtőn a humusztartalom adott szinten állandósul. Ha a vázolt folyamatokat más hatás (pl. legeltetés) nem zavarja meg, akkor egy pozitív visszacsatolási kör szerint egyre zártabb növényzet jöhet létre, amely végeredményben akár a cserjés vagy erdős vegetáció kialakulásáig is eljuthat. (A legeltetés hatásaival kiegészítve lásd ***3.34. ábra***.)

3.2.3. AZ EGYES GYEPTÍPUSOK MAKROCÖNOLÓGIA ATTRIBÚTUMAI

A statisztikai elemezhetőség végett csak azokat a típusokat dolgoztam fel, amelyek háromnál több mintával rendelkeznek (vö. ***3.9. táblázat***). Az egyes cönotaxonokra jellemző paramétereket a ***3.13. táblázat*** foglalja össze. A *cönológiai koordináltság* arra utal, hogy a minták által meghatározott térléptékben (4 m^2) az egyes típusok mennyire konzekvensen ismétlik meg önmagukat. A *cönológiai heterogenitás* ennek komplementere, a mintapárok átlagos különbözőségét fejezi ki. A *florisztikai heterogenitás* pedig a típusok mintáinak fajkészletbeli átlagos különbözőségét reprezentálja.

A legnagyobb fajszámok (kvadrátonként átlagosan 30-30) az *Aa*- és *Ab*-típusok esetén adódtak. A megnövekedett *Brachypodium* borítással rendelkező *Aa'*-típusban a fajszám kissé csökken. A *Stipa (Bf)* és a *Bothriochloa (Bb)* típusú gyepekben találjuk a legkevesebb taxont. Szám szerint is igen hasonló eredmények születtek a Gödöllői-dombvidék löszgyepjeinek vizsgálata során (vö. FEKETE ap. HOCHSTRASSER 1995): pl. a *Stipa* típusban $S = 17 \pm 5$ (itt $S = 19 \pm 7$), a *Bothriochloa* típusban $S = 23 \pm 7$ ($S = 21 \pm 7$), a *Brachypodium* típusban $S = 30 \pm 7$ ($S = 30 \pm 5$).

3.13. táblázat. A gyeptípusok néhány cönológiai paramétere. A paraméterek leírása: ***2.4.3. fejezet***. Az összfajszám megállapításához szolgáló 7 kvadrát az ennél több mintából álló típusok esetén random módon lett kijelölve.

cönotaxon kódja	*Aa*	*Aa'*	*Ab*	*Ab'*	*Ax*	*Ba*	*Bb*	*Bc*	*Bf*
fajszám 7 mintában	79	68	77	73	65	60	61	69	61
fajszám átlaga	30.1	26.9	30.3	29.6	28.7	24.0	21.1	25.6	18.5
fajszám szórása	6.6	5.6	7.1	6.2	3.5	4.8	7.3	3.9	6.5
saját fajok száma	21	16	8	4	1	5	8	8	0
saját fajok aránya [%]	16.8	15.4	6.8	4.3	1.6	5.8	8.0	10.8	0.0
cönológiai koordináltság	0.763	0.927	0.623	0.827	0.411	0.756	0.655	0.359	0.697
cönológiai heterogenitás [%]	49.4	37.6	56.8	44.5	60.8	51.6	53.2	65.2	49.2
florisztikai heterogenitás [%]	65.7	67.4	66.2	63.0	60.2	66.0	75.0	61.7	67.5
diverzitás átlaga [bit]	3.18	2.77	3.24	3.10	3.90	2.97	2.78	3.51	2.50
egyenletesség átlaga ·10²	2.21	2.19	2.28	2.23	2.87	2.73	3.28	2.97	3.54

A saját (csak az adott cönotaxonban regisztrált) fajok száma és aránya legjelentősebb az ***Aa*** és az ***Aa'*** típusban (az ***Aa'*** cönotaxon az ***Aa*** altípusa, mint ahogy az ***Ab'*** az ***Ab***-é.). Az ***Aa*** cönotaxonra speciális 21 faj közül említhető a *Campanula persicifolia, Allium paniculatum, Anemone sylvestris, Cytisus nigricans, Scabiosa canescens*. Az ***Ab*** 8 saját faja közé tartozik pl. a *Bromus erectus, Phlomis tuberosa, Prunella grandiflora*. Csak a ***Bb***-ben fordult elő többek között az *Euphorbia segueriana* és az *Euphrasia stricta*, csak a ***Bc***-ben az *Alyssum alyssoides* vagy a *Nepeta parviflora*.

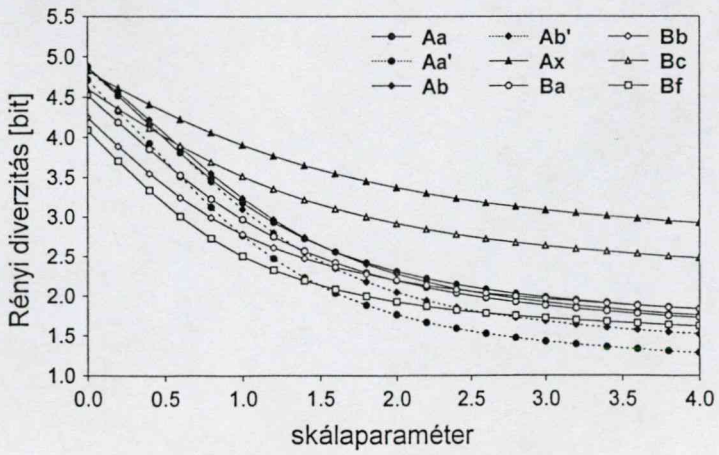
A *koordináltság* az ***Aa'***-típusban a legnagyobb, aminek az oka a *Brachypodium* jelentős (40%-ot mindig meghaladó, átlagosan 61%-os) borításában rejlik (vö. ***3.17. ábra***). Az ***Ab***-típushoz képest az ***Ab'*** is erősebben koordinált, ami pedig nagyrészt a *Festuca rupicola* dominánsabbá válásának köszönhető (átlagos borítása 40% illetve 49%). Az átmeneti jellegű ***Ax*** cönotaxon koordináltsága az ***Aa***-hoz és ***Ab***-hoz képest lényegesen kisebb. A ***Ba***-típus koordináltsága az ***Aa***-val közel megegyezően magas értéket ér el. (A *Brachypodium* átlagos borítása az ***Aa***-ban 43%, a *Festuca pseudoviná*-é a ***Ba***-ban 42%.) A legkevésbé koordinált a ***Bc***; e típusban egyetlen faj sem ér el átlagosan 20%-os borítást.

A *cönológiai heterogenitás* a koordináltsággal komplementer mennyiség. Az előző bekezdésben leírtakból ezért egyenesen következik, hogy a legnagyobb belső heteromorfiája az átmeneti rövidfüvű gyepnek ***(Bc)*** van, a legkisebb értékkel pedig a *Brachypodium* típus ***(Aa')*** rendelkezik. A *florisztikai heterogenitás* a *Bothriochloa* típusban ***(Bb)*** a legnagyobb (75%), a minták fajkészletei tehát ennél a cönotaxonnál különböznek egymástól a legerősebben. Az összes többi típus esetén az érték 60–70% között alakul. Érdekes, hogy a legkisebb florisztikai heterogenitást annál a két cönotaxonnál kapjuk (***Ax*** és ***Bc***), amelyeknél a cönológiai heterogenitás a legnagyobb.

A *Shannon-diverzitás* legkisebb értéke a ***Bf***-típusban adódott, aminek a legkisebb fajszám az oka, hiszen az *egyenletesség* viszont éppen e típus esetén a legnagyobb. A legkisebb egyenletességi értékekkel az ***Aa***, ***Aa'***, ***Ab*** és ***Ab'*** cönotaxonok rendelkeznek. Megfigyelhető, hogy csökken a diverzitás, amikor egy fűfaj dominánsabbá válik (***Aa*** ⇨ ***Aa'***, illetve ***Ab*** ⇨ ***Ab'***). A legnagyobb diverzitás az átmeneti ***Ax*** típusban mérhető, amelyben egy faj sem jut túlságosan uralkodó pozícióba.

A *diverzitási profilok* a dominancia-viszonyok precízebb összehasonlítását teszik lehetővé a *Shannon*-formula egyetlen értékéhez képest, mivel a különböző borítási értékekkel való súlyozásra is sor kerül. A *diverzitási rendezés* során az alábbiak figyelhetők meg ***(3.25. ábra)***. A két átmeneti jellegű (***Ax*** és ***Bc***) cönotaxon diverzitása a legkisebb α értékektől eltekintve meghaladja a többi típusét. Az ***Aa'*** és az ***Ab'*** diverzitása a domináns fajokkal való súlyozás során fokozatosan a legkisebb értékeket veszi fel. A többi típus közül a ***Bf*** görbéje halad a legalacsonyabban. Az ***Aa*** és ***Ab*** diverzitás szerint nem rendezhető, hasonlóan a ***Ba*** és ***Bb*** sem, viszont ***Ba*** < ***Aa*** és ***Ba*** < ***Ab***.

Összegzésképp megállapítható, hogy a legkiegyenlítettebb dominancia viszonyokkal a két átmeneti jellegű gyeptípus, az ***Ax*** és a ***Bc*** rendelkezik. Fajszámuk a többiekhez képest közbülsőnek tekinthető, koordináltságuk viszont a legkisebb. A koordináltság nő (a cönológiai heterogenitás csökken) ahogy egy-egy faj egyre dominánsabbá kezd válni. Példa erre az ***Aa'*** és az ***Ab'*** cönotaxon, amelyek egyenletessége a legalacsonyabbak közé tartozik. A típusok koordináltsága és átlagos egyenletessége között az előbbiek alapján negatív korreláció volt várható, amit a statisztikai számítások igazoltak: $r_S = -0.667$, $p = 0.050$.



3.25. ábra. Az egyes cönotaxonokra jellemző átlagos *diverzitási profilok* a Rényi-féle általános entrópia formulával számolva.

SZTE Egyetemi Könyvtár SZEGED 14.

3.2.4. A CÖNOTAXONOK FAJKÉSZLETE ÉS A MEZŐFÖLDI LÖSZFLÓRA KAPCSOLATA

Ha a *3.15. ábra* két koalíciójára, vagyis a mintákban egymással asszociáltan előforduló populációk két jól elváló halmazára kiszámítjuk a *relatív erdőjelleget*, akkor feltűnő, hogy *EJ%(„A"-koalíció)* = 34%, míg *EJ%(„B"-koalíció)* = 0%. Mivel a két fő cönotaxon elkülönítése éppen e két koalíció alapján történt (vö. *3.16. ábra*), ezért várható, hogy azok is különbözni fognak az erdei és erdőssztyepp fajok jelenléte szempontjából. A gyeptípusok további releváns összehasonlítási szempontját jelentheti a *3.1.4. fejezetben* biogeográfiailag már vizsgált *KM%*, *Sz%* és *Ko%* változó. A típusok összesített fajkészletére vonatkozó értékeket a *3.14. táblázat* tartalmazza.

A legkisebb eltérések a cönotaxonok között a *Ko%* szempontjából adódtak, vagyis a kontinentális flóraelemek közel egyenlő arányban képviseltetik magukat. Mennyiségük egyformán jelentős minden típusban, a fajkészlet egyharmadát teszik ki. A szubmediterrán flóraelemek tekintetében már valamivel nagyobb a típusok elkülönülése. A legnagyobb *Sz%* értékek a ***Bf*** és a ***Bb*** cönotaxonokban mérhetők, amelyek kétszeresei az ***Aa*** értékének. Megfigyelhető, hogy a ***B***-típusok mindegyike felülmúlja az ***A***-típusokat. A kollin–montán elterjedésű, tehát síkságokra nem jellemző fajok arányai ellenben éppen az ***A***-típusokban nagyobbak, 5% körüliek, míg a ***B***-típusokban nem érik el a 3.5%-ot. A ***Bf*** típusból pedig hiányoznak a domb- és hegyvidéki elemek. A legmarkánsabb eltérések a *relatív erdőjelleg* tekintetében tapasztalhatók. Az *EJ%* az ***Aa*** és az ***Aa'*** cönotaxonban éri el a legnagyobb értékét, kb. 28%-ot. E két típus rendelkezik ezért a legerősebb erdőssztyepp karakterrel. Őket a már sok szempontból átmenetinek megkapott ***Ax*** típus követi, amely az ***Ab*** és ***Ab'*** felé teremti meg a kapcsolatot. Az *EJ%*-skála következő kisebb értékét a ***Bc***, majd a ***Ba*** cönotaxon adja, és végül a sort a ***Bf*** és ***Bb*** zárja. Ez utóbbi két cönotaxon (*Stipa* és *Bothriochloa* típus) erdőssztyepp jellegű fajokat tehát már csak igen kis mennyiségben tartalmaz.

3.14. táblázat. Egyes florisztikai változók cönotaxonokra jellemző értékei.

cönotaxon kódja	*Aa*	*Aa'*	*Ab*	*Ab'*	*Ax*	*Ba*	*Bb*	*Bc*	*Bf*
relatív erdőjelleg (EJ%)	28.6	27.6	17.6	17.9	21.5	10.2	5.0	13.3	6.5
kollin-montán fajok aránya (KM%)	4.8	5.7	5.0	4.2	4.6	3.4	3.0	2.7	0.0
szubmediterrán flóraelemek aránya (Sz%)	8.7	10.0	12.2	11.1	10.8	12.5	15.8	14.7	19.4
kontinentális flóraelemek aránya (Ko%)	32.5	34.8	35.7	34.2	33.8	38.6	31.7	37.3	35.5

A mezőföldi lösznövények regionális léptékű preferenciális tulajdonságaik alapján való csoportosítását a *3.1.5. fejezet* adja meg. Gyakoriság szerint *gyakori*, *közepesen gyakori* és *ritka*, elterjedés szempontjából *nyugatias*, *keleties*, *általános*, illetve *bizonytalan* elterjedésű fajokat különböztethetünk meg. Kérdés, hogy e fajok mennyisége szempontjából az egyes gyeptípusok elkülönülnek-e egymástól, valamint hogy milyen az eloszlások teljes flórához (vö. *3.4. táblázat*) való viszonya? Mivel a cönológiai felvételek tartalmaznak néhány olyan fajt is, amelyek a flóralistákból hiányoznak (pl. gyomok), ezért ezeket a fajokat nem lehetett besorolni a fenti kategóriákba. Másrészt az egyes típusok fajkészlete eltérő nagyságú. Mindezek miatt a kategóriákba eső összes faj számához viszonyítottam az egyes kategóriák fajszámát, és a cönotaxonokat ezekkel a relatív értékekkel jellemeztem *(3.15. táblázat)*.

A legszembetűnőbb különbség a teljes mezőföldi flóra és a cönotaxonok értékei között az, hogy utóbbiakból a ritka fajok jelentős része hiányzik, ezért a gyakori és közepesen gyakori fajok aránya megnő. Ez jól értelmezhető azzal a ténnyel, hogy a ritka fajok jelentős része nem kerülhet be a cönológiai felvételekbe, azok korlátozott mérete és száma miatt. (A florisztikai mintavételek egyesített területe 421 ha, míg a kvadrátoké összesen csupán 680 m^2 = 0.068 ha.) Másrészt, néhány vegetációs típusban, így a szakadópartok és a cserjés-erdős foltok állományaiban nem készültek cönológiai felvételek, ezek néhány jellemző ritka faja szükségképpen hiányzik.

3.15. táblázat. A cönotaxonok jellemzése a különböző regionális preferencia kategóriákba tartozó fajok százalékos arányaival. Az egyes kategóriák definícióját lásd a *3.1.5. fejezetben.*

gyakoriság	*elterjedés*	*Aa*	*Aa'*	*Ab*	*Ab'*	*Ax*	*Ba*	*Bb*	*Bc*	*Bf*	*teljes flóra*
gyakori	általános	30.6	33.7	34.8	42.4	49.2	43.9	38.5	41.4	52.5	13.0
közepes	nyugatias	13.7	14.4	11.3	14.1	11.1	12.2	12.5	10.0	11.5	8.8
közepes	keleties	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.4	4.2	4.3	1.6	1.8
közepes	általános	34.7	32.7	36.5	29.3	31.7	36.6	33.3	31.4	29.5	20.2
ritka	nyugatias	12.1	10.6	9.6	7.6	7.9	2.4	2.1	4.3	1.6	16.6
ritka	keleties	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	1.2	0.0	0.0	0.0	0.9
ritka	általános	5.6	5.8	6.1	6.5	0.0	1.2	8.3	5.7	3.3	17.2
ritka	bizonytalan	3.2	2.9	0.9	0.0	0.0	0.0	1.0	2.9	0.0	21.5

A két fő típushoz tartozó cönotaxonok között az általános elterjedésű fajok arányában lényeges különbség nem tapasztalható. A nyugatias és keleties elterjedésű fajok azonban már különbözőképpen preferálják az egyes típusokat. Keleties elterjedésű, közepesen gyakori fajok az *A*-típusokban egyáltalán nincsenek, míg a *B*-típusokban arányuk 2–4%. A nyugatias elterjedésű ritka fajok ellenben az *A* cönotaxonokra jellemzőbbek (8–12%), míg a *B*-típusokban csak 2–4%-kal rendelkeznek. Úgy tűnik tehát, hogy éppen azok a fajok, amelyek regionális preferenciája aszimmetrikus, vagyis differenciálnak a Mezőföld egyes tájai között, cönológiai preferenciájukat tekintve is differenciáló képességgel rendelkeznek! A hipotézis statisztikai tesztelése végett a két fő típushoz tartozó minden egyes mintára kiszámoltam a négyféle elterjedési kategória százalékos arányát, majd a kétféle típusra jellemző mediánjaikat *Mann–Whitney próbával* hasonlítottam össze *(3.16. táblázat)*. Igazolást nyert, hogy mind a nyugatias, mind pedig a keleties elterjedésű fajok arányainak mediánjai az *A* és *B* cönotaxon között szignifikánsan különböznek. Ugyanakkor az általános és bizonytalan elterjedésű fajok nem differenciálnak a két gyeptípus között. A fő típusokon belül az egyes cönotaxonok között csak egyetlen esetben, a *Bb* és *Bc* viszonylatában volt kimutatható szignifikáns eltérés, mégpedig a keleties elterjedésű fajok arányában (*Mann–Whitney* $z = -2.81$, $p = 0.005$), és a *Bb* javára. Ez ellentmondani látszik a *3.15. táblázatban* kapott értékekkel, azonban figyelembe kell venni, hogy ott a cönotaxonok *összesített* fajlistáiból történt a számítás.

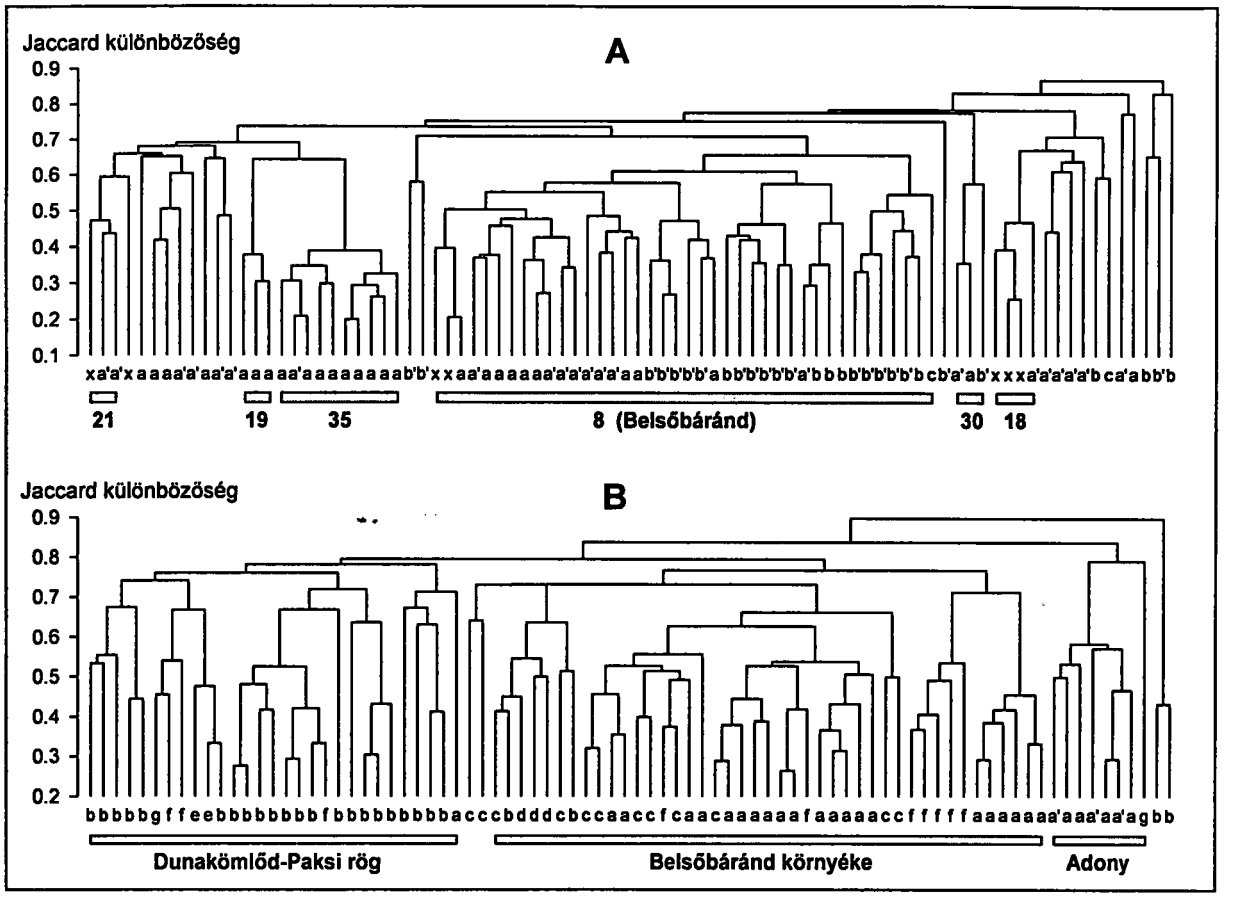
3.16. táblázat. Az *A* és *B* cönotaxonra jellemző, a regionális elterjedési kategóriák arányaiból származó mediánok összehasonlítása *Mann–Whitney teszttel.*

regionális elterjedés kategóriái	*általános*	*nyugatias*	*keleties*	*bizonytalan*
Mann–Whitney z érték	–1.149	–4.864	–10.895	–0.081
szignifikanciaszint (p)	0.251	< 0.001 (***)	< 0.001 (***)	0.935

Az világossá vált, hogy a két fő cönotaxon között egyes regionális preferenciát mutató fajok különbséget tesznek. Kérdéses viszont, hogy vajon a fő gyeptípusokon belül, az egyes minták közötti florisztikai hasonlóság függ-e a mintavételi hely regionális helyzetétől? Ehhez a mintákat flóráik alapján klasszifikációnak vetettem alá, és vizsgáltam, hogy adott völgyből vagy völgyrendszerből származó minták mennyire tömörülnek azonos csoportba *(3.26. ábra)*.

A dendrogramok alapján megállapítható, hogy a minták regionalitása meghatározó azok fajösszetételére. Az *A* cönotaxon esetén a minták jelentős része olyan helyről származik, amely csoportként jól elkülönül a többitől. A Mezőföld egyes régióiból származó néhány mintavételi hely azonban több csoportban is előfordul. A *B*-típus esetén még erősebb a régiók florisztikai hatása. Három jól behatárolható mintavételi hely csoportként is elkülönül. Ezek: (a) A Dunakömlőd–Paksi-rögben található völgyrendszerek: *16.*, *17.*, *19.*, *21.*, *22.* florisztikai mintaterület, vö. *2.1. táblázat*, (b) a Belsőbáránd környéki völgyrendszerek: *7.* és *8.* terület, valamint (c) az Adony környéki részek: *12.*

és *13*. terület. Ez a fajta florisztikai elkülönülés azért is érdekes, mert akár az *A*, akár a *B* cönotaxon esetén a minták több, cönológiailag jól elkülönülő altípushoz tartoznak. A *3.26. ábrán* azonban jól látszik, hogy az altípusok csak a kisebb klaszterekben jelennek meg homogénen, ellenben a regionális csoportok közül nem csak egyben szerepelnek. A fajkészletek tekintetében a típushoz tartozás tehát kisebb jelentőségű, és a regionális helyzet által adott florisztikai szituáció válik meghatározóvá!



3.26. ábra. A két fő cönotaxonhoz *(A és B)* tartozó minták klasszifikációja fajlistáik alapján. A csoportok alatti számok a mintavételi helyek sorszámai: *18* = Lubik-gödör, *19* = Gyűrűs-völgy, *21* = Vajai-völgy, *30* = Aszó-völgy, *35* = Dádpuszta. Azokat a csoportokat jelöltem be, amelyek homogének, legalább három mintából állnak, és a hozzájuk tartozó mintavételi helyek más csoportban nem szerepelnek. A kisbetűk az altípusok kódjai.

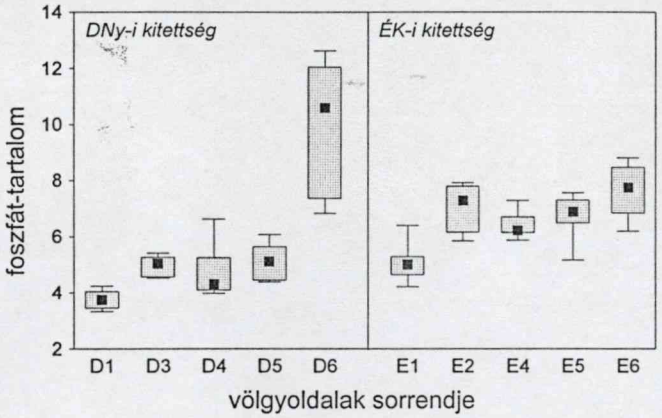
3.2.5. LEGELÉSI GRADIENS HATÁSA A GYEPEK MAKROCÖNOLÓGIAI TULAJDONSÁGAIRA

Legelési gradiens mint leromlási sor tanulmányozása az előzőekben bemutatott cönotaxonok felhasználásával lehetővé válhat, mivel a degradáltság irodalomból ismert többféle stádiuma jelen van (vö. *1.1.* és *3.9. táblázat*). Ugyanakkor az előző fejezet alapján világos, hogy a mezőföldi löszgyepek típusainak fajkészlete erősen függ a biogeográfiai helyzettől. Ha tehát a stádiumok eltérő régiókból származnak, a leromlás florisztikai kiértékelése könnyen műtermékhez vezethet. Ezt elkerülendő, azt a legelési gradienst vizsgáltam, amely a *Belsőbárándi völgyrendszer* Dinnyés–Kajtori-csatornával párhuzamos fővölgye mentén, és mellékvölgyeinek sorozatában áll fenn. A legelési gradiens megléte mellett számos megfigyelés tanúskodik. Ezek jelentős része csak közvetett bizonyíték, de közvetlen kimutatása is lehetővé vált.

3.2.5.1. Legelési gradiens kimutatása

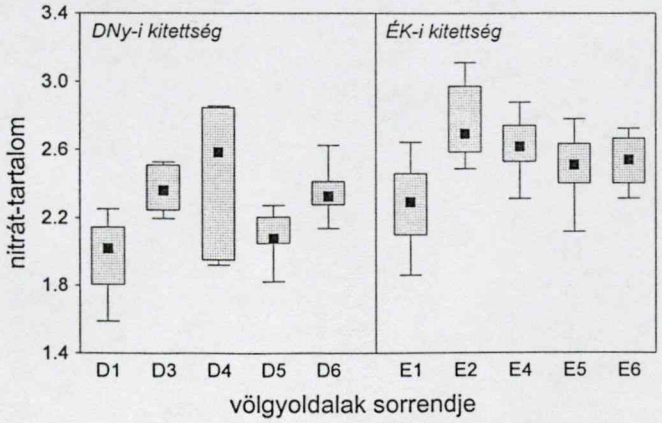
A degradációs gradiens annak köszönhető, hogy a völgyrendszerbe mindig (elvileg naponta) a 6. sz. mellékvölgy irányából érkeznek, és arrafelé is távoznak a legelő állatok, így a Belsőbárándhoz közelebbi, alsóbb völgyszakaszok és mellékvölgyek intenzívebb legelésnek vannak kitéve. A legelés erősségére így hozzávetőlegesen a falutól vagy a Belsőbáránd–Seregélyes földúttól mért távolság is utal *(2.5. táblázat)*. A leromlás végpontját a délies kitettségű oldalak esetén a BN minta képviseli (vö. *2.4.4. fejezet*). A mintavételi területek elhelyezkedését a *3.22. ábra* mutatja. A különböző kitettségű völgyoldalak megkülönböztetése az előzőek (főleg a *3.2.2. fejezet*) értelmében elkerülhetetlen.

A legelési gradiens meglétének közvetlen és kvantitatív kimutatására a talajparaméterek adnak lehetőséget. Az állatok trágyájának egyik hatása a talaj nitrát- és foszfát-tartalmának növekedése. A mért foszfát-tartalom értékek mediánjai a völgyoldalak összességében jelentős eltérést mutatnak *(3.27. ábra)*, mely eltérés *Kruskal–Wallis teszttel* ellenőrizve szignifikánsnak adódott mind a délies ($H = 29.62$, $p < 0.001$), mind az északias kitettségű oldalakon ($H = 20.61$, $p < 0.001$). A foszfát-tartalomnak a mellékvölgyek sorrendjével mutatott *Sperman-féle korrelációja* a délies és az északias oldalakon egyaránt szignifikáns pozitív kapcsolatra utal ($r_S = 0.767$ és $r_S = 0.573$, $p < 0.001$).



3.27. ábra. A foszfát-tartalom értékeinek eloszlása a délies és az északias kitettségű belsőbárándi minták szerint. *Középső négyzet*: medián, *téglalap*: 25–75%, *karok*: minimum és maximum.

A nitrát-tartalom esetén is megfigyelhető, hogy az 1. mellékvölgy mediánja a legalacsonyabb bármelyik kitettségben *(3.28. ábra)*. A *Kruskal–Wallis teszt* megerősítette az eltérés erősségét (DNy: $H = 15.31$, $p < 0.004$; ÉK: $H = 14.33$, $p < 0.006$). A *rangkorreláció* viszont nem mutat szignifikáns kapcsolatot a völgyoldalak sorrendje és a nitrát-tartalom között, egyik féle kitettségű oldalon sem (DNy-i: $r_S = 0.250$, $p < 0.120$; ÉK-i: $r_S = 0.123$, $p < 0.448$). A legelési gradiens léte ezért elsősorban a foszfát-tartalom változása alapján mondható ki. Probléma viszont, hogy nincsenek konkrét adatok a szántóföldekről esetlegeses beszivárgó műtrágyák mennyiségére vonatkozóan.

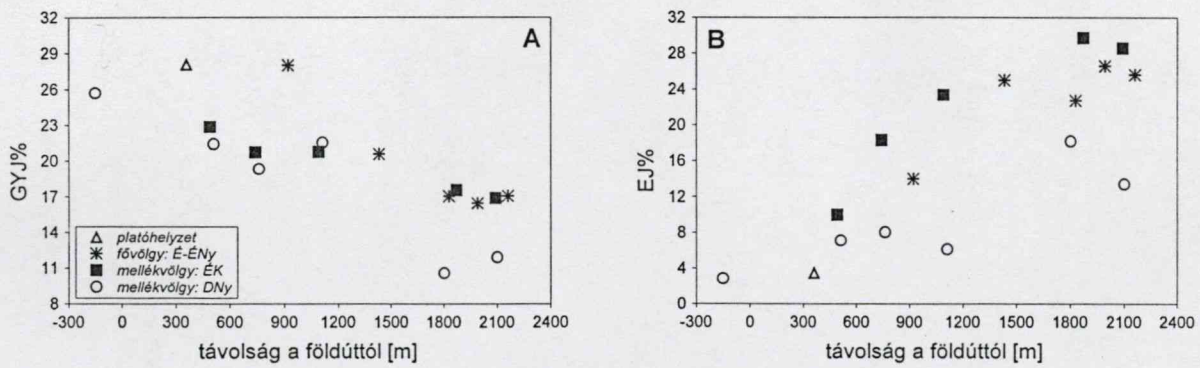


3.28. ábra. A nitrát-tartalom értékeinek eloszlása a délies és az északias kitettségű belsőbárándi minták szerint. *Középső négyzet*: medián, *téglalap*: 25–75%, *karok*: minimum és maximum.

3.2.5.2. A gradiens hatása a fajkészletre

A terepbejárások során jól látható volt, hogy a faluhoz közelebb eső völgyszakaszokon és mellékvölgyekben egyre nagyobb arányban jelentek meg a szúrós lágyszárú növények kórói, amelyek az erősödő legelés hatására szaporodnak el. Ilyen pl. a *Cirsium eriophorum*, *C. vulgare*. A florisztikai minták fajkészletében a legelés intenzitásával együtt (a földúttól mért távolsággal, a $D_{út}$-tal fordított arányban) egyre nagyobb számban jelennek meg a gyomnak és társulásközömbösnek tekinthető (A, H, I cönoszisztematikai kategóriájú) fajok ***(3.29.A. ábra)***. (Ilyen taxonokra példa: *Lepidium draba, Marrubium peregrinum, Plantago lanceolata, Euphorbia cyparissias, Cynodon dactylon.*) A két változó közötti negatív korreláció szignifikáns ($r_S = -0.821$, $p < 0.001$). A különböző kitettségű oldalak között annyi különbség adódik, hogy a legtávolabbi völgyszakaszok DNy-ra néző lejtőin némileg kisebb a *GYJ%* értéke. A völgyrendszer felsőbb részein ráadásul olyan fajok is megjelennek, amelyek szűkebb cönológiai tűréshatárú specialistáknak tekinthetők (BORHIDI 1993), és esetleg védettek is (pl. *Ajuga laxmannii, Crambe tataria, Inula germanica, Silene longiflora, Jurinea mollis, Allium paniculatum.*). Kizárólag a völgyrendszer falutól távoli szakaszain él az *Inula × hybrida* (az *Inula ensifolia* és az *Inula germanica* hibridje, SOÓ 1970) ott, ahol a szülőfajok zavartalan léte az utóbbi időben folyamatosan biztosított volt.

A fajok cönoszisztematikai besorolásán alapul a *relatív erdőjelleg* paraméter *(EJ%)* is, ami az erdei lágyszárú és erdőssztyepp fajok arányát fejezi ki a teljes fajszámhoz viszonyítva. Az *EJ%*-nak a $D_{út}$-tal való kapcsolata szignifikáns pozitív korrelációt mutat ($r_S = 0.743$, $p < 0.001$, ***3.29.B. ábra***). Megfigyelhető ugyanakkor az is, hogy bár a trend minkét fő kitettségben megegyezik, az északi lejtők gyepjei nagyobb *EJ%* értékekkel rendelkeznek, a vizsgált gradiens mentén mindvégig (*Wilcoxon* $T = 0$, $p = 0.043$). A korábbi eredmények alapján ez várható is volt (vö. ***3.14. táblázat***). Kiemelendő az is, hogy az *EJ%* csökkenése a leromlás során bármelyik kitettségben jelentős: 30%-ról 3% körülire esik le. Ha az erdei és erdőssztyepp fajok abszolút számát vizsgáljuk (S_{EL+ES}), a változás szintén nagyfokú, másrészt kiéleződik a kétféle kitettség különbsége. Míg ugyanis a legdegradáltabb BN területen csak egyetlen erdőssztyepp faj él (a *Teucrium chamaedrys*), és a 6. mellékvölgyben is csak 3 és 6 az S_{EL+ES} értéke, addig a völgyrendszer földúttól távoli részein már 15–17 erdei és erdőssztyepp faj él északias kitettségben (az E1, E2, N0, N1 és N2 mintában), és 8–10 a déli lejtőkön (D1, D3). Az S_{EL+ES} és a $D_{út}$ közötti korreláció is szignifikánsan pozitív ($r_S = 0.797$, $p < 0.001$).



3.29. ábra. A belsőbárándi florisztikai mintavételi helyek *gyom és társulásközömbös fajainak aránya* (**A**), illetve a *relatív erdőjelleg* (**B**) a seregélyesi földúttól való távolság *(*$D_{út}$*)* függvényében.

Ugyancsak terepi megfigyelés alapján mondható, hogy a völgyrendszer falutól távolabbi részein egyre több olyan növény él, amelyek mezőföldi viszonylatban ritkák (vö. még ***3.5. táblázat***). Ennek tesztelésére a taxonokra a ***3.1.5. fejezetben*** megállapított gyakorisági kategóriákat (gyakori, közepesen gyakori, ritka) használtam fel. Egyrészt az egyes kategóriákba tartozó fajok számát, másrészt azoknak az egyes minták teljes fajkészletére vonatkozó arányát vizsgáltam a földúttól való távolság függvényében. A statisztikai teszt értékeit a ***3.17. táblázat*** foglalja össze.

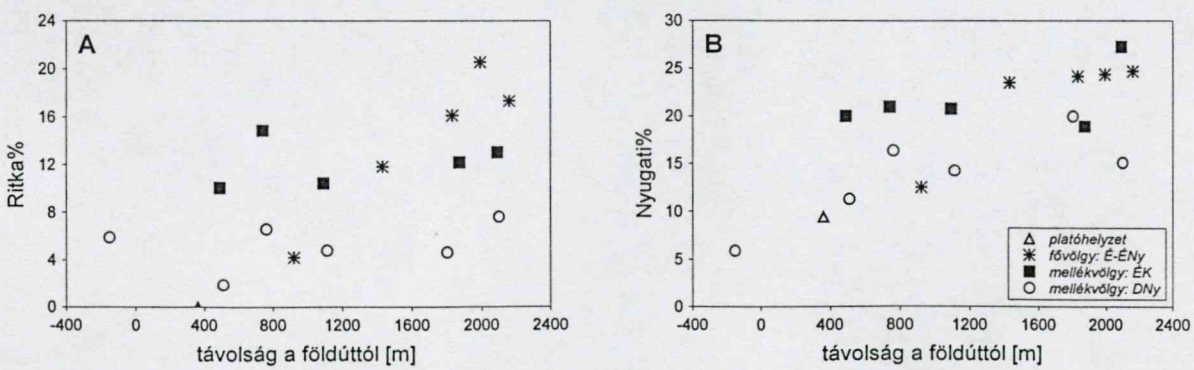
3.17. táblázat. A $D_{út}$ változó, valamint az egyes regionális gyakorisági kategóriákba tartozó fajok száma és aránya közötti *Spearman*-féle rangkorreláció értékei és szignifikanciaszintjei.

	fajok száma			*fajok aránya [%]*		
	gyakori	közepes	ritka	gyakori	közepes	ritka
korreláció r_S értéke	–0.020	0.703	0.652	–0.789	0.569	0.605
szignifikanciaszint (p)	0.940	0.002 (**)	0.005 (**)	< 0.001 (***)	0.017 (*)	0.010 (**)

A ritka fajokra vonatkozó hipotézis megerősítést nyert. Hasonlóan erős korreláció mutatható ki a közepesen gyakori fajok és a leromlás között: számuk harmadára-négyedére csökken a legtávolabbi völgyekben tapasztalt 30–39-hez képest. Érdekes viszont, hogy a gyakori fajok száma nincs szignifikáns összefüggésben a degradálódással; számuk átlagosan 31.8 ± 3.4 az összes mintára vonatkoztatva. Előbbiek miatt az összfajszámnak csökkennie kell a leromlással *(vö. **3.33. ábra**)*. A fajok *arányait* tekintve a közepesen gyakori és ritka kategóriák esetén (hasonlóan a fajszámokhoz) szignifikáns pozitív kapcsolat áll fenn a távolsággal. Mivel a korrelációk értéke nagy, a gyakori fajok arányában tapasztalt szignifikáns negatív összefüggés a $D_{út}$-tal nem váratlan. Megállapítható tehát, hogy a degradálódás során a gyepek hasonló mértékben „válogatnak" fajokat a regionálisan is gyakori elemek közül, viszont egyre kevesebb a Mezőföldi löszflórában közepesen gyakorinak és ritkának tekinthető fajok száma. A ***3.2.4. fejezet*** eredményei alapján már ismert, hogy a ritka fajok inkább az északias kitettségű oldalakon fordulnak elő (vö. ***3.15. táblázat***). Kérdés azonban, hogy ez a viszony változik-e a leromlás során? A ***3.30.A. ábrán*** is látható, hogy nem, mert egyetlen kivételtől eltekintve az északias lejtők *Ritka%* értékei nagyobbak a déli kitettségűeknél. A *Wilcoxon teszt* eredményei a kitettség párok között: $T(DNy,ÉK) = T(DNy,ÉNy) = 0, p = 0.043$; $T(ÉK,ÉNy) = 5, p = 0.500$.

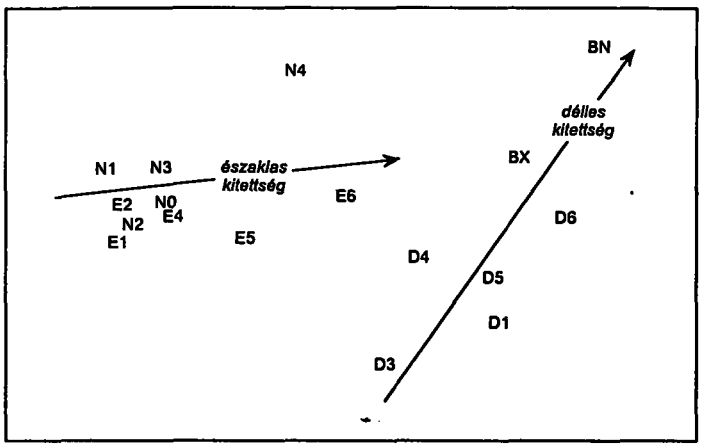
A regionálisan ritka fajok arányához hasonlóan a *Nyugati%* is szignifikáns pozitív korrelációban áll a $D_{út}$ változóval ($r_S = 0.665$, $p = 0.004$, ***3.30.B. ábra***). Mivel a keleties és bizonytalan elterjedésű fajok aránya a mintákban igen kicsi (korrelációjuk a távolsággal nem szignifikáns: $r_S = –0.164, p = 0.530$, illetve $r_S = 0.460, p = 0.063$), ezért a negyedik kategória, vagyis az általános elterjedésű fajok aránya negatív korrelációban áll a $D_{út}$-tal ($r_S = –0.697$, $p = 0.002$). A ***3.30.B. ábrán*** az is megfigyelhető, hogy a nyugatias elterjedésű fajok a ritkákhoz hasonlóan – a vártnak megfelelően – a leromlási sor mentén a legtöbb esetben a délies kitettségű oldalak gyepében kisebb arányban vannak jelen, mint az északias lejtőkön. A *Wilcoxon páros előjelteszt* ebben az esetben is – legalábbis a DNy–ÉNy összehasonlításban – megerősítette az ábra alapján levonható következtetést, mivel az egyes kitettség párok között: $T(DNy,ÉK) = 1$, $p = 0.080$; $T(DNy,ÉNy) = 0$, $p = 0.043$; $T(ÉK,ÉNy) = 7$, $p = 0.893$. Az *előre tervezett összehasonlítással* végzett *ismételt méréses ANOVA* szerint a DNy-i oldal értékei szignifikánsan különböznek a másik kettőtől, $p = 0.015$ szinten.

Látva a nyugatias elterjedésű fajok, illetve az erdei–erdőssztyepp elemek hasonló viselkedését, felmerülhet a kérdés, hogy vajon a két halmaz nem ugyanaz-e. A választ azonban a ***3.1.5. fejezet*** már megadta: a nyugatias elterjedésű taxonoknak csak 30%-át adják az erdei és erdőssztyepp fajok.



3.30. ábra. A regionálisan ritka (**A**), valamint a nyugatias elterjedésű (**B**) fajok aránya a különböző kitettségű völgyoldalakon a belsőbárándi völgyrendszer falutól távolabbi részei felé haladva.

A degradálódás stádiumainak a fajlistáik alapján végzett főkomponens analízise a *3.31. ábrán* látható diagramot eredményezte. Az északias és délies kitettségű völgyoldalak flóráinak elkülönülése mellett megfigyelhető az is, hogy az északias oldalak degradálódásának közelítő irányát jelző vektor a DNy-i minták felé mutat. Ebből az a következtetés vonható le, hogy a kétféle kitettség flórája a degradálódás során egyre hasonlóbbá válik, mégpedig úgy, hogy elsősorban az északias lejtők fajkészletének változása irányul a délies oldalak flórája felé. Ez a megfigyelés jó összhangban áll azzal a florisztikai változással, amit a *Brachypodium* által dominált erdőssztyepprétek sztyeppesedési folyamata során írtak le (FEKETE *et al.* 1998).



3.31. ábra. A belsőbárándi fajlisták ordinációs diagramja *(PCoA, Jaccard index)* az első két tengely mentén. A nyilak a degradálódás hozzávetőleges irányát jelzik az alapvetően kétféle kitettségű oldalak esetén.

A belsőbárándi mintákban előforduló növények cönológiai preferenciájának kategóriáit a *2.4.4. fejezetben* definiáltam. A csoportosítás két szempontot vesz figyelembe: (1) a fajok északias vagy délies kitettségű völgyoldalakhoz való kötődését, valamint (2) a növények degradáltsági stádiumok szerinti megoszlását (*3.18. táblázat*). A vártnak megfelelően a legtöbb faj mindkét kitettségben, a völgyrendszer alsó és felső részében egyaránt előfordul. A kevésbé degradált felső részekhez kötődő fajok száma kb. kétszer annyi, mint a leromlottabb gyepekben élőké. Ennek értékelésekor azonban figyelembe kell venni, hogy az efemer egyéves fajok nem szerepelnek a csoportosításban, amelyek jelentős része pedig gyom, és jelenlétük az alsó völgyszakaszokon várható. Délies kitettséghez kötődő faj kevesebb él, mint északias kitettségben előforduló. Ez utóbbiak száma jelentős (40), közülük 14 pedig csak a kevésbé degradált részeken tenyészik. A négy legszűkebb kategória közül tehát a *felső északi* tartalmazza a legtöbb fajt. Látható, hogy éppen ez a kategória az, amely a legnagyobb *relatív erdőjelleggel* rendelkezik. Erdei és erdőssztyepp faj sem a kizárólag alsó völgyszakaszok, sem az elsősorban délies kitettség csoportjában nem található. Mindezek alapján megerősíthető az a hipotézis, miszerint az erdei és erdőssztyepp elemek érzékenyek legjobban a degradálódásra.

3.18. táblázat. A belsőbárándi flóra tagjainak megoszlása az egyes cönológiai preferencia kategóriák között (vö. *2.4.4. fejezet*). Példaként néhány fajt is megadtam (teljes listák: *7.5. melléklet*). Zárójelben a *relatív erdőjellegnek (EJ%)* az adott kategória fajkészletére vonatkozó értéke szerepel.

	északias kitettségben	*mindkét kitettségben*	*délies kitettségben*	*összesen*
a kevésbé degradált felső részekhez kötődő	**14** (50) ASA, CMB, LIH, PEC	**4** (25) AJL, CQT, DIP, INX	**3** (0) CMS, SPG, JUM	**21**
mind az alsó, mind a felső részeken előforduló	**23** (30) BEO, BPP, CHT, STJ	**57** (14) ADV, BOI, DOG, FIV	**10** (0) AGP, ALS, IRP, PTA	**90**
a leromlottabb alsó részekhez kötődő	**3** (0) AGS, HIP, PIH	**4** (0) CIV, EUC, LAT, LIA	**3** (0) CDD, LED, MAP	**10**
fenti összesen	**40**	**65**	**16**	**121**
nem besorolható		ARC, APO, ATA, ATE	(17)	**6**
akcidens		ANP, ANS, LIT, NEU	(21)	**28**

3.2.5.3. Kompozíciós (texturális) és fiziognómiai változások a degradálódás során

Mindenekelőtt tisztázandó, hogy a degradálódás stádiumai mely cönotaxonokhoz tartoznak. A típusok eloszlása a következőképp alakul a délnyugati kitettségű oldalak 6-6 mintájában: D1: 6 × ***Bc***, D3: 5 × ***Ba*** + ***Bc***, D4: 6 × ***Ba***, D5: 4 × ***Ba*** + ***Bc*** + ***Bf***, D6: 6 × ***Bf***, BN: 6 × ***Ba***. Látható, hogy a kevésbé legeltetett helyen domináló ***Bc*** (átmeneti) típus ***Ba***-ra (*Festuca pseudovina* típusra) cserélődik le, majd a *Stipa capillatá*-s ***Bf*** következik. A leromlási sor végét a ***Ba*** zárja. Az ÉK-re néző lejtőkön: E1: 2 × ***Aa*** + 2 × ***Aa'*** + 2 × ***Ax***, E2: 4 × ***Aa*** + 2 × ***Aa'***, E4: 6 × ***Ab'***, E5: 4 × ***Ab'*** + 2 × ***Ab***, E6: 4 × ***Ab'*** + ***Ab*** + ***Ac***. Itt kezdetben az ***Aa–Aa'*** jellemző (*Brachypodium*-os erdőssztyepprét), amelyeket a legelés erősödésével főleg az ***Ab'*** és részben az ***Ab*** vált le (*Festuca rupicola* dominálta cönotaxon).

Az alábbiakban a völgyoldalak gyepjeinek vázlatos fiziognómiai és cönológiai leírását adom meg, utalva a domináns ($B\%_{átlag}$ > 20%), szubdomináns ($B\%_{átlag}$ > 4%) és polikormon képző fajokra.

D1: Rövidfüvű, száraz, de fajgazdag. A néhol felbukkanó kisebb fedetlen foltok lehetnek a területet ért égetés következményei. A növényzet meglehetősen foltos. Foltokat képez: TEC, SLN, ING, BRI, stb. Domináns.: SLN, szubdomináns: TEC, AGI, BRI, ING, FEP, THG, IRP, EUP.

D3: Hasonló a D1-hez, de kevésbé foltos, és kisebb a nyílt foltok aránya. Főleg az alsó részeken foltokat képez az ING. Az oldal külső vége szárazabb, feldúsul a STC. Domináns: FEP, szubdomináns: SLN, EUP, TEC, ATU, THG, ASL, BRI, THM.

D4: Rövidfüvű, száraz sztyepprét. Helyenként jól strukturált: a felső szintben pl. CUS, SSV, a középsőben a fajok zöme, az alsóban pl. THG. Néhol foltokat képez: BRI, TEC. Domináns: FEP, TEC, szubdomináns: EUP, THG, ATU, MDF.

D5: Rövidfüvű, száraz sztyepprét. Vertikálisan kevésbé strukturált, mint a D4. A STC általában alárendelt szerepű, de foltokban sok van belőle. Foltokat alkot a BRI, THG, IRP. Domináns: FEP, szubdomináns: STC, ASL, SLN, EUP, THG.

D6: Száraz, keskenylevelű füvek által uralt, egyhangú gyep. BOI mindenfelé van, de nem sok. Néhol foltokat képez a SLN, alatta TEC nő. Domináns: STC, FEP, szubdomináns: SLN, THG, ATU.

BN: Rövidfüvű, rövidre rágott, fajszegény gyep. Jelentős, átlagosan kb. 5%-nyi a fedetlen talajfelületek aránya. Domináns: FEP, szubdomináns: CDD, EUC, THG, POA, PTA.

E1: Többszintű, zárt, fajgazdag. A BPP borítása helyenként 60–70%, máshol szálanként. Néhol (főleg sztyeppesedettebb részeken) foltokat képez a PEA és a PEC. Domináns: BPP, szubdomináns: ASA, EUP, CMG, PEA, INH, CYA, FER.

E2: Hasonló az E1-hez, de kisebb léptékben nem olyan változatos. A BPP borítása helyenként itt is 50–70%, másutt kevesebb. Domináns: BPP, szubdomináns: FER, EUP, PEA, SLP.

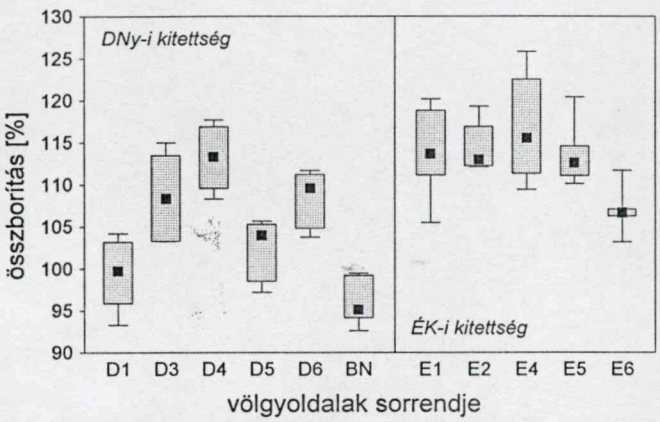
E4: Többszintű, zárt, fajgazdag. A BPP már kevesebb, bár a völgyoldal alsó peremén még domináns (60–70%), a középső részeken hiányzik. Foltokat alkot: MDF, HEA, FER. Domináns: FER, szubdomináns: MDF, EUP, CUS, TEC, PHP.

E5: Erősen sztyeppesedett erdőssztyepprét. A BPP-nek csak néhány kisebb és egy nagyobb foltja él itt. Domináns: FER, szubdomináns: TEC, THM, GEE, EUP, BRI, AGI, BEO.

E6: Erősen sztyeppesedett erdőssztyepprét. Kevésbé szintezett, mint akár az E1, vagy az E2. Néhol foltokat képez a FER, STC, BOI, TEC, AGI, DAG. Domináns: FER, szubdomináns: DAG, AGI, TEC, AGS, EUP, BOI, VLA, SLP.

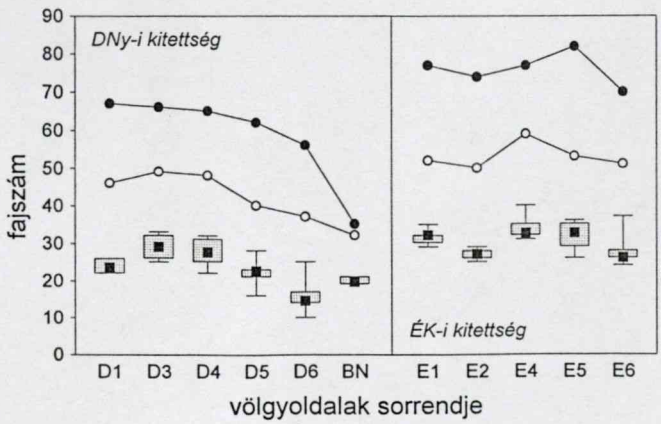
Az ÉK-i kitettségben tapasztalt ***Aa*** ⇨ ***Ab*** váltás az intenzívebb legeltetéssel általában együtt járó sztyeppesedési folyamattal, és az ennek során az északias kitettségű oldalakon kezdetben állományalkotó, később alárendelt szerepet játszó *Brachypodium pinnatum* romló vitalitásával magyarázható (FEKETE *et al.* 1998). A *Brachypodium* dominanciájának csökkenése megfigyelhető a belsőbárándi mellékvölgyek sorozatában is. A völgyrendszerről készült fekete-fehér légifotón, és az ez alapján rajzolt elterjedési térképén is jól látszik, hogy az E1 és E2 völgyoldalon még összefüggő, helyenként sűrű állománya tenyészik. Az E4 oldalon azonban felszakadozik az állomány, és nagyobb foltokat képez. Az E5 területen már csak néhány kis polikormonja figyelhető meg, míg az E6 völgyoldalon mindössze egyetlen kicsiny foltban él. A völgyoldalakon készült 6-6 cönológiai felvételben átlagos borítása a következőképp alakul: E1: 34%, E2: 45%, E4: 0.2%, E5 és E6: 0%. A 2. mellékvölgyben tapasztalható kissé magasabb borítási érték az 1. völgyhöz képest ez utóbbit ért égetésnek is következménye lehet (vö. ***2.4.4. fejezet***).

Az előbbi megállapításokkal is egybehangzó az a terepi megfigyelés, miszerint az 1. számú mellékvölgyhöz képest a 6. északi oldalán élő gyep fiziognómiailag kevésbé strukturált, az összborítás csökken, és értékében közelít a délihez. Ezt a cönológiai felvételekre vonatkozó átlagok is alátámasztják: $\Sigma B\%(D1...D6) = 106 \pm 6$, $\Sigma B\%(E1...E5) = 114 \pm 5$, viszont $\Sigma B\%(E6) = 106 \pm 3$. A déli kitettségű oldalak borítási értékeiben nem mutatható ki trend a degradálódás során, legalábbis a D1⇨D6 soron belül, viszont a legdegradáltabb BN-re jellemző érték a legkisebb: $\Sigma B\%(BN) = 96 \pm 3$ ***(3.33. ábra)***. A minták összborítása és a völgyek sorrendje közötti rangkorreláció a DNy-i kitettségű oldalak esetén nem szignifikáns ($r_S = -0.183$, $p = 0.285$), északias kitettségben viszont szignifikánsan negatív ($r_S = -0.426$, $p = 0.019$). A D6 völgyoldalon mérhető relatíve magas összborítás érték a *Stipa capillata* által képzett szintnek köszönhető, amely átfedésbe kerül a talajfelszínt borító kisebb termetű növényekkel *(Astragalus austriacus, Thymus glabrescens)*. A D1 oldalon mért kisebb összborítást okozhatja a felvétel évében bekövetkezett tavaszi égetés.



3.32. ábra. A belsőbárándi cönológiai felvételek összborítás értékei a kétféle kitettségben. *Középső négyzet*: medián, *téglalap*: 25–75%, *karok*: minimum és maximum.

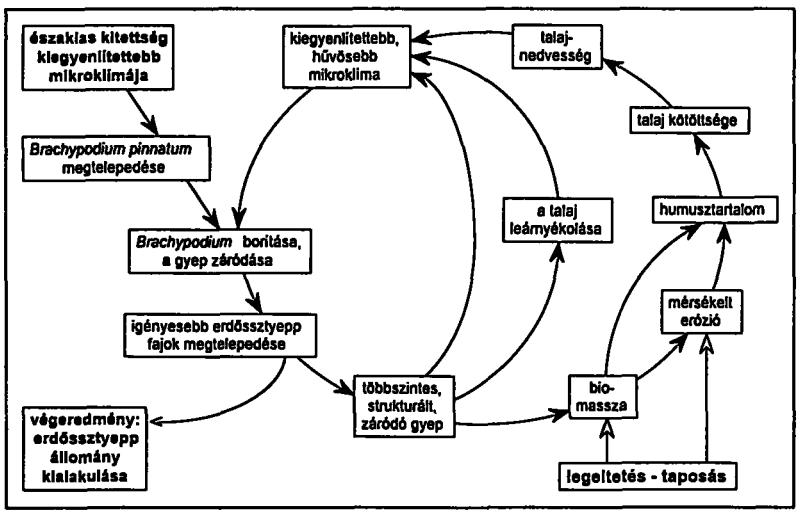
Az előzőekből jól látszik, hogy összborításban az északi kitettség gyepje mutat változást. A fajszámok tekintetében azonban éppen ellenkezőleg viselkedik a kétféle kitettség növényközössége: az összfajszám az északias lejtőkön a völgyoldalak sorrendjével nem mutat trendet, míg a délies kitettségű oldalakon az összfajszám csökken ***(3.33. ábra)***. DNy-i kitettségben a florisztikai minták összfajszáma ($S_{össz}$) esetén: $r_S = -1.000$, $p = 0.000$, a 6-6 cönológiai minta összesített fajszáma (S_{Q6}) esetén: $r_S = -0.829$, $p = 0.042$, az egyes cönológiai minták fajszámaira: $r_S = -0.638$, $p < 0.001$. ÉNy-i kitettségben $S_{össz}$: $r_S = -0.205$, $p = 0.741$, S_{Q6}: $r_S = 0.100$, $p = 0.873$, minden egyes kvadrát esetén: $r_S = -0.128$, $p = 0.508$. Ha a kvadrátonkénti fajszámok átlagát (vagy mediánját) tekintjük, akkor feltűnő, hogy értéke a legdegradáltabb BN mintánál a D6-hoz képest megnő, ráadásul a szórás (az értékek terjedelme) itt a legkisebb.



3.33. ábra. A fajszámok változása a degradálódás erősödésével. A *kvartilis diagram* az egyes cönológiai felvételekre vonatkozik: *középső négyzet*: medián, *téglalap*: 25–75%, *karok*: minimum és maximum. Az *üres körök* a 6-6 cönológiai mintából összesített fajszámot, míg a *kitöltött körök* a florisztikai minták fajszámait mutatják.

Az északi oldalak degradálódás során bekövetkező sztyeppesedési folyamatát tehát elsősorban a fiziognómia és a fajkészlet átrendeződése jellemzi, a fajszám ellenben nem mutat monoton változást. A sztyeppesedés éppen azzal a folyamattal lehet ellentétes, mint ami a ***3.2.2. fejezet*** végén bemutatja az *A*-gyeptípusok lehetséges kialakulását (vö. ZÓLYOMI – FEKETE 1994). Az erősebb rágás felnyithatja a gyepet, a taposás is megbonthatja a talaj felszínét fedő avarréteget, mindezek következménye pedig a talaj felső rétegének a lehordódása. Ha ez így fennáll, akkor a talaj humusztartalmának hasonlóan kell változni a leromlással, mint az összborításnak. Valóban, a *humusztartalom* és a völgyoldalak sorrendje közötti rangkorreláció a délies oldalak esetén nem szignifikáns ($r_S = 0.050$, $p = 0.760$), északias kitettségben azonban szignifikánsan negatív ($r_S = -0.377$, $p = 0.016$). A vártnak megfelelően a talaj *aktuális nedvességtartalma* is hasonlóképp alakul, vagyis DNy-i kitettségben nem szignifikáns a változás ($r_S = -0.060$, $p = 0.714$), ÉK-i kitettségben viszont szignifikánsan negatív ($r_S = -0.359$, $p = 0.023$). Érdekes, hogy az *Arany-féle kötöttség* mindkét féle oldalon erős negatív korrelációban áll a leromlással (DNy: $r_S = -0.696$, $p < 0.001$, ÉK: $r_S = -0.785$, $p < 0.001$). A ***3.2.2. fejezet*** végén felvázolt folyamat a legeltetés hatásával kiegészítve a ***3.34. ábrán*** látható. A séma egy lehetséges magyarázattal szolgál arra, hogy a legeltetés erősödésével a kiegyenlítettebb mikroklímához kötődő erdei–erdőssztyepp elemek miért szorulnak vissza. A szárazodással lehet összefüggésben a nyugatias elterjedésű fajok arányának csökkenése is.

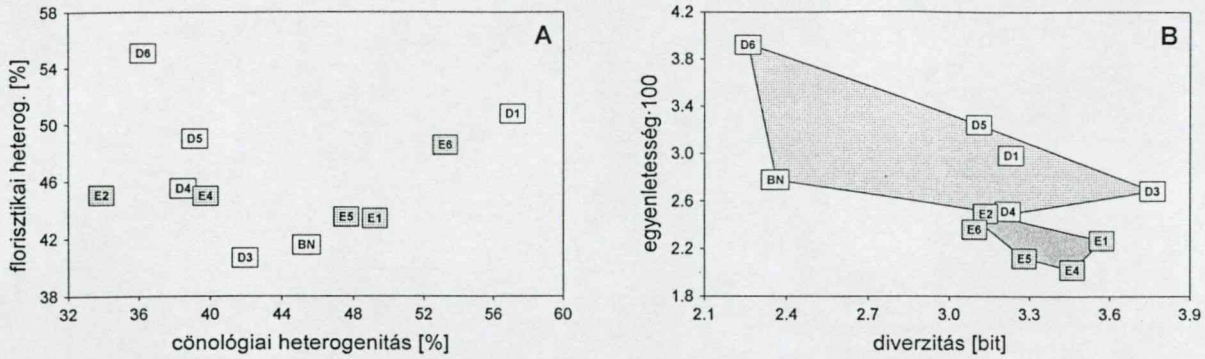
A völgyoldalakra jellemző néhány texturális paramétert sorol fel a ***3.19. táblázat***. A cönológiai koordináltság és a cönológiai heterogenitás egymással nagyjából komplementer mennyiségek; utóbbi a növényzet „látható" foltosságára utal. Azért látható, mert a cönológiai heterogenitás általában akkor ér el nagy értéket, amikor néhány (általában szubdomináns) faj alkot a mintavételi egységgel megegyező, vagy nagyobb méretű foltokat. Ilyen a pl. a D1 völgyoldal gyepje, amelyben a *Teucrium chamaedrys*, *Salvia nemorosa*, *Inula germanica*, *Bromus inermis* képez nagy polikormonokat. Ugyancsak magas cönológiai heterogenitás értéket ér el az E6, amelyben pl. a *Dactylis glomerata*, az *Agropyron intermedium* alkot foltokat. A cönológiaival ellentétben a florisztikai heterogenitás kevésbé mutatkozik meg fiziognómiai szinten, és a két változó között nem is várható korreláció (vö. ***3.35.A. ábra***). Jó példa erre a D6 gyep, melyben a domináns *Stipa capillata* közel azonos borítással van jelen a mintákban, alatta viszont a fajok változatos kombinációkban rendeződnek össze.



3.34. ábra. A *Brachypodium*-os erdőssztyepprét (*Aa* cönotaxon) kialakulását lehetővé tevő pozitív visszacsatolású folyamatok részben hipotetikus, részben bizonyított modellje, a legeltetés által okozott ellentétes jellegű hatásokkal együtt. A tömött fejű nyilak az erősítő, az üres fejűek a gyengítő hatást jelzik.

3.19. táblázat. A belsőbárándi völgyoldalak néhány cönológiai paramétere.

völgyoldal kódja	D1	D3	D4	D5	D6	BN	E1	E2	E4	E5	E6
cönológiai koordináltság	0.446	0.768	0.802	0.787	0.780	0.683	0.574	0.881	0.837	0.611	0.501
cönológiai heterogenitás [%]	57.1	41.9	38.6	39.1	36.2	45.3	49.2	33.9	39.7	47.6	53.2
florisztikai heterogenitás [%]	50.8	40.7	45.6	49.1	55.1	41.6	43.5	45.1	45.1	43.6	48.6
diverzitás átlaga [bit]	3.23	3.76	3.21	3.11	2.26	2.36	3.57	3.16	3.46	3.28	3.13
egyenletesség átlaga $\cdot 10^2$	2.98	2.69	2.49	3.24	3.92	2.77	2.27	2.47	2.02	2.12	2.39



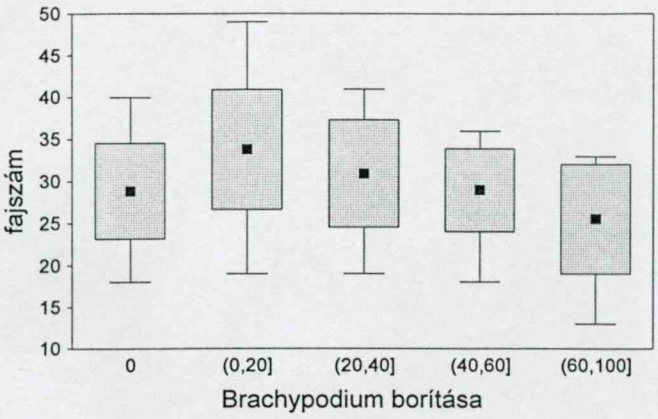
3.35. ábra. A belsőbárándi cönológiai mintákra jellemző két-két texturális paraméter kapcsolata, és a minták elrendeződése az általuk alkotott cönológiai állapottérben. **A**: a cönológiai és a florisztikai heterogenitás fázistere, **B**: a diverzitás és az egyenletesség állapottere.

A faj-borítás diverzitás és az egyenletesség viszonylag kis tartományon belül változik az északias kitettségű oldalak növényközösségeiben, a délies oldalakhoz képest *(3.35.B. ábra)*. Érdekes, hogy a kétféle kitettség mintáinak tartománya (minimális konvex burka) e két változó által alkotott állapottérben nem fed át egymással, aminek részben az eltérő fajszámok is okai lehetnek. Megfigyelhető, hogy a BN minta kis egyenletességi értékével „kilóg" a többi minta közül. (Még látványosabb a BN elkülönülése, ha a fajszám–egyenletesség állapotteret tanulmányozzuk.) Összességében megállapítható, hogy egyik vizsgált texturális paramétert esetén sem mutatható ki egyértelmű trend (monotonitás) a degradálódás során, egyik féle kitettségben sem.

3.2.6. A *BRACHYPODIUM PINNATUM* HATÁSA ERDŐSSZTYEPPRÉT-ÁLLOMÁNY MINTÁZATAIRA

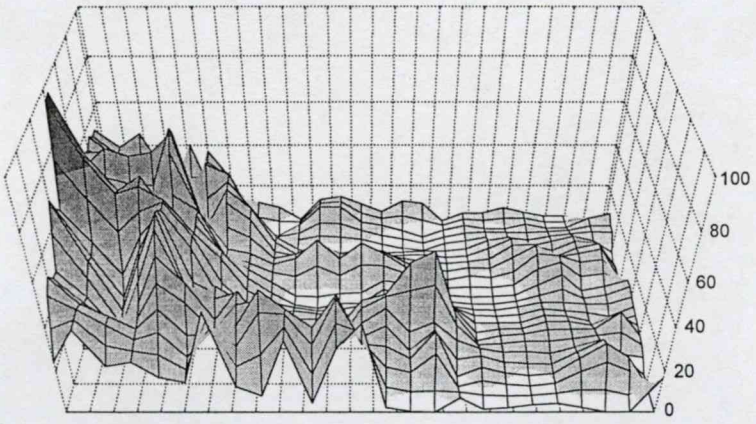
Mindenekelőtt az tisztázandó, hogy a *Brachypodium* megjelenése és borításának növekedése hogyan hat az állományok fajszámára. Rendezzük az összes cönológiai mintát három csoportba úgy, hogy az első csoportba kerüljenek a ***B***-típusú minták, amelyekre a D-i és Ny-i kitettség jellemző; a másodikba azok az ***A***-típusú minták, amelyekből hiányzik a *Brachypodium* (az ***Ab***-típusok zöme és a két ***Ac***); végül a harmadik csoportba a *Brachypodium*-ot tartalmazó minták. Az első csoport mintáira jellemző fajszámok mediánja mindkét másik csoporténál szignifikánsan nagyobb értékkel rendelkezik (1–2: *Mann–Whitney* $z = -4.45$, $p < 0.001$; 1–3: $z = -6.65$, $p < 0.001$), míg a 2. és 3. között nincs különbség ($z = -1.17$, $p = 0.244$). Ez azt jelenti, hogy a déli lejtőkhöz képest az északias kitettségben általában nagyobb a minták fajszáma, független attól, hogy van e bennük *Brachypodium*, vagy nincs.

Ezek után különítsünk el csoportokat magán az ***A*** cönotaxonon belül úgy, hogy azokat a *Brachypodium* borítása a következőképpen jellemezze: (a) $B_{BPP} = 0\%$, (b) $0\% < B_{BPP} \leq 20\%$, (c) $20\% < B_{BPP} \leq 40\%$, (d) $40\% < B_{BPP} \leq 60\%$, (e) $60\% < B_{BPP} \leq 100\%$. A csoportok fajszámait a ***3.36. ábra*** mutatja. Megfigyelhető, hogy a *Brachypodium* megjelenésével együtt megnő a fajszám is, ha borítása nem haladja meg a 20%-ot. A 20%-nál nagyobb borítási értékek esetén a fajszám csökken, és már nem nagyobb, mint amikor a *Brachypodium* hiányzott. A mediánokra vonatkozó *Mann–Whitney teszt* eredményei mindezt alátámasztják: a–b: $z = -2.33$, $p = 0.020$, b–d: $z = -2.18$, $p = 0.029$, b–e: $z = -2.47$, $p = 0.013$, a–c: $z = -1.09$, $p = 0.274$, a–e: $z = -1.02$, $p = 0.310$, és a *Kruskal–Wallis teszt* is megerősítette az eltérést: $H = 9.63$, $p = 0.047$. Látható tehát, hogy a *Brachypodium* mérsékelt dominanciája jár együtt a legnagyobb fajszámokkal. Hasonló eredményt kapott VIRÁGH – BARTHA (1998a) a Gödöllői-dombvidék *Brachypodium*-os löszgyepjei esetén (vö. ***1.2. táblázat***). Tapasztalható ugyanakkor a faj invázív viselkedése is. Ez összhangban van a nyugat-európai tapasztalatokkal (vö. BOBBINK – WILLEMS 1987), bár a ***3.34. ábra*** rávilágít a *Brachypodium* fokozódó legeltetésre adott eltérő válaszára, aminek az oka a Kárpát-medencei klíma jóval kontinentálisabb jellege.



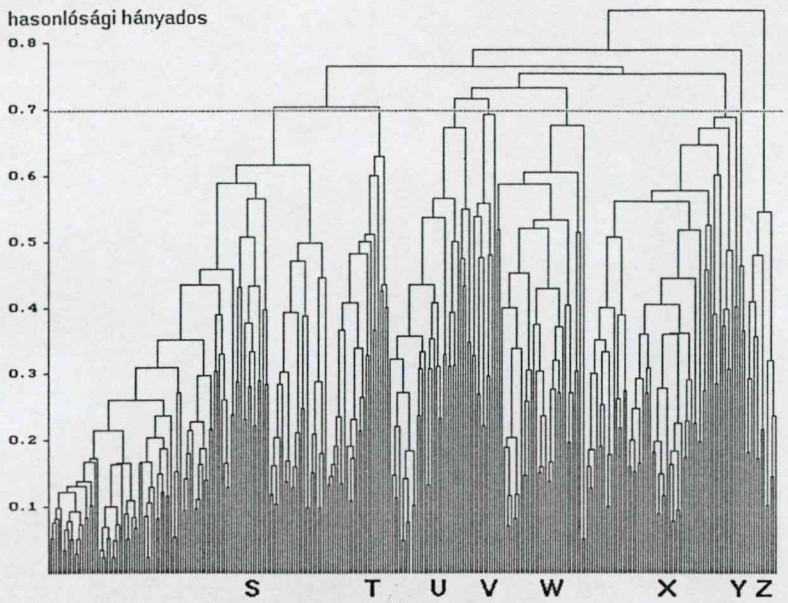
3.36. ábra. A cönológiai minták fajszáma a *Brachypodium pinnatum* különböző borítási értékei esetén. *Középső négyzet*: átlag, *téglalap*: átlag ± szórás, *karok*: minimum és maximum.

A további vizsgálatok az Igar-Vámiszőlőhegy: dádpusztai mintákra (DP***, DP**, DP* és DP) vonatkoznak (lásd ***2.4.5. fejezet***). A terepen is megfigyelhető volt, hogy a *Brachypodium pinnatum* a 10 m × 5 m-es mintavételi terület bal oldalán nagyobb dominanciával bírt (helyenként meghaladta a 80%-os borítást), viszont a jobb oldal felé egyre kisebb borítási értékeket ért el ***(3.37. ábra)***. Az ábrán az is megfigyelhető, hogy a mintaterület alsó részében ugyancsak több valamivel a faj borítása, mint a felső részében. Mindkét irányban az oszlopokra, illetve sorokra kiszámolt átlagos borítási értékek és a rács oszlopának, illetve sorának a sorszáma között szignifikáns korreláció áll fenn (balról jobbra: $r_S = -0.886$, $p < 0.001$, alulról felfelé: $r_S = -0.664$, $p = 0.018$). A *Brachypodium*-nak ez a viselkedése a terület árnyékoltságával lehet összefüggésben, ugyanis a rács bal felső sarkában, valamint az alsó peremén cserjék ill. kisebb fák találhatók. Ezek alól történhetett meg a faj inváziója. Az adott szituációt kihasználva a kérdéseim arra vonatkoztak, hogy a *Brachypodium* dominanciájával együtt hogyan változnak meg az ***Aa*** cönotaxonhoz tartozó állomány egyes cönológiai paraméterei.



3.37. ábra. A *Brachypodium pinnatum* borítási értéki a DP** minta 25 × 12 kiskvadrátjában.

Az első kérdés: az állomány topográfiailag allokált hasonlósági mintázata és a *Brachypodium* borítási mintázata között milyen a kapcsolat? Másként megfogalmazva: bizonyos klaszterek térbeli megjelenése követi-e a faj erős dominanciáját? A megfigyelések alapján felállított hipotézis szerint: az állomány cönológiailag azonosnak vehető mintázati egységei a *Brachypodium* borítási mintázata szerint rendeződnek el. A DP** mintához tartozó cönológiai felvételek klasszifikációjával kapott dendrogramot a 0.7 különbözőségi értéknél elvágva 8 csoport (S–Z) jött létre ***(3.38. ábra)***. Csak kis mértékben különböznek ettől a *százalékos különbözőség* index-szel számolt dendrogram megfelelő csoportjai. A csoportok száma önkényes, de a nem a csoportokat, hanem azok különböző „átlagos" paramétereit elemeztem tovább. A mintavételi négyzetrácsban helyet foglaló cellákat a hasonlósági csoportoknak megfelelő kódokkal ellátva az állomány hasonlósági szerkezetének *topográfiai allokációját* végeztem el (***3.39. ábra***, „t-allokáció": vö. JUHÁSZ-NAGY 1986, 1993a; BAGI 1997).



3.38. ábra. A DP** minta klasszifikációjának dendrogramja. A 0.7 különbözőségi szinten kapott csoportokat kódokkal jelöltem (S–Z).

Az allokált hasonlósági mintázat egyik sajátossága, hogy egy adott csoporthoz tartozó cellák nem random módon, hanem jól látható aggregátumokat alkotva helyezkednek el a rácson. Ez a növényzet egyfajta foltosságát jeleníti meg. Másrészt utal arra is, hogy az állományban fellelhető lokális, kisléptékű (40 cm × 40 cm-es) mintázat-repetíciók egymás közvetlen közelében valósulnak meg leggyakrabban, és csak kisebb arányban távolabb. Ennek igazolásaként a ***3.20. táblázatban*** megfigyelhető, hogy egy adott csoporthoz tartozó cella szomszédjai között ugyanahhoz a csoporthoz tartozó cellát jóval gyakrabban találunk meg, mint az a gyakoriságok alapján várható lenne. Ennek következménye, hogy eltérő csoportok viszont a várt értéknél ritkábban szomszédosak. Érdekes, hogy a várt és a megfigyelt érték ennek ellenére bizonyos eltérő csoportok esetén közel azonos (pl. S és T, T és X). (S és T a dendrogramon egy klaszterbe tartozik.) A csoportok aggregálódása mellett fontos az a tény is, hogy egy adott lokális textúra képes az állomány különböző helyein megismétlődni.

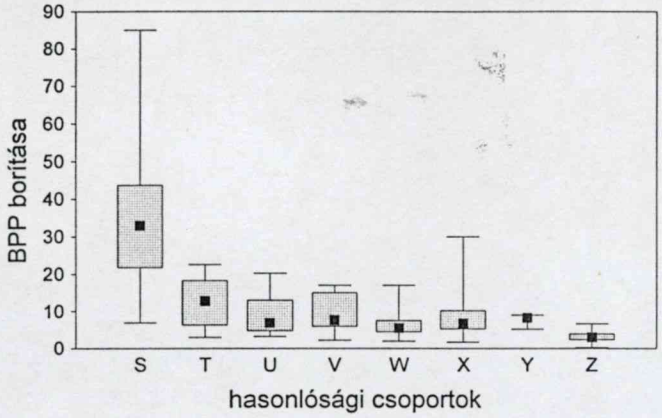
S	S	X	S	S	S	U	U	U	U	S	S	S	X	W	W	X	X	Y	X	X	W	W	W	W
S	S	S	S	S	S	S	U	Z	Z	U	W	W	Z	Z	Z	Z	X	W	X	X	X	W	W	X
S	S	X	S	S	S	S	X	U	U	Z	Z	W	Z	Z	Z	Z	W	W	S	X	X	X	W	W
S	S	S	S	S	X	S	S	S	S	S	S	W	W	W	Z	W	W	W	W	S	U	W	W	S	S
S	S	S	S	S	S	U	U	V	V	S	S	S	W	W	W	W	W	W	W	U	T	S	S	T
S	S	S	S	S	S	S	V	V	X	V	W	U	S	U	W	W	W	X	W	U	V	V	V	Y
S	S	S	S	S	S	S	X	U	U	X	X	X	X	U	U	U	U	T	X	U	U	X	X	X
S	S	X	S	S	S	X	X	X	X	X	X	X	X	S	X	X	X	X	U	U	U	X	X	X
S	S	S	S	S	S	S	T	X	X	X	X	X	S	S	S	S	X	X	X	X	X	X	U	S
S	S	U	S	S	S	S	S	S	T	T	X	S	S	T	S	T	T	T	S	S	T	S	X	T
S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	T	T	T	S	T	V	T	T	T	T	T	T	U
S	S	T	S	U	T	S	U	S	S	T	S	S	Y	X	T	X	V	X	X	X	X	U	U	U

3.39. ábra. A DP** minta . klasszifikációval kapott, S-Z kódokkal jelölt csoportjainak allokálása az eredeti topográfiai, 25 × 12 cellás mintavételi rácsban. Az S csoporthoz tartozó cellák szürke színnel kiemeltek.

A *3.37.* és a *3.39. ábra* összevetésével megfigyelhető az S-klaszter és a *Brachypodium* borítása közötti erős pozitív kapcsolat. Ez arra utal, hogy az S-csoport elválásáért valószínűleg e faj magas borítási értéke felelős, amit a *3.40. ábra* megerősít, és a *Kruskal–Wallis teszt* is igazol ($H = 190.0$, $p < 0.001$). Egyébként a legnagyobb átlagos borítású fajok legtöbbje mutat affinitást valamely csoporthoz olymódon, hogy abban a többi csoporthoz képest kiemelkedő borítást ér el, és ezt a *Kruskal–Wallis teszt* is megerősíti. Ilyen kötődések: *Festuca rupicola* ⇨ T, *Salvia pratensis* ⇨ X, *Peucedanum cervaria* ⇨ W, *Euphorbia pannonica* ⇨ U.

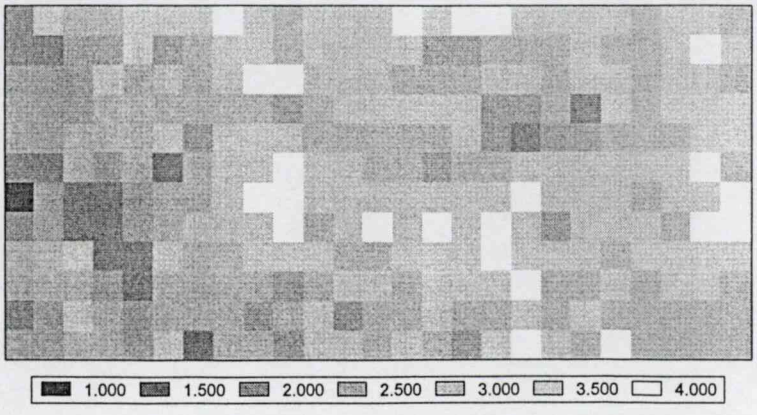
3.20. táblázat. A klasszifikációval kapott kvadrát-csoportok szomszédsági viszonyai. Az *n* az allokált csoport-mintázatban *(3.39. ábra)* az adott típusú cellák alsó és baloldali szomszédjainak száma, az *n** az összes szomszéd *(összes sz.)* és az adott típusú szomszéd *gyakoriságából* számolt várható érték.

	S		T		U		V		W		X		Y		Z	
⇩ *szomszéd*	*n*	*n**	*n*	*n**	*n*	*n**	*n*	*n**	*n*	*n**	*n*	*n**	*n*	*n**	*n*	*n**
S	150	79	14	18	14	24	1	7	8	28	29	46	1	2	1	10
T	21	18	14	4	1	5	1	2	1	6	12	10	0	0	0	2
U	12	24	6	5	22	7	4	2	7	8	7	14	0	1	4	3
V	6	7	3	2	1	2	6	1	1	2	2	4	1	0	0	1
W	7	26	0	6	3	8	0	2	39	9	8	15	1	1	8	3
X	12	44	9	10	18	13	7	4	12	16	57	25	2	1	0	5
Y	0	2	2	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0
Z	0	9	0	2	4	3	0	1	6	3	3	5	0	0	13	1
összes sz.	208		48		63		19		74		120		5		26	
gyakoriság	114		26		34		10		37		63		3		13	



3.40. ábra. A *Brachypodium pinnatum* borítási értékei a különböző hasonlósági csoportokhoz tartozó cönológiai mintákban. *Középső négyzet*: medián, *téglalap*: 25–75%, *karok*: minimum és maximum.

A következő kérdés az, hogy a *Brachypodium* elterjedése befolyásolja-e, és ha igen, akkor milyen mértékben a lokális mintázatok (a cellák) fajszámát, illetve diverzitását? A ***3.36. ábra*** alapján felállított hipotézis szerint e változók között negatív korreláció áll fenn. A DP** mintára jellemző diverzitási mintázat *(3.41. ábra)* és a ***3.37. ábra*** összehasonlítása is megerősíti a feltételezést, mert az alacsonyabb diverzitási értékek ugyanúgy a mintaterület bal oldalán mérhetők, mint a *Brachypodium* nagyobb borítása. „Diverzitási csúcsok" ellenben a mintaterület közepétől a jobb oldal irányában helyezkednek el (lásd még: FÓTI 1995).



3.41. ábra. A dádpusztai DP** minta diverzitási mintázata. A feltüntetett értékhatárok bit-ben értendők.

A *Shannon*-diverzitás és a fajszám *Brachypodium*-mal mutatott korrelációja a térlépték szerint előjelében ugyan nem változik, de míg kisebb területben szignifikáns a kapcsolat, addig 4 m^2 esetén már nem az *(3.21. táblázat)*. A kapcsolat erősségének csökkenése nagyobb léptékben nem az ismétlés számának csökkenésével van összefüggésben (10 minta még elegendő lehet), nem is a *Brachypodium* borításának kisebb szórásával (az értéktartomány még ott is hétszeres széles) hanem valószínűleg azzal, hogy nagyobb léptékben több faj beépülésére van lehetőség – ezek szerint részben függetlenül a *Brachypodium* dominanciájától. E vizsgálat egyben felhívta a figyelmet a térskálázás fontosságára.

3.21. táblázat. A *fajszámnak*, a *relatív erdőjellegnek* és a *Shannon-diverzitásnak* a *Brachypodium* borítási értékeivel mutatott *Spearman-féle rangkorrelációs* értékei (r_S), valamint azok szignifikancia-szintje *(p)* a különböző felbontású minták esetén.

minta kódja	*mintavételi egység*	*fajszám*		*faj-borítás diverzitás*		*relatív erdőjelleg*	
		r_S	*p*	r_S	*p*	r_S	*p*
DP***	20 cm x 20 cm	–0.266	< 0.001 (***)	–0.270	< 0.001 (***)	–0.084	0.003 (**)
DP**	40 cm x 40 cm	–0.349	< 0.001 (***)	–0.460	< 0.001 (***)	–0.134	0.020 (*)
DP*	1 m x 1 m	–0.422	0.002 (**)	–0.410	0.003 (**)	–0.216	0.132
DP	2 m x 2 m	–0.111	0.761	–0.079	0.829	–0.243	0.498

Érdekes kérdést vet fel az erdei és erdőssztyepp fajok viselkedése a *Brachypodium* inváziója során. Az valószínű volt (statisztikai tesztek is megerősítették), hogy az erdőjelleg és a faj borítási értéke között negatív a korreláció; egyszerűen azért, mert a fajszám is csökken. Vajon mi a helyzet a *relatív erdőjelleggel (EJ%)*, ami már az egyes cellák fajszámára vonatkoztatott változó? Egyrészt elképzelhető, hogy értéke nő, mert az erdei–erdőssztyepp fajok a nagyobb *Brachypodium* szőnyegben jobban érzik magukat (pozitív korreláció, vö. *3.34. ábra*), de az is lehet, hogy a *Brachypodium* olyan erős invádor, hogy e fajokból még relatíve is kevesebb tud csak beépülni (e fajok érzékenységére utal a *3.18. táblázat*). A *3.21. táblázatból* megállapítható, hogy ez utóbbi elképzelés áll fenn, de csak kisebb térléptékben (kb. 40 cm x 40 cm-ig), mert az 1 m x 1 m-es kvadrátokban a negatív korreláció már nem szignifikáns. Úgy tűnik tehát, hogy a *Brachypodium* nagyfokú elszaporodása még a *Brachypodium*-os gyepekre (az *Aa* cönotaxonra) oly jellemző erdei és erdőssztyepp növények kis térléptékű (erősen lokális) elterjedését is korlátozza.

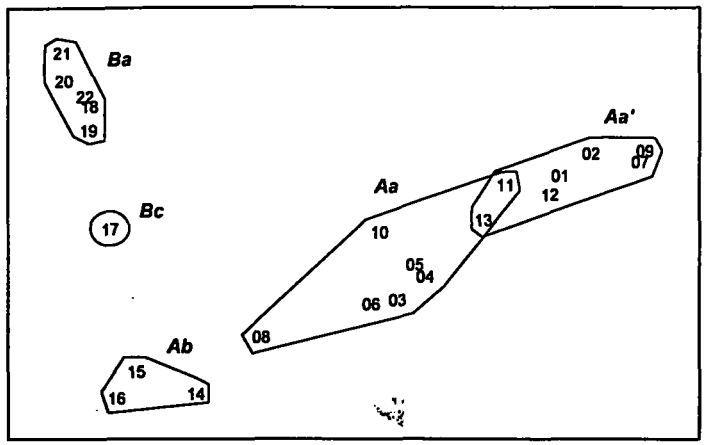
3.2.7. MAKROCÖNOLÓGIAI JELLEGEK VÁLTOZÁSA KITETTSÉGI GRADIENS MENTÉN

A Belsőbárándi völgyrendszer 2. és 3. sz. mellékvölgye között húzódó átmeneti völgyoldalon az E2 mintától a D3 felé több cönotaxon követi egymást (*3.22. táblázat*, lásd még *2.7. táblázat*). A sorrendben először az *Aa'* jelenik meg, majd az *Aa*-val váltakozik, végül az *Ab*-n, és az átmeneti jellegű *Bc*-n keresztül a *Ba* jut érvényre. A cönotaxonok egymásutánisága a jellegükkel összhangban van *(3.2.2. fejezet)*. ÉK-i kitettségben a *Brachypodium-os erdőssztyepprét* uralkodik, a *Brachypodium* borítása hol igen nagy *(Aa')*, hol mérsékeltebb *(Aa)*. ÉNy-i kitettségben az előzőeket kezdi leváltani a *Festuca rupicola* típus *(Ab)*, míg Ny-i kitettségben a *Festuca pseudoviná*-s sztyepp *(Ba)* tenyészik. Itt is meg kell azonban jegyezni, hogy a két *Festuca*-faj elkülönítése esetenként problémát okozott.

A főkomponens analízis egyrészt a már ismert cönotaxonok elkülönülését eredményezte, másrészt a cönoklin jelenlétét is megerősíti *(3.42. ábra)*. Az ÉK-i oldalak mintái nem a mintavételi sorrendben követik egymást, ami egyrészt heteromorf *Brachypodium*-os erdőssztyepprét állományra utalhat, másrészt az *Aa'*-típus valójában az *Aa* altípusa (vö. *3.9. táblázat*). Mindemellett a kvadrátok sorrendje és a minták első tengelyhez tartozó értékei közötti korreláció szignifikáns ($r_S = -0.798$, $p < 0.001$). A többi tengelyre ez nem áll fenn.

3.22.táblázat. A kitettségi gradiens cönotaxonjainak sorrendje.

kvadrát sorszáma	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
völgyoldal	E2						átmeneti völgyhajlat										D3					
kitettség	ÉK										É		ÉNy		Ny							
cönotaxon kódja	*Aa'*		*Aa*				*Aa'*	*Aa*	*Aa'*	*Aa*			*Aa'*		*Ab*		*Bc*	*Ba*				

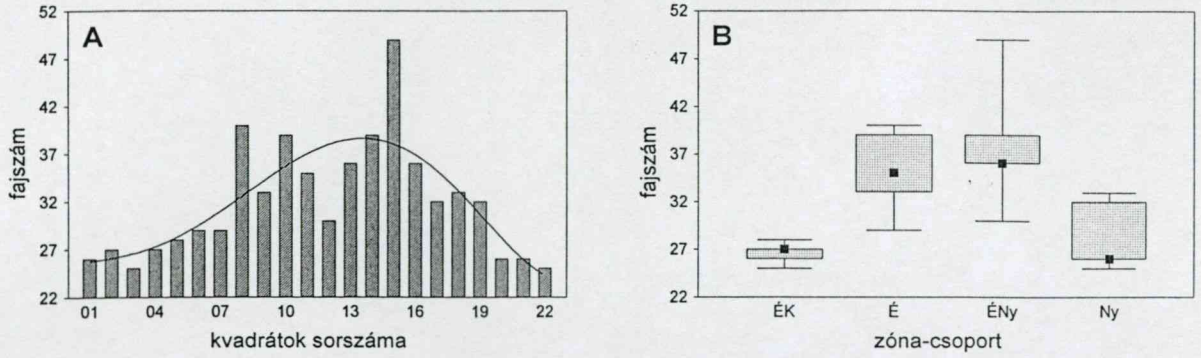


3.42. ábra. A belsőbárándi gyep-átmenet sorszámokkal jelölt 22 mintájának elhelyezkedése a PCA ordinációs terében, az első két tengely mentén. Az elkülönülő csoportok a korábban kimutatott cönotaxonoknak felelnek meg, csak az *Aa* diffúzabb, és az *Aa'*-vel mutat átfedést.

Az ordinációs diagramon *(3.42. ábra)* jól látható a *patkó-effektus* jellegű elrendeződés, ami a kitettségi gradiens mentén bekövetkező erőteljes cönológiai váltásokra utal, hasonlóan a homokbucka és szélbarázda növényzetének átmenetéhez (KÖRMÖCZI – BALOGH 1990). Pontosabban ez azt jelenti, hogy amennyiben egyetlen kitüntetett gradiens létezik (itt pl. a humiditás), akkor a változók (a fajok borítása) között nem-lineáris kapcsolatrendszer áll fenn, vagyis a fajok elkülönülten helyezkednek el a gradiens mentén (AUSTIN 1985; PODANI 1997). (A következőkben ez megerősítést nyer, vö. *3.45. ábra.*) A „patkó" azonban nem íves, hanem „szögletes", aminek az oka az, hogy a mintákat az adott térben a *Brachypodium*, a *Festuca rupicola* és a *F. pseudovina* három irányba feszíti ki. Az első tengely relatív sajátértéke 62%, ami egyetlen kitüntetett háttérváltozó erőteljes szerepét emeli ki. A kitettségi gradiens 4 m^2-es térléptékben tehát hatékonyan megnyilvánul cönoklin formájában.

A *3.2.1. fejezetben* kitűnt, hogy a cönoklin két végén helyet foglaló két cönotaxon (*Aa* és *Ba*) a makrocönológiai-kompozíciós állapottérben egymással többnyire diszkontinuus átmenetet képez (lásd *3.20. ábra*). Ez azt jelenti, hogy felfoghatók a vegetáció egymástól elkülönült nodumaiként. A kérdés ezek után az, hogy a jelen szituációban, amikor térben megvalósul köztük az átmenet, a cönológiai attribútumok (amelyeket a *3.2.3 fejezetben* vizsgáltunk) átmeneti értékeket mutatnak-e a cönotaxonok átmeneti zónájában? Ha a texturális paraméterek változása monoton, akkor a korábban kimutatott elkülönülés csak látszólagos. Ha viszont legalább egy releváns cönológiai attribútum nem monoton módon változik a cönoklin mentén, akkor az adott két gyeptípus között *cönoton* jött létre, és ezért feltételezhető, hogy önálló szerveződési egységet jelentenek (vö. ZÓLYOMI 1987; BAGI 1997).

A *fajszám* változására vonatkozó hipotézis a korábbi eredmények tükrében monoton csökkenést, folyamatos átmenetet mond ki az ÉK ⇨ Ny gradiens mentén. A cönotaxonok mintánkénti átlagos fajszámának alakulása az *Aa – Ab – Bc – Ba* sorban a *3.13. táblázat* alapján: 30 – 30 –26 – 24. Ezzel szemben a cönoklin során a fajszámok az átmeneti zónában a legnagyobbak *(3.43. ábra)*! Az átmenetben van olyan kvadrát, amelyben a fajszám eléri az 49-et. A minták fajszámához legjobban illeszkedő polinom-függvény maximum-görbét mutat, amely legnagyobb (39 körüli) értékét a 13. és 14. kvadrát között veszi fel *(3.43.A. ábra)*. Hasonlóképpen, a zóna-csoportok közül is a középső kettő rendelkezik a legnagyobb fajszám-mediánnal, amelyek szignifikánsan különböznek a két szélső zóna-csoporttól, egymástól viszont nem (ÉK–É: *Mann–Whitney* $U = 0.0$, $p = 0.009$; É–ÉNy: $U = 9.5$, $p = 0.531$; ÉNy–Ny: $U = 2.0$, $p = 0.028$, *3.43.B. ábra*). A *Kruskal–Wallis teszt* is megerősítette a mediánok különbözőségére vonatkozó hipotézist *(3.23. táblázat)*. A fajszámnak az átmeneti zónában való megemelkedéséből tehát egyfajta cönoton meglétére lehet következtetni.



3.43. ábra. A mintánkénti fajszám alakulása a kitettségi gradiens mentén. **A**: az *oszlopok* az egyes kvadrátok fajszámait jelenítik meg, a *folytonos vonal* pedig a hozzájuk illesztett polinom-függvény görbéje: $S = 25.44 + 0.404\,x + 0.112\,x^2 + 0.044\,x^3 + 0.003\,x^4 + 7.2 \cdot 10^{-5}\,x^5$, ahol x a kvadrát-sorszám, S a fajszám. **B**: a zóna-csoportokra jellemző fajszám-medián *(középső négyzet)*, alsó és felső kvartilis tartomány *(téglalap)*, minimum és maximum *(karok)*.

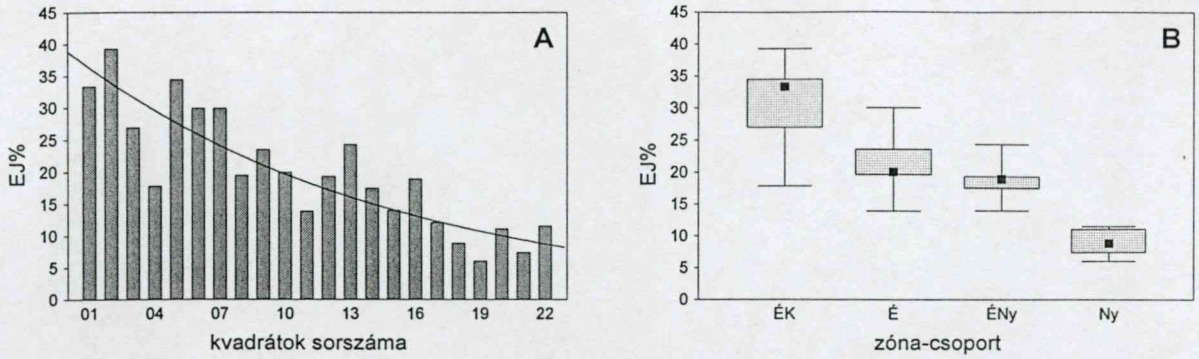
Az *összborítás* átlagértékei közül a legnagyobb az egyik átmeneti zóna-csoportban alakult ki, de a mediánok különbözősége nem szignifikáns ***(3.23. táblázat)***. A *diverzitás* zóna-csoportokra jellemző mediánjai sem térnek el egymástól szignifikánsan. Ugyanakkor az *egyenletesség* esetén a mediánok szignifikánsan eltérnek, mégpedig úgy, hogy a két átmeneti zóna-csoport rendelkezik a kisebb értékekkel (átlagok: 0.015 és 0.018), míg a két szélső a nagyobbakkal (0.024 és 0.026). Ez valószínűleg a két átmeneti csoport jelentősen nagyobb fajszámával van összefüggésben. Az 5-5 minta átlagos korrelációjával mért *koordináltság* szintén a cönoklin két szélső zóna-csoportjában ér el nagyobb értékeket, vagyis a cönológiai koordináltság csökkenése ugyancsak cönoton létére utal.

Az *erdei és erdőssztyepp fajok* száma és aránya várhatóan csökkenő tendenciát mutat az ÉK ⇨ Ny gradiens mentén, a cönotaxonok váltásának megfelelően (vö. ***3.14. táblázat***). Valóban, mindkét változó és a kvadrátok sorrendje között szignifikáns negatív korreláció áll fenn (az *EJ* esetén: $r_S = -0.776$, $p < 0.001$; *EJ%*: $r_S = -0.872$, $p < 0.001$). A zóna-csoportokat összehasonlítva látható, hogy az *EJ* az első három csoportban elég hasonló értékekkel rendelkezik (7.2–8.4), és csak a Ny-i zónában zuhan le 2.6-ra. Mivel a fajszám a két középső zóna-csoportban volt a legnagyobb, várható volt, hogy az *EJ%* csökkenése kifejezettebb ***(3.23. táblázat, 3.44.B. ábra)***. Ezt megerősíti a minták értékeihez sikeresen illeszthető exponenciális görbe is ***(3.44.A. ábra)***.

A fentiek összefoglalásaként megállapítható, hogy a kitettségi gradiens során egyes cönológiai jellegek, így pl. az erdei és erdőssztyepp fajok aránya monoton változik. Ez utóbbi arra utal, hogy a mikroklimatikus adottságokhoz erősen kötődő fajok „egyesített" viselkedése *(EJ%)* kevésbé függ a társulás szerveződési sajátosságaitól, és inkább csak a háttértényezők folyamatos megváltozását követi. Ezzel szemben a löszgyep némely holisztikus attribútuma, így pl. a fajszám, az egyenletesség és a koordináltság értékének maximumon vagy minimumon átmenő változása azt jelenti, hogy fennáll az adott társulásban valamilyen szerveződés, és ez a gradiens mentén már nem monoton változik.

3.23. táblázat. Különböző cönológiai attribútumok átlagértékei a négy zóna-csoportban, valamint a mediánok különbözőségére vonatkozó *Kruskal–Wallis teszt H* értéke és *szignifikanciaszintje (p)*.

	fajszám	*összborítás [%]*	*diverzitás [bit]*	*egyenletesség $\cdot 10^2$*	*koordináltság*	*erdőjelleg (EJ)*	*relatív EJ (EJ%)*
ÉK-i zóna	26.6	114.8	3.11	2.36	0.888	8.4	30.4
É-i zóna	35.2	113.8	2.88	1.53	0.651	7.6	21.4
ÉNy-i zóna	38.0	119.8	3.65	1.79	0.379	7.2	18.8
Ny-i zóna	28.4	109.7	3.67	2.58	0.818	2.6	9.0
Kruskal-Wallis H	12.15	4.37	5.95	15.66	—	11.71	13.54
szignifikancia (p)	0.007 (**)	0.224	0.114	0.0013 (**)	—	0.009 (**)	0.004 (**)

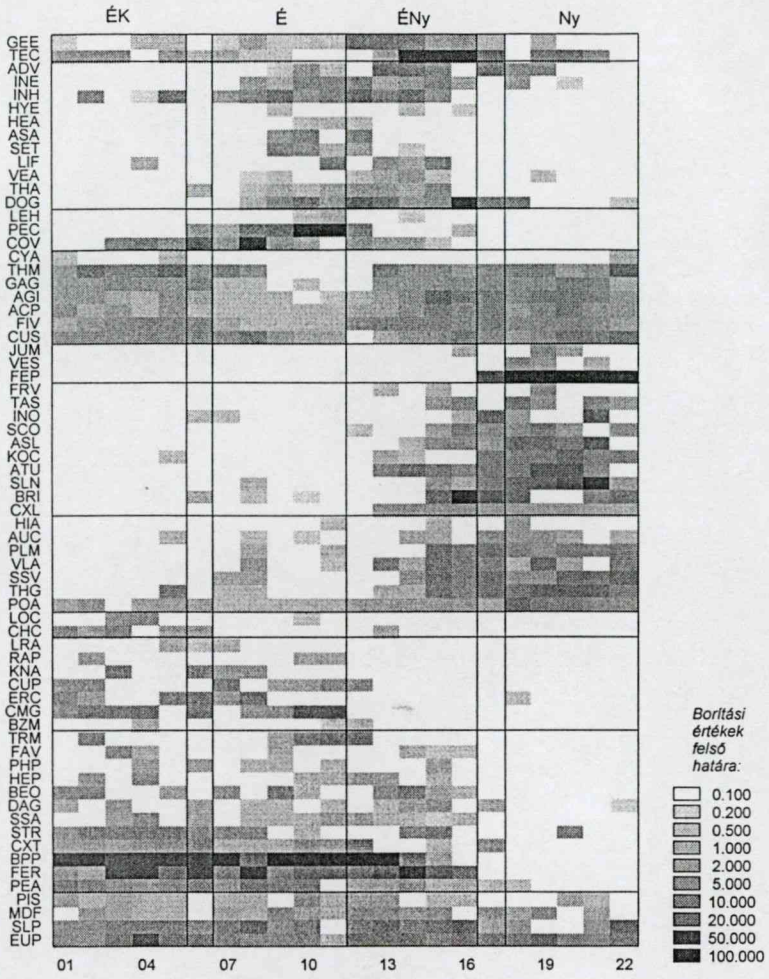


3.44. ábra. A relatív erdőjelleg *(EJ%)* alakulása a kitettségi gradiens mentén. **A**: az *oszlopok* az egyes kvadrátok *EJ%* értékeit jelenítik meg, a *folytonos vonal* pedig a hozzájuk illesztett exponenciális függvény: $EJ\% = 26.44 + 10^{-0.068\,x}$ görbéje, ahol *x* a kvadrát-sorszám. **B**: a zóna-csoportokra jellemző *EJ%*-medián *(középső négyzet)*, alsó és felső kvartilis *(téglalap)*, minimum és maximum *(karok)*.

A mintákban előforduló fajok a kitettségi gradiens mentén többféle eloszlási mintát mutatnak, amelyek – bár egymással sokféleképp átfednek (hasonlóan a homoki vegetáció nedvességi-gradiense mentén kapottakhoz, KÖRMÖCZI – BALOGH 1990) – a különböző zóna-csoportokhoz való kötődésük szerint csoportosíthatók *(3.45. ábra)*. Vizuálisan az alábbi eloszlás-típusok különböztethetők meg:

- *gradiens-független*: összesen 4 faj a gradiens mentén közel egyenletes borítással fordul elő (pl. *Euphorbia pannonica, Salvia pratensis*);
- *ÉK-i súlypontú*: 21 faj a nyugati kitettségű oldalról hiányzik, vagy borítása elenyésző a többi zónához képest, jelenlétük ÉK felől Ny-i irányba általában csökken:
  - ezek között 12 olyan van, amely az ÉK-i, É-i és ÉNy-i zónában egyaránt megtalálható (pl. *Brachypodium pinnatum, Carex tomentosa, Betonica officinalis*),
  - másik 7 inkább csak az ÉK-i és É-i zóna-csoportban fordul elő (pl. *Campanula glomerata, Centaurea pannonica, Briza media*),
  - míg kettő egészen a gradiens elejére korlátozódik (pl. *Chrysanthemum corymbosum*);
- *Ny-i súlypontú*: az előzőekkel ellentétben 20 faj viszont a nyugatias kitettségben éri el borításának maximumát, és az ÉK-i zónából nagyrészt hiányzik:
  - ezek közül 7 még az É-i zónában is előfordul (pl. *Seseli varium, Viola ambigua*),
  - mások (összesen 10) jórészt csak az ÉNy-i és a Ny-i zónában (pl. *Salvia nemorosa, Astragalus austriacus, Aster linosyris*),
  - végül 3 faj elterjedése a nyugati kitettségre szűkül (pl. *Veronica spicata*);
- *átmenet-kerülő*: a gradiens mindkét végén jellemző, a közbülső zónákban azonban alárendeltebb szerepet játszó 7 faj közül említhető a *Filipendula vulgaris, Agropyron intermedium, Thalictrum minus*;
- *átmenethez kötődő*: az előzőekkel komplementer módon viselkedik az a 16 faj, amelyek a két átmenetinek tekinthető zóna-csoportban, vagyis cönoton helyzetben tenyésznek:
  - közülük háromnak a súlypontja inkább az É-i csoportra tehető (pl. *Peucedanum cervaria*),
  - kettőé az ÉNy-i zóna-csoportra, amelyek egyébként elég széles elterjedéssel bírnak (pl. *Teucrium chamaedrys*),
  - míg 11 faj közel egyenletesen oszlik el az É-i és ÉNy-i kitettségben (pl. *Linum flavum, Serratula tinctoria, Inula ensifolia*).

Különösen érdekesek azok a fajok, amelyek vagy csak az átmeneti zónákban fordulnak elő, vagy éppen azokban kisebb a borításuk. Mivel az előbbiek vannak többen, és a Ny-i, valamint ÉK-i súlypontú fajok közel egyenlő arányban szerepelnek, ezért érthetővé válik, miért nő meg a fajszám az átmeneti zónákban (vö. *3.43. ábra*). Az átmenethez kötődő fajok azok, amelyek a cönoton helyzet adta lehetőségeket képesek kihasználni; ez az állományalkotó pázsitfűfajok kompetíciós nyomásának csökkenésével lehet összefüggésben. Megfigyelhető ugyanis, hogy a *Brachypodium* átlagos borítása a zóna-csoportokban fokozatosan csökken (48% ⇨ 48% ⇨ 24% ⇨ 0%), a két *Festuca*-fajé együttesen pedig a két átmeneti zóna-csoportban a legalacsonyabb (14% ⇨ 9% ⇨ 11% ⇨ 32%).



3.45. ábra. A taxonok eloszlása a gradiens mentén. Csak azok a fajok szerepelnek, amelyek min. 3 kvadrátban előfordultak. Az alsó felirat a minták sorszámát, a felső a zóna-csoportokat jelöli. A függőleges vonalak a zóna-csoportok határai, a vízszintesek a hasonló elterjedésű fajok csoportjainak választóvonalai. A fajok kódjait a ***7.2. melléklet*** tartalmazza.

Mivel a Belsőbárándi völgyrendszer növényeinek elterjedési sajátosságairól, így északias, vagy délies kitettségű oldalakhoz való kötődésükről, illetve a degradálódás mértékéhez való viszonyukról már rendelkezünk információkkal ***(3.2.5.2. fejezet)***, ezért e nagyobb léptékű cönológiai viselkedés, és az előzőekben bemutatott kisebb térléptékű gradiens-preferencia egymással összevethető. Kérdés, hogy a különböző, gradiens menti mintázat-típust mutató fajok hogyan oszlanak el a ***2.4.4. fejezetben*** definiált cönológiai preferencia kategóriák között (lásd még: ***3.18. táblázat***). A besorolás alapja a ***7.5. melléklet*** volt. A ***3.24. táblázatban*** látható, hogy a gradiens-független és az átmenet-kerülő fajok kizárólag az általánosan elterjedtek közül kerülnek ki, de a Ny-i súlypontúak nagy része is. Az ÉK-i súlypontúak nagyobb része viszont – a vártnak megfelelően – az északias lejtőkön él. Az átmenetben jellemző fajok között nincs délies oldalakhoz kötődő, az északiak aránya viszont jelentős.

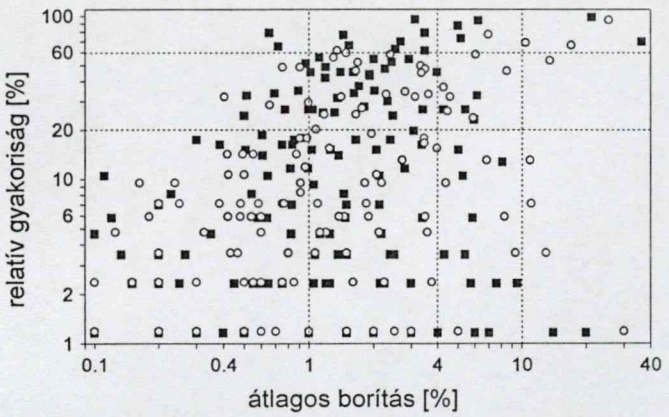
3.24. táblázat. A fajok megoszlása a kétféle cönológiai viselkedés szerint. A zéró értékek hiányoznak.

	általánosan elterjedt	*északias lejtőkön*	*délies lejtőkön*	*nem leromlott oldalakon*		*egyéb*	*összesen*
				északias	*délies*		
gradiens-független	4						4
ÉK-i súlypontú	9	10		2			21
NY-i súlypontú	17		2		1		20
átmenet-kerülő	7						7
átmenethez kötődő	10	3		3			16
nem besorolható	8	4	2	4		3	21
összesen	55	17	4	9	1	3	89

3.2.8. A NÖVÉNYFAJOK CÖNOLÓGIAI VISELKEDÉSÉNEK ÁTTEKINTÉSE

A növények cönológiai viselkedésének a korábbiakban is vizsgált két aspektusa a 4 m × 4 m-es mintavételi egységekben mért gyakoriság és átlagos borítás. A kettő együttes vizsgálata a populáció térbeli mintázatára, vagyis makrocönológiai léptékű diszpergáltságára enged következtetni (vö. GREIG-SMITH 1964). Ez a mintázat azonban abban az esetben, ha a különböző állományokból a Mezőföld egész területéről származó 170 cönológiai felvétel az elemzés adatbázisa, már csak virtuális lehet. A kis gyakoriságú, de az előfordulási helyek összességében átlagosan nagy borítási értékkel rendelkező faj „aggregálódik", ami ebben az esetben azt jelenti, hogy a faj válogat az állományok között, de ahol sikeresen megtelepedett, ott nagymértékben elszaporodik. A nagy gyakorisággal, de kis borítással bíró fajok ellenben mintegy „szegregálódnak" az élőhelyek között: sok állományban megtalálhatók ugyan, de mindenhol csak alárendelt szerepet játszanak. E két szélsőséges cönológiai viselkedési forma azonban csak a legritkább esetben valósul meg, ha egyáltalán létrejön *(3.46. ábra)*.

Az alábbi elemzések a 170 cönológiai felvétel két csoportjára, az ***A*** és a ***B*** cönotaxonra külön-külön vonatkoznak, majd az azokban betöltött szerepük összehasonlítására kerül sor. A fajok borítási és relatív gyakorisági értékeit a *7.4.1.* és a *7.4.2. melléklet* tartalmazza. A fajokat képviselő pontok eloszlása a borítás–gyakoriság logaritmikus skálázású állapotterében mindkét cönotaxon esetén a legszélsőségesebb érték-tartományok kivételével randomnak tűnő módon alakul, csoportosulást nem mutat *(3.46. ábra)*. Ez azt jelenti, hogy mindkét fő gyeptípusban a különféle cönológiai viselkedésű (mintázatú) fajok jelen vannak. Ha a két paraméter értékeit kategorizáljuk, akkor összehasonlíthatóvá válik a két cönotaxon az állapottér-részek fajszámai alapján *(3.25. táblázat)*.



3.46. ábra. A fajok elhelyezkedése az őket tartalmazó cönológiai felvételekben mért átlagos borítás, és az egyes gyeptípusok összes mintájára vonatkozó relatív gyakoriság állapotterében. Az *üres körök* az ***A***, a *fekete négyzetek* pedig a ***B*** cönotaxon fajait jelentik. A *szaggatott vonalak* az érték-kategóriák határait mutatják.

3.25. táblázat. A fajok megoszlása (példákkal) az *átlagos borítás (B%)* és a *relatív gyakoriság (K, konstancia)* egyes kategóriáiban. Csak az alsó, vagy a felső kategória-határok szerepelnek.

	A *cönotaxonban (86 minta)*				***B*** *cönotaxonban (84 minta)*			
	K ≤ 20%	*K* > 20%	*K* > 60%	*összes*	*K* ≤ 20%	*K* > 20%	*K* > 60%	*összes*
B% ≤ 1%	59 DIP, ALF, IRP	7 RAP, LIF, BZM	2 ACP, PIS	68	70 RAP, BZM, INE	5 TAS, FAV, AUC	0 —	75
B% > 1%	36 KOC, BOI, SLN	24 INH, BEO, HEP	7 FIV, AGI, PEA	67	33 INH, IRP, ADV	17 FIV, POA, AGI	1 ACP	51
B% > 4%	11 ATD, AGS, LIH	4 PEC, INE, BRI	3 EUP, TEC, SLP	18	5 FER, INO, ATD	6 BRI, TEC, EUP	1 THG	12
B% > 10%	2 CPG, ING	0 —	2 BPP, FER	4	4 ING, CDD, CPG	1 STC	3 BOI, SLN, FEP	8
összes	108	35	14	157	112	29	5	146

A *3.25. táblázatból* kitűnik, hogy a két cönotaxon között a fajok kategóriánkénti eloszlásában nagy különbség nincs. Abban azonban eltérnek, hogy gyakori fajok ($K > 60\%$) az *A*, nagy borítású ($B\% > 10\%$) fajok pedig a *B* cönotaxonban vannak valamivel többen. Érdekes, hogy a nagy borítású fajok között közel egyenlő arányban van ritka és gyakori, viszont közepesen gyakori nincs, vagy csak egy van. A példaként felsorolt fajok között is előfordulnak olyanok, amelyek hasonló viselkedésűek mindkét cönotaxonban *(Chrysopogon gryllus, Inula germanica)*, mások csak szomszédos kategóriát váltanak (pl. *Euphorbia pannonica, Teucrium chamaedrys*), míg többen lényegesen eltérő szerepet játszanak a kétféle gyeptípusban (pl. *Bothriochloa ischaemum, Festuca rupicola, Inula ensifolia*).

A *3.26. táblázatban* néhány faj különböző jellegű cönológiai viselkedését foglalom össze az előző fejezetek eredményei alapján. Azoknak a fajoknak egy részét sorolom fel, amelyek jellemzőek a Mezőföldi löszflórára, kiemelik az egyes cönotaxonok jellegét, vagy éppen ritkák, specialisták.

3.26. táblázat. Néhány jellegzetes faj különböző típusú cönológiai viselkedése. Az egyes kategóriák definíciója, illetve a fajok besorolása: *3.15.* és *3.45. ábra*, *3.9. táblázat*, *7.5. melléklet*, *3.2.7. fejezet*. *K(A), K(B)* = az *A*, ill. *B* cönotaxonban mérhető konstancia; átm. = átmeneti,

faj	koalíció	cönotaxonokban				Belsőbárándi völgyrendszerben		
		K(A)	K(B)	domináns vagy szubdomináns	jellemző (K > 40)	kitettség szerint	degradáltság	kitettségi gradiens
Agropyron intermedium	(átm.)	IV	III	Ac-x, Bc		bármi	bármi	kerülő
Agropyron pectinatum			I		Bf	D	bármi	–
Ajuga laxmannii		I	I			bármi	kevésbé	–
Aster amellus		I				É	kevésbé	átmeneti
Astragalus austriacus	„B"	I	III			bármi	bármi	Ny-i
Betonica officinalis	„A"	III			A	É	bármi	ÉK-i
Bothriochloa ischaemum	„B"	I	IV	B, Bb-e	Ab	bármi	bármi	?
Brachypodium pinnatum	„A"	IV		A, Aa-x	A	É	bármi	ÉK-i
Bromus inermis	átm.	II	II	Ab, Bc-e	Bc-f	bármi	bármi	Ny-i
Carex tomentosa	(átm.)	III	I		A	É	bármi	ÉK-i
Chrysanthemum corymb.	„A"	II	I			É	bármi	ÉK-i
Chrysopogon gryllus		I	I	Bg		D	kevésbé	–
Crambe tataria			I		Bc	bármi	kevésbé	–
Cytisus austriacus		II	I	Ax, Bg	Bc	bármi	bármi	kerülő
Euphorbia pannonica	(átm.)	V	III	A, Aa-b-x, Ba-c-e		bármi	bármi	független
Festuca pseudovina	„B"		V	B, Ba-b-c-f-g	B	bármi	bármi	Ny-i
Festuca rupicola	„A"	V	I	A, Aa-b-c-x-e	A	bármi	bármi	ÉK-i
Filipendula vulgaris	„A"	V	II	Ax	Bc	bármi	bármi	kerülő
Hieracium umbellatum	„A"	II	I		Ax	É	kevésbé	?
Inula ensifolia	„A"	II	I			É	bármi	átmeneti
Inula hirta	„A"	III	I	Ax	A	bármi	bármi	átmeneti
Inula oculus-christi		I	I			bármi	bármi	Ny-i
Jurinea mollis		I	I			D	kevésbé	Ny-i
Linum flavum		II				bármi	bármi	átmeneti
Peucedanum alsaticum	„A"	IV	I	Ax	A	bármi	bármi	ÉK-i
Peucedanum cervaria	„A"	II				É	kevésbé	átmeneti
Salvia nemorosa	„B"	I	IV	B, Bc-d-f	B	D	bármi	Ny-i
Salvia pratensis	„A"	V	II	A, Aa		bármi	bármi	független
Serratula tinctoria		I				É	kevésbé	átmeneti
Stipa capillata	„B"	I	III	B, Bb-d-f	B	bármi	bármi	–
Taraxacum serotinum	„B"	I	II		Ba	bármi	bármi	Ny-i
Teucrium chamaedrys	(átm.)	IV	III	Ab, Ba-c		bármi	bármi	átmeneti
Thalictrum minus	(átm.)	III	I			bármi	bármi	kerülő
Thymus glabrescens	„B"	III	IV	B, Ba-b-c-f	Ab	bármi	bármi	Ny-i
Viola ambigua	átm.	II	II	Ac		bármi	bármi	Ny-i

3.3. A LÖSZGYEPEK KISLÉPTÉKŰ TÉRMINTÁZATI SZERVEZŐDÉSE

A mikrocönológiai vizsgálatok eredményeit öt alrészben mutatom be. Az első fejezet néhány metodikai probléma lehetséges megoldását tárgyalja. A második alrész fő feladata a términtázati szerveződés nyomon követése löszgyepek szukcessziós stádiumain keresztül. A harmadik a korábbi fejezetekben makrocönológiailag már bemutatott két fő cönotaxon szerkezeti összehasonlítását végzi el. A negyedik a két fő gyeptípus mikroklimatikus gradiens mentén megvalósuló térbeli átmenetének mintázati szerveződését vizsgálja. Végül az ötödik a degradálódás során végbemenő mikrocönológiai történéseket követi nyomon.

3.3.1. METODIKAI PROBLÉMÁK

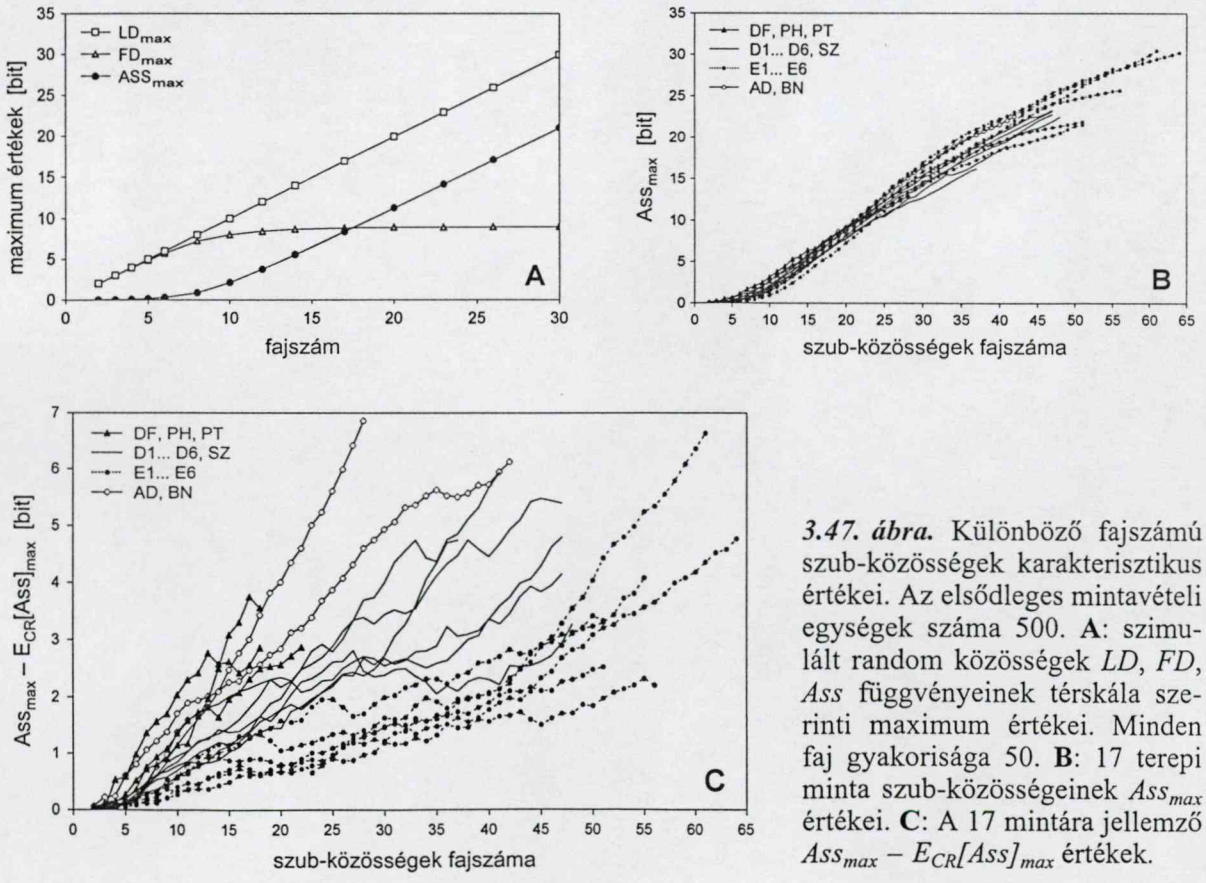
Az *1.4.1. fejezet* utalt azokra a metodikai problémákra, melyek elsősorban a mintavételből, részben az információstatisztikai módszerek lényegéből fakadnak. Előbbiek közé tartozik az ún. *széli hatás (edge effect)*, ami a transzekt felvételezésnél erősödik. Mivel elsősorban a ritka fajokat érinti, azok elhagyásával részben kiküszöbölhető. (A legjobb megoldás ebből a célból a cirkuláris transzekt használata.) A random referenciákkal kapcsolatos problémák részben ugyancsak általános jellegűek, és az eljárások validálására vonatkoznak. Saját vizsgálatok az alkalmazott módszerek statisztikai korrektségét erősítették meg. Ezek szerint a random elcsúsztatás *(RS)* típusú randomizáció során kapott szignifikanciaszint valóban az elsőfajú hiba elkövetésének valószínűségét adja meg, így a statisztikai teszt se nem túl liberális, se nem túl konzervatív (HORVÁTH – MAKRAI 2000).

A nullhipotézisek ellenőrzése azonban már összefonódik egy másik, a véges mintanagyságból adódó problémával, ami az információstatisztikai módszereknek állandó kísértete, és időnként kerékkötője. A gond különben általános, de itt erősebben jelentkezik, mert a becsülendő mintázati paraméterek nem a fajok, hanem a fajkombinációk számából vezethetők le, ami már húszfajos közösségnél is egymillión felüli lehet. Kimutatható, hogy a véges mintanagyság torzító hatásával már egészen kevés faj esetén is számolni kell. A továbbiakban ezért ezzel a problémával, és egy lehetséges megoldásával foglalkozok.

A *3.47.A. ábrán* szimulált random közösségek szünkrétikus függvényeinek maximum értékei figyelhetők meg a fajszám változása során. Mivel minden faj gyakorisága megegyezik, ezért lokális entrópiáik maximuma, $H_{max} = 1$, ugyanannál a térléptéknél alakul ki, így az *LD* értéke pontosan megegyezik az adott közösség fajainak számával. Különböző fajkombináció legfeljebb 500 lehet, ezért az *FD* értéke korlátos, $\log_2 500$-nál (8.966-nál) többet nem érhet el. Mint látható, ezt az értéket már 15 fajnál elég jól megközelíti, de emiatt válik el görbéje az *LD*-től már 10 fajnál is jelentősen. Így – bár a random közösségekben térbeli dependencia nem lenne várható – az *LD* és az *FD* különbsége, az *Ass* zérusnál nagyobbá válik, akár 5 faj esetén is. Ez a jelenség *texturális kényszer* néven ismert (SZOLLÁT – BARTHA 1991; PODANI *et al.* 1993), bemutatásának célja az, hogy az általam alkalmazott adott mintavételi szituáció konkrét korlátait illusztráljam.

A terepi minták közül 17-re jellemző Ass_{max} értékek fajszámtól való függését a *3.47.B. ábra* szemlélteti. Az egyes szub-közösségekhez a teljes közösség gyakoriság szerint sorba állított fajainak fokozatos, a legritkábbtól kezdődő elhagyásával jutottunk. Az Ass_{max} görbéje a *3.47.A. ábra* Ass_{max} görbéjéhez hasonló, mert az értékek 10 fajig általában lassan, utána pedig meredekebben emelkednek. A különbség az, hogy a valós, terepi esetben a ritkább fajok megjelenése után (kb. 25-30 faj fölött) a görbék némileg laposabbá válnak. Ennek az az oka, hogy a ritkább fajoknak a szervezettséghez való hozzájárulása nem abban a térléptékben a legerősebb, mint a gyakoribb fajoké. A különböző minták görbéi szorosan egymás mellett futnak, elkülönítésük nehéz.

A texturális kényszerek kiküszöbölésében a *random referenciák* használata jelenthet megoldást. A teljes randomizáció *(CR*, vö. ***2.5.3. fejezet)*** során a populációk random diszpergáltságúakká válnak, mintázataik egymáshoz viszonyítva (a lehetőségekhez képest) ugyancsak véletlenszerűen alakulnak. Ha a terepi Ass_{max} értékeket a teljes randomizációval kapott mintázatok maximális *Ass* értékeihez $(E_{CR}[Ass]_{max})$ viszonyítjuk, akkor a texturális kényszerektől mentes mintázati szervezettség mértékére következtethetünk ***(3.47.C. ábra)***. Megfigyelhető, hogy ebben az esetben a görbék lefutása egymástól jelentősen eltér. Ez azt jelenti, hogy az egyes minták mintázati szervezettsége egyenlő fajszámok esetén egymástól lényegesen különbözik. Az is jól látható, hogy a különböző minta-csoportok, így az északias (E1 ... E6) és délies kitettségűek (D1 ... D6, SZ), a szakadópartok (DF, PH, PT), illetve az erősen degradált területek (AD, BN) görbe-seregei egymástól többé-kevésbé elkülönülnek, legalább bizonyos fajszám-tartományban (részletes összehasonlításuk a további fejezetekben). Az elkülönülést a görbék hozzávetőleges meredekségének eltérése okozza. Általánosságban megállapítható, hogy minél rövidebb a görbe, annál meredekebben emelkedik, vagyis minél kevesebb faj alkotja a teljes közösséget, a fajszám növekedésével az asszociátum értéke annál erőteljesebben növekszik. Ebből az a következtetés vonható le, hogy az összességében kevés fajú lösztársulások (pl. a szakadópartok) randomtól eltérő mintázati szerveződését a jelenlévő fajok olyan mértékűvé emelik, hogy azt a nagyobb fajszámú közösségek (pl. sztyepprétek) ugyanolyan kevés számú populációból álló szub-közösségei általában nem érik el. Fontos azonban rámutatni arra, hogy a különböző állományok adott fajszámúvá redukált szub-közösségei a fajgazdag tárulások esetén jóval nagyobb frekvenciájú populációkból állnak, mint a fajszegény mintáknál. Lehetséges, hogy ez utóbbiak esetén a görbék meredekebb emelkedése egyszerűen csak a fajok ritkaságának köszönhető? Felmerül a kérdés, hogy a minták közötti eltérést csak a populációk gyakoriság-eloszlásából adódó különbségek okozzák, vagy pedig a közösségek mintázati szerveződésének inherens térbeli sajátosságai. Utóbbi azt jelentené, hogy egy fajgazdag közösségben a fajok jelentős része beilleszkedett a mintázati szerveződésbe, ezért közülük néhányat kiragadva az ekképpen létrejövő szub-közösség, éppen a hiányzó tagok miatt, nem rendelkezhet relatíve erős asszociátummal. A felvetett kérdésre a következő fejezet végén visszatérek.



3.47. ábra. Különböző fajszámú szub-közösségek karakterisztikus értékei. Az elsődleges mintavételi egységek száma 500. **A**: szimulált random közösségek *LD*, *FD*, *Ass* függvényeinek térskála szerinti maximum értékei. Minden faj gyakorisága 50. **B**: 17 terepi minta szub-közösségeinek Ass_{max} értékei. **C**: A 17 mintára jellemző $Ass_{max} - E_{CR}[Ass]_{max}$ értékek.

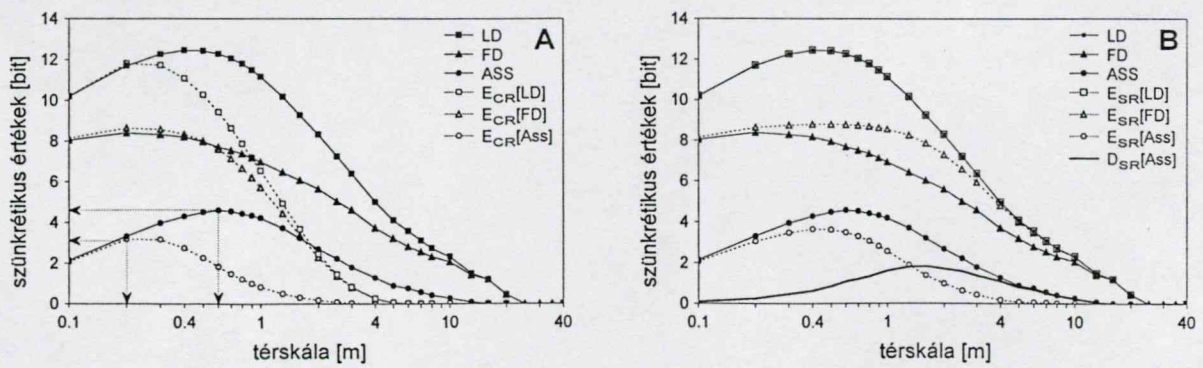
A random referenciák alkalmazása szükségszerű, ugyanakkor körültekintést igényel, amit az alábbiak is igazolnak. Három alapvető tényezőt kell megkülönböztetni, amelyek egy valós terepi mintázatban az asszociátum értékét meghatározzák. A térbeli dependencia értékében ugyanis „benne van" egyrészt a véges mintanagyság hatása (a texturális kényszerek, Ass_1), másrészt a populációk autokorrelációjából, azaz nem-random diszpergáltságukból adódó kényszerek (Ass_2), és harmadrészt a populációk mintázatainak egymáshoz képest nem-random elhelyezkedése (Ass_3). Úgy tűnik, hogy a populációk kölcsönös mintázati szerveződésének ismeretéhez az Ass_3 adja a lényeges információt. Ha azonban a mintázati függőségekből az őket létrehozó folyamatokra is következtetni szeretnénk, akkor az Ass_2 sem hagyható figyelmen kívül. Ha ezt tennénk, akkor elfelejtenénk azt, hogy a populációk diszpergáltságának kialakítását az interpopulációs interakciók is befolyásolhatják, vagyis egy adott populációs mintázatban rejlő információban benne van valamennyi a szerveződésből is. Ugyanakkor, ha kizárólag csak az Ass_2-t mérnénk, akkor ebből is hiba származna, hiszen a populációknak eleve lehet valamilyen terjedési stratégiája (pl. klonalitás), ami még nem utal a közösség szerveződésére, mert az ezen felül, az adott mintázatok térbeli függőségében jelentkezik. A randomizációs eljárások közül a *random elcsúsztatás (RS)* az Ass_3-t távolítja el a mintázati függőségből, a *teljes randomizáció (CR)* pedig az Ass_3-t és az Ass_2-t. Az Ass_1 mindkét féle randomizált mintázatban benne marad. Összefoglalva: $Ass = Ass_1 + Ass_2 + Ass_3$, $E_{RS}[Ass] = Ass_1 + Ass_2$, $E_{CR}[Ass] = Ass_1$. Ezek szerint:

$$Ass_3 = Ass - E_{RS}[Ass],$$

ha pedig az Ass_2 és az Ass_3 együttesen érdekes, akkor ahhoz el kell végezni az $Ass - E_{RS}[Ass]$ műveletet. Azonban ez utóbbi képlet mégsem a várt mennyiséget adja meg! Ugyanis az $E_{CR}[Ass]$-ban benne rejlő Ass_1 nem ugyanaz, mint ami a terepi *Ass*-ban benne van. Azért nem, mert a teljes randomizáció során megváltoznak a másodlagos mintákban mérhető texturális viszonyok, így a texturális kényszerek is. A texturális viszonyok megváltozására utal az *LD* görbéjének módosulása (***3.48.A. ábra***). Ezért a teljes randomizációra a fentebb felírt egyenlőség így módosítandó: $E_{CR}[Ass] = Ass_1'$. Az *Ass* és az $E_{CR}[Ass]$ különbsége tehát nem az $Ass_2 + Ass_3$ összeget adja meg! A terepi és a random mintázat összevetése ezért csak a karakterisztikus skálapontjaik értékének és léptékének összehasonlításával lehetséges (***3.48.A. ábra***: nyilak). A random elcsúsztatás eljárást ez a probléma nem érinti, így annál a két *Ass*-görbe különbsége is képezhető. Hogy az $Ass_2 + Ass_3$ összeget mégis megkapjuk, olyan random referenciára van szükség, ami randomizálja a fajok mintázatait, de ezt az egyes térsorozati lépésekben külön-külön teszi meg, miközben az újabb lépések az eredeti mintázat alapján képződnek. Ennek a nullmodellnek a neve a továbbiakban *másodlagos randomizáció*, kódja *SR (2.5.3. fejezet)*. Használata lehetőséget ad az egyes térléptékekben fennálló texturális kényszerek kiküszöbölésére, ily módon az $Ass_2 + Ass_3$ összeggel képviselt mintázati függőség kiszámítására (***3.48.B. ábra***: vastag vonal). Ezek után, az Ass_2 is egyértelműen képezhető:

$$Ass_2 = E_{RS}[Ass] - E_{SR}[Ass].$$

Az Ass_2 és az Ass_3 értékének egymáshoz való viszonyából a populációk diszpergáltságának mintázati szerveződésben betöltött relatív fontosságáról kapunk információt.



3.48. ábra. A D3 minta 14 leggyakoribb faja által alkotott mintázat karakterisztikus függvényei a terepi szituáció és kétféle nullmodell esetén. **A**: *teljes randomizáció*, **B**: *másodlagos randomizáció*.

3.3.2. MINTÁZATSZERVEZŐDÉS PRIMER SZUKCESSZIÓ SORÁN

A löszgyepek primer szukcessziós folyamatának tanulmányozásához lösz-szakadópartról 3, kevésbé meredek völgyoldalak löszgyepéből 4, végül közepesen meredek (40–50°-os) lejtők átmeneti növénytársulásaiból 2 minta állt rendelkezésre *(3.27. táblázat)*. A szukcesszió előrehaladását ekképp a meredekség csökkenésével állítottam párhuzamba. Ez természetesen csak közvetett vizsgálatot tesz lehetővé, mert valójában az abiotikus stressz intenzitása az, ami a meredekséggel együtt ebben az esetben változik (vö. PÓCS 1999). Mivel azonban a meredek lejtők rosszabb vízgazdálkodása és az erózió a talaj, és így a társulás fejlődését adott stádiumban megrekesztik, e stádiumok egyben a szukcesszió egyes lépéseit jelentik. Akár a szukcesszió előrehaladását, akár az abiotikus kényszerek mérséklődését emeljük ki, a kérdés az: végbemegy-e a társulás términtázati szerveződése? Hipotézis szerint a mintázat térbeli dependenciájának, komplexitásának, heterogenitásának növekedése várható, mégpedig egyre kisebb léptékben (vö. JUHÁSZ-NAGY – PODANI 1983; BARTHA 1990).

3.27. táblázat. A szukcessziós vizsgálat mintáinak néhány cönológiai jellemzője.

szukcessziós stádium	*minta kódja*	*lejtő-szög [°]*	*S*	*össz-borítás [%]*	*állományalkotó, jellemző fajok*
szakadópart	DF	70	18	10–20	Kochia, Bromus tectorum, Xeranthemum, Agropyron pectinatum
	PT	70	22	10–20	Chondrilla juncea, Artemisia campestris, Xeranthemum annuum
	PH	65	18	10–20	Agropyron intermedium, Xeranthemum, Bothriochloa
záródó gyep	KA	50	29	50–80	Xeranthemum, Bromus mollis, Alyssum alyssoides, Kochia
	KU	40	43	70–90	Bothriochloa, Chrysopogon, Festuca pseudovina
löszgyep	D4	33	48	110–120	Festuca pseudovina, Teucrium, Agropyron intermedium
	D3	30	47	100–115	Festuca pseudovina, Teucrium chamaedrys, Salvia nemorosa
	D1	30	47	100–110	Teucrium, Salvia nemorosa, Agropyron intermedium, Festuca
	SZ	15	47	110–120	Festuca pseud., Teucrium, Thymus glabrescens, Koeleria crist.

A teljes fajszámú közösségek mintázataira elvégzett számítások eredményeit a *3.28. táblázat* foglalja össze. A szukcesszió előrehaladtával az alábbiakat lehet megállapítani. A mikrokvadrátokban mérhető *átlagos fajszám* – az összfajszám emelkedése folytán – ugyancsak nő. Növekszik a *fajszám szórása* is. A három fő karakterisztikus függvény *(LD, FD, Ass)* maximum értéke szintén emelkedő tendenciát mutat. Ezért a heterogenitás, a komplexitás és a mintázati szervezettség növekedésére vonatkozó hipotézis megerősítést nyert, ugyanakkor az *Ass* korrekt kiértékelése a *3.3.1. fejezet* értelmében további elemzést igényel. Az előbbi három függvényhez tartozó karakterisztikus térskálapontok a kisebb léptékek felé tolódnak el, de az eltolódás inkább a szakadópart és a közbülső stádiumok között látványos igazán. Az *LD* egy populációra eső hányada, az *RLD* maximuma nem mutat monoton trendet a szukcesszió során, ami arra utal, hogy a fajok preferenciális viszonyai elég eltérőek, a *lokális entrópiák* különböző léptékek mellett érik el maximális értéküket; ez elsősorban a gyakorisági értékek nagy szórásának köszönhető a szukcesszió minden vizsgált stádiumában. A *megvalósult fajkombinációk száma* növekszik, a hozzá tartozó térlépték csökken, de megfigyelhető, hogy a sztyepprétekben az *NRF* eléggé megközelíti a lehetséges maximális értéket (500). Az *Ass* és az *FD* hányadosa, a *relatív asszociátum (RAss)* egyre nagyobb értékeket ér el, a hozzá tartozó lépték viszont nem mutat szignifikáns korrelációt a stádiumok egymásra következésével. A *disszociátum* görbéje általában eléggé ingadozó, ritkán mutat egyértelmű maximumot; értékeinek a teljes térskálára vett összege *(ΣDiss)* határozottan csökken. A terepi és a teljes randomizációval kapott mintázatok maximális asszociátumai közötti különbség az Ass_{max}-hoz képest csak a szakadópartoknál jelentős. Emellett, bár a különbség a szukcesszió során a sztyepprétek kialakulásakor kissé megemelkedik, a trend nem szignifikáns.

3.28. táblázat. A szukcessziós stádiumok teljes fajkészleteire vonatkozó strukturális attribútumok. Az értékeken kívül a táblázat tartalmazza a változás trendjét két-két szomszédos stádium között, az 1. vs. 3. stádium mediánjának különbözőségére vonatkozó *Mann–Whitney teszthez (U)*, illetve a stádiumok sorozatával mutatott *korrelációhoz (r_S)* tartozó *szignifikanciát.* A *ferde nyilak* az érintkező, vagy csak egyetlen értékben átfedő értéktartományokra utalnak, míg az *egyenes nyilak* az egyértelmű értéknövekedést, vagy csökkenést jelzik. Az *U-tesztre* vonatkozó szignifikancia a mintanagyságokból adódóan nem lehet kisebb 0.03-nál (*). Az S_m a mikrokvadrátokban mért fajszámot jelenti. Az utolsó változóhoz nullmodellként 99 *teljes randomizáció* szolgált. Változók leírása: ***2.5.3.*** és ***2.5.4. fejezet.***

attribútum	*szakadópart (1)*			*átmenet (2)*		*löszgyep (3)*				*változás*		*teszt szig.*	
	DF	PT	PH	KA	KU	D4	D3	D1	SZ	1→2	2→3	*U*	r_S
S_m átlaga	1.36	1.15	1.15	2.72	2.64	4.44	4.42	2.92	4.16	⇧	⇧	*	***
S_m szórása	1.09	0.85	0.81	1.03	1.04	1.32	1.35	1.12	1.33	⇗	⇧	*	**
LD_{max} [bit]	11.4	15.9	12.7	16.1	25.8	28.9	30.3	29.0	30.5	⇧	⇧	*	***
CA(LD) [m]	13	6	7	5	3	3	3	5	3	⇩	–	*	**
RLD_{max} [bit]	0.63	0.72	0.71	0.55	0.60	0.60	0.64	0.62	0.65	⇩	⇗	n.s.	n.s.
CA(RLD) [m]	13	6	7	5	3	3	3	5	3	⇩	–	*	**
NRF_{max}	119	168	126	288	393	470	481	421	460	⇧	⇧	*	***
CA(NRF) [m]	1	0.6	0.9	0.3	0.4	0.2	0.2	0.2	0.2	⇩	⇩	*	***
FD_{max} [bit]	6.07	6.78	5.94	7.80	8.50	8.84	8.89	8.59	8.80	⇧	⇧	*	***
CA(FD) [m]	0.6	1.3	0.9	0.4	0.4	0.2	0.2	0.3	0.2	⇩	⇩	*	***
Ass_{max} [bit]	7.0	10.3	7.8	10.3	18.9	22.5	23.1	22.8	23.3	⇗	⇧	*	**
CA(Ass) [m]	13	7	8	7	5	6	4	7	4	⇘	–	n.s.	*
$RAss_{max}$	1.69	2.11	1.76	2.07	3.55	3.97	3.61	3.84	3.58	⇗	⇧	*	**
CA(RAss) [m]	16	10	10	13	16	13	7	8	8	–	⇘	n.s.	n.s.
ΣDiss [bit]	69.2	64.1	65.3	54.7	43.3	34.5	33.3	39.8	34.1	⇩	⇩	*	***
$Ass_{max} - E_{CR}[Ass]_{max}$ [bit]	3.37	2.92	2.79	3.03	2.56	3.25	4.80	5.28	4.25	–	⇗	n.s.	n.s.

A továbbiakban a ritka fajok esetleges műtermék okozó hatását elkerülendő, és a véges mintanagyságból eredő nyomást csökkentendő csak a 10%-nál gyakoribb fajok által alkotott mintázatokat analizáltam. A következő vizsgálatok az *asszociátum* értékekre összpontosítanak ***(3.29. táblázat)***, a fő kérdés a mintázati szerveződés mikéntjére vonatkozik. A szub-közösségek hasonlóan viselkednek a teljes közösségekhez: a *maximális asszociátum* érték szignifikánsan növekvő tendenciát mutat a szukcesszió során, a hozzá tartozó térlépték pedig csökken. A *teljes randomizációval* előállított mintázatokra hasonló irányú változások érvényesek. Az Ass_{max} és az $E_{CR}[Ass]_{max}$ különbsége szintén növekszik, ami azt jelzi, hogy a random mintázatú fajokból random módon felépülő közösségekhez képest a szerveződés a szukcesszió során nő. Megfigyelhető az is, hogy a terepi mintázatra jellemző maximális asszociátum térléptéke a randomizált mintázathoz képest a nagyobb skálatartományok felé tolódik el. Ennek oka elsősorban a populációk aggregált diszpergáltsága. Az Ass_2 és Ass_3 összegének maximuma (a $D_{SR}[Ass]_{max}$) ugyancsak növekvő tendenciát mutat, bár a szakadópart és az átmeneti stádium e változó tekintetében kismértékben átfed egymással. Fontos kiemelni azt is, hogy a $D_{SR}[Ass]$ maximális értéke minden közösség esetén a randomtól szignifikánsan eltérő értékek tartományában van. A változóhoz tartozó karakterisztikus skálapontok azonban nem különböznek szignifikánsan a stádiumok között. Ha a *random elcsúsztatással* előállított nullmodelltől való eltéréssel ($D_{RS}[Ass]_{max}$) megadható Ass_3 térskála szerinti maximális értékét vizsgáljuk, akkor tapasztalható, hogy e tekintetben csak a szakadópart és az átmeneti stádium között mutatkozik eltérés, mert a sztyepprétek állományai jelentős változatossággal bírnak (bár körükben fordulnak elő a legnagyobb értékek). Érdekes tény, hogy az Ass_3 két esetben (PT és D1) a térskála mentén sehol sem ér el szignifikáns értéket, ami arra utal, hogy a populációk kialakult mintázatai nem mutatnak térbeli dependenciát. Éppen ezért, a minden esetben pozitív, és a szukcesszió során erősödő mintázati szerveződésért jelentős részben az egyes populációk nem-random mintázatai tehetők felelőssé. Ezt támasztják alá az Ass_2 növekvő trendet mutató, relatíve (az Ass_3-hoz képest) nagy maximális értékei.

3.29. táblázat. A szukcessziós stádiumok legalább 10%-os relatív gyakoriságú fajai által létrehozott mintázatokra vonatkozó strukturális attribútumok értékei. A táblázat tartalmazza a változás trendjét két-két szomszédos stádium között, az 1. vs. 3. stádium mediánjának különbözőségére vonatkozó *Mann–Whitney teszthez (U)*, illetve a stádiumok sorozatával mutatott *korrelációhoz (r_S)* tartozó *szignifikanciát*. A *nyilakra* és az U-tesztre vonatkozó megjegyzések: ***3.28. táblázat.*** A változóknál szereplő (*) jel arra utal, hogy az értékek $p = 0.05$ szinten szignifikánsak. A randomizációk száma mindhárom nullmodell esetén 499. Az Ass_2 definíciója: ***3.3.1. fejezet***, a többié: ***2.5.3.*** és ***2.5.4. fejezet***.

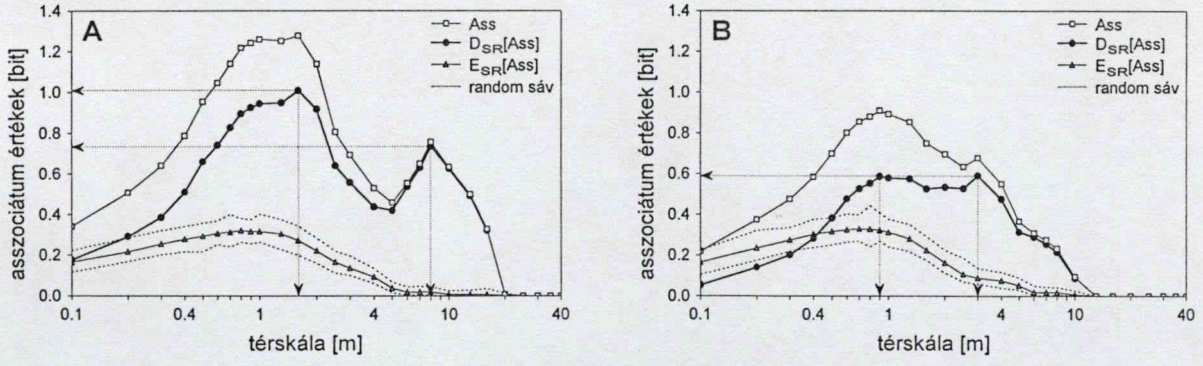
attribútum		*szakadópart (1)*			*átmenet (2)*		*löszgyep (3)*				*változás*		*teszt szig.*	
		DF	PT	PH	KA	KU	D4	D3	D1	SZ	1→2	2→3	*U*	r_S
fajszám ($f \geq 10\%$)		5	3	3	7	6	12	14	8	13	⇧	⇧	*	***
Ass_{max}	[10^{-3} bit]	349	146	42	390	596	2495	4580	1066	4248	⇧	⇧	*	***
CA(Ass)	[m]	0.9	1.6	2.5	0.9	2	0.4	0.6	0.6	0.8	–	⇩	*	**
$E_{CR}[Ass]_{max}$	[10^{-3} bit]	77	15	12	167	116	1735	3165	447	2424	⇧	⇧	*	***
$CA(E_{CR}[Ass])$	[m]	0.6	0.7	0.5	0.2	0.3	0.2	0.2	0.3	0.3	⇩	–	*	*
$Ass_{max} - E_{CR}[Ass]_{max}$	[10^{-3} bit]	272	131	29	223	479	760	1415	618	1824	⇗	⇧	*	**
$D_{SR}[Ass]_{max}$ (*)	[10^{-3} bit]	309	140	37	293	529	1413	1841	706	1579	⇗	⇧	*	**
$CA(D_{SR}[Ass])$	[m]	0.9	1.6	2.5	0.9	2	1.6	1.6	0.6	1.3	–	–	n.s.	n.s.
$D_{RS}[Ass]_{max}$	[10^{-3} bit]	152	70	19	165	198	315	145	7	229	⇧	–	n.s.	n.s.
$D_{RS}[Ass]_{max}$ (*)	[10^{-3} bit]	152		19	165	198	315	145		156	⇧	–	–	n.s.
$CA(D_{RS}[Ass])$	[m]	0.8	1.6	0.1	6	0.2	2	1.3	0.8	4	–	–	n.s.	n.s.
$(Ass_2)_{max}$	[10^{-3} bit]	179	70	62	222	376	1205	1725	720	1497	⇧	⇧	*	***
$CA(Ass_2)$	[m]	1.3	1.6	2	0.8	1.6	1	1.6	0.7	1.3	–	–	n.s.	n.s.

Feltűnő, hogy a PT és a D1 minta által képviselt társulásokban nem mutatkozik szignifikáns Ass_3 érték. Ennek egy lehetséges indokaként a következőket lehet felhozni. A PT minta a Paksi Téglagyár bányájának néhány éve még művelt szakadópartjáról származik, ahol a növényzetnek kevesebb idő állt rendelkezésére a társulás kialakításához, és hiányzik a máshol társulásalkotó *Kochia prostrata* is (vö. ***3.27. táblázat***). A *Kochia* ugyan a PH állományában sincs jelen, de a DF és a PH minta löszfalain a mintavétel előtti években nagyobb méretű faldarab leomlása nem következett be. Ezért a szukcesszió legelső stádiumát valószínűleg a PT minta reprezentálja, amiben ezek szerint még nem jött létre a populációk nem-random mintázatainak térbeli függősége. A D1 minta a Belsőbárándi völgyrendszernek abból a völgyéből származik, amely növényzetét a mintavételezést megelőző tavasszal leégették. A detektált szervezettség tehát egy fajgazdag sztyepprét legeltetéssel nem zavart, de aktuálisan mégis részben megbontott mintázatát jellemzi.

Helytállónak adódott tehát az a hipotézis, miszerint a szukcesszió során fokozódik a társulás szerveződése. Világossá vált emellett az, hogy ebben a szerveződésben nagy szerepet játszik az egyes populációk nem-random mintázata, vagyis legtöbbször aggregált diszpergáltsága *(Ass_2)*. Ezek az eredmények az eltérő átlagos fajszámmal rendelkező stádiumok közösségei alapján születtek. Ezért azt lehet mondani, hogy a nagyobb fajszámú közösségek a fajszám adta lehetőséghez, vagyis a fajok preferenciái alapján előálló entrópiához (*LD*-hez) viszonyítva képesek arra, hogy egyre nagyobb mértékben növeljék a mintázat szervezettségét, így mégis csökkentsék az entrópiát. A szerveződés során tehát a közösség a *relatív entrópiát (Ass)* növeli, ami a *valós (FD)* és a *potenciális entrópia (LD)* közötti különbség. E tekintetben a szukcesszió ugyanolyan önszerveződési folyamat, mint az egyedfejlődés vagy a törzsfejlődés (vö. BROOKS – WILEY 1986; BRUELISAUER *et al.* 1996).

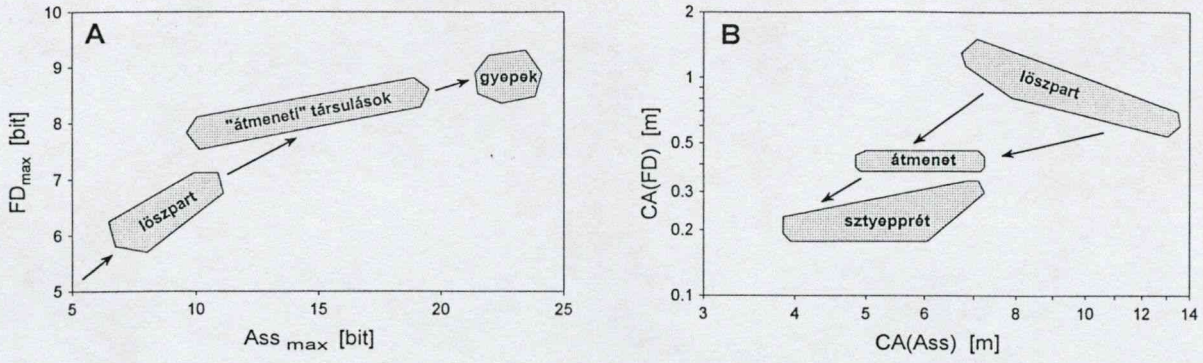
Felmerül a kérdés, hogy a különféle stádiumok közösségeiből származó *ugyanannyi* populáció *ugyanolyan mértékű* szerveződésre képes-e, vagy pedig az erősebb szerveződést csak több faj tudja megvalósítani? Az előző fejezetben leírtak értelmében utóbbi felvetésre adható megerősítő válasz. A ***3.47.C. ábrán*** jól látható, hogy a szakadópartok adott fajszámú szub-közösségei majdnem minden fajszám esetén nagyobb Ass_{max}-differenciát érnek el, mint a délies kitettségű völgyoldalak fajgazdag löszgyepjei. A szakadópartok eleve kevesebb faja tehát mintázatilag jobban szerveződik, mint a gyepek sok fajából gyakorisági alapon kiemelt ugyanolyan mennyiségű populáció.

Vajon a szakadópartok és a löszgyepek mintáinak köréből származó, adott számú fajból álló szub-közösségek asszociátuma csak a populációk gyakorisági viszonyai miatt különbözik egymástól, vagy ez a különbség a texturális viszonyoktól független, és valóban az eltérő szukcessziós stádium következménye? A kérdés eldöntéséhez azonos fajszámú (8 fajú) szub-közösségeket hoztam létre a szakadópart, illetve a sztyepprét stádium egy-egy mintájából úgy, hogy a DF minta 18 faja közül az első 8 leggyakoribbat választottam ki, amelyek relatív frekvenciája 2%-nál nagyobb, az SZ mintából pedig – avégett, hogy a két szub-közösség között adódó esetleges különbségek ne a texturális viszonyokból származzanak – azt a 8 fajt, amelyek gyakoriságai a legjobban megközelítik a DF fajaiét. A 8 faj gyakoriságának összege a DF mintában a teljes közösség 95%-át jelenti, míg az SZ minta esetén a teljes közösségének csak 33%-át teszi ki. A két szub-közösségre kapott karakterisztikus függvények görbéit a ***3.49. ábra*** mutatja. Megfigyelhető egyrészt az, hogy az *Ass*-görbék kettős maximummal rendelkeznek. Ennek az az oka, hogy gyakorisági értékeik alapján a fajok két, többnyire jól elkülönülő dominancia-csoportba tartoznak, amelyek önálló asszociátum csúcsot alakítanak ki (vö. TÓTHMÉRÉSZ – ERDEI 1992; ***2.5.5. fejezet***). Jól látható az is, hogy a DF minta szub-közösségének mind a terepi, mind a asszociátum-differencia maximuma (főleg az első) meghaladja az SZ mintáét. Ez azt jelenti, hogy bár az SZ állomány nagyobb szerveződéssel rendelkezik akár teljes fajkészletét, akár a 10%-nál gyakoribb fajait tekintve, a belőle tulajdonképpen találomra kiemelt 8 faj már nem tudja azt a szerveződést felmutatni, mint a szakadópart hasonló gyakoriságú, de a közösséget szinte teljes egészében reprezentáló 8 faja. Ugyanezt az eredményt kaptam, amikor az SZ és a PH minta különböző (18, 9, 5) fajszámú szub-közösségeit hasonlítottam össze a fenti módon. Ezen túlmenően figyelemre méltó, hogy az SZ állomány mindkét (lokális és globális) Ass_{max} értékét kisebb térléptékben éri el, mint a DF minta ***(3.49. ábra)***, ami viszont megegyezik a teljes közösségre kapott eredményekkel ***(3.28. táblázat)***. Fenti megállapításokból az a fontos következtetés vonható le, hogy bár a sztyepprétek csak fajaik nagy részének figyelembe vételével mutatnak fel relatíve nagyobb mintázati szerveződést a szakadópartokhoz képest, ugyanakkor populációik még abban az esetben is kisebb térléptékben érik el térbeli dependenciájuk maximumát, ha jelentősen redukált létszámú szub-közösségeiket vizsgáljuk. Ez közvetve arra utal, hogy a társulás szerveződéséért az előrehaladottabb szukcessziós stádiumokban egyre kevésbé az abiotikus tényezők lehetnek felelősek, és a mintázati dependenciák létrejöttében egyre inkább a populációk közötti interakciók kisebb térléptékben megvalósuló mechanizmusai kapnak szerepet.



3.49. ábra. A DF minta nyolc leggyakoribb fajából (**A**), ill. az SZ minta nyolc hasonló gyakoriságú fajából álló szub-közösségre jellemző asszociátum görbék (**B**). Nullmodell: 99 *SR*. A nyilak az *Ass*-differencia maximális értékére, és annak léptékére mutatnak. A random sávok közötti minimális eltérés egyrészt a véletlennek, másrészt a gyakoriságok kismértékű eltérésének köszönhető.

A fejezet eredményeinek összefoglalásaképp a szukcessziót mint cönostátusz-transzformációt kétféle állapotteres reprezentációban mutatom be ***(3.50. ábra)***. Az állapotparaméterek a három fő cönológiai alapjelenség közül az *Ass*-ra és az *FD*-re vonatkoznak, a konkrét értékek pedig a teljes fajkészletű közösségekből származnak ***(3.28. táblázat)***. A kirajzolódó trajektóriák hasonló lefutásúak azokhoz a szukcessziós trendekhez, amiket meddőhányókon tapasztalt BARTHA (1990), homoki vegetáció esetén MARGÓCZI (1995), valamint parlagföldek kapcsán BARTHA *et al.* (1997b).



3.50. ábra. A lösz primer szukcessziója során végbemenő állapot-transzformációk trajektóriái az asszociátum és a florális diverzitás maximális értékének (**A**), illetve ezek karakterisztikus áreáinak fázissíkjában (**B**).

3.3.3. A FŐ CÖNOTAXONOK STRUKTURÁLIS KÜLÖNBSÉGEI

Az *erdőssztyepprét* (*A* cönotaxon) és a *rövidfüvű sztyepprét* (*B* cönotaxon) néhány cönológiai (texturális) jellemvonását a ***3.2.3. fejezet*** bemutatta. Ennek a fejezetnek a célja az, hogy megvizsgálja, az északias és délies kitettségű völgyoldalak növényzete közötti jelentős makrocönológiai eltérés megmutatkozik-e a términtázati szerveződés mértékében is. Mivel az északias lejtők humidabb, ezért kedvezőbb mikroklimatikus viszonyokat teremtenek, vagyis kisebb a szárazságból adódó abiotikus stressz, ezért az előző alfejezet eredményei alapján a hipotézis az, hogy az erdőssztyepprét állományai nagyobb mértékű szerveződést mutatnak.

A különböző mértékben csökkentett fajkészletű mintákra vonatkozó karakterisztikus értékeket, és a kétféle kitettségre jellemző mediánok különbözőségeit a ***3.30. táblázatban*** foglaltam össze. Az első fontos tanulság, hogy a fajkészlettől függően változik a két cönotaxon közötti eltérés. A teljes fajkészletre vonatkozóan bár mind az *LD*, *FD* és *Ass* maximális értéke nagyobb az északias lejtőkön ***(3.51.A. ábra)***, de ez csak az *FD* esetén szignifikáns; a karakterisztikus skálapontokban viszont az *LD* és az *Ass* mutat eltérést. Ha csak a 4%-nál gyakoribb fajokat tekintjük, akkor már mindhárom függvény maximális értéke esetén szignifikáns különbséget kapunk. Ebből az a következtetés vonható le, hogy a ritka fajok hatása e két gyeptípus strukturális különbségét elnyomja. (A szukcesszió során a stádiumok között sokkal nagyobbak a szerveződési különbségek annál, hogy a ritka fajok lényegesen befolyásolhatnák; ott valószínűleg ezért nem jött elő ez a probléma.) A „törzsfajokra" ($f > 4\%$) kapott fenti eredmény az előző bekezdésben megfogalmazott hipotézist erősíti. A helyzet azonban ennél bonyolultabb. A három fő szünkrétikus érték maximuma, és a hozzá tartozó térlépték a radikálisan csökkentett fajszámú szub-közösségek közül csak az első 10 fajból álló minták esetén, de ott is csak két változóban mutat szignifikáns eltérést: az Ass_{max} értékében és a hozzá tartozó léptékben. Azonban most a ***B*** cönotaxon javára ***(3.51.B. ábra)***! Hasonlóra jutottunk, mint a ***3.3.2. fejezet*** 8 fajú DF és SZ mintája esetén, vagyis amennyiben a fajszám a teljes fajkészlethez viszonyítva nagyobb mértékben csökken (az ***A***-típusnál a 4%-nál gyakoribb fajok számához képest átlagosan 60%-ával, a ***B***-típusnál 41%-ával), akkor a fennmaradó szub-közösség kisebb szervezettséget hoz létre. Ez azt jelenti, hogy a ***B***-cönotaxon állományai összességében ugyan kevésbé szervezettek, mint az ***A***-é, de a leggyakoribb 10 fajt tekintve a ***B*** mintázatában erősebbek a függőségi viszonyok. Ebből arra is következtethetünk, hogy az ***A*** cönotaxon nagyobb fokú szervezettsége bizonyos szempontból „érzékenyebb": a fajok jelentős részének „kiesésével" nagyobb mértékben csökken. Mindez a szervezettségnek a gyakoribb fajokra való „koncentráltságát" jelenti, amely a xerofil sztyepprét esetén mutatkozik erősebbnek. Ugyanakkor nem szabad elfelejteni, hogy nem valódi faj-kiesésekről van szó.

Az északias és délies kitettségű oldalak mintáiból képzett, adott fajszámú szub-közösségek *CR*-nullmodellhez viszonyított Ass_{max}-differencia értékei jelentősen eltérnek egymástól *(3.47.C. ábra)*. Az eltérés – az előzőekben tett megállapításokkal egybevágóan – úgy valósul meg, hogy a ***B***-típus mintáinak görbéi szinte minden esetben az ***A*** cönotaxon szub-közösségeinek görbéi fölött futnak. Ezek szerint a ***B***-típus állományainak *adott számú* populációja erősebb szerveződésre képes.

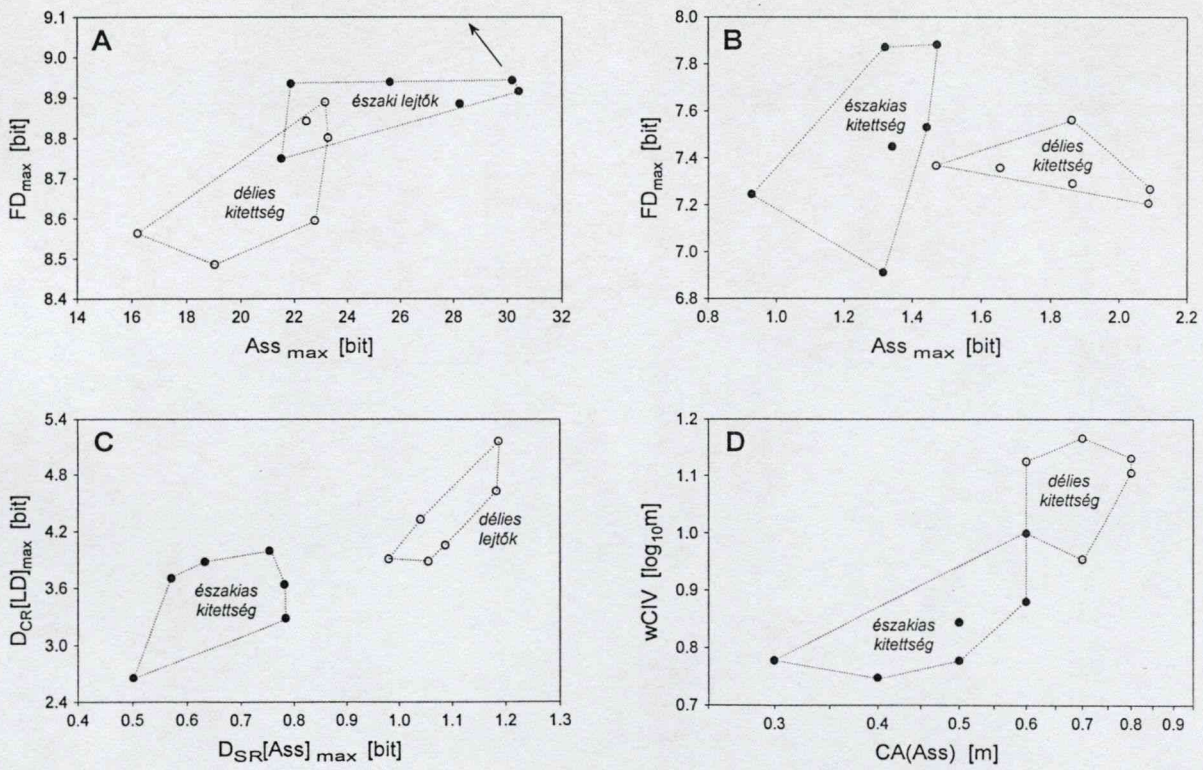
A terepi asszociátumot tényezőire bontva megállapítható, hogy a 10 leggyakoribb fajból álló szub-közösség szerveződésében az egyes fajok nem-random mintázata (Ass_2) jóval nagyobb szerepet játszik, mint a populációs mintázatok egymáshoz viszonyított nem-random helyzete (Ass_3). Ez utóbbi ugyanis csak 0.14 bit és 0.19 bit értéket ér el $(D_{RS}[Ass]_{max})$, míg az Ass_2 értéke 0.59 bit és 0.97 bit. A nagyobb értékek az imént leírtaknak megfelelően a ***B*** cönotaxonra vonatkoznak. Ugyancsak a ***B*** gyeptípus ér el nagyobb szerveződést akkor, ha azt teljesen randomizált mintázatához viszonyítjuk $(Ass_{max} - E_{CR}[Ass]_{max})$. Mindez arra utal, hogy a délies kitettségű lejtő növényzetének szervezettsége a 10 leggyakoribb faj esetén elsősorban azok foltos mintázatában nyilvánul meg. Ez jó összhangban van azzal a terepi megfigyeléssel, miszerint a délies völgyoldalakon kisebb-nagyobb foltokból álló mozaik jellemző (vö. *3.2.5.3. fejezet* elején a völgyoldalak növényzetének jellemzését). A foltképző (és nagy gyakoriságú) növények közül említhető a *Teucrium chamaedrys*, ami minden délies minta első tíz faja között szerepel, vagy a D1 állományban: *Bromus inermis, Salvia nemorosa, Iris pumila, Inula germanica*, a D5-ben: *Stipa capillata, Thymus glabrescens, Iris pumila*, a D6-ban a *Salvia nemorosa*, stb. Hogy ezek a fajok valóban aggregált diszpergáltságúak, azt a terepi mintázatokból kapott entrópia görbéiknek *(H)* a teljes randomizációval készített random mintázatokból származó random sávhoz, illetve átlagos entrópia görbéhez $(E_{CR}[H])$ való viszonyuk alapján ellenőriztem (vö. PODANI *et al.* 1993). Ez a vizsgálat azt is megmutatta, hogy a tanulmányozott löszgyep állományok szinte minden növényi populációja aggregált diszpergáltsággal rendelkezik.

3.30. táblázat. A felsorolt attribútumoknak az északias (ÉK) és délies (DNy) kitettségű völgyoldalak (***A*** és ***B*** cönotaxon) 6-6 állományára jellemző *átlaga*. A *p* a kétféle kitettségre jellemző *mediánok* eltérésére vonatkozó *Mann–Whitney teszt* szignifikanciája. Randomizációt (*CR, RS* és *SR* eljárással) csak a kis fajszámú mintákra végeztem. (A táblázatban szereplő átlagokkal csaknem azonos értékeket vesznek fel a mediánok is, még a logaritmikus skálán ábrázolt *CA* változók esetén is.)

attribútum	*teljes fajkészletre*			*gyakoriság > 4%*			*gyakoriság ≥ 10%*			*első 10 fajra*		
	ÉK	DNy	*p*	ÉK	DNy	*p*	ÉK	DNy	*p*	ÉK	DNy	*p*
fajszám	56.3	44.5	**	24.7	17.0	**	15.2	11.2	n.s.	–	–	–
LD_{max} [bit]	33.9	27.6	n.s.	20.5	14.4	**	13.2	9.88	n.s.	8.64	8.84	n.s.
CA(LD) [m]	2.43	4.17	*	0.67	0.67	n.s.	0.40	0.40	n.s.	0.28	0.37	n.s.
FD_{max} [bit]	8.89	8.70	*	8.82	8.39	*	8.32	7.58	n.s.	7.48	7.34	n.s.
CA(FD) [m]	0.23	0.25	n.s.	0.25	0.25	n.s.	0.23	0.27	n.s.	0.23	0.25	n.s.
Ass_{max} [bit]	26.3	21.1	n.s.	12.1	6.63	**	5.06	2.68	n.s.	1.30	1.84	**
CA(Ass) [m]	2.98	5.67	*	0.77	0.97	n.s.	0.50	0.62	n.s.	0.48	0.70	*
CIV_{min} [m]	1.83	2.33	n.s.	0.29	0.26	n.s.	0.13	0.12	n.s.	0.10	0.11	n.s.
CIV_{max} [m]	7.78	10.3	n.s.	1.50	2.01	*	0.88	1.43	**	0.70	1.41	**
wCIV [$\log_{10}$m]	0.63	0.64	n.s.	0.71	0.89	**	0.83	1.09	*	0.84	1.08	**
$D_{SR}[Ass]_{max}$ [bit]							1.40	1.28	n.s.	0.67	1.09	**
$CA(D_{SR}[Ass])$ [m]							1.50	1.15	n.s.	0.87	0.95	n.s.
$D_{RS}[Ass]_{max}$ [bit]							0.23	0.17	n.s.	0.14	0.19	n.s.
$CA(D_{RS}[Ass])$ [m]							1.98	1.58	n.s.	1.10	1.43	n.s.
$(Ass_2)_{max}$ [bit]							1.27	1.19	n.s.	0.59	0.97	**
$CA(Ass_2)$ [m]							1.37	1.12	n.s.	0.87	1.02	n.s.
$Ass_{max} - E_{CR}[Ass]_{max}$ [bit]							0.75	1.02	n.s.	0.45	0.84	**
$D_{CR}[LD]_{max}$ [bit]										3.53	4.33	*
$CA(D_{CR}[LD])$ [m]										1.42	1.72	n.s.

Az előzőekből világossá vált, hogy a fajkészlet fokozatos csökkentése során a mintázati paraméterekben a gyeptípusok között mért különbségek szignifikáns volta vagy iránya megváltozik. Két attribútum jelent kivételt (***3.30. táblázat***), amelyek a teljes fajkészlettől eltekintve a három szub-közösségben egyaránt változatlan irányú szignifikáns eltérést mutatnak: a karakterisztikus intervallum nagyobbik határértéke *(CIV_{max})* és a karakterisztikus intervallum szélessége *(wCIV)*. (A CIV_{min} többé-kevésbé állandó értékű.) Megállapítható, hogy a *wCIV* az ***A*** cönotaxon esetén „szűkebb" úgy, hogy a CIV_{max} értéke a kisebb térskála tartományok felé tolódik el ***(3.51.D. ábra)***. Az erdőssztyepprét e jellemvonása következetesen megjelenik a különböző fajkészletek esetén. Az ***A*** cönotaxon tehát kisebb léptékben „tudja" azt, amit a sztyepprét nagyobb léptékben. Egyébként, ha a karakterisztikus áreákat (a *CA* változókat) sorra vesszük, szinte minden esetben az ***A*** cönotaxon rendelkezik a kisebb értékekkel, csak legtöbbször nem szignifikáns az eltérés. Dolomitgyepek esetén hasonlóan a déli kitettségű oldal növényzete rendelkezik a nagyobb *CA*-értékekkel (BARTHA *et al.* 1998c).

Vajon miben nyilvánulnak meg, miért jöhettek létre az erdőssztyepprét kisebb térléptékű karakterisztikái? A fajok lokális entrópiáinak összegzésével nyert *LD* értékből a mintázat foltosságának mértékére következtethetünk, ha azt a teljes randomitással bíró mintázat *LD* értékéhez hasonlítjuk. Megfigyelhető, hogy az ***A*** cönotaxon szignifikánsan kisebb $D_{CR}[LD]_{max}$ értékkel rendelkezik ***(3.51.C. ábra)***, és ez kisebb léptékben mérhető. Ez azt jelenti, hogy e gyeptípus foltossága kisebb intenzitású, mert a közösség mintázata jobban hasonlít a random állapothoz, és a foltok is valamivel kisebbek. Az pedig, hogy az *Ass* és az asszociátum-differencia függvények is kisebb léptékben érik el maximumukat (vö. ***3.51.D. ábra)*** annak lehet a következménye, hogy a közösségszervező mechanizmusok elsősorban a kisebb térskálán ható interpopulációs interakciók köréből kerülnek ki, és kevésbé fontosak a nagyobb léptékben ható abiotikus kényszerek, amelyek ezek szerint a ***B*** cönotaxont befolyásolják valamivel nagyobb mértékben. Jelen esetben a különbségek nem olyan nagyok, mint a szukcessziós stádiumok között.



3.51. ábra. Az északias és délies kitettségű völgyoldalak állományainak elhelyezkedése a mintázati attribútumok különböző állapottereiben. **A**: a teljes fajkészletű közösségre vonatkozó asszociátum – florális diverzitás fázissík. Az állapottér némileg torzult, mert az FD mintanagyság által megengedett legnagyobb értékét (8.966) a terepi értékek megközelítik. A nyíl abba az irányba mutat, amerre a pontok feltételezhetően elmozdulnának, ha a mintanagyság nagyobb lenne. **B-C-D**: a 10 leggyakoribb fajból álló szub-közösségek fázisdiagramjai.

SZTE Egyetemi Könyvtár SZEGED 14

A különböző attribútumok alapján a kétféle kitettségű állományok mintázati elkülönülésének többféle állapotteres reprezentációja készíthető el. Ezek közül négyet a *3.51. ábra* mutat be. Az **A** és a **B** diagram a szervezettség – komplexitás fázissíkot ábrázolja, melyben jól megfigyelhető a kétféle cönotaxon állapotainak átrendeződése, amennyiben a fajkészletet 10 fajra redukáljuk. Az is látszik, hogy a kétféle pontfelhő nem különül el egymástól határozottan, még ha egyébként nem is fedődnek át. Határozottabb szétválás mutatkozik a random referenciákhoz képest kapott *Ass-* és *LD-differencia* fázisterében *(3.51.C. ábra)*, amely szintén az erdőssztyepprét kisebb fokú mintázati szervezettségét mutatja – az első 10 faj tekintetében. Az asszociátum maximumához tartozó karakterisztikus área, és a karakterisztikus intervallum szélessége által alkotott fázissíkban érintkezően ugyan, de elkülönül egymástól a kétféle cönotaxon. Megfigyelhető, hogy az *A* gyeptípus rendelkezik a kisebb térlépték és térskála-tartomány értékekkel *(3.51.D. ábra)*.

A 10 leggyakoribb faj által alkotott szub-közösségek pontfelhőinek szóródása a cönostátusz terekben mindhárom ábrázolt diagramon az északias lejtők esetén a nagyobb *(3.51.B–D. ábra)*. Ez azt jelenti, hogy e karakterisztikus attribútumok tekintetében az *A* cönotaxon viselkedése kevésbé kiszámítható. Emiatt az erdőssztyepprét *koordináltsága* kisebb, hiszen kisebb sikerrel tud egy adott mikrocönológiai állapotot reprodukálni. Lényeges, hogy megkülönböztessük az értekezésben eddig használt koordináltsági változókat, mert eltérő típusú cönológiai viselkedést mérnek. A korábbi fejezetekben számolt koordináltság *texturális* viszonyokra, míg a mostani *strukturális* jellemzőkre vonatkozik. Érdemes kettejük összehasonlítása végett kiszámolni a *texturális koordináltságot* arra a két cönológiai felvétel-csoportra, amelyek makrocönológiai mintái a két fő cönotaxonnak az imént vizsgált mikrokvadrátos mintákkal megegyező állományaiban készültek (*A*: 111–140., *B*: 54. és 81–110. kvadrát). Az eredmény az, hogy a *texturális koordináltság* is az *A* cönotaxonban kisebb: 0.43 az *A*-ban, míg 0.50 a *B*-ben.

A strukturális koordináltság értékelésekor azt mindenképpen figyelembe kell venni, hogy csak korlátozott mintanagyságú ($m = 6$) cönotaxonokra vonatkozik. Másrészt, mivel az egyes minták a degradálódás különböző stádiumait képviselik mindkét kitettségben (vö. *2.5.2.* és *3.3.5. fejezet*), ezért az erdőssztyepprét kisebb mértékű koordináltsága a legelés okozta zavarásra adott nagyobb mértékű válasznak is következménye lehet.

A két fő cönotaxon jellemzését a korábbiakban elkülönített, eltérő regionális vagy cönológiai preferenciát mutató fajcsoportok, és a hozzájuk tartozó néhány faj mintázati szerveződésben betöltött szerepének bemutatásával zárom.

Páros asszociáltsági viszonyok elemzéséhez a mintákból a 10 leggyakoribb fajt használtam fel; a köztük fennálló szignifikáns pozitív és negatív *PA* értékek adott cönotaxonra vonatkozó összegeit számoltam ki. A fajokat a *3.2.1. fejezetben* kimutatott koalícióknak megfelelően csoportosítottam (lásd *3.31. táblázat*). Mivel ezek a koalíciók felelősek a két cönotaxon egyértelmű szétválasztásáért, nem meglepő, hogy a mikrokvadrátos minták leggyakoribb fajai között is szinte kizárólag a „saját" és az *„átmeneti" koalíció* tagjai jelennek meg. Az *„átmeneti" koalíció* fajainak összesített *PA* értékeit vizsgálva megállapítható, hogy mindkét cönotaxonban a negatív kapcsolatok száma nagyobb. Eltérés mutatkozik azonban a „saját" koalíció esetén. Az *A* cönotaxonban az *„A"-koalíció* fajainál közel egyenlő a pozitív és negatív kapcsolatok száma, a *B* gyeptípus esetén azonban a *„B"-koalíció* fajai körében több a negatív *PA* érték. A vizsgált fajkészlet egészére is igaz, hogy a *B* cönotaxon állományaiban összességében több a szignifikáns negatív kapcsolat. Az is fontos tapasztalata ennek az elemzésnek, hogy a növényfajok makro- és mikrocönológiai (állományok közötti – állományon belüli) mintázati viselkedése jelentősen eltérhet.

A *3.31. táblázat* alapján az egyes fajok mikrocönológiai viselkedése önmagában is értékelhető. Szembetűnő például, hogy az inkább negatív *PA* értékekkel rendelkező fajok között fordulnak elő az állományalkotó füvek, így a *Brachypodium pinnatum, Festuca pseudovina, Stipa capillata*; érdekes, hogy a *Festuca rupicola* nem tartozik közéjük. Előbbiekhez hasonló az *Agropyron intermedium*, vagy a *B* típusban a *Bromus inermis* viselkedése is. Szintén főleg negatív kapcsolatokkal rendelkeznek a délies kitettségű oldalak polikormon képző fajai: a *Teucrium chamaedrys* és a *Salvia nemorosa*. Inkább pozitív *PA* értékekkel jellemezhető faj az erdőssztyepprétben a *Genista tinctoria*, a délies lejtőkön pedig a *Koeleria cristata*. Megállapítható, hogy a két fő gyeptípusban előforduló (és a táblázatban szereplő) fajok a *Bromus inermis* kivételével a pozitív és negatív kapcsolat hasonló, de legalábbis nem lényegesen eltérő arányával rendelkeznek a kétféle cönotaxonban.

3.31. táblázat. A különböző cönológiai koalíciókhoz tartozó fajok *páros asszociáltságainak* száma a két cönotaxon 10-10 leggyakoribb fajt tartalmazó mikrokvadrátos mintáiban összesen. Randomizáció: 99 *random elcsúsztatás* eljárással. Csak azokat a fajokat soroltam fel a táblázatban, amelyek a *3.15. ábrán* látható valamelyik koalíciónak tagjai.

koalíció	fajkód	faj neve	*A* cönotaxon			*B* cönotaxon		
			+ *PA*	– *PA*	összes	+ *PA*	– *PA*	összes
„A"	ACP	*Achillea pannonica*	3	3	6	4	2	6
	BPP	*Brachypodium pinnatum*	1	3	4	–	–	–
	DAG	*Dactylis glomerata*	2	1	3	–	–	–
	FER	*Festuca rupicola*	6	7	13	–	–	–
	FIV	*Filipendula vulgaris*	3	8	11	–	–	–
	GEE	*Genista tinctoria ssp. elatior*	6	1	7	–	–	–
	INH	*Inula hirta*	2	1	3	–	–	–
	PEA	*Peucedanum alsaticum*	5	3	8	–	–	–
	SSA	*Seseli annuum*	2	4	6	–	–	–
		összesen:	**30**	**31**	**61**	**4**	**2**	**6**
átmeneti	ASL	*Aster linosyris*	–	–	–	1	2	3
	BRI	*Bromus inermis*	1	0	1	1	3	4
	GAG	*Galium glaucum*	3	3	6	7	8	15
	SSV	*Seseli varium*	–	–	–	2	5	7
	AGI	*Agropyron intermedium*	1	4	5	3	6	9
	CXT	*Carex tomentosa & michelii*	4	5	9	–	–	–
	EUP	*Euphorbia pannonica*	3	4	7	2	3	5
	MDF	*Medicago falcata*	–	–	–	2	4	6
	POA	*Poa angustifolia*	–	–	–	4	6	10
	TEC	*Teucrium chamaedrys*	5	7	12	3	7	10
		összesen:	**17**	**23**	**40**	**25**	**44**	**69**
„B"	ATU	*Astragalus austriacus*	–	–	–	2	3	5
	CXL	*Carex liparicarpos*	–	–	–	6	5	11
	FEP	*Festuca pseudovina*	–	–	–	4	11	15
	KOC	*Koeleria cristata*	–	–	–	6	2	8
	SLN	*Salvia nemorosa*	–	–	–	2	7	9
	STC	*Stipa capillata*	–	–	–	0	7	7
	THG	*Thymus glabrescens*	2	3	5	11	10	21
		összesen:	**2**	**3**	**5**	**31**	**45**	**76**

A további elemzések az eltérő regionális vagy cönológiai preferenciájú fajcsoportok mintázati szerveződésben betöltött szerepét vizsgálják. A kérdések jórészt a korábbi fejezetekből erednek:

(1) Vajon a fennmaradás szempontjából érzékenyebb erdőssztyepp fajok mintázati szerveződésben betöltött szerepe van-e olyan jelentős, mint a nem erdőssztyepp elemeké? (Lásd a *3.1.2. fejezet* végén: az erdei és erdőssztyepp fajok hosszú távú létének tényezői, cönológiai tehetetlenség, 2. hipotézis.)

(2) A flóragradiens szerint viselkedő nyugatias regionális elterjedésű fajok milyen mértékben tudnak integrálódni a közösségbe az általános elterjedésű növényekhez képest? (Lásd *3.1.5. fejezet*: a nyugatias elterjedésű fajok folyamatos propagulum utánpótlásának lehetősége.)

(3) A regionálisan ritka fajok, vagyis a löszflóra színező elemei, a közepesen gyakori vagy gyakori fajokhoz viszonyítva mennyire alkotják szerves részét a löszgyepeknek?

(4) A két fő cönotaxon elkülönítéséért felelős koalíciók fajai (vö. *3.2.1. fejezet*) egymáshoz képest eltérő mértékben épülnek-e be a közösségek mintázatába?

Mivel a vizsgálandó fajcsoportok közül némelyek tagjai a délies kitettségű völgyoldalakon csak igen alárendelt arányban vannak jelen (vö. *3.2.4. fejezet*), így szerepük csak az *A* cönotaxon állományaiban vizsgálható (E1 ... E6 minta).

A 4%-nál nagyobb gyakoriságú fajok szub-közösségeire vonatkozó karakterisztikus diakrétikus értékek fajcsoportok közötti különbözőségét a *3.32. táblázat* mutatja be. Megállapítható, hogy szignifikáns eltérés csak három esetben, más-más fajcsoport-párnál jelentkezik. A kérdésekben egymáshoz viszonyított fajcsoportok fajainak términtázati szerveződésben betöltött szerepe között összességében tehát nem mutatható ki szignifikáns különbség. Konkrétabban:

(1) Az erdei és erdőssztyepp elemek legalább olyan részesei a términtázati szerveződésnek, mint a többi faj. Beilleszkedésük tehát nem tükrözi azt az érzékenységet, amelyet pl. a sztyeppesedési folyamat (vö. degradálódás, *3.29.B. ábra*), vagy a *Brachypodium pinnatum* inváziója során (vö. *3.21. táblázat*) mutatnak.

(2) A nyugatias elterjedésű fajok az általános elterjedésűekhez képest ugyanolyan mértékben részt vesznek a mintázati dependenciákban. Bár e fajok is érzékenyebbek pl. az intenzív legeltetésre (vö. *3.30.B. ábra*), ez az érzékenység nem mutatkozik meg abban, hogy a mintázatba kevésbé épültek volna be. Vizsgálandó lenne a szerepük más régiók löszgyepjeiben is.

(3) A regionálisan ritka és közepes gyakoriságú fajok a gyakoriakhoz viszonyítva hasonló szerepet vállalnak a szerveződés kialakításában. A regionális ritkaság tehát nem jár együtt a mintázatban való random részvétellel.

(4) Az *A* cönotaxon vizsgált állományainak términtázatába a „*B*"- és az „átmeneti"-koalíció fajai éppen olyan jól beilleszkedtek, mint a cönotaxonra jellemző „*A*"-koalíciós fajok.

Mindebből az látszik, hogy ha vannak is olyan fajcsoportok, amelyek fajai speciálisan viselkednek akár növényföldrajzilag, akár makrocönológiailag, ez a többi fajhoz képest fennálló devianciájuk nem nyilvánul meg mikrocönológiai mintázati szerveződési képességeikben. Úgy tűnik, hogy ha az adott helyen fennálló abiotikus feltételek, és a fajok elterjedési lehetőségei szerint kialakul egy bizonyos fajkészlet, annak makrocönológiai vagy regionális preferenciában különböző fajcsoportjai azonos mértékben épülnek be a términtázatba. Ez persze nem jelenti azt, hogy minden faj egyenlően vesz részt a szervezettségben, hiszen a fenti kijelentések csak az adott fajcsoportok *egészére* igazak.

3.32. táblázat. A négy fajcsoport-párra jellemző paraméterek az *A* cönotaxonhoz tartozó 6 mintában. A diakrétikus függvények karakterisztikus értékeinek (vö. *2.5.5. fejezet*) az adott két fajcsoportra jellemző mediánjai közötti eltérést *Mann–Whitney próbával* teszteltem, és a szignifikanciaszinttel *(p)* adtam meg. Az egyes fajcsoportok definíciója: koalíciók: *3.15. ábra*, regionális preferenciák: *3.1.5. fejezet*, erdőssztyepp jelleg: HORVÁTH *et al.* (1995) és SIMON (1992) alapján.

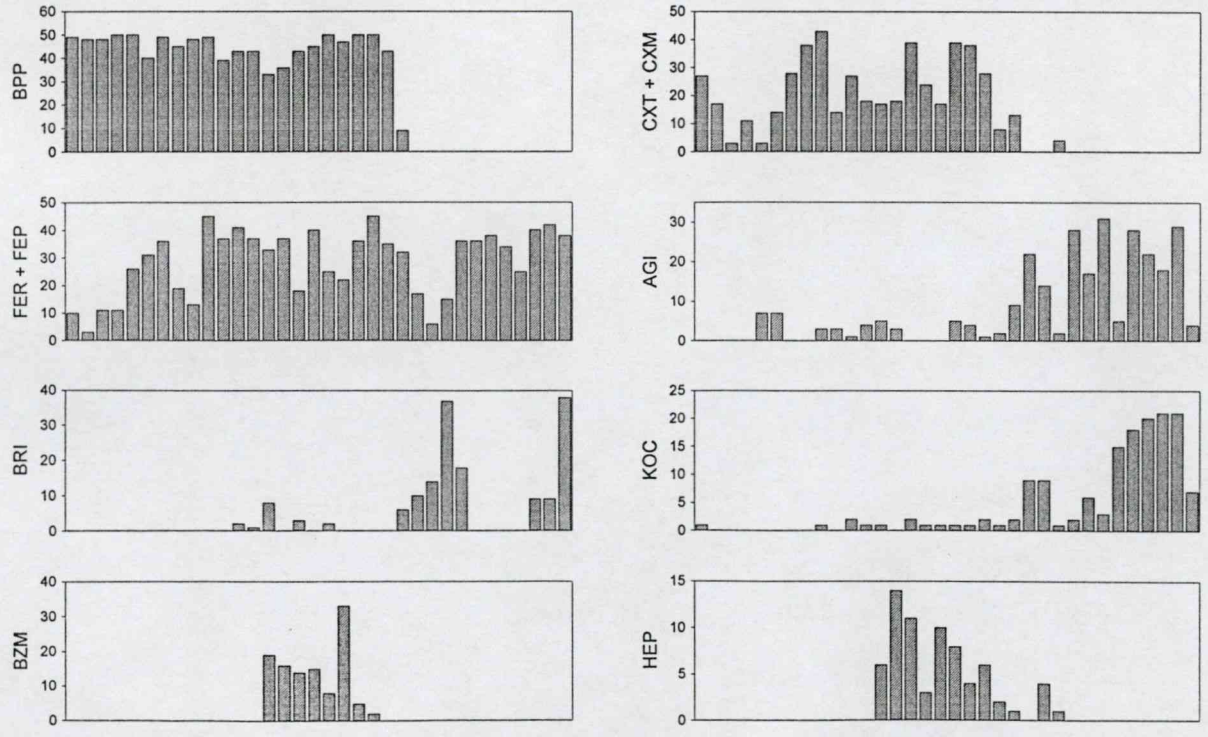
Fajcsoport-pár	*Attribútum*	E1	E1b	E2	E4	E5	E6
	CA(Ass)	0.8 m	1 m	0.9 m	0.8 m	0.6 m	0.5 m
Erdőssztyepp vagy erdei fajok:	$TDiss_{CA(Ass)}$	0.586	0.172	0.217	0.373	0.038 (*)	–
	$TDiss_{max}$	0.809	0.427	0.440	0.393	0.784	–
• igen	*CA(TDiss)*	0.880	0.374	0.487	0.458	0.692	–
• nem	$D_{SDI}[TAss]_{CA(Ass)}$	0.468	0.216	0.643	0.353	0.393	–
Regionális elterjedés	$TDiss_{CA(Ass)}$	0.090	0.241	0.257	0.207	0.102	–
	$TDiss_{max}$	0.672	0.972	0.047 (*)	0.946	0.233	–
• nyugatias	*CA(TDiss)*	0.739	0.374	0.065	0.733	0.484	–
• általános	$D_{SDI}[TAss]_{CA(Ass)}$	0.333	0.972	0.850	0.633	0.070	–
Regionális gyakoriság	$TDiss_{CA(Ass)}$	0.603	0.977	0.732	0.737	0.156	0.088
	$TDiss_{max}$	0.352	0.839	0.030 (*)	0.774	0.763	0.696
• gyakori	*CA(TDiss)*	0.352	0.685	0.074	0.533	0.491	0.722
• ritka és közepes	$D_{SDI}[TAss]_{CA(Ass)}$	0.381	0.839	0.425	0.055	0.621	0.189
Koalíciók két csoportja	$TDiss_{CA(Ass)}$	0.238	0.364	0.378	0.325	0.371	0.709
	$TDiss_{max}$	0.156	0.680	0.614	0.339	0.260	0.073
• „A"-koalíció	*CA(TDiss)*	0.925	0.869	0.488	0.582	0.686	0.233
• „B" és átmeneti	$D_{SDI}[TAss]_{CA(Ass)}$	0.637	0.409	0.900	0.173	0.603	0.881

3.3.4. GYEPTÍPUSOK ÁTMENETÉNEK MINTÁZATI VÁLTOZÁSA

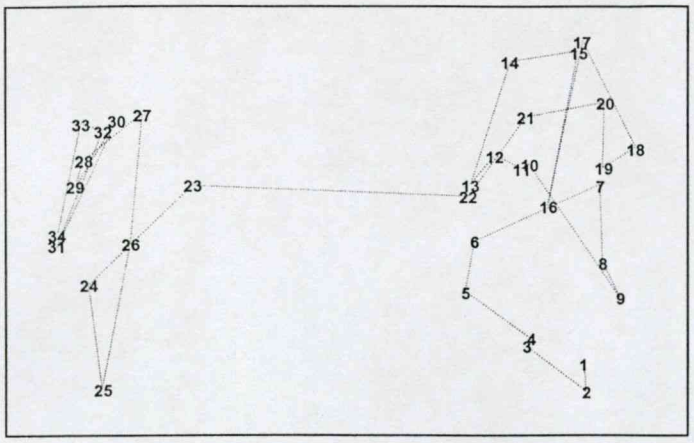
A kitettségi cönoklin néhány makrocönológiai jelenségét a ***3.2.7. fejezetben*** mutattam be. A kapott eredmények ebben az alrészben a vegetációs mintázat kisléptékű szerveződésére vonatkozó elemzésekkel egészülnek ki, melyek a mikrokvadrátos transzekt adataira épülnek. A struktúra vizsgálatát megelőzően néhány texturális attribútum analízisére is sor kerül. Ehhez az 50-50 érintkező mikrokvadrát összevonásával kapott, 10 cm × 5 m kiterjedésű, egymással nem átfedő, összesen 34 db másodlagos mintavételi egységet használtam fel.

Néhány jellemző fű- és sásfaj gyakoriságának gradiens menti eloszlás-diagramját a ***3.52. ábra*** mutatja be. Az eloszlások általában hasonlóak a ***3.45. ábrán*** szereplőkkel, de pl. az *Agropyron intermedium* a transzekt ÉK-i felében ritkábban van jelen, mint a megfelelő cönológiai kvadrátokban. A *Briza media* és a *Helictotrichon pubescens* pedig jelen esetben az átmeneti részben tűnik fel, míg a korábbiakban ilyen éles elkülönülés nem volt kimutatható. (A különbségek egyrészt a transzektek által lefedett sávok eltérő szélességének, másrészt a borítás és a frekvencia értékek különbségeivel magyarázhatók.) A *Brachypodium pinnatum* magas gyakorisági értéke (relatív borításához hasonlóan) hirtelen csökken; a 22. mintaegységben még domináns, relatív gyakorisága 86%, de 10 m-en belül eltűnik. A transzektben előforduló összes (82) populációt tekintve, a gyakoriságokban bekövetkező legnagyobb mértékű összesített változás a 25–26. mintaegység között figyelhető meg.

A 10 cm × 5 m-es másodlagos mintavételi egységek *PCA*-val kapott ordinációs diagramján *(**3.53. ábra**)* a patkó-effektus nem jelenik meg, ellentétben a cönológiai felvételek scattergramjával *(**3.42. ábra**)*. Itt két, élesen elváló csoport figyelhető meg (1–22. és 23–34. mintaegység), amelyek a *Brachypodium* gyakoriságában erősen különböznek. A csoportokon belül azonban egyértelmű trend már nem alakul ki, sem az első kettő, sem pedig az első három tengely által alkotott ordinációs térben. Végeredményben megállapítható, hogy a mikrokvadrátos transzekttel reprezentált vegetáció a fajok gyakorisági viszonyaival képviselt textúrát tekintve határozottan két típusra különül.

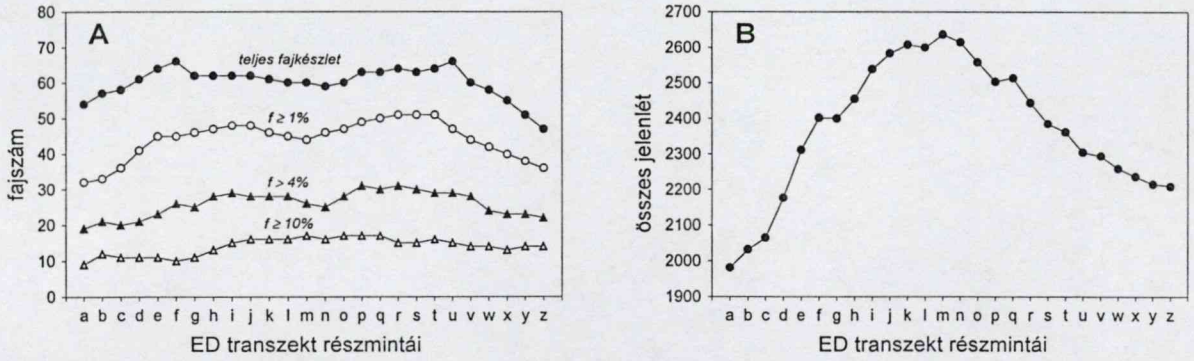


3.52. ábra. Néhány faj előfordulási gyakoriságának eloszlása az ÉK–Ny-i lefutású transzekt mentén. A 10 cm × 5 m kiterjedésű, egymással nem átfedő 34 db másodlagos mintavételi egység sorrendje jelenti a vízszintes tengelyt.



3.53. ábra. A mikrokvadrátos transzekt 34 db másodlagos mintaegységének elhehelyezkedése a *PCA–kovariancia analízis* első két tengelye által alkotott ordinációs térben.

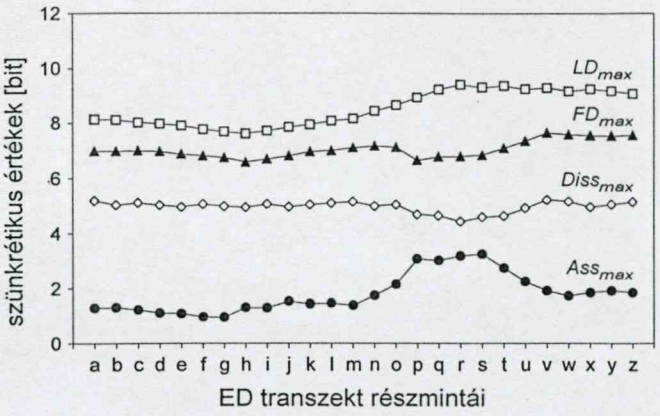
A további vizsgálatokhoz az ED transzekt EDa ... EDz részmintái szolgáltak adatbázisul (vö. ***2.9. táblázat***). Először a fajszámok gradiens menti változását, és a fajok összes jelenlétének alakulását követtem nyomon ***(3.54. ábra)***. A részminták összfajszáma, és a legalább 1%-os, illetve a 4%-nál nagyobb gyakoriságú fajok száma az átmenetben megemelkedik. Mindhárom esetben megfigyelhető az átmenet közepén a fajszámok kismértékű visszaesése. Amikor már csak a 10%-os gyakoriságot elérő fajok szerepelnek a mintákban, a fajszámok az átmenetben és a Ny-i oldalon kissé magasabbak, mint az ÉK-i kitettségben. A fajszámok a cönológiai minták fajszámaihoz hasonlóan alakulnak, azzal a különbséggel, hogy ott az átmenet közepén az értékek csökkenése nem kifejezett ***(3.43.A. ábra)***. A fajok prezencia értékeinek összege (az összes jelenlét) a transzekt mentén egyértelmű maximumon megy át úgy, hogy a legnagyobb értéket az átmenet közepén éri el. Ez azt jelenti, hogy a kvadrátok fajokban ott a legtelítettebbek, ami kiegyenlítettebb dominancia-viszonyokra utal.



3.54. ábra. A különböző szub-közösségekben mért fajszámok (**A**), illetve a fajok prezencia-adatainak összegzésével kapott összes jelenlét (**B**) változása a transzekt részmintáinak sorozatában.

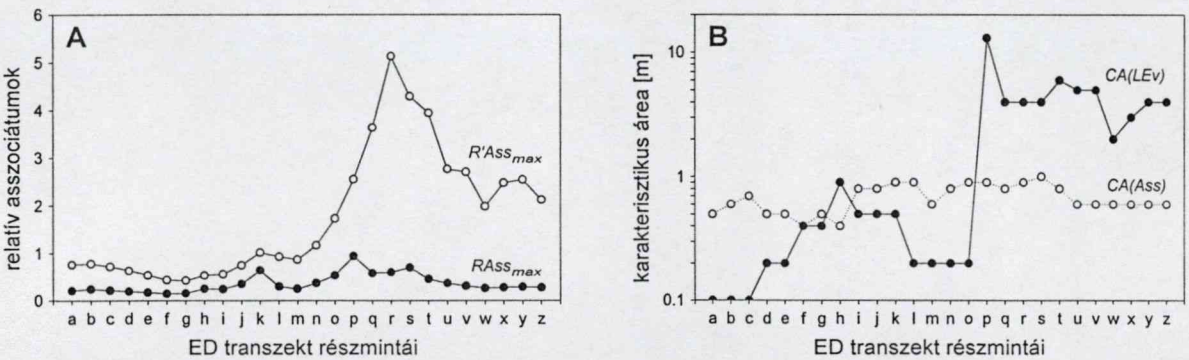
Mivel az az előző fejezetekből is kitűnt, hogy a fajszám erősen befolyásolja a szünkrétikus értékek alakulását, ezért jelen esetben, amikor a strukturális jellemzőkben relatíve kisebb mértékű változások várhatók (pl. a szukcesszióhoz képest), célszerű a részminták fajszámait egységesíteni. Ezért minden esetben a leggyakoribb 10 fajból álló szub-közösségek kerültek feldolgozásra.

A terepi szünkrétikus értékek közül az LD_{max} a transzekt második felében valamivel nagyobb értékeket ér el, mint az ÉK-É-i kitettségben ***(3.55. ábra)***. Az FD_{max} is emelkedik, de az EDo és EDv minta között némileg visszaesik az értéke. Ennek az a következménye, hogy az Ass_{max} az EDp és EDs közti szakaszon maximumon megy át. Ugyanitt a $Diss_{max}$ legkisebb értékeit mutatja. Mindezek szerint a kitettségi gradiens ÉNy-i átmeneti részén a mintázati szervezettség növekedésével és a komplexitás csökkenésével kell számolni. Ez az a szakasz, amelyben több fajváltás végbemegy; É felől nagyjából itt tűnnek el az erdőssztyepp jellegzetes növényei (pl. *Brachypodium*, *Carex tomentosa*), és innentől válnak uralkodóvá a rövidfüvű sztyepprétek fajai (pl. *Koeleria cristata*, vö. ***3.52. ábra***).



3.55. ábra. A fő szünkrétikus függvények terepi maximális értékeinek változása a kitettségi gradiens mentén.

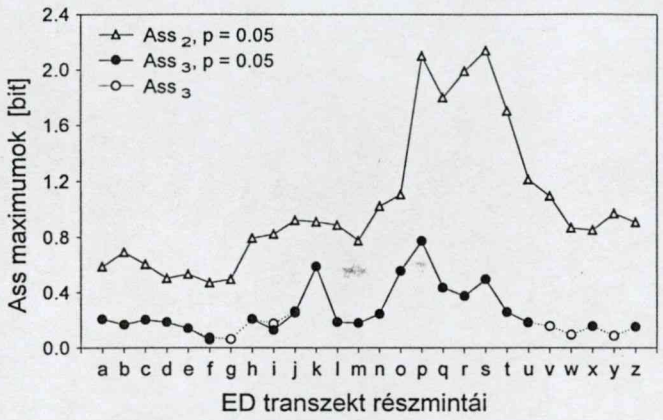
Az Ass_{max} transzekt menti viselkedése azért érdekes, mert a ***3.51.B. ábra*** alapján az értékek monoton növekedését várhattuk volna el. Mivel azonban a szervezettség nem a jósolt trend szerint változik, hanem az ÉNy-i zónában maximumon megy át, ezért ott *cönoton* jelenlétével kell számolni. A cönoton egy texturális aspektusát a ***3.2.7. fejezet*** már megmutatta, most a növényzet strukturális tulajdonságában is megnyilvánulni látszik. Az asszociátum maximumához hasonló módon változnak a *relatív asszociátum* függvények maximumai is *(3.56.A. ábra)*. A florális diverzitással standardizált $RAss_{max}$ gradiens menti legnagyobb értékét az EDp mintában éri el, ahol az Ass_{max}-nak lokális maximuma van. A lokális egyenletességre vonatkoztatott $R'Ass_{max}$ értéke pedig közvetlenül mellette, az EDr-ben nő meg ugrásszerűen, majd az ÉK-i részekhez képest valamivel magasabb szintre esik vissza a Ny-i szakaszon.



3.56. ábra. A kétféle relatív asszociátum maximális értékének (**A**), valamint a terepi asszociátumhoz és a lokális egyenletességhez tartozó karakterisztikus áreáknak (**B**) a transzekt mintáiban bekövetkező változása.

A fő szünkrétikus függvények karakterisztikus áreái nem mutatnak semmilyen trendszerű változást, kivéve a *CA(Ass)*, amely az átmenet középső szakaszán némileg a nagyobb térskála pontok felé tolódik el. A maximális szerveződés térléptéke ezek szerint az átmeneti völgyoldalon kb. 0.9 m, míg a mellékvölgyek lejtőin 0.5–0.6 m körül változik *(3.56.B. ábra)*. Ha ezeket az értékeket a két fő cönotaxon jellemző értékeivel (lásd ***3.51.D ábra***) összevetjük akkor látható, hogy a 0.9 m-es área már a délies kitettségű oldalak jellemző térléptékénél is nagyobb. Ez azt jelenti, hogy az átmenet egészen sajátos szerveződési jelleggel rendelkezik, ami mind az északias, mind a délies lejtők növényzetétől különbözik. Ez a tény ismét a cönoton meglétét erősíti. A karakterisztikus áreák között van egy, a *CA(LEv)*, amely a transzekt mentén jellegzetes változást mutat *(3.56.B. ábra)*. Értéke egészen az EDo mintáig relatíve alacsony szinten, 0.1 és 0.5 m között mozog, az 1 m-t egyik addigi mintában sem lépi át, ám az EDp-ben hirtelen megugrik, és 4 m körül állandósul. Az EDp éppen az a minta, amelyben az asszociátum függvények is egyre nagyobb értéket kezdenek felvenni.

A szervezettség mértékének két komponense, a populációs mintázatok függőségét jelentő Ass_3, és a populációk aggregáltságában megnyilvánuló Ass_2 maximuma egyaránt a terepi asszociátummal hasonló módon változik *(3.57. ábra)*. Fontos kiemelni, hogy még az $(Ass_3)_{max}$ is a legtöbb mintában szignifikáns különbséget képvisel a random elcsúsztatással kapott randomizált mintázatokhoz képest. Az átmeneti zónában pedig értéke a háromszorosát veszi fel a transzekt két végéhez képest. Látható az is, hogy míg az $(Ass_3)_{max}$ az EDk mintában lokális maximumon megy át, amit az EDp minta utáni szakaszon sem halad meg, addig az $(Ass_2)_{max}$ kiemelkedő értékeit az EDp ... EDu mintákban éri el. A két görbe közötti tartomány ezért legnagyobb az átmenet ÉNy-i zónájában, ennél kisebb a Ny-i lejtőn, és még kisebb az ÉK-i oldalon. Mindez arra mutat rá, hogy a Ny-i kitettség sztyepprétjében az erdőssztyeppréthez képest a szervezettségben nagyobb a populációk aggregált mintázatából eredő hányad. Ez összhangban áll az előző alfejezetben is említett terepi megfigyeléssel, hogy a rövidfüvű sztyepprétek foltosabbak, mint az északi kitettségű völgyoldalak növényközösségei.



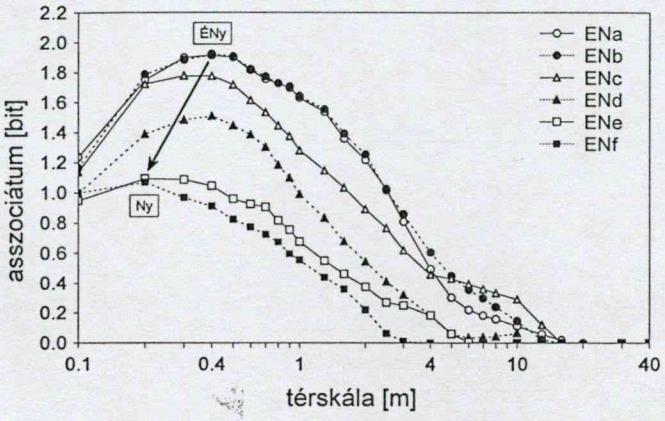
3.57. ábra. Az Ass_2 *(üres háromszög)*, az Ass_3 összes *(üres kör)*, ill. szignifikáns maximális értékének *(kitöltött kör)* változása a transzekt mentén.

A ***3.3.3. fejezet*** feltárta, hogy egyes állományok mintázati szerveződésének összehasonlítása egészen más eredményhez vezethet, ha más és más fajkészletű szub-közösségeket elemzünk (vö. ***3.30. táblázat***). Felmerül így a kérdés, hogy vajon a teljes fajkészletre vagy a „törzsfajokra" ($f > 4\%$) elvégzett számítások szerint az átmenet alacsonyabb asszociátummal jellemezhető-e, mint a gradiens két vége, vagyis megfordul-e a gradiens menti változások iránya – hasonlóan ahhoz, ahogy a két fő cönotaxon közötti eltérés is éppen az ellenkezőjére alakul át (vö. ***3.51.A–B. ábra***). A ***3.33. táblázat*** alapján a válasz nemleges, vagyis a 4%-nál nagyobb gyakoriságú fajokból álló szub-közösségek is az EDp mintában (vagy annak környékén) rendelkeznek a legnagyobb términtázati szerveződéssel. Ez az eredmény egyrészt a terepi asszociátum maximumából, másrészt az Ass_{max}-nak a random referenciára kapott $E_{CR}[Ass]_{max}$ értéktől való eltéréséből adódott. A *CA(Ass)* gradiens mentén viselkedése szintén megegyezik a leggyakoribb tíz fajra kapott trenddel (vö. ***3.55. ábra***). Eszerint a legerősebb térbeli függőségek léptéke az átmenetben némileg megnő. Összefoglalásként megállapítható, hogy az ÉK-i és Ny-i kitettség közötti gradiens mentén az ÉNy-i átmeneti szakaszon a növényzet términtázatának szerveződése fokozódik, és kissé nagyobb területegységben valósul meg.

3.33. táblázat. Az ED transzekt néhány, egymástól egyenlő távolságra levő részmintájára jellemző karakterisztikus értékek. A vizsgálat a 4%-nál nagyobb gyakoriságú fajokból álló szub-közösségekre terjedt ki. Random referencia: 99 *teljes randomizáció*.

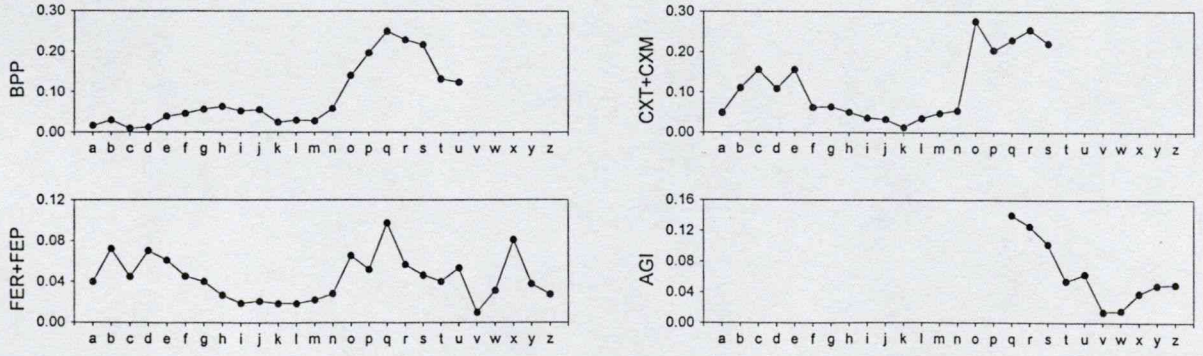
ED transzekt részmintái		EDa	EDf	EDk	EDp	EDu	EDz
Fajszám ($f > 4\%$)		19	26	28	31	29	22
Ass_{max}	[bit]	7.54	12.14	15.21	19.38	16.66	10.29
CA(Ass)	[m]	0.9	1.0	1.0	1.3	1.3	0.9
$Ass_{max} - E_{CR}[Ass]_{max}$	[bit]	1.34	– 0.04	1.38	2.49	2.37	1.78

Felmerülhet a kérdés, hogy vajon időben állandónak tekinthető-e az átmenet során bekövetkező asszociátum emelkedés. Ennek megválaszolására a két évvel később megismételt mintavétel adott lehetőséget (EN transzekt), ami azonban csak az ÉNy-i átmeneti jellegű, és a Ny-i völgyoldalt fogja át (ENa ... ENf részminta, vö. BOSNYÁK 1999). Ezt figyelembe véve a szervezettség a kitettségi gradiens mentén a korábbi megállapításoknak megfelelően alakul ebben a transzektben is, mert az *Ass* térskála szerinti maximuma ÉNy felől Ny-i irányba csökken *(3.58. ábra)*. Másrészt megfigyelhető a karakterisztikus áreák eltolódása a kisebb léptékek felé.



3.58. ábra. Az EN transzekt mintáinak 10 leggyakoribb fajából képzett szub-közösségekre jellemző *Ass* görbék a térskála függvényében. A nyíl a maximum érték eltolódását mutatja az ÉNy–Ny kitettségi gradiens mentén.

A további vizsgálatok az egyes populációknak a términtázati szervezettségben való részvételére vonatkoznak. A leggyakoribb fajok közül négyre vonatkozó maximális *teljes asszociátum*-differencia érték transzekt menti változását mutatja be a *3.59. ábra*. Az erdőssztyepprét jellegzetes fajai, így pl. a *Brachypodium pinnatum*, illetve a *Carex michelii & tomentosa* ott érik el legnagyobb $D_{SD}[TAss]_{max}$ értéküket, ahol a közösség is maximális szerveződést mutat, de ahol e fajok már visszaszorulóban vannak (lásd *3.52. ábra*). A jelenség magyarázatául a *Brachypodium*-ra nézve az alábbi hipotézis szolgálhat. A gradiensnek azon a részén, ahol neki megfelelő mikroklimatikus viszonyok uralkodnak, ott invázív viselkedése folytán uralkodóvá válik (vö. *3.2.6. fejezet*), és emiatt a gyep mintázati szerveződésében csak csekély mértékben vesz részt. Az átmenetben azonban már versenyre kelnek vele a xerofil füvek, ezért állománya visszaszorul, és eközben a többi növénnyel mintázatilag „összecsiszolódik". Kérdésként felmerülhet, hogy e fokozódó mintázati dependencia milyen irányú asszociáltságoknak köszönhető elsősorban. Az erre irányuló vizsgálatok szerint az átmenet ÉNy-i szakaszában a *Brachypodium* pozitív és negatív kapcsolatokkal egyaránt rendelkezik. Az *Agropyron intermedium* hasonlóan viselkedik, mint a *Brachypodium*, de a Ny-i oldal felől húzódik az átmenetbe, és mutat fokozottabb részvételt a szerveződésben *(3.59. ábra)*. A *Festuca rupicola & pseudovina* több részmintában is relatíve nagy értéket ér el, a legnagyobbat azonban az EDp-ben.



3.59. ábra. Néhány faj $D_{SD}[TAss]_{max}$ értékének változása az ED transzekt mentén. Nullmodell: 99 *SD*. Minden értéket feltüntettem, nem csak a szignifikánsakat.

3.3.5. A TÉRMINTÁZAT VÁLTOZÁSA DEGRADÁLÓDÁS FOLYAMÁN

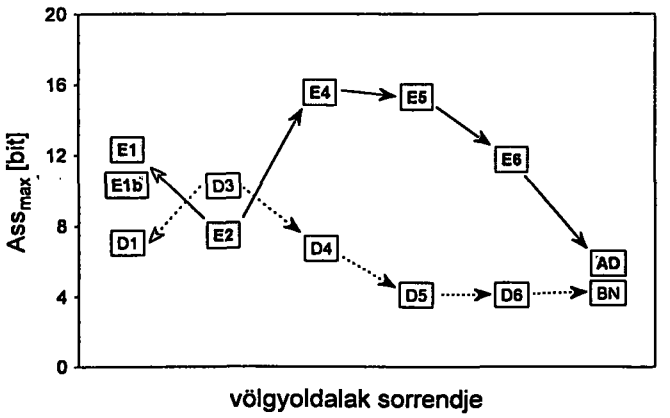
Mint azt a *3.2.5. fejezet* bemutatta, a belsőbárándi löszgyepek degradálódása során a társulások florisztikai átalakulásai jellegzetesek és jól értelmezhetők, viszont a texturális paraméterek közül csak egyesek mutatnak trendszerű változást (pl. összborítás, összfajszám, *3.32.* és *3.33. ábra*). Kérdés ezek után az, hogy a legelési nyomás erősödése nyomon követhető-e a gyepek strukturális paramétereiben? Mivel a szándék ellenére a mintavételre kijelölt terület egy részét a mintavétel évében leégették (D1, E1 minta), ezért a legelés hatásán kívül az égetés okozta átalakulásokra is figyelemmel kell lenni. A kisléptékű mintázatelemzés eredményeit a módszer érzékenységénél fogva sokkal erősebben érintheti ez az aktuális hatás, mint például a florisztikai vizsgálatokat, hiszen a flóra átalakulásában a legeltetés hosszabb távú hatása játszik nagyobb szerepet – feltételezve, hogy az égetés hasonló gyakoriságával lehet számolni mindegyik legeltetett völgyoldalon. Mivel a szukcesszióhoz képest a legelési gradiens mentén kisebb változások várhatók, ezért a ritka fajok műtermék okozó hatása erőteljesebben jelentkezhet. Ezt elkerülendő a teljes fajkészletű mintákat nem elemeztem, csak a 4%-ot meghaladó gyakoriságú populációkból, illetve a 10 leggyakoribb fajból álló szub-közösségeket tanulmányoztam.

A strukturális elemzéseket megelőzően annak ellenőrzése végett, hogy a *3.2.5.2. fejezet* által feltárt florisztikai változások a transzektes mintákra is érvényesek-e, a *3.34. táblázatban* foglaltam össze az északias kitettségű völgyoldalak állományainak florisztikai sajátosságait – a mikrokvadrátos minták 4%-nál gyakoribb fajokra redukált szub-közösségei felhasználásával. Megállapítható, hogy a fő trendek megegyeznek a cönológiai felvételek alapján kapottakkal, vagyis a legelés-taposás okozta degradálódás során északias kitettségben a fajszám maximumon megy át (vö. *3.33. ábra*), az erdei és erdőssztyepp elemek aránya csökken (vö. *3.29.B. ábra*), ugyancsak csökken a nyugatias elterjedésű, illetve a ritka és közepes regionális gyakoriságú fajok aránya (vö. *3.30 ábra*). Emellett tapasztalható, hogy az *A* cönotaxont elkülönítő *„A"-koalíció* fajai is csökkenő mennyiségben vannak jelen az egyre degradáltabb állományokban.

3.34. táblázat. Az északias völgyoldalak 4%-nál gyakoribb fajokat tartalmazó mintáinak florisztikai jellegű attribútumai. Az egyes fajcsoportok definíciója: koalíciók: *3.15. ábra*, regionális preferenciák: *3.1.5. fejezet*, erdőssztyepp jelleg: HORVÁTH *et al.* (1995) és SIMON (1992) alapján.

Mikrokvadrátos minta		E1	E1b	E2	E4	E5	E6	AD
Fajszám (f > 4%)		25	24	20	28	30	24	15
Erdőssztyepp és erdei fajok aránya	[%]	28.0	29.2	40.0	10.7	13.3	4.2	0.0
Nyugatias elterjedésű fajok aránya	[%]	28.0	20.8	20.0	14.3	20.0	8.3	0.0
Regionálisan nem gyakori fajok aránya	[%]	56.0	54.2	45.0	35.7	36.7	20.8	6.7
„A"-koalícóhoz tartozó fajok aránya	[%]	64.0	66.7	70.0	46.4	40.0	29.2	26.7

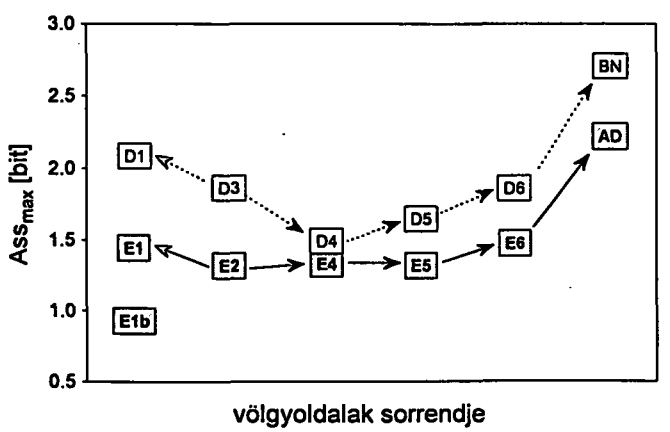
A redukált fajszámú szub-közösségek jellemző Ass_{max} értékeit a *3.60. ábra* diagramja mutatja be. A törzsfajokból ($f > 4\%$) álló mintázatok a degradálódás eltérő hatását mutatják az északias és a délies kitettségű oldalakon. Az északias lejtők esetén a legkevésbé háborgatott E2 állomány majdnem a legalacsonyabb szerveződéssel rendelkezik. Akár az égetés, akár a legeltetés nagyobb asszociátum kialakulását eredményezi. Az égetést követő második évben megismételt mintavétel (E1b) alapján a társulás regenerálódására következtethetünk, mert az asszociátum érték közelít az E2 értéke felé. Enyhe legeltetésnél (E4) a szerveződés eléri a legmagasabb értékét, amely a legeltetés intenzitásának erősödésével (E5–E6) lassan csökken (vö. KÖSZLER 1999). A legerősebben degradált AD állomány mintázati szerveződése azonban „összeomlani" látszik, mert az Ass_{max} értéke itt a legalacsonyabb. A délies oldalakon eltérő, lényegében éppen ellentétes a változás. A legnagyobb térbeli dependenciával a D3 állomány mintázata rendelkezik. Az asszociátum az égetés (D1) és a legeltetés következtében (D4) egyaránt csökken. A legkisebb értékek az intenzíven legeltetett D5 és D6 gyepben mérhetők. Hozzájuk képest némileg növekszik az Ass_{max} a legdegradáltabb BN minta esetén *(3.60. ábra)*.



3.60. ábra. A 4%-nál gyakoribb fajokból álló minták maximális asszociátum értéke a völgyoldalak sorrendje szerint a kétféle kitettségben. A *kitöltött fejű nyilak* a fokozódó legeltetés, az *üres nyilak* az égetés irányába mutatnak.

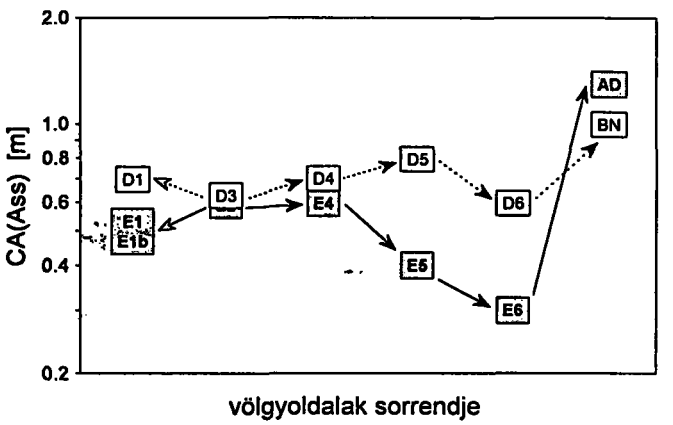
A tapasztalt trendek magyarázatára az alábbiak szolgálhatnak. Mivel az erdőssztyepprétek potenciális erdőterületek helyén alakultak ki, az abiotikus faktorok eredendően erdő létrejöttét is lehetővé tennék. Ha azonban különböző tényezők ezt megakadályozzák (legeltetés, égetés), de csak mérsékelt behatás éri a termőhelyet, akkor a *Brachypodium pinnatum* inváziója következhet be (E1). Ha ez a faj eluralkodik, akkor a közösség szerveződése csökken (E2). Ha növekszik a diszturbáció (legeltetés, égetés, taposás), közvetlen és közvetett okok miatt is visszaszorul a *Brachypodium* dominanciája. Eközben a mikroklíma megváltozik, szélsőségesebbé válik, és a jellemző erdőssztyepp fajok jelentős része eltűnik. Közben azonban növekszik a megmaradó és az újonnan beépülő fajok közötti kölcsönös függőség, de a fajkészlet alapvetően átalakul (E4, E5). Ezt az állapotot a mérsékelt legeltetés fenntarthatja. Ha azonban tovább nő a diszturbáció intenzitása, a szerveződés összeomlik, és jelentős fajszámesést tapasztalunk (AD). A délies kitettségben ellenben klímazonális pusztagyepek tenyésznek, amelyek az adott, mesterséges behatások nélküli feltételekhez alkalmazkodtak, és hosszú távon is fennmaradhatnak (D1 és D3 minta). Ha ezeket egyre erősödő diszturbáció éri (D5, D6, BN), akkor egyrészt texturálisan egyszerűsödnek (vö. *3.2.5.3. fejezet*), másrészt a mintázati szerveződés is kezd szétesni. Hasonló trendet tapasztalt BARTHA *et al.* (1997a).

Lényegesen megváltoznak a trendek, ha a mintáknak csak az első tíz populációjára végezzük el a számításokat *(3.61. ábra)*. Az északias lejtőkön minden esetben alacsonyabb Ass_{max} értékek közel párhuzamosan változnak a déliekre jellemző értékekkel. Az égetés közvetlen hatása a szervezettség gyenge növekedését eredményezi. Valószínűleg a *Brachypodium* inváziójával ($f = 354 \rightarrow 454$) függ össze, hogy az E1 oldalon az égetés után két évvel az asszociátum csökken. A délies oldalakon a legeltetés intenzitásával eleinte csökken, majd egyre fokozottabb mértékben nő a szervezettség. Az északias lejtők növényzetében hasonló a trend: a degradálódás a mintázati függőségek erősödével jár együtt. A legnagyobb Ass_{max} értékekkel tehát a legjobban degradálódott állományok szub-közösségei rendelkeznek! Ez a megfigyelés összhangban van OBORNY *et al.* (ap. OBORNY 2000) eredményével, miszerint a löszgyep zavartabb állományaiban erősebb interspecifikus kapcsolatok mérhetők.



3.61. ábra. A 10 leggyakoribb fajból álló szub-közösségek maximális asszociátum értékei a völgyoldalak sorrendje szerint a kétféle kitettségben. A *kitöltött fejű nyilak* a fokozódó legeltetés, az *üres nyilak* az égetés irányába mutatnak.

A $D_{SR}[Ass]_{max}$ alakulása az egyes mintákban hasonló az Ass_{max}-hoz. A különbség annyi, hogy a délies kitettségű oldalak értékei közelebb állnak egymáshoz, csak a BN mintáé lóg ki. Tehát az *SR* random referenciához képest is a két legdegradáltabb állomány mutatja a legnagyobb szervezettséget. A random elcsúsztatás esetén az a legfőbb különbség, hogy az AD már nem rendelkezik olyan kiugró *Ass*-differencia értékkel, bár az északias lejtők mindegyikét felülmúlja. A BN ekkor is a legnagyobb mintázati szervezettséget mutatja. A két erősen leromlott állomány karakterisztikus áreáiban is kiugró értékekkel bír. Nagyobbak az asszociátum maximumához tartozó térléptékeik ***(3.62. ábra)***, és a karakterisztikus intervallum szélessége *(wCIV)* is. Mindez azt jelenti, hogy bár a leggyakoribb fajok erősebb mintázati dependenciával rendelkeznek, ez nagyobb területegységben következik be. A teljes randomizációs nullmodellhez képest vizsgálva a szerveződést, szintén a BN és az AD állományban mutatkozik a legnagyobb Ass_{max}-differencia értékek, meghatározott fajszámú szub-közösségek esetén. Ráadásul fennáll, hogy görbéik a szakadópartok görbéivel megegyező meredekségűek ***(3.47.C. ábra)***.



3.62. ábra. A 10 leggyakoribb fajból álló szub-közösségek maximális asszociátum értékeihez tartozó karakterisztikus areák a völgyoldalak sorrendje szerint a kétféle kitettségben. A *kitöltött fejű nyilak* a fokozódó legeltetés, az *üres nyilak* az égetés irányába mutatnak.

Összességében megállapítható, hogy a törzsfajok vonatkozásában intenzív zavarást feltételezve a löszgyep degradálódása is felfogható úgy, mint egyfajta „abnormális", fordított irányú szukcesszió (vö. JUHÁSZ-NAGY 1986, ***1.4.2. fejezet***). A közösség fajainak többségét tekintve látható, hogy a degradálódás során végig az északias lejtők gyepjei szervezettebbek (vö. ***3.3.3. fejezet***). Ugyanakkor bennük tapasztalható a leromlás során bekövetkező nagyobb florisztikai, fiziognómiai változás (lásd ***3.2.5.2. fejezet***). Ebből arra lehet következtetni, hogy az erős mintázati szerveződés nem akadályozza meg a fajok cseréjét. Vagyis: a mintázati függőségek mindig egy adott fajkészlet esetén válhatnak erőteljessé, elsősorban akkor, ha ezt a külső körülmények lehetővé teszik. Hosszú távon, ha megfelelő a mikroklíma, az esetleges invádor fajok lehetőségei korlátozottak, és nem túl erős a zavarás, akkor mintázatilag jól összehangolt növénytársulás jön létre. Ha a körülmények rosszabbra fordulnak, a relatíve erős térbeli függőségek ellenére a fajcserék megtörténnek. A mintázati függőségek mögött tehát nem mindig állnak olyan mechanizmusok, amelyek a fajok megtartását lehetővé tennék. Ezért, ha például az északias kitettségű lejtőt „közepes erősségű" legeltetés éri, akkor különböző okoknál fogva (nagyrészt a termőhely szárazodása miatt) lejátszódnak a fajcserék, és az újabb fajkészletből áll össze egy relatíve még mindig jól szervezett társulás. Ha ezt még erősebb diszturbáció éri, akkor már fajok tűnhetnek el, és a leggyakoribb fajok között jön létre a mintázati szerveződés jelentősebb része.

Mint kiderült, bár a mintázati függőség relatíve erős akár az északias, akár a délies kitettségű völgyoldalakon, ettől függetlenül bizonyos fajok a társulásból eltűnnek. Felmerül a kérdés, hogy vajon nem éppen azok a fajok esnek-e ki a közösségből, amelyeknek a mintázati szerveződésben való részvételük eleve kisebb a többiekénél? Ha a fajcsoportok szintjén keressük a választ, akkor a ***3.32.*** és a ***3.34. táblázat*** összevetése alapján nemmel kell felelnünk. Látható ugyanis, hogy bár mind a négy vizsgált fajcsoport (erdőssztyepp, nyugatias elterjedésű, regionálisan ritka, „A"-koalíció) részvételi aránya jelentősen megváltozik a degradálódás során (vö. ***3.34. táblázat***), e fajcsoportok fajainak karakterisztikus diakrétikus értékei nem térnek el szignifikánsan az ellenkező jellegű fajcsoporthoz tartozó fajokétól (vö. ***3.32. táblázat***). Összességében tekintve a jellegzetesen viselkedő fajcsoportok fajait, azok eltűnése tehát nincs összefüggésben a mintázati szervezettségben való részvételükkel.

3.4. AZ EREDMÉNYEK ÖSSZEGZŐ DISZKUSSZIÓJA

Ebben a fejezetben foglalom össze a különböző térléptékű mintázatok vizsgálata során kapott azon eredményeket, amelyek egymásra vonatkoztatva a lösznövényzet vizsgált jelenségeinek átfogó értelmezését lehetővé teszik. Itt tekintem át azokat a főbb szempontokat (koncepciókat, hipotéziseket, verbális modelleket), amelyek a feltárt mintázati sajátosságok egy részét általánosabb szünbiológiai keretek közé illesztik. Ennek értelmében az első hat alfejezet a gyeptípusok szerveződését, az egyes fajkészletek kialakulását, a cönoton problémakört, a szukcesszióval és a degradációval kapcsolatos elképzeléseket, valamint a fajok adott léptékű viselkedéseinek összehasonlítását tárgyalja. A hetedik alrész kitekintés a mintázatelemzés általános lehetőségei felé. Végül a nyolcadik alfejezetben kap helyet azoknak a következtetéseknek a bemutatása, amelyek természetvédelmi jelentőséggel bírnak.

3.4.1. MAKROCÖNOLÓGIAI SZERVEZŐDÉS A GYEPTÍPUSOK ALAPJÁN

A hazai fátlan löszvegetáció makrocönológiai léptékben nem egységes, hanem többé-kevésbé jól meghatározott típusok jelölhetők ki benne. Ezek a cönotaxonok fiziognómiai alapon, domináns és fidélis fajaik szerint, sokváltozós módszerekkel és a koalíciós rendezéssel különíthetők el egymástól. Mindez a saját kutatások eredményei alapján is igazolódott *(3.2.1. fejezet)*, de az irodalomból ismert eredmények is alátámasztják (lásd pl. ZÓLYOMI 1958; VIRÁGH – FEKETE 1984; TÓTH 1988; ZÓLYOMI – FEKETE 1994; FEKETE – VIRÁGH 1997; FEKETE *et al.* 1998). A gyepek elkülönülésének hátterében általában szukcessziós folyamat (vö. FEKETE 1992) vagy degradálódás áll (vö. VIRÁGH – FEKETE 1984; TÓTH 1988; ZÓLYOMI – FEKETE 1994), de az így kialakult típusok az égtáji kitettség szerint tovább differenciálódnak (vö. *3.9. és 3.10. táblázat*). Az északias (főleg É–ÉK-i) és délies (D–DNy-i) kitettségű völgyoldalak egymástól határozottan elkülönülő két cönotaxonja (*A* és *B*-típus) a legtöbb völgyrendszerben rendszeresen megjelenik (lásd pl. *2.1 táblázat*: xerofil sztyepprét és erdőssztyepprét előfordulásai). A gyeptípusok különböző háttértényezőkkel (mikroklimatikus adottságokkal, a talaj vízgazdálkodási jellemével) általában megfelelően kapcsolatba hozhatók (*3.2.2. fejezet*, vö. ZÓLYOMI – FEKETE 1994). Ezen kívül a főbb cönotaxonok többnyire határozott makrocönológiai karakterrel, a releváns texturális attribútumok (pl. fajszám, koordináltság, diverzitás) eltérő értékeivel rendelkeznek (lásd *3.2.3. fejezet*; VIRÁGH – FEKETE 1984; HOCHSTRASSER 1995). Mindezek alapján kijelenthető, hogy a löszvegetáció cönotaxonjai makrocönológiai léptékben és értelemben *szerveződnek*.

A fentiek alapján a „társulás-elképzelés" (community-unit concept) további megerősítést nyert, természetesen nem a Zürrich-Montpellier-i értelemben. Az *1.3.2. fejezet* végén a társulás fogalmának operatívabbá tétele végett feltett kérdések többségére a feltárt jelenségek köréből példaként az alábbi válaszok adhatók (vö. JUHÁSZ-NAGY 1986; FEKETE 1995):

[1] Az *A* cönotaxon a Belsőbárándi völgyrendszer északias kitettségű völgyoldalain jelenik meg, a délies kitettségben pedig a *B* cönotaxont találjuk *(3.22. ábra)*.

[2] A cönológiailag azonos viselkedésű fajokból álló két koalíció összborításának állapotterében a mintavételi egységeket képviselő pontok aggregálódnak, így az állományok két csoportja közötti átmenet ebben a térben diszkontinuus *(3.16 ábra)*.

[3] Az egyes cönotaxonok rendelkeznek saját fajokkal *(3.13. táblázat)*, és a regionális elterjedésben különböző fajcsoportok köréből eltérő arányban fogadnak be fajokat *(3.15. táblázat)*.

[5] A cönotaxonok térbeli repetíciójának sikere, tehát a cönológiai koordináltság bizonyos esetekben jelentős, így az *Aa'*-típusban megközelíti a maximumot (0.927 az 1.0-hoz képest, *3.13. táblázat*).

[6] Az *Aa* cönotaxon abiotikus háttértényezőkhöz való kötődése erős, amit kifejez a mintáinak a meredekség – kitettség poláris diagramon megfigyelhető aggregálódása *(3.23. ábra)*.

Mivel az *Aa* cönotaxon (és az őt magába foglaló *A* gyeptípus) többféle szempontból elkülönül a többi vegetációs nodumtól (***3.20.***, ***3.23.***, ***3.51. ábra***; ***3.9.*** és ***3.14. táblázat***), cönológiai koordináltsága pedig relatíve jelentős (vö. ***3.13. táblázat***), ezért „méltó" arra, hogy cönotaxonómiai nevet kapjon, és így a löszpusztagyepek klasszikus asszociációjától (*Salvio – Festucetum rupicolae*, ZÓLYOMI 1958) elkülönítsük. Az *Euphorbio pannonici – Brachypodietum* névvel illethető *Aa* cönotaxon legfontosabb megkülönböztető bélyegei (részben a ***3.9. táblázat*** és a ***7.4.1. melléklet*** alapján):

- zárt, többszintű, széleslevelű pázsitfüvek és kétszikűek által uralt társulás, amely a löszvölgyek északias (főleg ÉK-i) kitettségű, meredek (20–40°), kevésbé zavart lejtőin jelenik meg;
- a 4 m^2-re eső átlagos fajszám 30 körüli;
- domináns a *Brachypodium pinnatum* (átlagosan 40-50%-os, de gyakran nagyobb borítással);
- átlagosan 4%-ot meghaladó borítású a *Festuca rupicola, Euphorbia pannonica, Salvia pratensis*;
- jellemző az erdei–erdőssztyepp elemek tömeges előfordulása (pl. *Anthericum ramosum, Anemone sylvestris, Peucedanum cervaria, Campanula bononiensis, Chrysanthemum corymbosum, Nepeta pannonica, Trifolium alpestre, Dictamnus albus, Ranunculus polyanthemos, Cytisus ratisbonensis, Vincetoxicum hirundinaria, Campanula persicifolia, Hypochoeris maculata, Orchis purpurea*);
- legalább 40% konstanciával jelentkezik a *Peucedanum alsaticum, Betonica officinalis, Phleum phleoides, Seseli annuum, Inula hirta, Carex tomentosa* vagy *C. michelii.*

A ***3.2.1.*** és ***1.3.1. fejezet*** alapján az asszociáció a *Cirsio – Brachypodion* csoportba tartozik (KLIKA – HADAC 1944; SOÓ 1964; BORHIDI 1993; KOVÁCS 1995; VARGA– V. SIPOS 1999), az azon belül leírt asszociációktól a kollin–montán fajok kisebb arányában (kb. 5%), és bizonyos löszfajok (pl. *Ajuga laxmannii, Euphorbia pannonica, Taraxacum serotinum, Viola ambigua*) meglétében különbözik (vö. V. SIPOS – VARGA 1997, VARGA *et al.* 2000; SCHMOTZER – VOJTKÓ 1997a; VOJTKÓ 1998; KOVÁCS 1994). A Gödöllői-dombvidékről leírt *Brachypodium*-os gyepek a mezőföldiekhez hasonlóan az *Euphorbio pannonici – Brachypodietum* asszociációhoz tartozhatnak (vö. FEKETE *et al.* 1998).

A ***3.2.4. fejezet*** végén bemutatott eredmények alapján láthatóvá vált (vö. ***3.26. ábra***), hogy a többféle szempontból (borítási viszonyok, fiziognómia, makrocönológiai attribútumok alapján) jól elkülönülő gyeptípusokhoz tartozó konkrét gyepállományok *flórája* erősebben függ attól, hogy a Mezőföld mely régiójában helyezkedik el, mint attól, hogy mely típushoz tatozik. Úgy tűnik, hogy a típusok meghatározott geomorfológiai és mikro–mezoklimatikus viszonyok között törvényszerűen kialakulnak, függetlenül a regionális helyzettől, azonban fajaikat a biogeográfiailag rendelkezésre álló lokális flórából válogatják ki, így az azonos típushoz tartozó állományok florisztikailag jelentősen eltérnek egymástól. Az állítás megfordítva még izgalmasabban emeli ki a lényeget: mivel egy-egy állomány fajkészlete a környéken rendelkezésre álló fajokból (total species pool) tevődik össze, ez lesz a fajkészlet legerősebb, egyben legnagyobb léptékű meghatározó faktora, ugyanakkor az állományok az adott lokális flóra (geographical species pool) felhasználásával bármely biogeográfiai szituációban *törvényszerűen bizonyos típusokká alakulnak*, amelyeket a kisebb tér- és időléptékű tényezők határoznak meg (ecological és actual species pool, BELYEA – LANCASTER 1999).

3.4.2. A FAJKÉSZLET ÉS A CÖNOLÓGIAI SZERVEZŐDÉS ÖSSZEFÜGGÉSEI

A társulások szerveződésének alapproblémája megfogalmazható úgy, hogy a *nagyobb skálán kínálat ⇨ kisebb skálán aktuális fajkészlet* folyamat közben bekövetkező válogatás az, ami túlmutat az egyes populációk önálló létén (áttekintést ad OBORNY 2000). Ha az abiotikus kényszereken kívül a közösség maga is válogat, az egyértelműen utal a koegzisztenciális törvények (szabályok) meglétére. A konkrét mechanizmusok feltárása kizárólag szünmorfológiai keretek között, kísérletes vizsgálatok mellőzésével persze nem lehetséges (vö. GOLDBERG 1994, 1998). Ugyanakkor arra a kérdésre, hogy *mi válogat?*, a mezőföldi löszvegetáció viszonylatában, részben a saját eredmények alapján felvethető néhány lehetőség ***(3.6. táblázat)***. A lehetséges meghatározó faktorokat a következőkben úgy mutatom be, mint amelyek a különböző típusú potenciális fajkészleteket (*total, geographical, habitat,* illetve *ecological species pool*, KELT *et al.* 1995) a nagyobb alaphalmazokból leszűkítik ***(3.35. táblázat)***.

3.35. táblázat. A mezőföldi löszvegetáció különböző fajkészleteit meghatározó tényezők. A részletes magyarázatot, és a terminusok forrásait lásd a szövegben.

alaphalmaz	*leszűkített részhalmaz*	*szelektáló hatás*	*megfigyelt mintázat*	*referencia*
Kárpát-medence flórája	Mezőföld löszflórája	erdőssztyepp klíma, jelentős szubmediterrán és kontinentális befolyással	a mezőföldi löszflóra sajátos flóraelem és cönoszisztematikai kategória spektruma	3.4. ábra, 3.5. ábra, 3.1. táblázat
Mezőföld löszflórája: total species pool	geographical species pool	propagulumforrás a peremi domb- és hegyvidékeken és klimatikus gradiens (source–sink dinamika)	ÉNy és DNy felől K-i irányban flóragradiens: az erdei–erdőssztyepp és a kollin–montán fajok aránya csökken	3.8. ábra, 3.5. táblázat
		populációk túlélése (maradvány típusú regionális dinamika)	jelentős számú erdei és erdőssztyepp lágyszárú faj a gyepekben	3.5. ábra, 3.14. táblázat
		cönológiai tehetetlenség holisztikus értelemben	az erdei–erdőssztyepp fajok csoportjának jelentős részvétele a termintázati szervezettségben	3.32. táblázat
		löszvölgyek izolációja (metapopulációs dinamika)	a terület–fajszám hatványfüggvény szerinti kapcsolata	3.2. ábra
	habitat species pool	a lösz alapkőzet fizikai tulajdonságai (réteg-vastagság, homokfrakció mennyisége)	specialista fajok megjelenése „sziklás" vagy savanyú talajú pannon homokkövön, vagy homokrétegeken	3.6. táblázat
		lösz geomorfológiája	szakadópartok félsivatagi növényzete	3.27. táblázat
			északias és délies kitettségű völgyoldalak növényzetének differenciálódása	3.10. táblázat, 3.23., 3.42., 3.45., 3.53. ábra
			völgyalj hatására mezofil fajok	3.6. táblázat
		sztyeppesedési folyamat a legelési, taposási zavarás által	degradációs gradiens megmutatkozása florisztikai és makrocönológiai jellemzőkben	3.34. táblázat 3.29., 3.30., 3.32., 3.33. ábra
geographical species pool és habitat species pool	ecological species pool	(a két alaphalmaz közös része)	az azonos cönotaxonhoz tartozó állományok florisztikailag jelentősen eltérnek egymástól	3.26. ábra
ecological species pool	actual species pool	*Brachypodium pinnatum* inváziója, erős kompetíciós nyomása	kis térléptékben csökken a fajszám, valamint az erdei–erdőssztyepp fajok aránya	3.36. ábra, 3.21. táblázat
		pozitív visszacsatolási folyamatok	az északias és délies kitettség gyepjeinek erős divergenciája	3.34. ábra
		a fajkészlet adaptációja és szelekciója az alapvetően kétféle (északias és délies) kitettséghez	a kétféle kitettségben a fajok komprimáltsága csökken, az átmenetben pedig megnő a fajszám és a fajtelítettség is	3.43. ábra, 3.53. ábra
		a társulás önszerveződése az abiotikus stressz enyhülése során	értékében nő, térléptékben csökken a fajkombinációk sokfélesége és a mintázati szervezettség	3.50. ábra
			a szervezettség magasabb foka egyre több faj bevonásával valósulhat csak meg	3.47.C. ábra

[1] A *total species pool* kialakításakor a döntően erdőssztyepp klíma a jelentős szubmediterrán és kontinentális befolyással együtt a jellemző fajok többségének mezőföldi elterjedését eredményezi. Az erdei és erdőssztyepp fajok, valamint a szubmediterrán flóraelemek jelentős aránya alapján a tájegység flórája az Alföld más régióinak löszflórájától jól megkülönböztethető (lásd ***3.1. táblázat***; ZÓLYOMI 1958; TÓTH 1988; MOLNÁR 1992; ZÓLYOMI – FEKETE 1994).

[2] A *geographical species pool* létrejöttét meghatározó lehetséges flóravándorlási mozzanatok egyik megnyilvánulása az a feltárt *flóragradiens*, amely az erdei és erdőssztyepp elemekre, valamint a kollin–montán fajokra áll fenn *(3.1.4. fejezet: 3.8. és 3.9. ábra)*. Ennek megfelelően a potenciális fajkészlet a Mezőföld középhegységekhez és dombvidékekhez közeli ÉNy-i és DNy-i részein az adott fajok szempontjából gazdagabb. Ennek többek között az a következménye, hogy az erdőssztyepprétek (*A* cönotaxon) a tájegység keleti peremein már jóval kevesebb olyan fajból tudnak felépülni, amelyek pedig rájuk jellemzőnek tekinthetők *(3.14., 3.15. táblázat)*. A mezőföldi flóragradiensek párhuzamba állíthatók azzal, amely a középhegységi és alföldi sztyeppfajok arányában nyilvánul meg a Gödöllői-dombvidék löszén (ZÓLYOMI – FEKETE 1994), és azzal is amelyet a Duna–Tisza közének homoki flórájában mutattak ki (FEKETE *et al.* 1999). Mindhárom tájegységben a makroklimatikus gradiensek mellett a propagulumforrások távolsága az, ami az adott regionális mintázatot kialakítja.

A *geographical species pool* megítélésében a fajoknak nemcsak a *terjedési*, hanem az adott élőhelyen való *fennmaradási* képességeit is figyelembe kell venni (vö. ERIKSSON 1989; AGUIAR – SALA 1994). Utóbbinak akkor van nagy szerepe, ha a vizsgált térségben földtörténeti–evolúciós időtávlaton belül az adott flóra létére kedvező és kedvezőtlen (pl. erdőirtás, legeltetés) időszakok váltották egymást (vö. MATLACK 1994). A mezőföldi löszgyepekben az erdei–erdőssztyepp lágyszárú fajok jelentős száma szorul magyarázatra (vö. *3.5. ábra*, *3.14. táblázat*), főleg azokban a térségekben, amelyekben az erdők bizonyíthatóan már évszázadok óta hiányoznak (lásd *3.3. ábra*). Úgy tűnik, hogy bár a fennmaradásban az egyéni populációs sajátosságok játsszák a döntő szerepet (*maradvány* típusú regionális dinamika a *metapopulációs* és a *source-sink* dinamika mellett, vö. ERIKSSON 1996; LEVINS 1970; HANSKI – GILPIN 1991; GOTELLI – KELLY 1993; PULLIAM 1988), de ezeken túlmenően – holisztikus megközelítésben – a BOROS (1958) által felvetett *cönológiai tehetetlenség* is egyfajta operatív értelmet nyerhet. Kimutatható ugyanis, hogy az erdei és erdőssztyepp fajok csoportjának a társulás términtázati szervezettségében való részvétele összességében nem különbözik a közösség más fajaiétól (lásd *3.32. táblázat*).

[3] A *habitat species pool* létrejöttét eredményező tényezők *(„környezeti tényezők")* közül említhető a lösz alapkőzet némely sajátossága, így a löszréteg vastagsága (ha vékony, akkor kibukkan alóla a pannon üledék – megjelenik a *Globularia punctata*), a szemcseméret-összetétel, ami a talaj kötöttségére van hatással (vö. *Astragalus dasyanthus* előfordulása: HORVÁTH 1997b, *3.1.5. fejezet*). A lösz geomorfológiája jelentős mértékben befolyásolja a mikroklimatikus és edafikus paramétereket, ekképpen a potenciális fajkészletet is. A szakadópartok félsivatagi-sivatagi körülményeket teremtenek (PÓCS 1999), de az északias vagy délies égtáji kitettség is differenciáló erejű (lásd *3.10. táblázat*, vö. ZÓLYOMI – FEKETE 1994). A völgyaljhoz, ezzel együtt a talajvízszinthez való relatív közelség több mezofil növény számára nyújt életlehetőséget (pl. *Senecio doria, Thalictrum lucidum, Orchis* spp.).

A *habitat species pool*-t kialakító tényezők közül a mezőföldi gyepek esetén fontos szerepet kap a *mikroklíma* (állományklíma), amely a különböző kitettségű völgyoldalakon az egyébként is átmeneti jellegű makroklíma hatását kellően elnyomva jelentős eltérést okoz a vegetáció cönológiai karakterében (*3.2.2. fejezet*, vö. FEKETE 1995). Az, hogy ez a hatás „kellő" erősségű, meglehetősen viszonylagosnak tűnhet, ha meggondoljuk, hogy 3 cm mélyen a talajban a hőmérséklet különbség átlaga még napsütéses nyári napon is 1°C alatt marad a szembenálló völgyoldalak között (lásd *3.24. ábra*). Emellett, az északias lejtőkön tenyésző állományok jóval humidabb körülményeinek létrejöttében *pozitív visszacsatolási folyamatok* is feltételezhetők (*3.34. ábra*). Ezek a folyamatok vezethetnek el a vegetációs típusok jelentős divergenciájához, amely a texturális különbözőségen túl a az abiotikus paraméterek (pl. a talaj humusz-, illetve nedvességtartalmának) eltérésében is jelentkezik (vö. *3.12. táblázat*). A pozitív visszacsatolások léte arra is figyelmeztet, hogy a mikroklimatikus és talajtani tényezőket még egy gyeptársulás esetén sem szabad mechanikusan csak a makroklimatikus, geológiai és geomorfológiai adottságokból levezetni, mert ezek az „abiotikus" környezeti tényezők jelentősen módosulhatnak a lágyszárú növényzet fiziognómiai szerkezete miatt (a fás- és lágyszárú vegetáció állományklímájának összevetésére példa JAKUCS 1968; ALTBÄCKER 1998). A „környezeti tényezők", és így a *habitat species pool* megítélése tehát körültekintést igényel.

A legelésben, taposásban vagy égetésben megnyilvánuló diszturbáció a populációk kompetíciós viszonyainak átalakításán kívül a talaj vízgazdálkodásának leromlását okozza, ezáltal a „környezeti tényezők" közé sorolható (vö. ZÓLYOMI – FEKETE 1994). A zavarás erősödése az erdei–erdőssztyepp, a regionálisan ritka és nyugatias elterjedésű fajok életlehetőségeit csökkenti *(3.29. és 3.30. ábra)*.

[4] A *geographical species pool* és a *habitat species pool* részhalmaza az *ecological species pool* (KELT *et al.* 1995; BELYEA – LANCASTER 1999), amely az adott helyen azokat a fajokat jelenti, amelyekből egy adott állomány fajkészlete származhat. (Az *ecological species pool*-lal közel azonos értelemben használják a *regional species pool* terminust, vö. PÄRTEL *et al.* 1996; DUPRÉ 2000.) Az adott állományban aktuálisan megfigyelhető fajok halmaza (*actual species pool*, PÄRTEL *et al.* 1996; BELYEA – LANCASTER 1999; *community species pool*, ZOBEL *et al.* 1998) az *ecological species pool* alaphalmazból a közösségen belüli dinamikák, populációs interakciók következtében szelektálódik ki (vö. ZOBEL 1992). Ennek a kiválogatódásnak egyik látható eredménye az, hogy az erdőssztyepprét állományban a *Brachypodium pinnatum* terjedésével együtt kis (1 m^2 vagy annál kisebb) térléptékben szignifikánsan csökken a fajok száma, és csökken a vizsgált gyeptípusra egyébként jellemző erdei és erdőssztyepp fajok aránya is ***(3.21. táblázat)***.

A fajkészletre ható kényszer mikrocönológia léptékében kiegészül a fajkombinációk (florulák) szelekciójával (JUHÁSZ-NAGY 1972a, 1979; OBORNY 2000). Az *aktuális fajkészleten* belül a florulák kiválogatódását előidéző társulásszervező mechanizmusok, a belső közösségi dinamikák meglétére közvetetten utalnak a kisléptékű términtázatban megfigyelhető dependenciák (vö. pl. BARTHA *et al.* 1998a). Például a primer szukcesszió során az abiotikus kényszerek csökkenésével együtt nő, de a lehetőségekhez (az *LD*-hez) képest csökken a komplexitás *(FD)*, ezért erősödik a populációk közötti kölcsönös és többszörös térbeli dependencia (az ***Ass*, *3.50. ábra***). A mintázati szervezettséget kifejező asszociátum értéke minden vizsgált löszgyep állományban relatíve jelentős mértékűnek adódott, sőt a randomizált mintázatokhoz képest is a legtöbb esetben szignifikáns eltérést mutatott ***(3.51.C. ábra)***. A közösségen belüli dinamikák eredménye az is, hogy a kitettségi gradiens mentén a várt monoton trenddel ellentétben a fajszám maximumon megy át, s ez a texturális alapon elkülönített cönotaxonok átmeneti zónájában következik be ***(3.43. ábra)***.

3.4.3. MIKROKLIMATIKUS GRADIENS – CÖNOKLIN – CÖNOTON – ÖKOTON

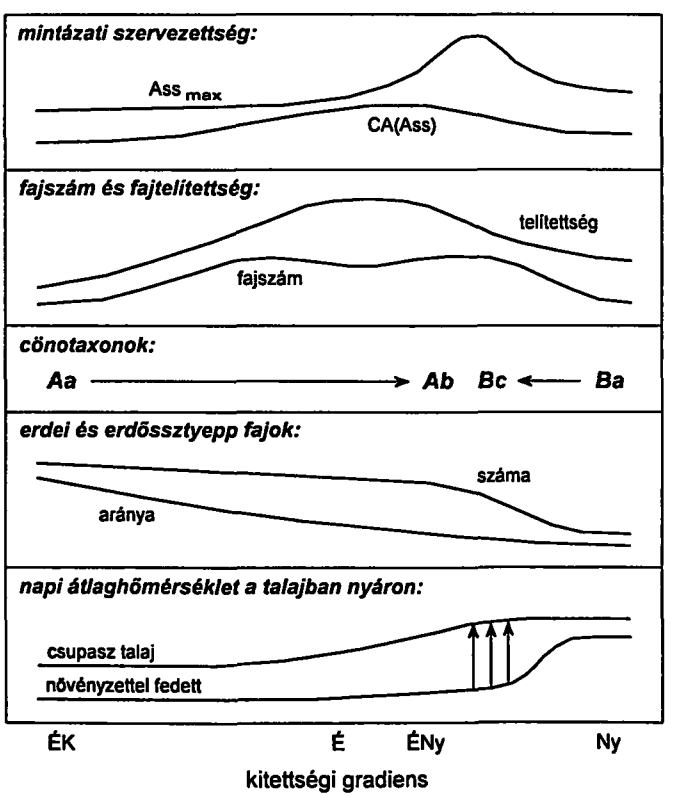
A lösz változatos geomorfológiája megteremti a lehetőségét többféle cönoklin kialakulásának, amelyek autökológiai, és térben értelmezett szündinamikai kísérletként is kiaknázhatók (ZÓLYOMI – FEKETE 1994). Edafikus gradiens figyelhető meg a völgyalj–völgyperem között, mikroklimatikus a völgyhajlatokban. A mikroklíma-gradiens a saját mérések szerint pl. abban áll, hogy a *csupasz* talaj 3 cm mély rétegében nyáron mért napi átlaghőmérséklet az É–ÉK-i kitettségű völgyoldal 23°C körüli értékéből a DNy-i kitettség felé fokozatosan 24°C-ba megy át ***(3.11. táblázat)***. A gradiens mentén bizonyos fajok szegregálódnak: megtalálhatók közöttük az északias és a délies kitettséghez kötődők, de olyanok is, amelyek a kettő közötti átmenetet részesítik előnyben, vagy éppen azt kerülik ***(3.45. és 3.52. ábra)***. A populációk elrendeződése mellett megfigyelhető a két fő cönotaxon (az *Euphorbio pannonici – Brachypodietum* és a *Salvio – Festucetum rupicolae* asszociáció) állományának egymást váltása ***(3.22. táblázat)***, valamint a – borítási, illetve gyakorisági viszonyokat képviselő – textúrák viszonylag éles elkülönülése ***(3.42. és 3.53. ábra)***. Mivel a két cönotaxonnak mind a makro-, mind a mikrocönológiai attribútumai ismertek ***(3.13. és 3.14. táblázat, 3.51. ábra)***, e változóknak a cönoklin mentén való folyamatos átmenetét, monoton megváltozását várjuk. A tények viszont azt mutatják, hogy bár vannak valóban monoton viselkedő paraméterek (pl. az erdei–erdőssztyepp fajok arányának csökkenése, vö. ***3.44. ábra***), ugyanakkor több texturális (pl. fajszám, egyenletesség, fajtelítettség, koordináltság) és strukturális attribútum (pl. az asszociátum, vagy az Ass_{max} térléptéke) az átmenetben maximum vagy minimum értéket ér el ***(3.43., 3.54., 3.55. és 3.56. ábra, 3.23. táblázat)***. Az ekképpen kimutatott cönoton léte egyértelmű bizonyíték arra, hogy a növénytársulás organizálódik, önmaga is *viselkedik*. A kapott eredmények értelmezése többféle aspektusból lehetséges.

[1] A cönotonban megemelkedő *fajszám* ***(3.43. ábra)*** megfelel annak az elvárásnak, miszerint a különböző közösségek érintkező zónájában mindkét fajkészletre jellemző elemek jelen lehetnek, sőt, rajtuk kívül újabb fajok tűnhetnek fel (vö. pl. MÉSZÁROS *et al.* 1981; ZÓLYOMI 1987; BRUNET *et al.* 2000).

[2] A sztyeppesedésre érzékeny *erdei és erdőssztyepp fajok* számának és arányának monoton változása jelzi, hogy a mikroklímában is folyamatos átmenet áll fenn *(3.44. ábra)*. Számuk azonban az átmenet után hirtelen csökken le (lásd *3.23. táblázat*), hasonlóan a *Brachypodium* gyakoriságának látványos zuhanásához *(3.52. ábra)*, és (az utóbbival összefüggésben) a textúrák éles elkülönüléséhez *(3.53. ábra)*. Ezek a hirtelen váltások arra utalnak, hogy a növényzet nélküli lejtőkön a kitettségi gradiens mentén egyenletesen változó mikroklíma a növényzetben abrupttá válik. Ennek hátterében a korábbiakban már említett *pozitív visszacsatolási folyamatok* állhatnak (vö. *3.34. ábra*), amelyek a mikroklimatikus paraméterek és a növényzet bifurkációjához vezethetnek. A rendszer e viselkedésére valószínűleg *katasztrófa-elméleti* megközelítéssel kereshető magyarázat (lásd THOM 1972; POSTON – STEWART 1985; TÓTHMÉRÉSZ 1985).

[3] A fenti – egyelőre hipotetikus elemeket is tartalmazó – oknyomozással a *cönotonnak* (mint fenetikumnak, *indikátumnak*) a hátterében álló *ökoton* (mint ható ágens, *indikandum*) részben tetten érhető (vö. JUHÁSZ-NAGY – VIDA 1978; JUHÁSZ-NAGY 1986). Eszerint az ökoton jelen esetben azzal a „feszültséggel" is kifejezhető, amely valamely releváns mikroklimatikus paraméterben (pl. napi átlaghőmérsékletben) mért különbségként a csupasz talajfelszín és a növényzettel borított talaj között a kitettségi gradiens mentén fennáll *(3.63. ábra)*. Az ökoton ennél valószínűleg több (vö. *indikátor-dilemma*, JUHÁSZ-NAGY 1986); a mikroklímában való kifejeződése azonban szemléletessé teheti.

[4] Mivel az erdőssztyepp- és a így a sztyeppzóna a Kárpát-medencében éri el elterjedésének nyugati határát, a keleti térségekben még egységes közösségben élő, a kontinentális sztyeppklímához adaptálódott növényfajok hazánkban – főleg a szubmediterrán hatás alatt álló területeken – a részben eltérő körülményekre cönológiai viselkedésük megváltozásával reagálnak (MOLNÁR – KUN 2000). A löszgyepek számos faját az élőhelyi (pl. kitettségi) adottságok kisebb-nagyobb eltérései érzékenyen érintik, így a különböző (pl. mikroklimatikus) feltételek esetén más és más kombinációjukat találjuk – amint azt az értekezésben bemutatott gradiens is jól mutatja. Ebből következőleg, ZÓLYOMI – FEKETE (1994) feltételezése alapján azt várhatjuk, hogy az alapvetően kétféle (északias és délies) kitettséghez adaptálódott kétféle cönotaxon fajainak *komprimáltsága* csökken. A hipotézis itt megerősítést nyert, mert az átmenetben, ahol a két fajkészlet találkozik, mind az egységnyi területre eső fajszám, mind pedig a gyakorisági értékek összegével kifejezett fajtelítettség értéke megnő *(3.43. és 3.53. ábra)*, vagyis a „tiszta" állomány-foltokhoz képest a komprimáltság erősebbé válik.



3.63. ábra. A belsőbárándi mintaterületen vizsgált kitettségi gradiens mentén fennálló mikroklimatikus, fajkészletbeli, texturális és strukturális paraméterek változásának sematikus diagramjai. A növényzettel fedett talajra vonatkozó hőmérsékleti profil csak hipotetikus, az erdei és erdőssztyepp fajok számának változása alapján következtettem rá. A két hőmérsékleti görbe közötti maximális különbségre a nyilak utalnak, amelyek egyúttal az ökoton gradiens menti helyzetét is jelzik.

[5] BAGI (1997) klasszikus cönológiai felvételek fajainak ordinációs elemzésével, a populációk korrelációs kapcsolatainak vonatkozásában mutatta ki két cönotaxonhoz (az *Agrostio – Caricetum distantis plantaginetosum* és *poetosum* szubasszociációjához) tartozó állomány átmenetének egyfajta strukturáltságát és önállóságát. A cönoton *önállósága* az általam vizsgált esetben is igazolható azáltal, hogy a két fő cönotaxon érintkezésénél a gradiens két végéről induló két jellemző altípus (***Aa*** és ***Ba***) két újabb altípusba (***Ab***-be, illetve ***Bc***-be) megy át egy rövid szakaszon ***(3.63. ábra, 3.22. táblázat)***. A cönoton önállóságának strukturális alapon való kimutatása jelen esetben azonban a koegzisztenciális viszonyokat érzékenyen letapogató információstatisztikai módszerek bevetésével vált egyértelművé.

[6] A cönotonban megemelkedő *términtázati szervezettség* mind a törzsfajokból ($f > 4\%$), mind pedig a leggyakoribb 10 fajból álló szub-közösségekre fennáll ***(3.54. ábra, 3.33. táblázat)***. Ugyanúgy igaz a terepi, mint a relatív asszociátum értékekre, és a random referenciákra vonatkoztatott eltérésre is ***(3.55. és 3.56. ábra)***. Ezek szerint a közösségi mintázat térbeli dependenciái minden vonatkozásban erősödnek. Ebből arra a következtetésre juthatunk, hogy a kétféle, egymással „összeszokott" fajokból álló közösség találkozási (valójában „ütközési") zónájában, ahol a populációk jelentős része (így az állományalkotó és jellemző fajok többsége) szuboptimális helyzetben van, a populációk közötti – akár pozitív, akár negatív – interakciók intenzívebbé válnak. Az ekképp felerősödött, közösségi ökológiai értelemben vett egyfajta *populációs aktivitást* tükrözi a términtázat szervezettebbé válása.

3.4.4 PRIMER SZUKCESSZIÓ

A löszvegetáció primer szukcessziója során bekövetkező florisztikai, texturális és fiziognómiai változások többnyire dokumentáltak (ZÓLYOMI 1958, 1967; FEKETE 1992; ZÓLYOMI – FEKETE 1994). A lágyszárú stádiumokra vonatkozó ismereteket mikrocönológiai léptékű strukturális sajátosságokkal kiegészítendő, a mintázati szerveződést információstatisztikai módszerekkel elemeztem. Indirekt módon közelítettem a szukcessziót: a mérséklődő meredekségű (70° → 15°) löszfelszínen kialakuló közösségeket vizsgáltam. Az eredmények így a löszpartok pionír edényes közösségeitől *(Agropyro – Kochietum)*, a meredek lejtők *Bothriochloa* gyepjén keresztül, a kevésbé meredek völgyoldalak zárt pusztagyepéig *(Salvio – Festucetum rupicolae)* tartó sorra vonatkoznak – délies kitettség, és relatíve gyenge antropogén zavarás mellett. A löszvegetáció szukcessziójának különböző léptékű sajátosságait egymásra vonatkoztatva, többféle szempont kiemelésével az alábbiakban foglalhatjuk össze.

[1] Mint ahogy a mérsékelt övben általánosan jellemző, a Kárpát-medencei lösz alapkőzeten végbemenő *biotikus* szukcesszió is jelentős mértékben összefonódik a *szekuláris* szukcesszióval (vö. ZÓLYOMI 1958; JÁRAI-KOMLÓDI M. 1966; BORHIDI 1985; ZÓLYOMI – FEKETE 1994). A szukcessziós stádiumokat az eltérő meredekségű löszoldalak vegetációja alapján rekonstruálhatjuk (vö. ZÓLYOMI 1958; BOROS 1959; ZÓLYOMI – FEKETE 1994). Ezek az indirekt vizsgálatok valójában mindig az eltérő erősségű *abiotikus kényszerek* hatására vonatkoznak, és csak eléggé egyszerűsített módon írják le az egyébként igen összetett szukcessziós történéseket. A fajok számára a stressz elsősorban a rendelkezésre álló csapadék mennyisége, és az erózió mértéke szerint változik (vö. PÓCS 1999).

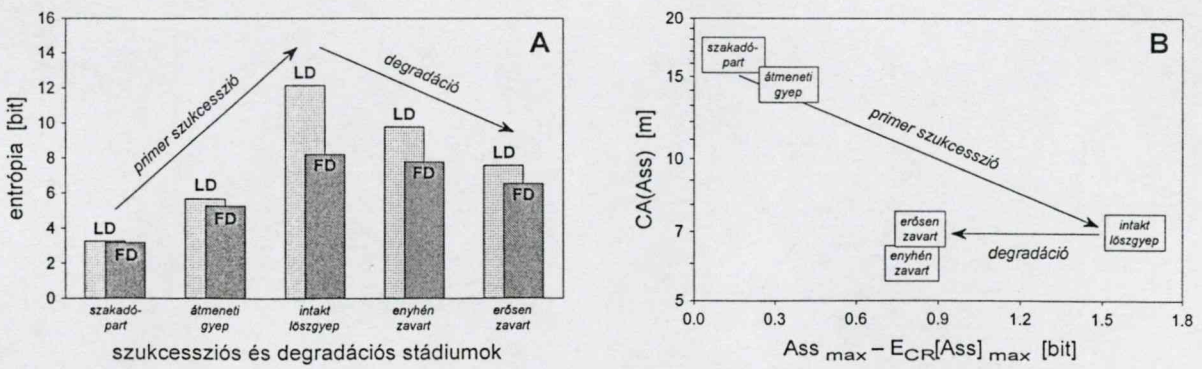
[2] A makrocönológiai eredmények alapján a lösz szeriesz *determináltsága* (irányítottsága) tűnik ki, különösképpen a lágyszárú közösségek esetén (FEKETE 1992; ZÓLYOMI – FEKETE 1994). Ez az irányítottság jelentős részben a talaj és a vegetációs textúra egymásra pozitív hatású, párhuzamos fejlődésével magyarázható (FEKETE 1992). Emellett az egyre zártabb közösségek egyre erősebb términtázati szervezettséget mutatnak ***(3.50.A. ábra)***: löszgyep *strukturálisan* is fejlődik.

[3] A ritka fajok elhagyásával ($f \geq 10\%$) kapott szub-közösségek esetén a szukcesszió során nemcsak a *szervezettség* terepi értéke, hanem a randomizált mintázatokra vonatkozó eltérése is egyre nő, emellett a legtöbb esetben szignifikáns ***(3.29. táblázat)***. Ebből az a következtetés vonható le, hogy a términtázati szerveződés a texturális kényszereken kívül is létrejön, és a társulás fejlődésével egyre nagyobb értékeket ér el. A mintázatok fokozódó szerveződését jelentős részben a populációk nem-random (aggregált diszpergáltságú) mintázatai okozzák, ehhez képest az egyes populációs mintázatok egymáshoz képest nem-random elhelyezkedése relatíve egyre kisebb jelentőségű ***(3.29. táblázat)***.

[4] A mintázati szervezettség egyre kisebb térléptékekben éri el maximumát *(3.50.B. ábra)*. Ez a trend nemcsak a terepi mintázatokra igaz (ekkor pusztán a texturális különbségekből is fakadhatna), de fennáll a terepi *CA(Ass)* és a random – pl. $CA(E_{CR}[Ass])$ – értékek közötti különbségekre is (vö. ***3.29. táblázat***). Mindebből közvetetten a populációs interakciók erősödésére következtethetünk (vö. SZOLLÁT – BARTHA 1991), ami arra utal, hogy a pionír stádiumok főként abiotikusan stresszeltek (ez a szukcesszió allogén szakasza), míg a későbbi, autogén szakasz során a biotikus meghatározottság erősödik (vö. FEKETE 1985, 1992).

[5] A szukcesszió pionír stádiumainak szervezettsége a közösség nagy részét kitevő néhány faj esetén nagyobb, mint amit megegyező számú és hasonló frekvencia-eloszlású, a későbbi szukcessziós stádiumból kiválasztott faj közössége képes elérni *(3.47.C. és 3.49. ábra)*. Ugyanakkor a szakadópart erősebb szervezettsége nagyobb térléptékben valósul meg *(3.49. ábra)*, ami az előbbi bekezdésben leírt eredménnyel koherens sajátosság.

[6] A löszvegetáció primer szukcessziója során lezajló mintázati szerveződésre vonatkozó saját eredmények (heterogenitás, komplexitás, szervezettség nő, karakterisztikus térlépték csökken) összhangban állnak az eltérő alapkőzetek primer vagy szekunder szukcessziós trendjeivel (BARTHA 1990, 1993; BARTHA *et al.* 1997b, 1998a; MARGÓCZI 1995). A leírt állapot-transzformációk egyfajta általánosítására szolgálhat a szukcesszió *termodinamikai megközelítése* (BRUELISAUER *et al.* 1996). Bár úgy tűnhet, hogy a belső organizációt és komplexitást növelő biológiai fejlődési folyamatok (pl. egyedfejlődés, filogenezis, szukcesszió) ellentétben állnak a *termodinamika II. törvényével*, ami zárt rendszerek entrópiájának szükségszerű időbeni növekedését, és a rendezettség csökkenését mondja ki, azonban az ellentmondás csak látszólagos. Nemcsak azért, mert az élet legtöbb, magán energiát átáramoltató megnyilvánulási formája alapvetően a *nyílt* rendszerekhez sorolható, hanem azért is, mert az élő rendszerek fejlődése során ugyanúgy növekszik az a *potenciális* rendezetlenséget leíró H_{max} entrópia, amelyet a rendszer az őt alkotó *egyre több komponens* véletlenszerű „elrendeződése" esetén maximálisan elérhetne. Az élő rendszer fokozódó szervezettsége nem a H_{max} csökkenésével, hanem a H_{max}, és a rendszerben *aktuálisan megvalósuló* entrópia (H_{real}) közti különbség növelésével kapcsolatos, vagyis $„rend" = H_{max} - H_{real}$ (LANDSBERG 1984; BROOKS – WILEY 1984). Mindez a növényközösségek términtázatára úgy érvényes, hogy a H_{max} nem más, mint a populációk lokális entrópiáinak összege, az *LD*; a H_{real} pedig a populációk többszörösen egymásra vonatkozó feltételes entrópiájának az aktuális értéke, az *FD*. Mint a ***3.64.A. ábrán*** látható, a szukcesszió során az *LD* valóban növekszik, s bár nő az *FD* is, a kettő közötti különbség (az *Ass*) szintén nő; s ez a különbség éppen a términtázat szervezettségét mutatja meg. Ráadásul, a szukcesszió során a szervezettség akkor is növekszik, ha a texturális kényszereket a mintázatból kiiktatjuk *(3.64.B. ábra)*. A növénytársulások szukcessziója ezek szerint lényegében ugyanaz a folyamat (más biológiai fejlődési folyamatokkal együtt), mint a magukon energiát átáramoltató disszipatív struktúrák *önszerveződése* (vö. PRIGOGINE 1955, 1980). A szukcesszió tehát determinisztikus, irányított folyamat. A szervezettség szükségszerű növekedése jelenti azt a holisztikus keretet, amelybe a redukcionista alapon vizsgálható populációs mechanizmusoknak be kell illeszkedni (vö. BRUELISAUER *et al.* 1996).



3.64. ábra. A délies kitettségű lejtők legalább 10%-os gyakoriságú fajokból álló szub-közösségeinek egyes csoportjaira (stádiumaira) jellemző LD_{max} és FD_{max} értékek átlagai (**A**), illetve a stádiumok helye az asszociátum-differencia és az Ass_{max}-hoz tartozó karakterisztikus área állapotterében (**B**).

3.4.5. A LÖSZGYEPEK DEGRADÁLÓDÁSA

A löszgyepek degradálódásának és szekunder szukcessziójának a *makrocönológiai* történéseit több tanulmány tárgyalja (lásd pl. VIRÁGH – FEKETE 1984; TÓTH 1988; ZÓLYOMI – FEKETE 1994; HOCHSTRASSER 1995; FEKETE – VIRÁGH 1997; FEKETE *et al.* 1998; FEKETE *et al.* 2000). A texturális és florisztikai elemzéseken kívül rendelkezésre áll néhány *mikrocönológiai* léptékű, a términtázati szervezettségre vonatkozó vizsgálat eredménye is (HOCHSTRASSER 1995; VIRÁGH – BARTHA 1998a, 1998b; BARTHA *et al.* 1998b). Az értekezés degradálódásra vonatkozó vizsgálati (kísérleti) szituációja abban más az idézett dolgozatokéhoz képest, hogy a degradációs gradiens során feltételezhetően csak egyetlen paraméter változik: a legeltetés intenzitása. Ennek hatását adott florisztikai egységben, két cönotaxon összehasonlításával elemeztem. Ez a kísérleti elrendezés annyiban bonyolódott, hogy nem várt módon az égetés rövid távú hatásával is számolni kellett. A különböző léptékű (makro- és mikrocönológiai) vizsgálatok eredményei az alábbi szempontok szerint foglalhatók össze.

[1] A leromlás során a vizsgált fontosabb *florisztikai* paraméterek a két fő cönotaxon esetén nagyrészt megegyező trend szerint (bár részben eltérő mértékben) változnak:

- a gyomjellegű és társulásközömbös fajok aránya növekszik ***(3.29.A. ábra)***;
- az erdei és erdőssztyepp elemek száma csökken ***(3.29.B. ábra)***;
- a regionálisan ritka, illetve nyugatias elterjedésű fajok aránya szintén csökken ***(3.30. ábra)***.

A *texturális* és *strukturális* attribútumok tekintetében a kétféle cönotaxon (eredendő különbségeiken kívül) nagyrészt eltér, mégpedig a degradálódás során a következők szerint:

- az ***A***-típusban az összborítás, a ***B***-típusban a fajszám csökken szignifikánsan ***(3.32. és 3.33. ábra)***;
- a cönológiai koordináltság az ***A*** cönotaxon esetén fokozatosan csökken, míg a ***B*** esetén ilyen trend nem mutatható ki ***(3.19. táblázat)***;
- a diverzitás a sztyepprétben ***(B)*** csökken, az erdőssztyepprétben ***(A)*** maximumon megy át;
- a törzsfajokból ($f \geq 4\%$) álló szub-közösségek esetén a mintázati szervezettség délies kitettségben (***B***-típus) csökken, északias kitettségben (***A***-típus) maximumon megy át ***(3.60. ábra)***.

Utóbbi három pontban az égetést az enyhe legeltetési diszturbációhoz hasonló hatásúnak tekintjük, vagy a leégetett 1. mellékvölgyet kihagyva csak a legeltetés hatását értelmezzük.

[2] Az előző bekezdés alapján is levonható az a következtetés, hogy az *égetés* hatása különböző mértékben jelentkezik az egyes léptékek és paraméterek szerint. Mikrocönológiai léptékben látható a legerősebb hatás, mégpedig a 10%-nál gyakoribb fajokból álló szub-közösségek vonatkozásában; az égetés a szervezettséget ez esetben a legerősebben legeltetett gyephez hasonló mértékűvé csökkenti – a ***3.64. ábra*** „erősen zavart" kategóriájába a D6, BN és a D1 minta tartozik. A 4%-nál gyakoribb populációkat tartalmazó szub-közösségek asszociátum értékében az égetés úgy mutatkozik meg, mint egy relatíve gyenge legeltetés (vö. ***3.60. ábra***). Szintén kevésbé intenzív a hatása a legeltetés vizsgált fokozataihoz képest, amennyiben a texturális sajátosságokat vizsgáljuk ***(3.19. táblázat)***. Ugyanakkor a fajkészletre már nincs lényeges befolyással, mert a legelési gradiens mentén a florisztikai jellegű változások monoton növekvőnek vagy csökkenőnek tűnnek ***(3.29. és 3.30. ábra)***. Mindez akkor válik jól értelmezhetővé, ha relatíve ritkán jelentkező, fajok eltűnését vagy cseréjét még nem eredményező égetéssel számolunk, amely hatása ezek szerint főleg kisebb léptékekben mutatható ki.

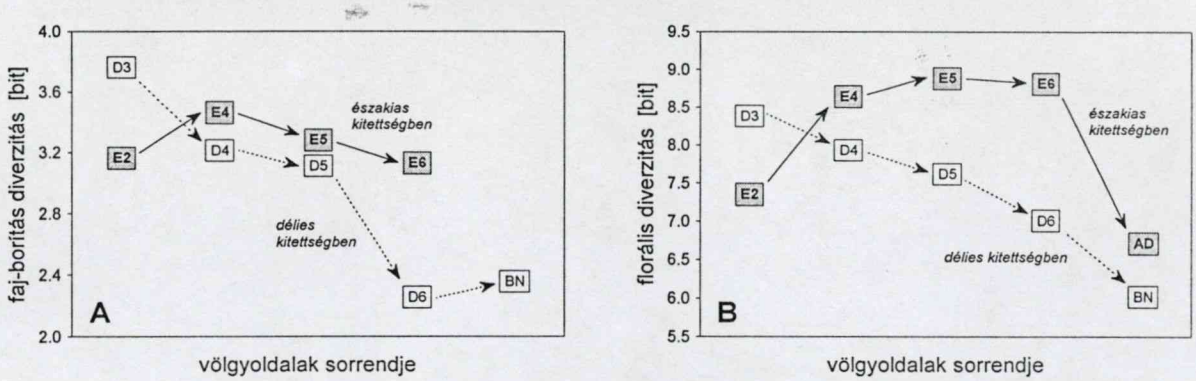
[3] A fentiekből kitűnik, hogy egy bizonyos „intenzitású" égetés egy meghatározott erősségű legeltetéshez hasonló jellegű fenetikai változást okoz a növényzet cönológiai állapotában, vagyis az adott mértékű kétféle hatás következtében fellépő *degradálódás* hasonló mintázat-transzformációval írható le. Az *általános indikáció elvének* értelmében (JUHÁSZ-NAGY 1979, 1986) ebből a mögöttes folyamat, a *degradáció* hasonló jellegére következtethetünk a kétféle esetben. A hasonlóság egyik fő tényezője a termőhely szárazodása lehet (vö. ZÓLYOMI – FEKETE 1994; NAGY *et al.* 1994).

[4] A talajtani paraméterekkel kvalitatíve kimutatott legelési gradiens intenzitásának változását nem lehetett konkrét értékekkel megadni. A diszturbáció erőssége *abszolút* mértékkel pusztán ezért sem fejezhető ki, másrészt azért sem (és ez már a diszturbáció kvantifikálásával kapcsolatos általános problémákhoz tartozik, vö. PICKETT – WHITE 1985; WILSON 1990; VIRÁGH 1991; PADISÁK 1994; 1998; BARTHA 2000), mert a kétféle kitettségben különbözőképpen jelentkezik – az [1] bekezdés ezt

kellően demonstrálta. A diszturbáció intenzitásának abszolút kalibrálása helyett azonban adódik egy lehetőség: a két cönotaxon sajátosságainak megváltozását egymásra vonatkoztatva *relatíve* mérjük. Ami ekképpen szembetűnő, az többek között tehát az, hogy a diszturbáció (vizsgált tartományon belül értelmezett) „közepes" erőssége másként jelentkezik az északias, és másként a délies kitettségben.

[5] A *közepes diszturbancia elmélet* (intermediate disturbance hypothesis, CONNELL 1978) alapján várható trend jól megfigyelhető az északias kitettségű gyeptípus esetén ***(3.65. ábra)***. Akár a faj–borítás (texturális) diverzitás, akár a florális diverzitás változását követjük nyomon, a vizsgált zavarási tartományon belül a zavarás–diverzitás összefüggés unimodális jellegével lehet számolni. Ettől eltérően, a délies kitettségű völgyoldalak növényzetének mind a kétféle diverzitása a legelési gradiens vizsgált tartományán belül csökkenő tendenciát mutat. A „közepes" erősségű diszturbáció ebben az esetben nem érhető tetten ***(3.65. ábra)***. A kétféle gyep eltérő viselkedése jól értelmezhető, ha a délies lejtők erősebben felmelegedő talajainak az északiakhoz képest rosszabb vízgazdálkodását úgy tekintjük, mint ami felerősíti a legelés okozta, szintén a talaj szárazodásával kapcsolatos hatást.

A közepes diszturbancia elmélettel kapcsolatban fontos megemlíteni, hogy különbség adódik a két diverzitási változó között a közepes diszturbációt jelentő degradáltsági stádium relatív helyében: a faj-borítás diverzitás esetén az E4, a florális diverzitás esetén az E5 minta rendelkezik a maximális értékkel. Másrészt a D6–BN minta relációja is eltérően alakul ***(3.65.A–B. ábra)***. A florális diverzitás relevanciája mellett több érv szól, mint a „hagyományos" faj–abundancia diverzitási mutatók mellett. Ezek közül az egyik legfontosabb, hogy az *FD* a fajok texturális viszonyain túl érzékeny a mintázati paraméterekre is (pl. foltosság), míg utóbbiakat ez nem befolyásolja (vö. BARTHA *et al.* 1997a).



3.65. ábra. A faj–borítás diverzitás (**A**), illetve a florális diverzitás változása a völgyoldalak sorrendje szerint a kétféle kitettségben (**B**). Utóbbi esetben az elemzés alapjául a legalább 10%-os gyakoriságú fajokból álló szub-közösségek szolgáltak, de a trendek hasonlóak a többi szub-közösség alapján is. Az **A** diagram értékei a ***3.19. táblázatból*** származnak.

[6] Részben a közepes diszturbancia elmélettel, másrészt a két fő cönotaxon eltérő eredetével függ össze az, hogy az északias kitettségű oldalak mintázati *szervezettsége* eltérően alakul a délies lejtőkhöz képest ***(3.60. ábra)***. Mivel az erdőssztyepprétek az erdőirtások következtében terjedtek el, ezért termőhelyük potenciálisan a cserjésedés–erdősödés felé halad. A folyamat első stádiumában a *Brachypodium pinnatum* dominánssá válhat, és akár 70%-ot meghaladó borítást, 90%-os gyakoriságot is elérhet (E2 minta), ezért a gyep komplexitása és szervezettsége csökken (vö. ***3.21. táblázat***). A mérsékelt legeltetés viszont a faj visszaszorításán keresztül valamivel több növényfaj megjelenését és kisléptékű mintázati beilleszkedését eredményezheti.

[7] Általánosságban érvényes, hogy a degradálódás során a mintázati szerveződésben *ellentétes* folyamatok játszódnak le a *primer szukcesszióhoz képest*. Ez az állítás teljes egészében azonban csak a délies kitettségű löszlejtők gyepjére igaz, az *A* cönotaxon esetén csak a „közepesnél" intenzívebb legeltetést követően áll fenn. A degradáció *abnormális szukcesszióként* történő értelmezése (JUHÁSZ-NAGY 1986) az előbbi feltétellel együtt a löszvegetációra tehát az alábbiak szerint pontosítható:

- a közösség törzsfajaira ($f > 4\%$) nézve csökken az *LD*, de kisebb arányban csökken az *FD*, ezért csökken a mintázati szervezettség ***(3.64.A. ábra)***;
- a random referenciákhoz képest asszociátum-differencia is csökken ***(3.64.B. ábra)***;

- a degradált stádiumok fajszám–asszociátum görbéinek meredeksége hasonló a pionír stádiumok görbéinek meredekségéhez *(3.47.C. ábra)*;
- előbbivel összefüggésben: a szervezettség magasabb foka egyre inkább „áttevődik" a gyakoriság szerint elöl álló néhány (pl. 10) faj körére *(3.61.ábra)*;
- a szervezettség karakterisztikus *léptéke*, a *CA(Ass)* a legdegradáltabb állományokban határozottan megemelkedik, akármelyik szub-közösség típust vizsgáljuk (vö. *3.62.ábra*). Megjegyzendő, hogy a legerősebben leromlott mintákat (BN, AD) degradáltságban közvetlenül megelőző állományokig (D6, E6) ez a trend nem áll fenn, sőt, éppen az ellenkezője igaz (vö. *3.64.B. ábra*).

Összességében megállapítható, hogy a términtázat *karakterisztikus értékeit* tekintve a degradálódás felfogható úgy, mint „fordított irányú" szukcesszió, a *karakterisztikus lépték* szempontjából azonban a megfelelés csak részleges.

[8] A degradálódás során a löszgyepek términtázatában végbemenő szervezettségi változások lehetséges (egyszerűsített) magyarázata részben termodinamikai, anyag- és energiaforgalmi, illetve szünfiziológiai alapokon együttesen történhet, az alábbiak szerint:

- feltételezzük, hogy adott háttértényezők mellett a növényközösség a lehetőség szerinti legnagyobb strukturális szervezettség elérése felé törekszik – a nyílt rendszer önszerveződésének megfelelően (vö. LANDSBERG 1984; BROOKS – WILEY 1984; BRUELISAUER 1996);
- a szervezettség (relatív entrópia) annál nagyobb lehet, minél nagyobb a rendszer komponenseinek (populációinak) száma (vö. SHANNON – WEAVER 1986);
- az önszerveződés annál nagyobb fokot érhet el, minél nagyobb a rendszerben áramoltatott energia mennyisége (vö. PRIGOGINE 1955, 1980; MOROWITZ 1968; ULANOWICZ 1986);
- a növényközösségbe beépülő energia (a nettó CO_2 asszimilációval együtt) annál nagyobb (telítési szintig), minél nagyobb a föld feletti zöld biomassza (vö. TUBA *et al.* 1998);
- a biomassza csökken, amennyiben erősödik a szárazság okozta stressz (vö. pl. FEKETE 1981);
- a taposás miatt bekövetkező talajtömörödés és erózió szárazodással jár együtt (NAGY *et al.* 1994);
- a legelés összetett hatása részben (pl. a délies kitettségű völgyoldalakon) a fajszám csökkenésében jelentkezhet *(3.33. ábra)*, részben (északias kitettségben) a biomassza (összborítás) csökkenését eredményezheti (*3.32. ábra*; vö. ZÓLYOMI – FEKETE 1994).

A fenti folyamatokat ok-okozati rendszerbe állítva a szervezettségnek a legeltetés erősödése során bekövetkező csökkenésének egyféle magyarázata adható meg. További, alapvető feladatot jelent a legelési intenzitás pontosabb kalibrálása, hatásának finomabb felbontású nyomon követése.

3.4.6. A FAJOK KÜLÖNBÖZŐ LÉPTÉKŰ VISELKEDÉSEINEK ÖSSZEHASONLÍTÁSA

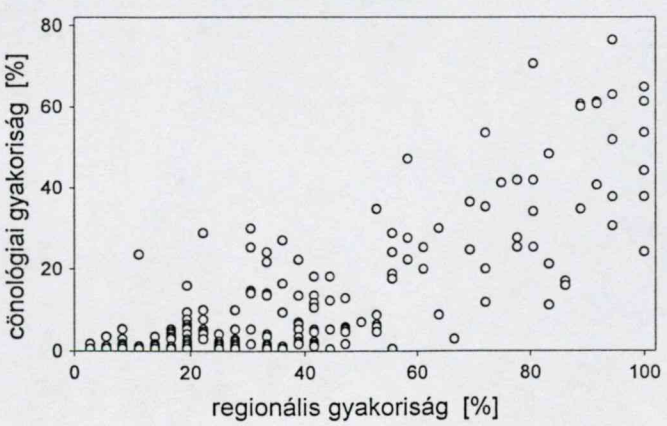
Mivel a fajok különböző léptékű (regionális, makro- és mikrocönológiai) viselkedési formái az alkalmazkodás más és más szintjére jellemzőek (néhány példát az *Előszóban* mutattam be), ezért az egyes preferencia-típusok között csak akkor várható el érdemben vizsgálható (releváns) összefüggés (korreláció), ha az alkalmazkodás is egymással kapcsolatban álló tényezők miatt jön létre. Ha például meghatározott regionális preferenciát mutató fajoknak a makrocönológiai viselkedése is hasonló, akkor a háttérben joggal feltételezhetünk adott klimatikus faktorhoz való adaptációt, amely tényező a makro- vagy a mikroklímában jut érvényre, s eszerint a viselkedés is különböző léptékben figyelhető meg. Természetesen a kétféle viselkedés közötti korreláció csak akkor nem műtermék, ha a között a két mintázat között *nincs* korreláció, amelyekre a viselkedést értelmezzük; pl. egy adott cönotaxon (amelyre a faj makrocönológiai viselkedése vonatkozik) előfordulása nem kötődik bizonyos földrajzi régióhoz (amely alapján a regionális viselkedést definiáltuk). Ha szignifikáns kapcsolatot kapunk két viselkedési típus (pl. regionális elterjedés és degradáltságra való érzékenység) között, az nem jelenti szükségszerűen a kétféle tipizálási eljárásban megfogalmazott független változók (pl. a makroklíma kontinentalitása, illetve a legelés relatív intenzitása) *közvetlen* összefüggését, mert gyakran csak a velük korrelációban álló további paraméterek (pl. talaj vízgazdálkodása, élőhely humiditása) teremtik meg kettejük *közvetett* kapcsolatát.

A fenti megfontolásokat figyelembe véve a mezőföldi löszvegetáció fajaira jellemző különböző léptékű preferenciák kapcsolatait az alábbiak szerint összegezhetjük.

[1] Az *erdei–erdőssztyepp* fajok regionális és makrocönológiai viselkedésének vizsgálata során a fajok csoportosításához nem a saját vizsgálatok, hanem a széleskörű cönológiai ismereteket ötvöző *cönoszisztematikai rendszer* szolgált alapul (SOÓ 1968, 1980; SIMON 1992; HORVÁTH *et al.* 1995). Ezért e fajok regionális és makrocönológiai viselkedése közötti kapcsolattal már azért is számolni lehet, mert arányukat tekintve *flóragradiens* áll fenn, mégpedig a Mezőföld keleti peremei felé csökkenő trenddel ***(3.8.A. és 3.9.A. ábra)***. A két lépték összefüggését tovább erősíti az az eredmény, miszerint az erdei és erdőssztyepp fajok aránya a legelési és a kitettségi gradienssel is szignifikáns korrelációt mutat ***(3.29.B. és 3.44. ábra)***. Megállapítható tehát, hogy az erdei és erdőssztyepp elemek szempontjából egyrészt a degradálódás során, másrészt a kitettségi gradiens mentén kisebb léptékben ugyanaz játszódik le, mint nagyobb léptékben a Mezőföldön keleti irányban haladva. A fő hatás mindhárom gradiens esetén valószínűleg az, hogy a klíma közvetlen (vö. ***2.2. ábra***) vagy közvetett módon (pl. a legelés és a taposás miatt, vö. ZÓLYOMI – FEKETE 1994; FEKETE *et al.* 1998) egyre szárazabb, sztyeppesebb jelleget ölt. Az adott fajok preferenciája tehát követi a klímán belüli léptékváltást, ami jelen esetben a mikroklíma – makroklíma skálázottságban ragadható meg.

[2] A regionális és a makrocönológiai preferencia bizonyos hasonlósága mutatkozik meg abban is, hogy a kimutatott flóragradiens irányának megfelelő regionális aszimmetriával rendelkező, és a megfigyelt eloszlás alapján *„nyugatias elterjedésű"*-nek nevezett fajok a fokozódó intenzitású legelés során egyre kisebb arányban képviseltetik magukat ***(3.30.B. ábra)***. Érdekes azonban, hogy e fajoknak az abszolút és a relatív mennyisége egyaránt szignifikánsan nagyobb értéket ér el a kitettségi gradiens két középső zóna-csoportjában, tehát nem trend jelleggel, hanem a cönotonnak megfelelően változik. (A nyugatias elterjedésű fajok 30%-át teszik ki az erdei–erdőssztyepp elemek.) Megállapítható, hogy azok a fajok, amelyek regionális preferenciája aszimmetrikus, vagyis differenciálnak a Mezőföld Ny-i és K-i pereme között, cönológiai preferenciájukat tekintve is differenciáló képességgel rendelkeznek ***(3.15. táblázat)***. A megfigyelt viselkedés oka valószínűleg e fajoknak a Mezőföldi lösztérségekben rendelkezésre álló feltételekhez való kisebb mértékű adaptálódottságában, tulajdonképpen specialista mivoltukban rejlik. Ehhez járulhat hozzá e fajok populációinak *maradvány*, vagy pedig *elnyelő (sink)* jellegű dinamikája (vö. ERIKSSON 1996; PULLIAM 1988).

[3] A fajok regionális és makrocönológiai gyakoriságának egyértelmű kapcsoltságára utal a ***3.66. ábra***. E két lépték szerinti preferencia kapcsolatát jelzi az, hogy a degradálódás során a gyepek bár hasonló mértékben „válogatnak" fajokat a regionálisan is gyakori elemek közül, viszont egyre kevesebbé válik a Mezőföldi löszflórában közepesen gyakorinak és ritkának tekinthető fajok száma ***(3.30.A. ábra és 3.17. táblázat)***. A regionális ritkaság mögött rejlő populációs jelleg ebben az esetben is egyfajta specializáltságban ragadható meg. A ***3.66. ábrán*** feltüntetett cönológiai gyakoriság a fajok makrocönológiai preferenciájának egyik „átlagos" paramétere, mert a különböző cönotaxonok között jelentős eltérések lehetnek (vö. ***7.4.2. melléklet***). Ezt számításba véve a regionálisan és cönológiailag is leggyakoribb ($f > 80\%$, illetve $f > 60\%$) fajok közé az alábbiak sorolhatók: *Euphorbia pannonica, Achillea pannonica, Agropyron intermedium, Poa angustifolia, Galium glaucum, Salvia pratensis, Filipendula vulgaris, Thymus glabrescens, Teucrium chamaedrys*.



3.66. ábra. A fajok regionális és makrocönológiai léptékű gyakoriságának összefüggése. A két változó közötti *Pearson-féle korreláció* szignifikáns: $r_P = 0.798$, $p < 0.001$ (***).

[4] A regionális és a makrocönológiai léptéknek a *mikrocönológiaival* való egybevetése a fajok eltérő léptékbeli viselkedésének koherenciáját nem erősítette meg – legalábbis a vizsgált mintázati sajátosságok tekintetében. A ***3.32. táblázat*** alapján megállapítható, hogy a különböző, regionális vagy makrocönológiai preferencia alapján elkülönített fajcsoport-párok (erdőssztyepp–erdei vs. sztyepp, nyugatias vs. általános elterjedtség, regionálisan gyakori vs. nem gyakori, valamint *„A"-koalíció* vs. *„B"- és átmeneti koalíció*) tagjaihoz tartozó fajoknak a términtázati szervezettségben való részvétele között összességében nincs különbség. Ez azt jelenti, hogy mikrocönológiai léptékben a populációk mintázati dependenciáját nem azok az abiotikus kényszerek (pl. szárazodás) szabják meg, amelyek a makrocönológiai és regionális léptékben döntő jelentőségűek a fajok viselkedésének elkülönülésében, hiszen a ritka, vagy például a nyugatias elterjedésű fajok legalább olyan intenzitással vesznek részt a közösségek mintázati szerveződésében, mint a regionális gyakori, illetve az általánosan elterjedt növények. A mezőföldi löszvegetáció fajkészletét nagyobb léptékben főként a makro- és mikroklíma határozza meg, a kisebb térléptékek fajösszetételében egyre nagyobb jelentősége van a populációk közötti interakcióknak (vö. ***3.21. táblázat***).

[5] Az egyes fajok egyedi viselkedését bemutató, és a löszvegetációval kapcsolatos további kutatások számára egyfajta referenciát jelentő ábrák és táblázatok az alábbiak:

- a tájegységben regionális aszimmetriát mutató fajok: ***3.4. és 3.5. táblázat, 7.2. melléklet***;
- cönotaxonok közötti preferenciájukban eltérő fajok: ***3.9. és 3.25. táblázat, 7.4. melléklet***;
- a degradálódás stádiumaihoz való kötődés alapján: ***3.18. táblázat, 7.5. melléklet***;
- kitettségi gradiens mentén történő eloszlás: ***3.45. és 3.52. ábra***;
- regionális és makrocönológiai lépték összevetése: ***3.15. táblázat***;
- különböző jellegű cönológiai preferenciák összekapcsolása: ***3.24. és 3.26. táblázat***;
- részvétel a mintázati szerveződésben kitettségi gradiens mentén: ***3.59. ábra***;
- regionális, makro- és mikrocönológiai viselkedés összehasonlítása: ***3.31. és 3.32. táblázat***.

3.4.7. ÁLTALÁNOS KÖVETKEZTETÉSEK ÉS KITEKINTÉS

A mintázatelemzéssel kapcsolatban gyakran felmerülő általános kérdés, hogy mennyiben segít hozzá a növénytársulások *funkcionális* szerveződésének megértéséhez. A válasz alapvetően négyféle lehet, mert a mintázat szerepének megítélését kétféle nézőpontból közelítve, mindkettőn belül két-két ellentétes vélemény alakult ki.

(1) Az egyik aspektus a mintázatnak a szupraindividuális szerveződésben betöltött szerepét vizsgálja: ok is lehet, vagy csak okozat? Az egyik vélemény (**1a**) azt mondja ki, hogy a közösségben lezajló mechanizmusok egyirányúan alakítják a mintázatot (vö. BELYEA – LANCASTER 1999), míg a másik elképzelés (**1b**) szerint a mintázattól alapvetően függ a mechanizmusok alakulása (vö. CZÁRÁN – BARTHA 1989). A kétféle álláspont összevetését nyújtja: KERTÉSZ 2000.

(2) A másik nézőpont kérdése az, hogy a kutatásban hogyan használható fel a mintázat. Egyik nézete szerint (**2a**) a mintázat csak úgy értékelhető, ha ismerjük az azt kialakító mechanizmusokat, és azok felhasználásával vezetjük le a várt mintázatot, majd hasonlítjuk a meglevőhöz (vö. SHIPLEY – KEDDY 1987), míg az ellenkező vélemény (**2b**) szerint a mintázatból egyértelműen következtethetünk az abban rejlő biologikumra, vagyis belőle megérthetjük a szerveződés lényegét (pl. KERSHAW 1974).

Az **1a** + **2a** nézet alapján a nem-random közösségszerkezet utalhat ugyan a társulási szabályok eredményére, de azok felderítése a mintázat elemzésével nem lehetséges (vö. BELYEA – LANCASTER 1999). Idézett cikk szerint *szerveződési szabály* (assembly rule) az, hogy a közösségek nem-random términtázat kialakításának irányába fejlődnek; ennek *mechanizmusát* azok a pozitív visszacsatolások jelenthetik, amelyek a környezeti kényszerek lokális megváltoztatásáért felelősek, és autogenetikus folyamatok beindulását eredményezik. Ezáltal a fajok képesek a környezeti tényezőkben relatíve éles határokat kialakítani, amelyek megjelennek a közösség términtázatában is (WILSON – AGNEW 1992; SWANSON – GRIGAL 1988). A löszgyepek differenciálódásában szerepet játszó pozitív visszacsatolás lehetőségére a ***3.4.3. fejezet*** [2] bekezdése utalt.

Mintázatot kutatni érdemben csak úgy lehet, ha van hipotézisünk arról, hogy milyen „irányba" kell alakulni egy mintázati paraméternek egy adott hatás következtében (vö. 2a megközelítés), és ha a mintázat releváns tulajdonságát ragadjuk meg. A hipotézis azonban *nem* a mechanizmusra vonatkozik (bár bizonyos mechanizmusokat feltételezünk), hanem a kényszerekre, korlátokra, azaz a *holisztikus sajátosságokra* (vö. POLÁNYI 1969). A mintázatelemzés szerepe tehát nem a mechanizmusokkal kapcsolatos hipotézisek generálásában merül ki – ellentétben LEPŠ (1990) véleményével –, hanem a „hajtóerők" mibenlétére próbálunk meg általuk következtetni, mint ahogy azt a ***3.4.4. fejezet*** [6] és a ***3.4.5. fejezet*** [8] bekezdése demonstrálta. Az természetesen nem tagadható, hogy a redukcionista, mechanisztikus megközelítés is fontos tényeket világíthat meg egy adott términtázat kialakulásában (vö. pl. VAN DER MAAREL – SYKES 1993; LEPŠ *et al.* 1999).

Az önszerveződő disszipatív struktúrákra jellemző *termodinamikai kényszerekkel* az evolúció során, az egyedfejlődésben és a szukcesszióban is számolni kell (BRUELISAUER *et al.* 1996). Egyfajta – a biológiai rendszerekre specifikus – hajtóerőt feltételez a szukcesszió replikatív elmélete, nagyrészt ugyancsak termodinamikai alapokon (CSÁNYI 1988, 1991). Az idézett munkákra egyaránt érvényes, hogy a szerveződésben az *információ* mennyiségének (mint holisztikus paraméternek) kulcsszerepet tulajdonítanak. Az információ tehát ugyanolyan inherens tulajdonsága az ökológiai rendszereknek, mint a biomassza és az átáramló energia (vö. JUHÁSZ-NAGY 1986; ULANOWICZ – ABARCA-ARENAS 1997). A termodinamika ökológiai értelemben megfogalmazott törvénye magába foglalja mind a biomassza, mind az organizáció növekedésének trendjét (vö. JORGENSEN 1992). Az organizáció egyik (természetesen „csak" egyik) megnyilvánulása a növénytársulások mintázatában rejlő információ (pl. a relatív entrópia, asszociátum) maximalizálása lehet (vö. ***3.64.A. ábra***).

A términtázatban rejlő információ *karakterisztikus térléptéke* legalább olyan fontos paraméter, mint az információ mennyisége. Ezt jól alátámasztja a ***3.4.4. fejezet*** [4] és [5] bekezdésében tárgyalt, a szukcesszió során a kétféle szub-közösségben lejátszódó mintázati változások összevetése. Az a nagyon fontos tanulság bontakozik ki, hogy adott mintázatokat összehasonlítva a szervezettség akár fordított irányban is különbözhet az eltérő fajkészletek esetén, de a szervezettség maximális értékéhez tartozó karakterisztikus térlépték relatív módon úgy az egész közösségre, mint annak egy részére jellemző inherens attribútum. Ez a térskálázásnak a közösségi ökológiában is egyre inkább felismert jelentőségére hívja fel a figyelmet (vö. JUHÁSZ-NAGY 1972a, 1973; JUHÁSZ-NAGY – PODANI 1983; PODANI 1984a; KENKEL *et al.* 1989; MASLOV 1990; PODANI *et al.* 1993; TÓTHMÉRÉSZ 1994a, 1994b; JONSSON – MOEN 1998; WILSON *et al.* 1999).

A közösségek *egyensúlyi* majd *nem-egyensúlyi* megítélése miatt az ökológiában bekövetkező paradigmaváltás (vö. GALLÉ 1998) egyik kiváltó oka a *káoszelmélet* megjelenése volt (az elméletről áttekintést ad: MURAKÖZY – TÉL 1993), amelynek eredményei újabb érvvel szolgáltak a holisztikus felfogásmód létjogosultsága, sőt kitüntetett jelentősége mellett (vö. GLEICK 1999). Hiszen, ha már a legegyszerűbb modellben, egyetlen populáció egyedszám-időbeli dinamikájában is megjelenik a kaotikus tartomány (vö. MAY 1973, 1981), akkor hiába ismernénk a közösségek minden egyes populációjának egyéni, az intra- és interpopulációs, valamint a többi környezeti hatást figyelembe vevő nemlineáris egyenleteit, a kezdőfeltételek *elkerülhetetlenül pontatlan* ismerete miatt a közösség viselkedését ezek alapján hosszabb távon megjósolni nem lehetne. Ugyanakkor lehetséges, hogy a populációk „káoszterheltségét" a közösségi relációk kompenzálják (JUHÁSZ-NAGY 1993b). Ha ez így van, akkor a közösségi dinamikát leíró trajektóriák akár determinisztikusak is lehetnek; ha nincs így, akkor is van remény arra, hogy kaotikusan viselkedő közösséget feltételezve a megfelelő állapottérben a különös attraktorok által kirajzolódó struktúra alapján a társulás viselkedése határértékekkel leírható, és rá valószínűségi jóslatok tehetők (vö. BARTHA *et al.* 1998a; BARTHA 2000). A kulcskérdés a releváns állapottér kijelölése, ami nyilvánvalóan csak holisztikus paraméterekkel történhet. Reményeim szerint az információstatisztikai karakterisztikus függvényekkel és karakterisztikus léptékekkel megadható koegzisztenciális állapotterek a keresett állapotteret közelítik (lásd pl. ***3.50.*** és ***3.51. ábra***). Valószínű azonban, hogy – kellő eszközök hiányában – a kaotikus dinamikák mellett a sztochasztikus hatásokat egyelőre még számos esetben külön is számításba kell venni.

Egyre több döntő érv szól amellett, hogy a társulás szerveződési szintjén valósul meg a társulás egésze szempontjából fontos folyamatok szabályozottsága – még abban az esetben is, ha e folyamatok a populációs szintű működésekből egyszerű összeadással vagy átlagolással elvileg össze is rakhatók. Erre jó példát szolgáltatnak a szünfiziológia korábbi (pl. FEKETE 1972) és újabb eredményei, amelyek

szerint pl. a fényelnyelés és CO_2-fixáció összehangolása az állomány, és nem az egyed (s főleg nem a szervek) szintjén valósul meg; ennek eredménye a társulás egészére jellemző produktivitás növelése, optimalizálása (TUBA *et al.* 1998). Felvetődik annak a lehetősége is, hogy a populációk által mutatott kaotikus növekedési dinamikák ugyancsak a közösségben – de legalább metapopulációs szinten (vö. SUGIHARA *et al.* 1990) – „kiegyenlítődnek", és ezáltal maga a közösség már determinisztikusabb hajlammal bír (vö. JUHÁSZ-NAGY 1993b). Ezt a gondolatmenetet követve a közösségi vs. populációs términtázat kapcsolatára is felállítható az a hipotézis, hogy a populációk diszpergáltsága az egyéni vegetatív és reproduktív terjedési mechanizmusokon felül, a közösség *egészének* kontrollja alatt áll. Ennek igazolása avagy elvetése izgalmas kutatási feladatnak tűnik. Ehhez kapcsolódhatnak a klonális növekedés vizsgálatában kapott eredmények, amelyek a klonalitás társulás-szintű hatásait emelik ki (áttekintést ad: OBORNY – BARTHA 1998). Ezeket a közösség felől nézve redukcionista elemzéseket holisztikus jellegű vizsgálatokkal is ki kellene egészíteni. Ebben szolgálhat eszközként az Ass_2 és Ass_3 (lásd ***3.3.1. fejezet***) egymáshoz való viszonyának, valamint az egyes populációk *teljes asszociátum* értékének összehasonlító elemzése.

A vegetáció *kontinuitásának* vagy *diszkontinuitásának* problémája az absztrakt topológiai (pl. *PCA*), és a konkrét topográfiai terekben (pl. valamilyen abiotikus gradiens mentén) egyaránt felmerül (vö. pl. MCINTOSH 1967; WHITTAKER 1975; AUSTIN 1985; SHIPLEY – KEDDY 1987; AUSTIN – SMITH 1989; WILSON 1994). Az értekezés eredményei azt sugallják, hogy a vita jelentős részben inoperatív, ál-vita, eldöntése pusztán a megfigyelt jelenségek, tények alapján nem lehetséges. Az alábbi tényezők a különböző elemzések relatív jellegét emelik ki:

- a *megközelítés* szerepe: előfordulhat, hogy ugyanarra az objektum-halmazra individualista úton (pl. sokváltozós ordinációs eljárásokkal) kontinuitást ***(3.13. ábra)***, holisztikus jellegű vizsgálattal (pl. a „koalíciós rendezéssel", vö. ***2.4.2. fejezet***) viszont diszkontinuitást kapunk (lásd ***3.16. ábra***);
- a vizsgált *attribútum* szerepe: bizonyos florisztikai paraméterekkel a kitettségi gradiens mentén a vegetáció folyamatos átmenete látható ***(3.44. ábra)***, míg adott texturális (pl. fajszám, fajtelítettség, koordináltság vö. ***3.43.*** és ***3.53. ábra, 3.23. táblázat***) vagy strukturális (pl. asszociátum, vö. ***3.55.–3.57. ábra***) változókkal a fennálló cönoton is kimutathatóvá válik;
- a *referenciák* fontossága: vagy a feltételezett átmeneten kívül eső reprezentatív méretű vegetációs foltok, vagy a lényegében megegyező állományok elemzésével ismerni kell a vizsgált attribútum azon értékeit (pl. ***3.13. táblázat, 3.51. ábra***), amelyek között valamilyen elvárt, vagy éppen nem triviális átmenetet tesztelünk;
- az *észlelés* szerepe: adott paraméternek a gradiens mentén való nem triviális megváltozása sokféle lehet, így pl. monoton csökkenés vagy növekedés helyett szélsőértéken átmenő ***(3.43., 3.54. ábra)***, vagy fokozatos változás helyett relatíve hirtelen megugró (pl. ***3.55.B. ábra***).

Mivel a fenti utolsó három pont példái ugyanarra az objektumra (kitettségi gradiensre) vonatkoznak, ezért a mechanikusan szemlélve ellentmondónak tűnő sajátosságok valójában egységes keretek közé illeszkednek, csak éppen a vegetációs átmenet különböző aspektusait írják le (vö. ***3.4.3. fejezet***). A gradiens-elemzés céljának ezért sohasem a diszkontinuitás öncélú elvetésének vagy megerősítésének, hanem a jelenségek minél sokoldalúbb értelmezésének kellene lenni.

3.4.3. TERMÉSZETVÉDELMI MEGFONTOLÁSOK

Az alábbi néhány pontban foglalom össze az értekezés azon eredményeit, amelyek a Mezőföld löszvegetációjának természetvédelmi megítélésében információval szolgálhatnak.

[1] A löszvegetáció potenciális és aktuális állapotában sem egységes, hanem ellenkezőleg: az északi és déli kitettségű völgyoldalak eltérő növénytársulásainak állományai a *táji léptékű diverzitást* növelik (vö. ***3.22. ábra***).

[2] A gyeptípusok többnyire jól meghatározott, egymástól eltérő háttértényezők esetén jönnek létre (vö. ***3.2.2., 3.2.5.3. fejezet***). Diverzitásuk és jellemző fajkészletük fenntartása végett ezért a feltételek megfelelő sokféleségét kell elsősorban megteremteni. Biztosítani kell a különböző földrajzi

helyzeteket (vö. *3.5. táblázat*), figyelemmel kell lenni többek között a lösztakaró vastagságára és összetételére *(3.6. táblázat)*, a völgyoldal kitettségére és lejtőszögére (vö. *3.10. táblázat*, *3.23. ábra*), az antropogén hatás intenzitására (lásd *1.1. táblázat*).

[3] A kezelési tervek kidolgozásakor figyelembe kell venni, hogy egy kezelés (pl. legeltetés) adott intenzitása eltérő hatású a különböző gyeptípusokra (lásd pl. *3.32.* és *3.33. ábra*). Másrészt adott gyeptípuson belül a különböző sajátosságokban is eltérőképp jelentkezhet. Például az erdőssztyepprét esetén a „nem túl erős" legeltetés növelheti a faj-borítás és a florális diverzitást (lásd *3.4.5. fejezet* [5] bekezdés), sőt a szervezettséget (vö. pl. *3.60. ábra*), ugyanakkor bizonyos erdőssztyepp elemek, vagy regionálisan ritka fajok eltűnéséhez vezet *(3.29.B. és 3.30.A. ábra)*.

[4] Bár a regionálisan ritka fajok szerves részei a löszgyepeknek (a términtázatba beépültek, vö. *3.32. táblázat*), a degradálódás során mégis kiesnek a fajkészletből (lásd *3.30. ábra*). A degradálódás főleg az északias kitettségű lejtők erdőssztyepprétjeit (az *Euphorbio pannonici – Brachypodietum* fitocönózisokat) veszélyezteti, leromlásuk következtében a vegetáció *uniformizálódik (3.31. ábra)*.

[5] Mint a *3.1.4. és 3.1.5. fejezet* alapján világossá vált, a Mezőföld bizonyos szempontból egységes, más lösztérségekétől elkülönülő flórája (vö. *3.1. táblázat*) *egyéni mintázattal*, jellegzetes *flóragradienssel* rendelkezik *(lásd 3.8. és 3.9 ábra, 3.4. és 3.5. táblázat)*. Ez önmagában ugyanúgy védendő természeti érték, mint a tájegység „átlagos" flórája és vegetációja. Megőrzése azonban csak a Mezőföldre *egységes* természetvédelmi terv alapján lehet eredményes, amit jelenleg adminisztratív akadályok gátolnak, mert a tájegység három nemzeti park igazgatóság területére esik.

[6] Mivel a Mezőföld különböző részein jelentősen eltérő löszflóra, és részben eltérő vegetáció tenyészik, a kisebb-nagyobb völgyekre korlátozódó védett területek regionális megoszlás szerint nem reprezentatívak, és összterületük is eléggé korlátozott. Ezért jelenleg nagy szükség van az „extenzív" természetvédelemre.

[7] A növényfajok regionális és cönológiai ritkaságának *(3.10. ábra, 7.2. és 7.4.2. melléklet)*, a degradálódás során mutatott viselkedésének *(7.5. melléklet)*, ezeken keresztül *veszélyeztetettségének* megítélése *regionális* léptékben lényegesen más lehet, mint országos viszonylatban. Ezért az egyes fajok – valójában a fajkészlet és a fajdiverzitás – megőrzéséhez a nemzeti prioritásoktól eltérő természetvédelmi stratégiai lépések válhatnak szükségessé. Fokozottan érvényes ez a középhegységi és dombvidéki régiókban egyáltalán nem ritka, a Mezőföldön viszont egyre korlátozottabb elterjedésű *erdei és erdőssztyepp* fajokra, amelyek több paraméter megváltozására is érzékenyen reagálnak (lásd pl. *3.29.B.* és *3.44. ábra*, *3.21.* és *3.34. táblázat*).

[8] A flóragradiens jellegéből *flóravándorlási útvonalra*, a nyugati peremvidékek fajutánpótlási szerepére következtethetünk (vö. *3.8. ábra*), amelyek főleg a ma ritka fajok szempontjából lehetnek döntő jelentőségűek (vö. *3.4. táblázat*).

[9] Nem lehet azonban abban gondolkodni minden régióban, hogy van valahol egy „species pool", ami mindig lehetőséget ad a fajok betelepedésére. A „species pool" aktuálisan az adott helyen, a völgyrendszerekben, az egyes állományok fajkészletében van jelen. Így a Mezőföld is tekinthető fajforrásnak, nemcsak az egyes völgyrendszerek közötti utánpótlásban, de akár a középhegységek (Vértes, Velencei-hegység) vagy a dombvidékek (Tolnai dombság) sztyeppi fajai tekintetében is.

[10] A löszvölgyek vegetációinak *izoláltságát* a közvetett szigetbiogeográfiai jellegű vizsgálat is megerősítette; a kimutatott szigetnagyság – fajszám összefüggés (vö. *3.2. ábra*) jól illeszkedik más összefüggő szárazföldi területek egységeire kapott függvényekhez.

4. ÖSSZEFOGLALÓK

4.1. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

Célkitűzések

A dolgozat általános célja a mezőföldi löszflóra és vegetáció términtázatainak *szünmorfológiai* elemzése, a különböző léptékek mintázati jelenségeinek összekapcsolásával, lehetőleg kölcsönös értelmezésével. A vizsgálatok kisebb részben a *szüntaxonómia*, és közvetetten a *szündinamika* körébe tartoznak. A földrajzi léptékekben elsősorban *autofenetikus* (fajok elterjedése), a kisebb térskálatartományokban pedig már nagyrészt *szünfenetikus* mintázatok analízisére került sor. Utóbbi esetben a feladat az állományok texturális koordináltságának és mintázati szerveződésének vizsgálata volt.

A szünbiológia szubdiszciplináris tagolása szerint három tudományterület, ezek alapján három alapvető térlépték nevezhető meg, amelyek feltételezhetően „létrehozzák" a maguk jelenségeit a mezőföldi lösznövényzet mintázatában. A *biogeográfiai* jelenségek léptéke a regionális preferenciák színtere; *makrocönológiai* léptékben a társulások önálló állományai, azok ismétlődése, átmenete és mozaikja figyelhető meg; a *mikrocönológia* léptékében pedig a populációk koegzisztenciája; a mintázati szerveződés értelmezhető. Az értekezés fő témaköreit alapvetően e három szubdiszciplína alapján osztottam további részekre.

A különböző mintázatokra feltehető *általános* kérdések a fentiekben meghatározott léptékekhez igazodnak, és azt a logikai vázat alkotják, amely a *konkrét* kérdések alapját jelenti. Az értekezés fő kérdései az alábbiak voltak:

Regionális (növényföldrajzi) léptékben:

1. Melyek a mezőföldi löszflóra fő vonásai és mintázati aszimmetriái?
2. A növényfajok milyen regionális preferenciákat mutatnak?

Makrocönológiai léptékben:

3. Milyen cönotaxonok különíthetők el, ezek hogyan jellemezhetők?
4. Milyen a fajok differenciáló képessége a növényzeti típusok között? Hogyan viselkednek a legelési és a mikroklimatikus gradiens mentén?

Mikrocönológiai léptékben:

5. Milyen léptékben maximális és milyen mértékű a löszgyepek szervezettsége?

A fajok különböző léptékekben megfigyelhető viselkedéseinek összefüggései:

6. Adott regionális preferenciájú koalíciók fajainak makrocönológiai viselkedése egységes-e?
7. A regionális preferenciában eltérő fajcsoportok különbözősége megmutatkozik-e mikrocönológiai mintázati szervezettségben való részvételükben?

Anyag és módszer

A *térbeli skálázás* csak diszkontinuus módon valósulhatott meg, mert elkülönült térskála tartományok álltak rendelkezésre. A földrajzi és tájtörténeti okok miatt kialakuló térintervallumok a Mezőföldön: (a) a Mezőföld kiterjedése (kb. 4400 km^2); (b) alapvető természetföldrajzi vonásokban megegyező régiók mérete (100 és 1000 km^2 között); (c) az izolált völgyrendszerek, földvárak és szakadópartok kiterjedése (néhány hektár és néhány km^2 között); (d) meghatározott geomorfológiai és mikroklimatikus adottságokkal rendelkező völgyoldalak (0.1–1 ha).

A célkitűzések kérdéseinek megválaszolásához vizsgálati alapot jelentő konkrét feltételek és szituációk, valamint a különböző minták az alábbiak voltak.

(1) Mezőföld szerte jelentős számú völgyrendszer, szakadópart, földvár található, ezeken a löszflóra számos eleme fennmaradt. *Florisztikai* adatokat 47 helyről vettem fel, ezek közül 36 esetben részletes fajlistát készítettem. A florisztikai és cönológiai mintavételi napok száma 249.

(2) A löszvölgyek fel nem szántott oldalain a löszvegetáció sokféle típusa tenyészik, és egy-egy gyeptípus repetíciójára is számtalan lehetőség adódik. A cönotaxonok elkülönítése és jellemzése végett a lejtőszög és kitettség különböző kombinációiban összesen 170 *cönológiai felvételt* állítottam elő, 2 m × 2 m-es kvadráttal. A gyeptípusok táji ismétlődésének elemzéséhez öt völgyrendszerről *vegetációtérképet* készítettem.

(3) A gyeptípusok háttértényezőkkel való kapcsolatának felmérése végett *mikroklíma-mérést* végeztem, valamint *talajtani paraméterek* (aktuális relatív nedvességtartalom, Arany-féle kötöttség, humusz-, foszfát- és nitráttartalom) analízisére is sor került. A talajminták száma 142, felvételük a 0–25 cm, egyes esetekben ezen kívül a 25–50 cm mély rétegből történt.

(4) Mivel a gyepek használata – pl. legeltetése – a különböző völgyekben eltérő intenzitású, a degradálódás eltérő fokozatai figyelhetők meg. Előfordul olyan eset (Belsőbárándi völgyek), amikor adott völgyrendszer mellékvölgyeinek sorozatában áll fenn *legelési gradiens*, melyben így a biogeográfiai adottságok konstansnak vehetők. ÉK-i és DNy-i kitettségben a degradáltsági gradiens öt, illetve hat stádiumából összesen 66 cönológiai felvételt készítettem, mintánként 6-6 ismétlésben. A cönológiai mintákat az egyes völgyoldalakra vonatkozó fajlisták egészítették ki. A 11 mintavételi állományban mikrokvadrátos transzekteket is lefektettem. Ezek mindegyike 500 egységből állt, az egységek mérete 10 cm × 10 cm volt. A fajok bináris adatait vettem föl.

(5) Legelési nyomás alól felszabadult löszvölgyoldal regenerálódó, viszont a *Brachypodium pinnatum* inváziójának kitett erdőssztyepprét állományában 20 cm × 20 cm-es kiskvadrátokból álló négyzetrácsos mintát vettem. A rács kiterjedése 10 m × 5 m, a cellák száma 1250. A cellákban a fajok borítási értékeit becsültem. A kiskvadrátok összevonásával másodlagos mintákat is előállítottam.

(6) Völgyrendszerek olyan helyein, ahol két mellékvölgy egymáshoz közel helyezkedik el, kialakulhat egy egyenletesen változó *kitettségi* (valójában mikroklimatikus) *gradiens*. Ha ez elég széles tartományt fed le (pl. ÉK–Ny), akkor a gyeptípusok térbeli átmenete – *cönoklin* – jön létre. A Belsőbárándi mintaterület egyik ilyen cönoklinjét elemeztem. A cönotaxonok átmenetét is magába foglaló kb. 200 m hosszú mintavételi vonal mentén egyenletesen elosztva 22 cönológiai mintát vettem fel, borítási értékekkel. Ezzel párhuzamosan 1732 db mikrokvadrátból álló, 173.2 m hosszú transzektet is lefektettem. A cellákban a fajok prezencia-abszencia értékeit rögzítettem.

(7) A *primer szukcesszió* mikrocönológiai vizsgálatához szakadópartok és eltérő meredekségű, de azonos kitettségű völgyoldalak lágyszárú állományaiból három szukcessziós stádiumba sorolható 9 db mikrokvadrátos transzekt mintát vettem. Ezek mindegyike 500 db 10 cm × 10 cm-es mintavételi egységből állt.

A florisztikai minták feldolgozásához a mintavételi helyeket távolsági, a fajokat pedig cönoszisztematikai, magassági elterjedés és flóraelem attribútumokkal láttam el. A távolságok és a biotikus változók közötti kapcsolatokat *nemparaméteres próbákkal* teszteltem.

A cönológiai felvételek csoportosítását nagyrészt *többváltozós eljárásokkal* (PCA, PCoA, divizív és agglomeratív klasszifikáció) hajtottam végre, ezen kívül a hasonló cönológiai viselkedésű fajcsoportok borítási értékei segítségével a *koalíciós rendezést* is megvalósítottam. A cönotaxonokat többféle *texturális attribútummal* (cönológiai koordináltság, cönológiai és florisztikai heterogenitás, Shannon-diverzitás, egyenletesség) jellemeztem, illetve *diverzitási rendezésüket* szintén elvégeztem. A cönológiai minták és a különböző háttértényezők, illetve florisztikai jellemzők közötti kapcsolatok feltárásához *nemparaméteres statisztikai próbákat* használtam.

A mikrocönológiai vizsgálatok 21 mintán alapulnak, amelyek összeadva kb. 1.1 km hosszú, 11232 db cellából álló transzektet tesznek ki. Az *információstatisztikai analízisekhez* (beleértve a térsorozati mintavételt) a saját fejlesztésű INFOTHEM program állt rendelkezésre. Elkerülendő a ritka fajok esetleges műtermék okozó hatását, a minták fajkészletét különböző arányban redukáltam, így *szub-közösségeket* hoztam létre. *Random referenciaként* főként a random elcsúsztatás, a teljes és a másodlagos randomizáció szolgált. A mintákat a szünkrétikus függvények karakterisztikus értékeivel és léptékeivel jellemeztem. Egyes esetekben a fajok diakrétikus értékeit is kiszámoltam.

A Mezőföldi löszflóra regionális léptékű mintázatainak sajátosságai

1. A Mezőföld löszvidékeiről összesen 331 natív (őshonos, nem ruderális) sztyepp, erdőssztyepp és löszerdei faj jelenléte nyert igazolást *(7.2. melléklet)*. Közülük kilenc faj jellegzetesen különböző előfordulási mintázatát 47 mintavételi hely alapján térképen ábrázoltam *(3.10. ábra)*.
2. Faji attribútumok spektrumai alapján jellemezhető, és a többi löszös tájegységtől elkülöníthető a Mezőföld löszflórája *(3.1. táblázat)*. A *flóra karakterei*: jelentős a szubmediterrán jellegű és a kontinentális fajok aránya (24% és 27%); a taxonoknak kb. negyede erdei és erdőssztyepp elem, jelentős (összesen 60) a lágyszárú erdei–erdőssztyepp fajok száma; 29 növényfaj vertikális elterjedése a kollin vagy montán régiónál kezdődik.
3. Az erdei és erdőssztyepp elemek aránya, valamint a kollin–montán fajok aránya tekintetében *flóragradiens* mutatható ki *(3.8. és 3.9. ábra)*. Említett fajok száma a Mezőföld ÉNy–DNy-i peremei felől keleti irányba csökken. Ugyanakkor sem a szubmediterrán, sem a kontinentális flóraelemek arányában nem áll fenn szignifikáns térbeli trend *(3.2. táblázat)*. Valószínű, hogy a legmarkánsabb aszimmetriájú kollin–montán fajok számára a Dunántúli-középhegység és a Dunántúli-dombvidék hegyvidéki flórája folyamatos utánpótlási bázisként szolgál(t).
4. A mezőföldi löszflóra ritka ($f \leq 20\%$) és közepesen gyakori ($20\% < f \leq 60\%$) fajai jelentős részben *elterjedésbeli aszimmetriával* rendelkeznek *(3.4. táblázat)*. A nyugatias elterjedésű fajok száma többszöröse a keleties elterjedésűekének, ezért a flóragradiens kialakításában a nyugatias elterjedésűek eltűnése az alapvető tényező. Ebből közvetett módon a legutóbbi flóravándorlás forráshelyére is következtethetünk.
5. A mezőföldi löszflóra florisztikai sajátosságainak különböző jelentőségű kiváltó és befolyásoló okai nevezhetők meg *(3.6. táblázat)*. A legerősebb hatású makroklimatikus és geomorfológiai tényezők mellett fontos szerep jut a tájhasználatnak, de a löszrétegek között húzódó homokos sávok, és a néhol előbukkanó harmadkori homokkő padok módosító hatásával is számolni kell.

Mezőföldi löszgyepek makrocönológiai tulajdonságai

1. A meghatározott cönológiai preferenciájú *koalíciók* összborításainak állapotterében a cönológiai minták kompozíciós kontinuitása megszakad *(3.16. ábra)*, viszont a populációk alapján történő ordinációs módszerek csak bizonytalanabb elkülönülést eredményeznek. Ez az eredmény kiemeli a koalíciók szerepét a vegetáció nodumainak kialakulásában.
2. Többváltozós módszerekkel és a koalíciós rendezéssel a mezőföldi löszgyepekben készült 170 cönológiai felvétel alapján két fő cönotaxon, és a hozzájuk tartozó 11 altípus különíthető el *(3.20. ábra)*. Az *erdőssztyeppréthez* sorolható a *Brachypodium*-os gyep (amely asszociációként való elkülönítése is indokolt: *Euphorbio pannonici – Brachypodietum*), a *Festuca rupicola* uralta erdőssztyepprét, a kettő közötti átmeneti gyep, és az erősen leromlott, *Agropyron intermedium* dominálta erdőssztyepprét. A rövidfüvű, *xerofil löszgyepek* közül a *Festuca pseudovina*, a *Bothriochloa*, a *Salvia nemorosá*-s átmeneti, a völgyperemi, a *Bromus inermis* uralta, a *Stipa capillata* és a *Chrysopogon* gyeptípus mutatható ki. A típusok fiziognómiai attribútumokkal, valamint a (szub)domináns és fidélis (jellemző) fajaikkal specifikálhatók *(3.9. táblázat)*. Ehhez a fajok a típus-párok közötti differenciálási képességük alapján sorba állítandók *(7.4. melléklet)*.
3. A két fő cönotaxon erősen differenciál az *égtáji kitettség* szerint. Míg a *Brachypodium pinnatum* dominálta erdőssztyepprét előfordulása az É–ÉK-i kitettségekben a lejtőszög 15–40° közötti tartományában várható *(3.23. ábra)*, a DNy–Ny-i kitettséghez majdnem kizárólagosan kötődik a rövidfüvű, száraz gyeptípus *(3.10. táblázat)*.
4. A *Brachypodium*-os gyepek rendelkeznek a nagyobb fajszámmal és az erősebb koordináltsággal *(3.13. táblázat)*. A legkiegyenlítettebb dominancia viszonyokkal, így a legmagasabb diverzitási értékekkel viszont a két átmeneti jellegű gyeptípus jellemezhető *(3.25. ábra)*.

5. A cönotaxonokban a kontinentális flóraelemek közel egyenlő arányban képviseltetik magukat, a fajkészlet egyharmadát teszik ki *(3.14. táblázat)*. Az erdőssztyepprétben jellemzőbbek a kollin–montán elterjedésű fajok (4–6% vs. 0–3%), míg a szubmediterrán flóraelemek kisebb számban jelentkeznek a sztyepprétekhez képest (9–12% vs. 13–19%). Az erdei–erdőssztyepp fajok közel kétszeres mennyiségben vannak jelen a *Brachypodium*-os gyepekben a többi típushoz képest.

6. A kétféle (ÉK-i és DNy-i) kitettség növényzetében tapasztalt nagyfokú cönológiai különbözőség hátterében a lecsupaszított talaj átlaghőmérsékletének 1°C-os különbsége rejlik *(3.24. ábra)*. *Pozitív visszacsatolási* kör játszhat szerepet abban, hogy a mikroklimatikus különbségek jobban kiéleződjenek *(3.34. ábra)*. Ebben jelentős hatással bír az eltérő nagyságú biomasszából képződő eltérő humuszmennyiség *(3.12. táblázat)*, a talajkötöttség, és azon keresztül a talajnedvesség alakításán keresztül.

7. Legelési gradiens mentén a degradálódás erősödésével jelentősen csökken az erdőssztyepp és erdei elemek aránya *(3.29.B. ábra)*, ami a leromlás során bekövetkező, irodalomból már ismert sztyeppesedési folyamat létét erősíti meg.

8. A texturális paraméterek egy része (pl. az egyenletesség) tekintetében nem mutatható ki egyszerű összefüggés a degradálódással (pl. monotonitás vagy unimodalitás), egyik féle kitettségben sem. Az égetést is beszámítva a diverzitás az erdőssztyepprétnél maximumon megy át, a sztyepprét esetén pedig csökken. A legelés erősödésére az északias lejtők gyepjeinek összborítása, a délies kitettségű állományoknak viszont a fajszáma válaszol csökkenéssel *(3.32. és 3.33. ábra)*.

9. A déli lejtőkhöz képest északias kitettségben általában nagyobb a minták fajszáma, függetlenül attól, hogy van e bennük *Brachypodium*, vagy nincs. A *Brachypodium pinnatum* megjelenésével együtt megnő a fajszám is, ha borítása nem haladja meg a 20%-ot, 20%-nál nagyobb borítási értékei esetén azonban csökken a fajok száma *(3.36. ábra)*.

10. A térbeli skálázás fontosságára hívja fel a figyelmet, hogy a *Brachypodium pinnatum* elterjedése léptéktől függően befolyásolja az állomány szintű lokális mintázatok fajszámát és diverzitását. Kisebb léptékben (0.04 m^2 – 1 m^2) a hatás szignifikánsan negatív, nagyobb léptékben (4 m^2) már nem szignifikáns a korreláció *(3.21. táblázat)*.

11. Erdőssztyepprét állomány mintavételi gridjére a társulás hasonlósági mintázatának *topográfiai allokációját* végeztem el *(3.39. ábra)*. Az allokált hasonlósági mintázat sajátossága, hogy adott csoporthoz tartozó cellák nem random módon, hanem aggregátumokat alkotva helyezkednek el a négyzetrácson *(3.20. táblázat)*, ugyanakkor elkülönülten is előfordulnak.

12. A *Brachypodium pinnatum* lokális invádor jellegének egyik aspektusát mutatja, hogy nagyfokú elszaporodása még a *Brachypodium*-os gyepekre jellemző erdei és erdőssztyepp növények kis térléptékű elterjedését is korlátozza, és ez nemcsak a számukban mutatkozik meg (ami evidens), hanem arányukban is *(3.21. táblázat)*. A skálázás fontossága ebben az esetben is igazolást nyert.

13. A vizsgált kitettségi (mikroklímabeli) gradiens a hagyományos cönológiai (4 m^2-es) térléptékben hatékonyan megmutatkozik *cönoklin* formájában *(3.42. ábra)*.

14. A kitettségi cönoklin erdőssztyepprét és rövidfüvű sztyepprét közötti átmeneti zónájában a várt monoton csökkenéssel szemben (vö. 4. eredmény) emelkedő értékű fajszámból *cönoton* létére következtethetünk *(3.43. ábra)*. Az átmenet ezen kívül kisebb faj-borítás egyenletességgel és kisebb koordináltsággal rendelkezik *(3.23. táblázat)*. Mindezek az adott növénytársulásokban fennálló makrocönológiai léptékű szerveződést igazolják.

15. Néhány jelleg, így pl. az erdei és erdőssztyepp fajok aránya átlagban monoton változást mutat a cönoklin mentén *(3.44. ábra)*. Ez arra vall, hogy a mikroklimatikus adottságokhoz erősen kötődő fajok együttes viselkedése kevésbé függ a társulás szerveződési sajátosságaitól, és inkább csak a háttértényezők folyamatos megváltozását követi.

16. Több olyan faj jelenléte igazolható, amelyek nagyrészt, vagy kizárólag csak a kitettségi cönoklin átmeneti zónájában fordulnak elő *(3.45. ábra)*. Az átmenethez kötődő fajok a cönoton helyzet adta lehetőséget használják ki, ami az állományalkotó pázsitfűfajok kompetíciós nyomásának csökkenésével lehet összefüggésben.

A löszgyepek mikrocönológiai léptékű szerveződése

1. A *términtázat szerveződése* a vizsgált löszgyep állományok mindegyikében kialakul (lásd pl. ***3.51. ábra***). Ez a szerveződés túlmutat a texturális kényszereken; főként a populációk nem-random (általában aggregált) diszpergáltságából, kisebb részben pedig az egyes populációs mintázatok dependenciájából, nem-random térbeli kapcsolatából ered (vö. pl. ***3.57. ábra***).
2. Az állományok redukált fajkészletű, adott számú domináns fajt tartalmazó szub-közösségei az eredetitől esetenként olyannyira eltérő mintázati szervezettséggel rendelkeznek, hogy a különböző állományok asszociátum-relációja is megfordulhat. Ez a domináns fajok jelentősen eltérő mintázatképző szerepére utal *(**3.49. ábra**)*.
3. A löszvegetáció *szukcessziója* során fokozódik a társulások szerveződése *(Ass)*, komplexitása *(FD)* és heterogenitása *(LD)*, és ezek egyre kisebb térléptékben valósulnak meg *(**3.50. ábra**)*. A kisebb léptékek felé történő eltolódás a kis fajszámú szub-közösségek esetén is fennáll.
4. A kiegyenlítettebb, humidabb mikroklimatikus körülmények között előforduló erdőssztyepprét strukturális paraméterei, így pl. foltossága és mintázati szerveződése *kisebb térléptékben* valósul meg, mint a szárazabb körülmények között tenyésző rövidfüvű sztyepprété *(**3.51.C–D. ábra**)*.
5. ÉK–Ny-i kitettségi gradiens mentén a löszgyep mintázatának szervezettsége *cönotonra* utal. Ez a térbeli dependenciának a két – texturálisan is elkülönülő – cönotaxon átmeneti zónájában való, a várt monoton trenddel ellentétes megemelkedésében jut érvényre *(**3.55.– 3.57. ábra**)*.
6. A *degradálódásra* az északias és délies kitettségű lejtők növényzetének mintázata eltérő módon reagál. Az erdőssztyepprétben relatíve kisebb zavarás a szerveződés és diverzitás növekedéséhez vezet, míg az erőteljes legeltetés a mintázati függőségek lazulásával jár. A xerofil sztyepprétben ezzel szemben a leromlás során csökken a mintázati szervezettség *(**3.60. ábra**)*. Mindemellett, a kevés fajú szub-közösségek esetén a legdegradáltabb állapotban a legerősebb a szerveződés; a leromlás során tehát a domináns fajok relatív mintázatképző szerepe megnő *(**3.61. ábra**)*.

A mezőföldi löszvegetáció mintázatainak térléptékbeli kapcsolatai

1. Azok a fajok, amelyek regionális elterjedése aszimmetrikus, tehát differenciálnak a Mezőföld egyes régiói (Ny-i és K-i pereme) között, cönológiai preferenciájukat tekintve is differenciáló képességgel rendelkeznek *(**3.15. táblázat**)*.
2. A mezőföldi löszgyep-állományok fajkészletének kialakulásában a gyeptípushoz (cönotaxonhoz) tartozás kisebb jelentőségű, mert a regionális helyzet által adott florisztikai szituáció válik meghatározóvá *(**3.26. ábra**)*. Eszerint a közösségek az adott lokális flóra „felhasználásával" bármely biogeográfiai szituációban törvényszerűen bizonyos gyeptípusokká alakulnak.
3. A degradálódás során a gyepek hasonló mértékben „válogatnak" fajokat a regionálisan is gyakori elemek közül, viszont egyre kevesebbé válik a Mezőföldi löszflórában közepesen gyakorinak és ritkának tekinthető fajok száma *(**3.30.A. ábra, 3.17. táblázat**)*.
4. A tájegységben gradiens jelleggel változó gyakoriságú fajok a legelési leromlás során, és a kitettségi gradiens mentén is trend szerint viselkednek *(**3.30.A. és 3.44. ábra**)*. Ez arra utal, hogy a degradálódás során kisebb (mikroklimatikus) léptékben hasonló folyamat játszódik le, mint nagyobb (makroklimatikus) léptékben a Mezőföldön keleti irányban haladva.
5. A két fő cönotaxon elkülönítéséért felelős kétféle koalíció tagjainak jelentősen eltérő makro- illetve mikrocönológiai, vagyis állományok közötti vs. állományon belüli mintázati viselkedését lehet tapasztalni *(**3.31. táblázat**)*.
6. A regionális és a makrocönológiai léptéknek a mikrocönológiaival való egybevetése a fajok eltérő léptékbeli viselkedésének koherenciáját nem erősítette meg. A különböző, regionális és makrocönológiai preferencia alapján elkülönített fajcsoport-párok (erdőssztyepp–erdei vs. sztyepp, nyugatias vs. általános elterjedtség, regionálisan gyakori vs. nem gyakori, valamint az egyes koalíciók) tagjaihoz tartozó fajoknak a términtázati szervezettségben való részvétele között összességében nincs különbség *(**3.32. táblázat**)*.

4.2. SUMMARY

Aims of the studies

The general aim of the dissertation is the *synmorphological* analysis of the loess flora and vegetation of Mezőföld region in Hungary, including the connection and mutual interpretation of patterns at different spatial scales. Smaller part of the studies belongs to the *syntaxonomy* and indirectly to the *syndinamics*, as well. At larger (geographical) spatial scale mainly the *autophenetic* patterns (distribution of species) were examined, but at smaller scales rather the *synphenetic* patterns were analysed. In this case the task was to study the pattern organization and textural coordination of the plant communities.

Three subdisciplines, and, in relation to them, three spatial scales determine the basic phenomena of patterns of loess vegetation in Mezőföld. The *biogeographical* scale is the scene of the regional preferences; at *macrocoenological* scale the stands of the communities, their spatial repetition, transition and mosaics can be observed; finally, at *microcoenological* scale the coexistence of population, that is the pattern organization can be explained. The division of the main chapters in the dissertation succeeds this tripartition.

The general questions focus also on the three basic spatial scale. They form the logical scheme which systematizes the concrete problems. The main questions of the dissertation were:

At regional (biogeographical) scale:

1. What are the general characteristics of the loess flora of Mezőföld, and which asymmetries appear in the regional pattern?
2. What are the regional preferences of the plant species?

At macrocoenological scale:

3. Which coenotaxa can be determined, what are their specifications?
4. How do the species differentiate between coenotaxa? What are the species preferences along the grazing and the microclimatic gradients?

At microcoenological scale:

5. Which are the characteristic values and the characteristic scale values of the spatial dependence of loess grasslands?

Correlation between behaviour of species at different spatial scales:

6. Is there any correlation between regional and macrocoenological preferences of species groups?
7. Are the differencies of coalitions having different regional preferences manifested in participation in spatial organization, too?

Material and methods

The spatial scaling can be evaluated in discontinuous way, because only separated spatial scale intervals were available. The spatial domain given by geographical and land-use historical factors are: (i) area of Mezőföld region (ca. 4400 km^2); (ii) territory of sub-regions with constant geographical attributes (100 to 1000 km^2); (iii) extension of isolated valley-systems wedged in the loess plateau, earthworks and loess cliffs (several hectares to several km^2); (iv) slopes of loess valleys with homogeneous geomorphological and microclimatic factors (0.1 to 1 hectare).

The concrete field situations for examinations and different samples were as follows.

(1) Number of valley-systems, loess cliffs and earthworks can be found all over the Mezőföld region, in these refuges many species of loess flora could survive. I recorded floristic samples in 47 localities, with 36 detailed species lists. The number of the days for floristic and coenological samples were 249.

(2) Many types of loess vegetation grow on the slopes of loess valleys, and the repetition of coenotaxa is also available in many situations. For differentiating and characterizing coenotaxa I recorded 170 coenological relevès using 2 m × 2 m quadrats, at different combinations of exposition and slope. For studying the repetition of coenotaxa in the landscape, I made the vegetation maps of five valley-systems.

(3) I carried out microclimate-measure and soil sampling (with analysis of several phisical and chemical parameters) to determine correlations between coenotaxa and abiotic factors. Number of soil samples were 142. The depth of sampling procedure in soil was between 0 and 25 cm, and in several cases 25–50 cm.

(4) Since the antropogenous impact of grasslands has different intensity in the different valleys, therefore different stages of degradation can be observed. In several cases (e.g. in valley-system at Belsőbáránd) the degradation gradient exists along the series of sub-valleys of a main-valley; in this situation the biogeographical conditions are constant. I made 66 coenological relevès in exposition of NE and SW, in 5 and 6 stages of degradation gradient, with 6-6 repetitions each. The coenological samples are completed by floristic samples and microcoenologic transects in all (11) sampling locations. Each transect consisted of 500 microquadrats of 10 cm × 10 cm area. The binary data (presence – absence) of species were recorded.

(5) Grid sample was taken in a xeromesophilous forest-steppe grassland in which the grazing was cancelled many years ago, but the invasion of *Brachypodium pinnatum* started at the same time. The extension of the grid was 10 m × 5 m, the area of the cells was 20 cm × 20 cm, so the number of the cells was 1250. In the cells the abundance data (relative cover) of species were recorded. Secondary sampling procedure was evaluated for spatial scaling.

(6) At places where two sub-walleys are close to each other in a walley-system, an exposition gradient can be recognized, that represents a microclimatic gradient for the vegetation. If the gradient is relatively long enough (e.g. it runs from NE to W exposition) then the transition of coenotaxa, that is the coenoklin can take place. I examined such a kind microclimatic gradient, in the valley-system at Belsőbáránd. I made 22 coenological relevès that were situated at the same distance from each other along the ca. 200 m long line. Parallel with it, a 173.2 m long transect was also sampled, which consisted of 1732 microquadrats. In the microquadrats of 10 cm × 10 cm size the binary data of species were recorded.

(7) For microcoenological study of primary succession I sampled altogether 9 transects from three vegetation stages that were: pioneer communities of loess cliffs; transitional, open community on steep slopes; and more or less closed, xerophilous loess grasslands in S or SW exposition. Each 50 m long transect contained 500 microquadrats of 10 cm × 10 cm area.

For analysing floristic samples I characterized the sampling locations with distance attributes (distance from NW and SW border of Mezőföld), and the species with coenosystematical, vertical distribution and area type attributes. The correlations between distances and biotic variables were tested by nonparametric statistics.

The coenological relevès were ordinated and groupped by multivariate-procedures (principal component and principal coordinate analysis, divisive and agglomerative classification), and I performed so called coalition-ordination by using summarized cover data of species groups that have the same coenological preferences. I described the coenotaxa with several textural attributes (e.g. coordination, coenological and floristic heterogenity, Shannon-diversity, evenness), and carryed out diversity ordering for them. For analysing the relationship between coenological attributes and different abiotic factors, nonparametric statistics were performed.

The basis of the microcoenological studies are 21 samples that all together form a ca. 1.1 km long transect consisting of 11232 microquadrats. For information statistical analysis (including spatial series approach) I applied the INFOTHEM program developed by myself. To neglect the artifical effect of rare species I reduced the species number of samples in different proportions, so I used different sub-communities for analyses. For random references in most cases the *complete randomization*, the *random shift*, and the *secondary reference* were practised. I characterized the samples with the maximum values of syncretic functions and their spatial scale points. In several cases the diacretic functions of species were also calculated.

Characteristics of regional floristic patterns of Mezőföld region

1. All together 331 native, non-ruderal steppe, forest-steppe and forest species have been detected *(Appendix 7.2.)*. On the basis of data from 47 sampling locations I draw regional distribution of 9 species, which have different specific area pattern *(Fig. 3.10.)*.
2. The flora of Mezőföld can be described and distinguished from the other loess region by spectra of species attributes *(Table 3.1.)*. The characters of the flora: the proportion of submediterranean and continental species is relatively large (24% and 27%); the quarter of the species is forest or forest-steppe element, there are 60 herbaceous forest–forest-steppe species; 29 species have their vertical distribution from collin or montane region to higher.
3. A *floristic gradient* can be demonstrated regarding to proportion of forest–forest-steppe and collin–montane species *(Fig. 3.8. and 3.9.)*. The number of these species decreases eastwards from NW and SW borders of Mezőföld. On the other hand, there is no significant spatial trend in distribution of submediterranean or continental species *(Table 3.2.)*. It is hypothesized that regions of Dunántúli-középhegység and Dunántúli-dombvidék are (were) propagulum sources for collin–montane species which have the most characteristic asymmetrical distribution.
4. The rare species with less than 20% frequency, and species with 20% < frequency ≤ 60% have *asymmetrical distribution* along the W–E gradient in Mezőföld *(Table 3.4.)*. The number of the species distributed in western part of region is multiple of the number of species that are common in eastern part, so the disappearance of western species is the most important factor to form floristic gradient. This phenomenon indicates the montane origin of the lowland flora.
5. There are many different factors causing and influencing the characteristics of loess flora of Mezőföld *(Table 3.6.)*. The most important are the macroclimatic and geomorphological factors, but the land-use history has importance, as well. Moreover, the quaternary and terciary sand sediments between loess layers also have to be considered.

Macrocoenological characters of loess grasslands in Mezőföld

1. The *compositional continuity* of coenological relevès is broken in the state space of summarized cover of coalitions that have different coenolgical preferences *(Fig. 3.16.)*, however the ordination methods using population abundances yielded indistinct segragation only. This result emphasises the importance of coalitions to form compositional nodes of vegetation.
2. The analyses of the 170 coenological relevès of loess grasslands by multivariate methods and coalition-ordination resulted two main coenotaxa, and 11 sub-type of them *(Fig. 3.20.)*. The first main type is the xeromesophilous forest-steppe grassland containing the following sub-types: *Brachypodum*-type (*Euphorbio pannonici – Brachypodietum* association), *Festuca rupicola*-type, transitional type between previous two, and degraded, *Agropyron intermedium*-dominated forest-steppe. The second main type is the shortgrass, xerophilous grassland, with the sub-types dominated by *Festuca pseudovina*, *Bothriochloa ischaemum*, *Salvia nemorosa*, *Bromus inermis*, *Stipa capillata* or *Chrysopogon gryllus*, and the coenotaxa of upper margin of valleys. The types can be characterized by physiognomical attributes, dominant and fidelic species *(Table 3.9.)*. For last feature, the species have to be ordered by their differentiating ability *(Appendix 7.4.)*.
3. The two main coenotaxa well differentiate between slope expositions. While the occurence of the *Brachypodium* dominated forest-steppe can be expected in N–NE exposition at 15–40° angle of slope, the shortgrass, xerophilous grassland can be found nearly exclusively in SW–W exposition *(Table 3.10.)*.
4. The *Brachypodium*-type gasslands have the largest number of species and strongest coordination *(Table 3.13.)*. Both transitional coenotaxa can be characterized with most uniform dominance distribution, so they have the largest diversity values *(Fig. 3.25.)*.

5. The proportion of continental species is almost constant in each coenotaxon, they represent a third part of species pools *(Table 3.14.)*. In the forest-steppe coenotaxa the number of collin–montane species is larger (4–6% vs. 0–3%), while the proportion of submediterranean species is smaller compared to xerophilous grasslands (9–12% vs. 13–19%). The ratio of the forest-steppe species in *Brachypodium*-type is twice as large as in the other coenotaxa.
6. The difference of average temperature in microclimate of soil under bare surface between slopes with NE and SW exposition is 1°C, that have to be the background of the marked coenological difference in vegetation *(Fig. 3.24.)*. To explain this observation, *positive feedback mechanisms* can be supposed *(Fig. 3.34.)*, in which the humus content (originated from different quantity of biomass), and the humidity of soil (reflecting to the quantity of humus) can play important role *(Table 3.12.)*.
7. Along a *degradation gradient* as much the intensity of grazing increases so much the proportion of forest and forest-steppe species decreases *(Fig. 3.29.B.)*. This feature confirms the existence of process that soil humidity decreases during degradation.
8. Regarding to several textural parameters (e.g. evenness) there is no simple relation (monotonity or unimodality) with degradation, in neither NE nor SW exposition. Considering the burning also as degrading factor, the diversity goes through maximum in forest-steppe, but it decreases in xerophilous loess grassland. With the increase of grazing intensity, in the forest-steppe the summarized cover, but in the steppe the species number decreases *(Fig. 3.32.– 3.33.)*.
9. The species number of coenological relevès is usually larger in N facing slope than in southern one, independently of the presence of *Brachypodium*. If *Brachypodium* is present the species number is larger until the cover of *Brachypodium pinnatum* reaches 20%. When the cover of *Brachypodium* exceeds 20% the number of species will decrease *(Fig. 3.36.)*.
10. The importance of spatial scaling is obvious if we consider that the invasion of *Brachypodium pinnatum* influences the species number and diversity of local patterns *dependently* of spatial scale. At smaller scale (0.04 m^2 – 1 m^2) the effect is significantly negative, but at larger scale (4 m^2) the correlations are not significant *(Table 3.21.)*.
11. I performed topographical allocation of similarity pattern of a forest-steppe stand in the sampling grid *(Fig. 3.39.)*. A speciality of the allocated similarity pattern is that the cells belonging to the same cluster perform non-random but aggregated pattern on the grid *(Table 3.20.)*, otherwise some of them occur separated.
12. It characterizes an aspect of local invador nature of *Brachypodium pinnatum* that its intense invasion limits the local spreading of forest-steppe species, however they are typical elements of *Brachypodium* dominated coenotaxa. This feature appears not only in number of these species, but in proportion, as well *(Table 3.21.)*. The importance of scaling could be demonstrated again.
13. The effect of the examined microclimatic gradient can be revealed at the traditional coenological spatial scale (at 4 m^2), because it forms a *coenoklin (Fig. 3.42.)*.
14. Whereas we can expect monotonous decrease of species number along microclimatic gradient between forest-steppe and shortgrass steppe, in the transition it has its maximum value indicating the *coenotone (Fig. 3.43.)*. In the transition the species-cover evenness and the coordination values decrease *(Table 3.23.)*. These characteristics inticate the organization in community at macrocoenological scale.
15. Some variables, e.g. the proportion of forest and forest-steppe species exhibit monotonous decrease along coenoklin *(Fig. 3.44.)*. This shows that the behaviour of the species depending strongly on the microclimatic factors is more or less independent of community organization, but it follows only the continuous changing of abiotic factors.
16. Several species can be found mainly or exclusively in transitional zone of coenoklin along microclimatic gradient *(Fig. 3.45.)*. These species utilize probably the possibilities in coenotone situation given by decreasing competition pressure of grass species predominating the different loess communities.

Pattern organization of loess grasslands at microcoenological scale

1. The actual values of associatum indicates the organization of spatial pattern in all loess grassland stand (cf. e.g. ***Fig. 3.51.***). The spatial dependences are more than results of textural constrains; they originated firstly from non-random (but aggregated) distribution of species, and partly from non-random cooccurences (but spatial dependences) of species patterns (cf. eg. ***Fig. 3.57.***).
2. In some cases the sub-communities (which are made by reducing the complete sample into given number of species) exhibit as different spatial dependence values that the associatum-relation of compared stand can turn over. This phenomenon indicates that the dominant species have very different role to form spatial patterns ***(Fig. 3.49.)***.
3. During *primer succession* of loess vegetation the *organization*, *complexity* and *heterogenity* of community increase, and they reach their maximum values at *smaller spatial scale* ***(Fig. 3.50.)***. This shift of scale is valid in case of sub-communities, too.
4. The structural parameters (e.g. patchiness and spatial dependences) of the forest-steppe (growing in more humid and well balanced microclimate) reach their maximum values at smaller spatial scale than do ones of the xerophilous shortgrass steppe ***(Fig. 3.51.C–D.)***.
5. Along the NE–W gradient the spatial pattern organization indicates the existence of *coenoton*. It can be manifested in increasing associatum values in transitional zone of two characteristic coenotaxa, however we can expect a monotonous trend along the gradient ***(Fig. 3.55.– 3.57.)***.
6. The response of forest-steppe and steppe to the *degradation* are different. In forest-steppe a relatively moderate grazing results the increase of associatum and florula diversity, but intensive grazing leads to loosening of spatial dependences. In the xerophilous steppe the associatum value decrease with degradation ***(Fig. 3.60.)***. Otherwise, in case of sub-communities containing only few species the pattern organization is the strongest in the most degradated stages indicating that the pattern forming role of dominant species becomes stronger ***(Fig. 3.61.)***.

Relations between patterns of loess vegetation of Mezőföld at different spatial scales

1. The species which have asymmetrical regional distribution, thus they show differences between NW-SW and eastern subregion of Mezőföld, have differenciating capability regarding to their coenological preferences, as well ***(Table 3.15.)***.
2. In the formation of species pool of the different loess grassland stands, their membership in a coenotaxon is less important than the floristic situation given by regional location ***(Fig. 3.26.)***. It means that the communities, utilizing the given subregional flora, become well-determined coenotaxa in any biogeographical situation.
3. During degradation the communities select the regionally frequent species in constant ratio, but the number of regionally non-frequent and rare species becomes smaller and smaller ***(Fig. 3.30.A., Table 3.17.)***.
4. The species having regional asymmetry in Mezőföld also exhibit trend-like behaviour during degradation and along the microclimatic gradient ***(Fig. 3.30.A. and 3.44.)***. This phenomenon indicates that the process during degradation at smaller (microclimatic) scale is very similar to the that at larger (macroclimatic) scale across the Mezőföld.
5. The behaviour of the two coalitions, which are responsible for separation of two main coenotaxa, at microcoenological scale differs from that at macrocoenological scale, so the preferences of coalition are not the same regarding to between- and within stands patterns ***(Table 3.31.)***.
6. The preferences of species at macrocenological and regional scales are not coherent with microcoenological behaviour of them. The role of the species belonging to different species group-pairs (identified at regional or macrocoenological scale: forest-steppe vs. steppe, western vs. eastern, frequent vs. non-frequent, and two characteristic coalitions) are not different in average in participation in spatial pattern organization of communities ***(Table 3.32.)***.

5. FELHASZNÁLT IRODALOM

ÁDÁM L. – MAROSI S. – SZILÁRD J. 1959: *A Mezőföld természeti földrajza.* – Akadémiai Kiadó, Budapest.

ÁDÁM L. – MAROSI S. – SZILÁRD J. 1967: Mezőföld: A domborzat kialakulása és mai képe. – In: *A dunai Alföld* (szerk. MAROSI S. – SZILÁRD J.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 253-263.

AGUIAR, M. R. – SALA, O. E. 1994: Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. – *Oikos* 70: 26-34.

ALLEN, T. F. H. – HOEKSTRA, T. W. 1992: *Toward a unified ecology.* – Columbia Univ. Press, New York.

ALTBÄCKER V. 1998: Növényevő emlősök és a vegetáció kapcsolatának vizsgálata homoki társulásokban. – In: *A közösségi ökológia frontvonalai* (szerk. FEKETE G.). Scientia Kiadó, Budapest. pp. 125-143.

ASZALÓS R. – HORVÁTH F. 1998: A növényzet mintázatának tájléptékű predikciója. – In: *A közösségi ökológia frontvonalai* (szerk. FEKETE G.). – Scientia Kiadó, Budapest. pp. 161-170.

AUSTIN, M. P. 1985: Continuum concept, ordination methods, and niche theory. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 39-61.

AUSTIN, M. P. – SMITH, T. M. 1989: A new model for the continuum concept. – *Vegetatio* 83: 35-47.

BAGI, I. 1997: *A vegetációtérképezés elméleti kérdései.* – Kandidátusi értekezés, Szeged.

BARÁTH Z. 1963: Növénytakaró vizsgálatok felhagyott szőlőkben. – *Földr. Ért.* 12: 341-357.

BARTHA, S. 1990: Spatial process in developing plant communities: pattern formation detected using information theory. – In: *Spatial processes in plant communities* (ed. Krahulec, F. – Agnew, A. D. Q. – Agnew, S. – Willems, J. H.). Academic, Prague. pp. 31-47.

BARTHA, S. 1992: Preliminary scaling for multi-species coalitions in primary succession. – *Abstr. Bot.* 16: 31-41.

BARTHA S. 1993: *Gyomnövényközösségek szünmorfogenezise külszíni szénbányák meddőhányóin.* – Kandidátusi Értekezés, Vácrátót.

BARTHA S. 2000: In vivo társuláselmélet. – In: *Vegetáció és dinamizmus* (szerk. VIRÁGH K. – KUN A.). MTA ÖBKI, Vácrátót. pp. 101-140.

BARTHA, S. – HORVÁTH, F. 1987: Application of long transects and information theoretical functions to pattern detection I. Transects versus isodiametric sampling units. – *Abstr. Bot.* 11: 9-26.

BARTHA, S. – KERTÉSZ, M. 1998: The importance of neutral-models in detecting interspecific spatial associations from „trainsect" data. – *Tiscia* 31: 85-98.

BARTHA S. – CZÁRÁN T. – OBORNY B. – PODANI J. – KERTÉSZ M. 1994: JNP-MODELLEK 1.0 – Számítógépes programcsomag a cönológia koegzisztenciális mintázatainak detektálására Juhász-Nagy Pál információstatisztikai modellcsaládjával. – III. Magyar Ökológus Kongr., Szeged. *Poszterek összefoglalói*: 17.

BARTHA, S. – COLLINS, S. L. – GLENN, S. M. – KERTÉSZ, M. 1995a: Fine-scale spatial organization of tallgrass prairie vegetation along a topographic gradient. – *Folia Geobot. et Phytotax., Praha* 30: 169-184.

BARTHA, S. – CZÁRÁN, T. – OBORNY, B. 1995b: Spatial constraints masking community assembly rules: a simulation study. – *Folia Geobot. et Phytotax., Praha* 30: 471-482.

BARTHA, S. – CZÁRÁN, T. – SCHEURING, I. 1997a: Spatiotemporal scales of non-equilibrium community dynamics: a methodological challenge. – *New Zealand J. Ecol.* 21: 199-206.

BARTHA, S. – KERTÉSZ, M. – CSILLAG, F. 1997b: Diversity and spatial dependence of species combinations in early secondary succession. – Annual Meeting of the Ecological Society of America, Albuquerque. *Suppl. to Bulletin of the Ecol. Soc. Amer.*: 220.

BARTHA, S. – CZÁRÁN, T. – PODANI, J. 1998a: Exploring plant community dynamics in abstract coenostate spaces. – *Abstr. Bot.* 22: 49-66.

BARTHA S. – FEKETE G. – MOLNÁR E. – VIRÁGH K. – OBORNY B. – MUCINA, L. 1998b: Funkciós csoportok térbeli szerveződése löszgyepekben. – *Kitaibelia* 3: 315-316.

BARTHA S. – RÉDEI T. – SZOLLÁT GY. – BÓDIS J. – MUCINA, L. 1998c: Északi és déli kitettségű dolomitsziklagyepek térbeli mintázatainak összehasonlítása. – In: *Sziklagyepek szünbotanikai kutatása* (szerk. CSONTOS P.). Scientia Kiadó, Budapest. pp. 159-182.

BEGON, M. – HARPER, J. L. – TOWNSEND, C. R. 1990: *Ecology. Individuals, Populations and Communities.* (2nd ed.) – Blackwell, Boston.

BELYEA, L. R. – LANCASTER, J. 1999: Assembly rules within a contingent ecology. – *Oikos* 86: 402-416.

BOBBINK, R. – WILLEMS, J. H. 1987: Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) BEAUV. in Chalk Grasslands: A threat to a species-rich ecosystem. – *Biol. Conserv.* 40: 301-314.

BÓDIS J. – BARTHA S. 1997: A feketefenyő hatása dolomitgyepek kompozícionális diverzitására. – IV. Magyar Ökológus Kongr., Pécs. *Poszterek összefoglalói*: 38.

BORBÁS, V. 1900: A Balaton tavának és partmellékének növényföldrajza és edényes növényzete. – *A Balaton Tudományos Tanulmányozásának Eredményei* II./2.: 1-432.

BORHIDI, A. 1961: Klimadiagramme und Klimazonale Karte Ungarns. – *Annal. Univ. Sci. L. Eötvös, Budapest, Ser. Biol.* 4: 21-50.

BORHIDI A. 1981: Az éghajlat. – In: *Növényföldrajz, társulástan és ökológia* (szerk. HORTOBÁGYI – SIMON). Tankönyvkiadó, Budapest. pp. 352-372.

BORHIDI A: 1985: A talaj- és vegetációfejlődés kapcsolatai trópusi szukcesszióban. – In: *A cönológiai szukcesszió kérdései* (szerk.: FEKETE G.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 65-71.

BORHIDI A. 1993: *A magyar flóra szociális magatartási típusai, természetességi és relatív ökológiai értékszámai.* – JPTE Növénytani Tanszék, Pécs.

BORHIDI A. 1997: Gondolatok és kételyek: az Ősmátra-elmélet. – *Studia Phyto. Jubil., Pécs*: 161-188.

BOROS Á. 1944: Az érdi magaspart. – *Pótfüzetek a Természettudományi Közlönyhöz* 76: 191-202.

BOROS Á. 1953: A Mezőföld növényföldrajzi vázlata. – *Földr. Ért.* 2: 234-250.

BOROS Á. 1958: A magyar puszta növényzetének származása. – *Föld. Ért.* 7: 33-45.

BOROS Á. 1959: A Mezőföld növényföldrajza. – In: *A Mezőföld természeti földrajza* (szerk. ÁDÁM L. – MAROSI S. – SZILÁRD J.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 362-383.

BORSY Z. 1993: A lösz és a löszterületek formakincse. – In: *Általános természetföldrajz* (szerk. BORSY Z.). Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest. pp. 594-616.

BOSNYÁK SZ. 1999: *Löszgyepek határátmenetének vizsgálata információstatisztikai módszerekkel.* – Diplomamunka, JATE Ökológiai Tanszék, Szeged.

BROOKS, D. R. – WILEY, E. O. 1986: *Evolution as entropy.* – University Press, Chicago.

BRUELISAUER, A. R. – BRADFIELD, G. E. – MAZE, J. 1996: A thermodynamic interpretation of succession. – *Coenoses* 11: 73-76.

BRUNET, J. – VON OHEIMB, G. – DIEKMANN, M. 2000: Factors influencing vegetation gradients across ancient-recent woodland borderlines in southern Sweden. – *J. Veg. Sci.* 11: 515-524.

BUZÁS I. 1993: *Talaj- és agrokémiai vizsgálati módszerkönyv 1-2.* – INDA 4231 Kiadó, Budapest.

CLEMENTS, F. E. 1916: *Plant succession: an analysis of the development of vegetation.* – Carnegie Inst. Publ. 242.

CONNELL, J. 1978: Diversity in tropical rain forests and coral reefs. – *Science* 199: 1304-1310.

CZÁRÁN T. 1998: Populáció- és társulásdinamika térben és időben: tömeg- és objektum-kölcsönhatási modellek. – In: *A közösségi ökológia frontvonalai* (szerk. FEKETE G.). Scientia Kiadó, Budapest. pp. 35-58.

CZÁRÁN, T. – BARTHA, S. 1989: The effect of spatial pattern on community dinamics; a comparison of simulated and field data. – *Vegetatio* 83: 229-239.

CSÁNYI, V. 1988: *Evolúciós rendszerek.* – Gondolat Könyvkiadó, Budapest.

CSÁNYI, V. 1991: A cönológiai szukcesszió replikatív elmélete. – *Bot. Közl.* 78: 159-171.

DALE, M. B. 1994: Do ecological communities exist? – *J. Veg. Sci.* 5: 285-286.

DIGGLE, P. J. 1983: *Statistical analysis of spatial point patterns.* – Academic Press, London.

DUPRÉ, C. 2000: How to determine a regional species pool: a study in two Swedish regions. – *Oikos* 89: 128-136.
ENDRÉDI L. – HORVÁTH I. 1979: Löszpusztaréti növényfajok virágzása, összefüggésben az időjárással. – *Bot. Közl.* 66: 223-231.
ERDEI, ZS. – TÓTHMÉRÉSZ, B. 1993: MULTI-PATTERN 1.00. Program package to analyze and simulate community-wide patterns. – *Tiscia* 27: 45-48.
ERIKSSON, O. 1989: Seedling dynamics and life histories in clonal plants. – *Oikos* 55: 231-266.
ERIKSSON, O. 1996: Regional dynamics of plant: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulation. – *Oikos* 77: 248-258.
FARKAS G. (szerk.) 1989: *Sárbogárd város története.* – Városi Tanács, Sárbogárd.
FARKAS S. 1990: *Kézikönyv a Tolna megyében észlelt védett növényfajok felismeréséhez.* – Babits Füzetek 4. Szekszárd.
FARKAS S. 1994: Bölcske község határának természetes növénytakarója, florisztikai értékei. – *Bölcskei Tanulmányok* 1: 37-54.
FARKAS S. 1997: Az alsószentiváni löszvölgyek védetté nyilvánítási javaslata. – *Kézirat.*
FARKAS S. (szerk.) 1999: *Magyarország védett növényei.* – Mezőgazda Kiadó, Budapest.
FARKAS S. – KUN A. 1998: *Spiraea media* FR. SCHM. a tolnai Mezőföldön (Colocense). – *Kitaibelia* 3: 317.
FEKETE, G. 1956: Die Vegetation des Velenceer Gebirges. – *Ann. Hist. Mus. Nat. Hung.* 7: 343-362.
FEKETE G. 1972: A növénytársulás fiziognómiai struktúrája, a fény- és a víz mint produkcióökológiai tényezők. – *MTA Biol. Oszt. Közl.* 15: 137-158.
FEKETE G. 1981: Növényökológia: a víz. – In: *Növényföldrajz, társulástan és ökológia* (szerk. HORTOBÁGYI T. – SIMON T.). Tankönyvkiadó, Budapest. pp. 317-335..
FEKETE G. 1985: A terresztris vegetáció szukcessziója: elméletek, modellek, valóság. – In: *A cönológiai szukcesszió kérdései* (szerk.: FEKETE G.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 31-63.
FEKETE G. 1988: A Vértes–Velencei-hegyvidék: Növényzet. – In: *A Dunántúli-középhegység, B) Regionális tájföldrajz* (szerk. ÁDÁM L. – MAROSI S. – SZILÁRD J.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 286-297.
FEKETE, G. 1992: The holistic view of succession reconsidered. – *Coenoses* 7: 21-29.
FEKETE G. 1995: Fitocönológia és vegetációtan: hazai aspektusok. – *Bot. Közl.* 82: 107-127.
FEKETE G. – VIRÁGH K. 1997: Félszáraz *Brachypodium pinnatum* gyepek kompozíciós differenciációja. – *Kitaibelia* 2: 276.
FEKETE G. – MOLNÁR ZS. – HORVÁTH F. (szerk.) 1997: *Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer II. A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer.* – Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.
FEKETE, G. – VIRÁGH, K. – ASZALÓS, R. – ORLÓCI, L. 1998: Landscape and coenological differentiation of *Brachypodium pinnatum* grasslands in Hungary. – *Coenoses* 13: 39-53.
FEKETE G. – KUN A. – MOLNÁR ZS. 1999: Chorológiai gradiensek a Duna–Tisza közi erdei flórában. – *Kitaibelia* 4: 343-346.
FEKETE, G. – VIRÁGH, K. – ASZALÓS, R. – PRÉCSÉNYI, I. 2000: Static and dynamic approaches to landscape heterogenity in the Hungarian forest-steppe zone. – *J. Veg. Sci.* 11: 375-382.
FÓTI SZ. 1995: *Egy löszgyep-állomány términtázatának analízise információelméleti megközelítéssel.* – Diplomamunka, JATE Ökológiai Tanszék, Szeged.
GALLÉ L. 1964: Új löszlakó zuzmótársulás a tokaji Kopaszhegyen: *Endocarpetum pusilli.* – *Bot. Közl.* 51: 81-85.
GALLÉ L. 1998: Ekvilibrium és nem-ekvilibrium koegzisztencia életközösségekben. – In: *A közösségi ökológia frontvonalai* (szerk. FEKETE G.). Scientia, Budapest. pp. 11-33.
GAUCH, H. G. – WHITTAKER, R. H. 1972: Coenocline simulation. – *Ecology* 53: 446-451.
GLEASON, H. A. 1926: The individualistic concept of the plant association. – *Bull. Torrey. Bot. Club* 53: 1-20.
GLEICK, J. 1999: *Káosz. Egy új tudomány születése.* – Göncöl Kiadó, Budapst.
GOLDBERG, D. H. 1994: Influence of competition at the community level: an experimental version of the null models approach. – *Ecology* 75: 1503-1506.

GOLDBERG, D. H. 1998: Separating the effects of number of individuals sampled and competition on species diversity: an experimental and analytic approach. – *J. Ecology* 86: 983-988.
GOTELLI, N. J. – KELLY, W. G. 1993: A general model of metapopulation dynamics. – *Oikos* 68: 36-44.
GREIG-SMITH, P. 1964: *Quantitative Plant Ecology.* (2nd ed.) – Butterworths, London.
GYÖRFFY GY. – ZÓLYOMI B. 1996: A Kárpát-medence és Etelköz képe egy évezred előtt. – *Magyar Tud.* 1996/8: 899-918.
HANSKI, I. – GILPIN, M. 1991: Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. – *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 3-16.
HARPER, J. L. 1982: After description. – In: *The plant community as a working mechanism* (ed. NEWMAN, E. I.). Blackwell, Oxford. pp. 11-25.
HAYEK ZS. – VIRÁGH K. 1997: A Gödöllői-dombvidék *Brachypodium pinnatum* gyeptípusainak florisztikai és cönológiai elválása. – *Kitaibelia* 2: 277.
HAJÓSY F. 1959: A Mezőföld éghajlata. – In: *A Mezőföld természeti földrajza* (szerk. ÁDÁM L. – MAROSI S. – SZILÁRD J.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 291-315.
HEALY, S. – BRAITHWAITE, V. 2000: Cognitive ecology: a field of substance? – *Trends in Ecol. and Evol.* 15: 22-26.
HOCHSTRASSER, T. 1995: *The structure of different loess grassland types in Hungary.* – Ph.D. thesis, Vácrátót.
HORVÁT A. O. 1942: *Külsősomogy és környékének növényzete.* – A Magyar Növénytani Társaság Kiadása, Budapest.
HORVÁTH A. 1991: A tátorján (*Crambe tataria* SEBEÓK) magyarországi védelmének cönológiai és ökológiai alapjai. – *Természetvédelmi Közl.* 1: 23-38.
HORVÁTH A. 1996: *Löszgyep maradványok botanikai állapotfelmérése Fejér megyében.* – Budapesti Természetvédelmi Igazgatóság részére. Kézirat.
HORVÁTH A. 1997a: Löszfalnövényzet. – In: *Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer II. A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer* (szerk.: FEKETE G. – MOLNÁR ZS. – HORVÁTH F.). Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest. pp. 114-115.
HORVÁTH A. 1997b: *Az Adonyi Természetvédelmi Terület botanikai állapotának felmérése.* – A Budapesti Természetvédelmi Igazgatóság részére. Kézirat.
HORVÁTH A. 1997c: *A Kiskunsági Nemzeti Park Miklapusztai területének botanikai állapotfelmérése és vegetációtérképezése.* – A Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatósága részére. Kézirat.
HORVÁTH A. 1998a: A mezőföldi fátlan löszvegetáció florisztikai és cönológiai jellemzése. – *Kitaibelia* 3: 91-94.
HORVÁTH, A. 1998b: INFOTHEM program: new possibilities of spatial series analysis based on information theory methods. – *Tiscia* 31: 71-84.
HORVÁTH, A. – MAKRAI, L. 2000: Variability of spatial dependence within a pioneer plant community. – *Tiscia* 32: megjelenés alatt.
HORVÁTH F. – DOBOLYI Z. K. – MORSCHHAUSER T. – LŐKÖS L. – KARAS L. – SZERDAHELYI T. 1995: *FLÓRA adatbázis 1.2. Taxonlista és attribútum-állomány.* – Vácrátót.
JAKUCS, P. 1968: Comparative and statistical investigations on some microclimatic elements of the biospaces of forests, shrub stands, woodland margins and open swards. – *Acta Bot. Hung.* 14: 281-314.
JAKUCS P. – PRÉCSÉNYI I. 1981: A fitocönózisok. – In: *Növényföldrajz, társulástan és ökológia* (szerk. HORTOBÁGYI T. – SIMON T.). Tankönyvkiadó, Budapest. pp. 192-263.
JANKÓ, B. – ZÓLYOMI, B. 1962: *Salvia nutans* L. und x *S. betonicifolia* ETTL. in Ungarn. – *Acta Bot. Hung.* 8: 262-277.
JÁRAI-KOMLÓDI M. 1966: Adatok az Alföld negyedkori klíma- és vegetációtörténetéhez. 1. – *Bot. Közl.* 53: 191-200.
JÁVORKA S. 1932: A tátorján Magyarországon. – *Természettudományi Közl.* 64: 428-432.
JERMY T. 1987: *Gondolatok a koevolúcióról.* (Akadémiai Székfoglaló) – Akadémiai Kiadó, Budapest.
JONSSON, B. G. – MOEN, J. 1998: Patterns in species associations in plant communities: the importance of scale. – *J. Veg. Sci.* 9: 327-332.

JORGENSEN, S. E. 1992: *Integration of ecosystem theories: a pattern.* – Kluwer, London.
JUHÁSZ-NAGY, P. 1967: On association among plant populations 1. Multiple and partial association: a new approach. – *Acta Biol. Debrecina* 5: 43-56.
JUHÁSZ-NAGY P. 1972a: *Elemi preferenciális folyamatok információelméleti modellezése szünbotanikai objektumokon.* – Kandidátusi Értekezés, Budapest.
JUHÁSZ-NAGY P. 1972b: A növényzet szerkezetvizsgálata: új modellek. 1. Bevezetés. – *Bot. Közl.* 59: 1-5.
JUHÁSZ-NAGY P. 1973: A növényzet szerkezetvizsgálata: új modellek. 2. Elemi beskálázás a florális diverzitás szerint. – *Bot. Közl.* 60: 35-41.
JUHÁSZ-NAGY, P. 1976: Spatial dependence of plant populations. 1. Equivalence analysis (an outline for a new model). – *Acta Bot. Hung.* 22: 61-78.
JUHÁSZ-NAGY P. 1979: *A cönológia koegzisztenciális szerkezeteinek modellezése.* – Akadémiai Doktori Értekezés, Budapest.
JUHÁSZ-NAGY P. 1980: A növényzet szerkezetvizsgálata: új modellek. 3. Florális diverzitás: elemek. – *Bot. Közl.* 67: 185-193.
JUHÁSZ-NAGY, P. 1984: Spatial dependence of plant populations. 2. A family of new models. – *Acta Bot. Hung.* 30: 363-402.
JUHÁSZ-NAGY P. 1985a: Bevezetés a szündinamikába. – In: *A cönológiai szukcesszió kérdései* (szerk.: FEKETE G.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 13-30.
JUHÁSZ-NAGY P. 1985b: A biológia fogalomrendszerének néhány problémája. 1. rész. Kreatív kritikai kommentár egy kislexikon kapcsán. – *Abstr. Bot.* 9: 33-58.
JUHÁSZ-NAGY P. 1985c: A növényzet szerkezetvizsgálata: új modellek. 4. Problémafelvetés az autocönológiában. – *Bot. Közl.* 72: 1-15.
JUHÁSZ-NAGY P. 1986: *Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai.* – Akadémiai Kiadó, Budapest.
JUHÁSZ-NAGY P. 1993a: *Az eltűnő sokféleség (A bioszféra-kutatás egy központi kérdése).* – Scientia Kiadó, Budapest.
JUHÁSZ-NAGY P. 1993b: Némi „káosz-elmélkedés" a szünbiológia témakörében. – *Magyar Tud.* 1993/4: 494-502.
JUHÁSZ-NAGY, P. – PODANI, J. 1983: Information theory methods for the study of spatial processes and succession. – *Vegetatio* 51: 129-140.
JUHÁSZ-NAGY P. – VIDA G. 1978: Szupraindividuális organizáció. – In: *A biológiai szabályozás* (szerk.: CSABA GY.). Medicina Könyvkiadó, Budapest. pp. 337-406.
KALOTÁS Zs. 1990: *A tolnai Mezőföld természeti kincsei.* – Közép-dunántúli KÖVIZIG, Pannon Nyomda, Veszprém.
KELT, D. A. – TARPER, M. L. – MESERVE, P. L. 1995: Assessing the impact of competition on community assembly: a case study using small mammals. – *Ecology* 76: 1283-1296.
KENKEL, N. C. – JUHÁSZ-NAGY, P. – PODANI, J. 1989: On sampling procedures in population and community ecology. – *Vegetatio* 83: 195-207.
KERSHAW, K. A. 1974: *Quantitative and dynamic plant ecology.* (2nd ed.) – Edward Arnold, London.
KERTÉSZ M. 2000: Játékszabályok – társulási szabályok. – In: *Vegetáció és dinamizmus* (szerk. VIRÁGH K. – KUN A.). MTA ÖBKI, Vácrátót. pp. 97-100.
KEVEY B. 1989: Adatok Magyarország flórájának és vegetációjának ismeretéhez V. – *Bot. Közl.* 76: 83-96.
KISS I. 1880: Adatok Tolna megye flórájához. – *Természetrajzi Füzetek* 4: 202-209,
KISS I. 1983: *Ősgyep-maradvány az orosházi Nagytatársáncon.* – Szeged.
KITAIBEL, P. 1799: Iter Baranyense. – In: *Diaria Itinerarum Pauli Kitaibeli* (szerk. GOMBOCZ E.). 291-471.
KLIKA, J. – HADAC, E. 1944: Rostlinná společenstva střední Evropy. – *Príroda (Brno)* 36: 1-26.
KORPÁS E. 1959: A mezőföldi talajtakaró földrajza. – In: *A Mezőföld természeti földrajza* (szerk. ÁDÁM L. – MAROSI S. – SZILÁRD J.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 395-431.
KOVÁCS J. A. 1994: A Kőszegi-hegység és a Kőszeg-hegyalja réttársulásai. – In: *A Kőszegi-hegység vegetációja* (szerk. BARTHA D.). Kőszeg-Sopron. pp. 147-174.
KOVÁCS J. A. 1995: Lágyszárú növénytársulásaink rendszertani áttekintése. – *Tilia* 1: 86-144.

KOVÁCS-LÁNG E. – FEKETE G. – MOLNÁR ZS. 1998: Mintázat, folyamat, skála: hosszú távú ökológiai kutatások a Kiskunságban. – In: *A közösségi ökológia frontvonalai* (szerk. FEKETE G.). Scientia, Budapest. pp. 209-224.

KÖRMÖCZI, L. – BALOGH, A. 1990: The analysis of pattern change in a Hungarian sandy grassland. – In: *Spatial processes in plant communities* (ed. Krahulec, F. – Agnew, A. D. Q. – Agnew, S. – Willems, J. H.). Academic, Prague. pp. 49-58.

KÖSZLER Z. 1999: *Erdőssztyepprét – sztyepprét átmenet términtázati analízise információelméleti alapozású modellek segítségével.* – Diplomamunka, JATE Ökológiai Tanszék, Szeged.

LACK, D. 1969: The numbers of bird species on islands. – *Bird Study* 16: 193-209.

LACK, D. 1976: *Island Birds.* – Blackwell, Oxford.

LANCASTER, H. O. 1969: *The chi-squared distribution.* – John Wiley and Sons, New York.

LANDSBERG, P. T. 1984: Can entropy and „order" increase together? – *Phys. Lett.* A102: 171-173.

LENDVAI G. 1993: Régi-új elem a magyar flórában: a borzas macskamenta (*Nepeta parviflora* M. BIEB.). – *Bot. Közl.* 80: 99-102.

LENDVAI G. – HORVÁTH A. 1994: Adatok a Mezőföld löszflórájához. – *Bot. Közl.* 81: 9-12.

LEPŠ, J. 1990: Can underlying mechanisms be deduced from observed patterns? – In: *Spatial processes in plant communities* (ed. Krahulec, F. – Agnew, A. D. Q. – Agnew, S. – Willems, J. H.). Academic, Prague. pp. 1–11.

LEPŠ, J. – GOLDBERG, D. E. – HERBEN, T. – PALMER, M. 1999: Mechanistic explanations of community structure: Introduction. – *J. Veg. Sci.* 10: 147-150.

LEVINS, R. 1970: Extinction. – *Life Sci.* 2: 75-107.

LOTKA, A. J. 1922: Contribution to the energetics of evolution. – *Proc. Nat. Acad. Sci.* 8: 147-155.

MACARTHUR, R. H. – WILSON, E. O. 1967: *The theory of island biogeography.* – Princeton Univ. Press, Princeton.

MAJER A. 1985: Dég környékének természetes növénytakarója. – In: *Dég. Honismereti és természetrajzi tanulmányok* (szerk. FÁKLYA CS. - VEREBICS G.). Dég. pp. 63-77.

MANLY, B. F. J. 1997: *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology.* (2nd ed.) – Chapman & Hall, London.

MARGÓCZI, K. 1995: Interspecific associations in different successional stages of the vegetation in a Hungarian sandy area. – *Tiscia* 29: 19-26.

MASLOV, A. A. 1990: Multi-scales and multi-species pattern analysis in boreal forest communities. – In: *Spatial processes in plant communities* (ed. Krahulec, F. – Agnew, A. D. Q. – Agnew, S. – Willems, J. H.). Academic, Prague. pp. 83-88.

MATLACK, G. R. 1994: Plants species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. – *Ecology* 75: 1491-1502.

MAY, R. M. 1973: *Stability and complexity in model ecosystems.* – Princeton Univ. Press, Princeton.

MAY, R. M. (ed.) 1981: *Theoretical ecology. Principles and applications.* (2nd ed.) – Sinauer Ass.

MCINTOSH, R. P. 1967: The continuum concept of vegetation. – *Bot. Rev.* 33: 130-187.

MEDZIHRADSZKY ZS. – BÖLÖNI J. – MOLNÁR ZS. – KERTÉSZ M. – VARGA Z. – DEBRECZY ZS. – MOLNÁR A. 2000: Mit tudunk a múltról? – In: *Alföldi erdőssztyepp-maradványok Magyarországon* (szerk. MOLNÁR ZS. – KUN A.). *WWF füzetek* 15. pp. 20-25.

MENYHÁRT L. 1877: *Kalocsa vidékének növénytenyészete.* Budapest.

MÉSZÁROS A. 1997: Várpalota környékének növényvilága. – *Kitaibelia* 2: 226.

MÉSZÁROS, I. – JAKUCS, P. – PRÉCSÉNYI I. 1981: Diversity and niche changes of shrub species within forest margin. – *Acta Bot. Hung.* 27: 421-437.

MOLNÁR Zs. 1992: A Pitvarosi-puszták növénytakarója, különös tekintettel a löszpusztagyepekre. – *Bot. Közl.* 79: 19-27.

MOLNÁR Zs. 1999: Löszpusztarét (*Salvio nemorosae – Festucetum rupicolae* ZÓLYOMI ex SOÓ 1964). – In: *Vörös Könyv Magyarország növénytársulásairól 2.* (szerk. BORHIDI A. – SÁNTA A.). TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Budapest. pp. 20-22.

MOLNÁR ZS. – PAPP L. – MOLNÁR A. – HORVÁTH A. – KEVEY B. – SCHMOTZER A. – VIDRA T. – KIRÁLY G. – BÖLÖNI J. – VIRÁGH K. 2000: Az alföldi erdőssztyeppek mai helyzete Magyarországon: a fennmaradt állományok adatbázisa. – In: *Alföldi erdőssztyepp-maradványok Magyarországon* (szerk. MOLNÁR ZS. – KUN A.). *WWF füzetek* 15. pp. 42-48.

MOLNÁR ZS. – KUN A. (szerk.) 2000: *Alföldi erdőssztyepp-maradványok Magyarországon. – WWF füzetek* 15.
MOROWITZ, H. J. 1968: *Energy flow in biology: Biological organization as a problem in thermal physics.* – Academic Press, New York.
MURAKÖZY GY. – TÉL T. 1993: A káosz: rendezetlenség, struktúra, komplexitás. – *Magyar Tud.* 1993/4: 384-401.
NAGY, Z. – TUBA, Z. – SZENTE, K. – UZVÖLGYI, J. – FEKETE, G. 1994: Photosynthesis and water use efficiency during degradation of a semiarid loess steppe. – *Photosynthetica* 30: 307-311.
OBORNY B. 2000: Játék határokkal – Társulási szabályok az ökológiai közösségekben. – In: *Vegetáció és dinamizmus* (szerk. VIRÁGH K. – KUN A.). MTA ÖBKI, Vácrátót. pp. 79-96.
OBORNY B. – BARTHA S. 1998: Formakincs és közösségszerveződés a növénytársulásokban: a klonális növények szerepe. – In: *A közösségi ökológia frontvonalai* (szerk. FEKETE G.). Scientia Kiadó, Budapest. pp. 59-86.
ODUM, E. P. 1977: The emergence of ecology as a new integrative discipline. – *Science* 195: 1289-1293.
PADISÁK, J. 1994: Identification of relevant time-scales in non-equilibrium community dynamics: conclusions from phytoplankton surveys. – *New Zealand J. Ecol.* 18: 169-176.
PADISÁK J. 1998: A fitoplankton diverzitásának változásai a szukcesszió során: egybevetés terresztris növényközösségekkel. – In: *A közösségi ökológia frontvonalai* (szerk. FEKETE G.). Scientia Kiadó, Budapest. pp. 87-104.
PALMER, M. W. – VAN DER MAAREL, E. 1995: Variance in species richness, species association, and niche limitation. – *Oikos* 73: 203-213.
PALMER, M. W. – WHITE, P. S. 1994: On the existence of ecological communities. – *J. Veg. Sci.* 5: 279-282.
PÄRTEL, M. – ZOBEL, M. – ZOBEL, K. – VAN DER MAAREL, E. 1996: The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. – *Oikos* 75: 111-117.
PATIL, G. P. – TAILLIE, C. 1979: An overview of diversity. – In: *Ecological Diversity in Theory and Practice* (ed. GRASSLE, J. F. – PATIL, G. P. – SMITH, W. – TAILLIE, C.). International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland. pp. 3-27.
PAULOVICS, P. – MOLNÁR, ZS. – KÖRMÖCZI, L. 1988: New habitat of *Sternbergia colchiciflora* W. et K. 1803 in Hungary. – *Acta Biol. Szeged.* 34: 165.
PÉCSI M. (szerk.) 1989: *Magyarország Nemzeti Atlasza.* – Kartográfiai Vállalat, Budapest.
PÉCSI M. 1993: *Negyedkor és löszkutatás.* – Akadémiai Kiadó, Budapest.
PÉCZELI Gy. 1967: Mezőföld: Éghajlat. – In: *A dunai Alföld* (szerk. MAROSI S. – SZILÁRD J.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 263-266.
PICKETT, S. T. A. – WHITE, P. S. (eds.) 1985: *The ecology of natural disturbance and patch dynamics.* – Academic Press, New York.
PICKETT, S. T. A. – KOLASA, J. 1989: Structure of theory in vegetation science. – *Vegetatio* 83: 7-15.
PÓCS T. 1999: A löszfalak virágtalan növényzete I. Orografikus sivatag a Kárpát-medencében. – *Kitaibelia* 4: 143-156.
PODANI, J. 1984a: Spatial processes in the analysis of vegetation: theory and review. – *Acta Bot. Hung.* 30: 75-118.
PODANI, J. 1984b: Analysis of mapped and simulated vegetation patterns by means of computerized sampling techniques. – *Acta Bot. Hung.* 30: 403-425.
PODANI, J. 1988: SYN-TAX III. Users's manual. – *Abstr. Bot.* 12 Suppl. 1: 1-183.
PODANI, J. 1992: Space series analysis of vegetation: processes reconsidered. – *Abstr. Bot.* 16: 25-29.
PODANI, J. 1993: SYN-TAX 5.0: Computer programs for multivariate data analysis in ecology and systematics. – *Abstr. Bot.* 17: 289-302.
PODANI, J. 1997: *Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe.* – Scientia Kiadó, Budapest.
PODANI, J. – CZÁRÁN, T. – BARTHA, S. 1993: Pattern, area and diversity: the importance of spatial scale in species assemblages. – *Abstr. Bot.* 17: 37-51.
POLÁNYI, M. 1969: Life's irreducible structure. – *Science* 160: 1308-1312.

POSTON, T. – STEWART, J. 1985: *Katasztrófaelmélet és alkalmazásai.* – Műszaki Könyvkiadó, Budapest.
PRIGOGINE, I. 1955: *Introduction to thermodynamics of irreversible processes.* – Wiley, New York.
PRIGOGINE, I. 1980: *From being to becoming: time and complexity in the physical sciences.* – Freeman, San Francisco.
PULLIAM, H. R. 1988: Sources, sinks, and population regulation. – *Amer. Nat.* 132: 652-661.
RAUNKIAER, C. 1934: *The life forms of plants and statistical plant geography.* – Oxford.
RÉDEI T. – BARABÁS S. – CSECSERITS A. – KUN A. 1998: A hegylábi löszvegetáció maradványai a Budai-hegységben. Tájtörténeti rekonstrukciós kísérlet. – *Kitaibelia* 3: 319-320.
ROXBURGH, S. H. – CHESSON, P. L. 1998: A new method for detecting species associations in the presence of spatial autocorrelation. – *Ecology* 79: 2180-2192.
ROXBURGH, S. H. – MATSUKI, M. 1999: The statistical validation of null models used in spatial association analyses. – *Oikos* 85: 68-78.
SCHILBERSZKY K. 1891: Egy ázsiai steppenövény európai vándorútjáról. – *Földr. Közl.* 19: 185-217.
SCHMOTZER A. – VIDRA T. 1997: Egy méltatlanul mellőzött löszvidékünk – a Monor–Irsai-dombság – flórakutatásának kezdeti eredményei. – *Kitaibelia* 2: 240.
SCHMOTZER A. – VIDRA T. 1998: Flórakutatás a Monor–Irsai-dombság löszvidékén. – *Kitaibelia* 3: 321-328.
SCHMOTZER, A. – VOJTKÓ, A. 1997a: Investigation of *Brachypodium pinnatum*-dominated semidry grasslands in the Bükk Mountains (North-East Hungary). – In: *Proceedings of the „Research, Conservation, Management" Conference. Vol. I.* (ed. TÓTH, E. – HORVÁTH, R.). Aggtelek. pp. 385-391.
SCHMOTZER, A. – VOJTKÓ, A. 1997b: Félszáraz gyepek bükki állományainak cönológiai összevetése az eredeti erdőtársulások aljnövényzetével. – *Kitaibelia* 2: 304.
SHANNON, C. E. – WEAVER, W. 1986: *A kommunikáció általános elmélete.* – Országos Műszaki Információs Központ és Könyvtár, Budapest.
SHIPLEY, B. – KEDDY, P. A. 1987: The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypotheses. – *Vegetatio* 69: 47-55.
SIMON T. 1992: *A magyarországi edényes flóra határozója. Harasztok – virágos növények.* – Tankönyvkiadó, Budapest.
SOÓ, R. 1947: Revue systématique des associations végétales des environs de Kolozsvár (respectivement de la Mezőség et de la région de la Szamos, en Transylvanie). – *Acta Geobot. Hung.* 6: 3-50.
SOÓ R. 1965: *Növényföldrajz.* – Tankönyvkiadó, Budapest.
SOÓ R. 1964, 1966, 1968, 1970, 1980: *Magyarország flórájának és vegetációjának rendszertani–növényföldrajzi kézikönyve I, II, III, IV, VI.* – Akadémiai Kiadó, Budapest.
STATSOFT, Inc. 1995: *STATISTICA for Windows (Computer program manual).* – StatSoft, Inc., 2325 East 13th Street, Tulsa.
SUGIHARA, G. – GRENFELL, B. – MAY, R. M. 1990: Distinguishing error from chaos in ecological time series. – *Phil. Trans. R. Soc. London* 330: 235-251.
SWANSON, D. K. – GRIGAL, D. F. 1988: A simulation model of mire patterning. – *Oikos* 53: 309-314.
SZERÉNYI J. 1997: *Az Alföld természetes növénytakarójának maradványfoltjai Érden és környékén.* – Diplomamunka, ELTE Növénytani és Ökológiai Tanszék, Budapest.
SZERÉNYI J. 1999: A *Nepeta parviflora* M. BIEB új lelőhelye az Észak-Mezőföldön. – *Kitaibelia* 4: 204.
SZERÉNYI J. 2000: Adatok az Észak-Mezőföld löszflórájához. – *Kitaibelia* 5: 249-270.
SZERÉNYI J. – KALAPOS T. 1998: A *Himantoglossum caprinum* (M. BIEB.) SPRENG. és a *Coeloglossum viride* (L.) HARTMAN alföldi előfordulása az érdi Mezőföldön. – *Bot. Közl.* 85: 81-88.
SZOLLÁT, GY. – BARTHA, S. 1991: Pattern analysis of dolomite grassland communities using information theory models. – *Abstr. Bot.* 15: 47-60.
SZUJKÓ-LACZA, J. – RAJCZY, M. 1986: Similarity investigations on a loess steppe fragment in a forest-steppe in Hungary. – *Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung.* 78: 49-62.

THOM, R. 1972: *Stabilité structurelle et morphogenèse. Essai d'une théorie générale des modelles.* – Benjamin, Reading.

TÓTH A. 1988: Degradálódó hortobágyi löszgyepek reliktum foltjainak synökológiai viszonyai. – In: *Tudományos kutatások a Hortobágyi Nemzeti Parkban 1976–1985* (szerk. TÓTH A.). Budapest. pp. 11-83.

TÓTHMÉRÉSZ B. 1985: Stabilitási modellek a szukcesszió-kutatásban. – In: *A cönológiai szukcesszió kérdései* (szerk. FEKETE G.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 201-209.

TÓTHMÉRÉSZ B. 1994a: *Diverzitási rendezések és térsorozatok.* – Akadémiai Doktori Értekezés, Debrecen.

TÓTHMÉRÉSZ, B. 1994b: Statistical analysis of spatial pattern in plant communities. – *Coenoses* 9: 33-41.

TÓTHMÉRÉSZ, B. 1995: Comparison of different methods for diversity ordering. – *J. Veg. Sci.* 6: 283-290.

TÓTHMÉRÉSZ B. 1997: *Diverzitási rendezések.* – Scientia Kiadó, Budapest.

TÓTHMÉRÉSZ, B. – ERDEI, ZS. 1992: The effect of species dominance on information theory characteristics of plant communities. – *Abstr. Bot.* 16: 43-47.

TÓTHMÉRÉSZ, B. – ERDEI, ZS. 1995: New features of MULTI-PATTERN 1.10: robust nonlinear smoothing. – *Tiscia* 29: 33-36.

TUBA Z. – CSINTALAN ZS. – NAGY Z. – SZENTE K. – KEMÉNY G. – TAKÁCS Z. – KOCH J. – BADACSONYI A. – MURAKEÖZY P. – PALICZ G. – KÓBOR SZ. – ÖTVÖS E. – BARTHA S. 1998: Szünfiziológia: alapozó gondolatok és exploratív vizsgálatok egy születő növény-ökológiai tudományterülethez. – In: *A közösségi ökológia frontvonalai* (szerk. FEKETE G.). Scientia Kiadó, Budapest. pp. 171-196.

ULANOWICZ, R. E. 1986: *Growth and development: ecosystem phenomenology.* – Springer-Verlag, New York.

ULANOWICZ, R. E. – ABARCA-ARENAS, L. G. 1997: An informational synthesis of ecosystem structure and function. – *Ecol. Model.* 95: 1-10.

VAN DER MAAREL, E. – SYKES, M. T. 1993: Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. – *J. Veg. Sci.* 4: 179-188.

VARGA Z. – V. SIPOS J. 1999: Sudárrozsnok-gyepek. Magyar aszatos szálkaperjegyepek. – In: *Vörös Könyv Magyarország növénytársulásairól 2.* (szerk. BORHIDI A. – SÁNTA A.). Természet-Búvár Alapítvány Kiadó, Budapest. pp. 41-66.

VARGA Z. – V. SIPOS J. – ORCI M. K. – RÁCZ I. 2000: Félszáraz gyepek az Aggteleki-karszton: fitocönológiai viszonyok, egyenesszárnyú rovar- és lepkeegyüttesek. – In: *Vegetáció és dinamizmus* (szerk. VIRÁGH K. – KUN A.). MTA ÖBKI, Vácrátót. pp. 195-238.

VIDA G. 1996: *Bioszféra és biodiverzitás.* – ELTE Eötvös Kiadó, Budapest.

VIRÁGH K. 1991: *Diszturbációt követő vegetációdinamizmus egy sztyeptársulásban.* – Kandidátusi értekezés, Vácrátót.

VIRÁGH, K. – BARTHA, S. 1998a: Interspecific associations in different successional stages of *Brachypodium pinnatum* grassland after deforestation in Hungary. – *Tiscia* 31: 3-12.

VIRÁGH K. – BARTHA S. 1998b: Koalíciós struktúra átrendeződések a löszsztyepprétek kialakulása felé tartó szukcesszió során. – *Kitaibelia* 3: 337-338.

VIRÁGH, K. – FEKETE, G. 1984: Degradation stages in a xeroseries: composition, similarity, grouping, coordination. – *Acta Bot. Hung.* 30: 427-459.

VOJTKÓ A. 1998: A Bükk hegység sziklagyepjeinek és sztyeprétjeinek jellemzése. – In: *Sziklagyepek szünbotanikai kutatása* (szerk. CSONTOS P.). Scientia Kiadó, Budapest. pp. 133-155.

VOJTKÓ A. – FARKAS T. 1999: Löszpusztáktól a Bükk-fennsíkig. Sztyepprétek növény-földrajzi és cönológiai elkülönítése. – *Kitaibelia* 4: 191-192.

VÖRÖSS L. ZS. 1987-88: Adatok a Mezőföld flórájának ismeretéhez. – *Bot. Közl.* 74-75: 121-126.

V. SIPOS, J. – VARGA, Z. 1997: Phytocenology of semi-dry grasslands in the Aggtelek karst area (N. Hungary). – In: *Research in Aggtelek National Park and Biosphere Reserve. Proceedings of the „Research, Conservation, Management" Conference. Vol. II.* (ed. TÓTH, E. – HORVÁTH, R.). Aggtelek. pp. 59-78.

V. SIPOS J. – VARGA Z. 1998a: Löszgyepek és félszáraz gyepek: kompozíció, struktúra, rovarközösségek. – *Kitaibelia* 3: 331-334.
V. SIPOS J. – VARGA Z. 1998b: Az Aggteleki-karszt félszáraz gyepjeinek *(Cirsio pannonicae – Brachypodion pinnati)* fitocönológiai jellemzése. – *Kitaibelia* 3: 347-348.
WHITTAKER, R. H. 1975: *Communities and Ecosystems*. (2nd ed.) – MacMillan, New York.
WIEGLEB, G. 1989: Explanation and prediction in vegetation science. – *Vegetatio* 83: 17-34.
WILLEMS, J. H. – BOBBINK, R. 1990: Spatial processes in the succession of chalk grassland on old fields in The Netherlands – In: *Spatial processes in plant communities* (ed. KRAHULEC, F. – AGNEW, A. D. Q. – AGNEW, S. – WILLEMS, J. H.). Academic, Prague. pp. 237-249.
WILSON, D. S. 1988: Holism and reductionism in evolutionary ecology. – *Oikos* 53: 269-273.
WILSON, J. B. 1990: Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'paradox of the plankton': evidence from New Zeland plant communities. – *New Zealand J. Ecol.* 13: 17-42.
WILSON, J. B. 1994: Who makes the assembly rules? – *J. Veg. Sci.* 5: 275-278.
WILSON, J. B. 1999: Guilds, functional types and ecological groups. – *Oikos* 86: 507-522.
WILSON, J. B. – AGNEW, A. D. Q. 1992: Positive-feedback switches in plant communities. – *Adv. Ecol. Res.* 23: 263-336.
WILSON, J. B. – STEEL, J. B. – KING, W. MCG. – GITAY, H. 1999: The effect of spatial scale on evenness. – *J. Veg. Sci.* 10: 463-468.
ZAR, J. H. 1984: *Biostatistical Analysis*. (2nd ed.) – Prentice-Hall, New Jersey.
ZOBEL, M. 1992: Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors. – *Oikos* 65: 314-320.
ZOBEL, M. – VAN DER MAAREL, E. – DUPRÉ, C. 1998: Species pool: the concept, its determination and its significance for community restoration. – *Appl. Veg. Sci.* 1: 55-66.
ZÓLYOMI B. 1956: *Salvio (nutantis-nemorosae) – Festucetum* cönológiai tabella. – Kézirat, Vácrátót.
ZÓLYOMI, B. 1957: Der Tatarenahorn–Eichen–Lösswald der zonalen Waldsteppe *(Aceri tatarici-Quercetum)*. – *Acta Bot. Hung.* 3: 401-424.
ZÓLYOMI B. 1958: Budapest környékének természetes növénytakarója. – In: *Budapest természeti képe* (szerk. PÉCSI M.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 509-642.
ZÓLYOMI B. 1959: Beszámoló az MTA Botanikus kertje és Geobotanikai Laboratóriuma munkájáról II. – *MTA Biol. Csop. Közl.* 3: 51-59.
ZÓLYOMI B. 1967: Mezőföld: Természetes növényzet. – In: *A dunai Alföld* (szerk. MAROSI S. – SZILÁRD J.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 285-288.
ZÓLYOMI B. 1969: Észak-alföldi hordalékkúp-síkság: Természetes növényzet. – In: *A tiszai Alföld* (szerk. MAROSI S. – SZILÁRD J.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 212-215.
ZÓLYOMI, B. 1987: Coenotone, ecotone and their role in preserving relic species. – *Acta Bot. Hung.* 33: 3-18.
ZÓLYOMI B. 1989: Természetes növénytakaró. – In: *Magyarország Nemzeti Atlasza* (szerk. PÉCSI M.). – Kartográfiai Vállalat, Budapest. p. 89.
ZÓLYOMI, B. – FEKETE, G. 1994: The Pannonian loess steppe: Differentiation in space and time. – *Abstr. Bot.* 18: 29-41.
ZÓLYOMI, B. – BARÁTH, Z. – FEKETE, G. – JAKUCS, P. – KÁRPÁTI, I. – KOVÁCS, M. – MÁTHÉ, I. 1967: Einreihung von 1400 Arten der ungarischen Flora in ökologische Gruppen nach TWR-Zahlen. – *Fragm. Bot. Mus. Hist. Nat. Hung.* 4: 101-142.
ZÓLYOMI, B. – KÉRI, M. – HORVÁTH, F. 1997: Spatial and temporal changes in the frequency of climatic year types in the Carpathian Basin. – *Coenoses* 12: 33-41.

6. PUBLIKÁCIÓK ÉS ELŐADÁSOK JEGYZÉKE

6.1. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBŐL KÉSZÜLT PUBLIKÁCIÓK ÉS ELŐADÁSOK

Tudományos közlemények

HORVÁTH A. 1991: A tátorján (*Crambe tataria* SEBEÓK) magyarországi védelmének cönológiai és ökológiai alapjai. – *Természetvédelmi Közl.* 1: 23-38.

LENDVAI G. – HORVÁTH A. 1994: Adatok a Mezőföld löszflórájához. – *Botanikai Közl.* 81: 9-12.

HORVÁTH A. 1998: A mezőföldi fátlan löszvegetáció florisztikai és cönológiai jellemzése. – *Kitaibelia* 3: 91-94.

HORVÁTH, A. 1998: INFOTHEM program: new possibilities of spatial series analysis based on information theory methods. – *Tiscia* 31: 71-84.

HORVÁTH, A. – MAKRAI, L. 2000: Variability of spatial dependence within a pioneer plant community. – *Tiscia* 32: megjelenés alatt.

Előadások és poszterek

HORVÁTH A. – BAGI I. 1991: A *Crambe tataria* helye a lösz-szukcessziósorban. – II. Magyar Ökológus Kongresszus, Keszthely, júl. 4-7. *Poszterek összefoglalói*: 59.

HORVÁTH A. 1997: Löszgyep-típusok términtázatának információstatisztikai vizsgálata. – IV. Magyar Ökológus Kongresszus, Pécs, jún. 26-28. *Poszterek összefoglalói*: 85.

Könyvfejezetek

HORVÁTH A. 1997: Löszfalnövényzet. – In: *Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer II. A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer* (szerk.: FEKETE G. – MOLNÁR ZS. – HORVÁTH F.). Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest. pp. 114-115.

BÖLÖNI J. – HORVÁTH A. 1999: Törpe mandula (Amygdalus nana). – In: *Magyarország ritka fa- és cserjefajai I.* (szerk.: BARTHA D. – BÖLÖNI J. – KIRÁLY G.). *Tilia* 7. Soproni Egyetem Erdőmérnöki Kar Növénytani Tanszék. pp. 243-253.

HORVÁTH A. 1999: Tátorján. – In: *Magyarország védett növényei* (szerk.: FARKAS S.). Mezőgazda Kiadó, Budapest. p. 207.

MOLNÁR ZS. – PAPP L. – MOLNÁR A. – HORVÁTH A. – KEVEY B. – SCHMOTZER A. – VIDRA T. – KIRÁLY G. – BÖLÖNI J. – VIRÁGH K. 2000: Az alföldi erdőssztyeppek mai helyzete Magyarországon: a fennmaradt állományok adatbázisa. – In: *Alföldi erdőssztyepp-maradványok Magyarországon* (szerk.: MOLNÁR ZS. – KUN A.). *WWF füzetek* 15. pp. 42-48.

Természetvédelmi jellegű állapotfelmérések

HORVÁTH A. 1996: *Löszgyep maradványok botanikai állapotfelmérése Fejér megyében.* – A Budapesti Természetvédelmi Igazgatóság részére. Kézirat.

HORVÁTH A. 1997: *Az Adonyi Természetvédelmi Terület botanikai állapotának felmérése.* – A Budapesti Természetvédelmi Igazgatóság részére. Kézirat.

OTKA pályázat zárójelentése

HORVÁTH A. – DOMBOS M. – BOSNYÁK SZ. – KEREPECZKI É. – KOVÁCS G. – KÖSZLER Z. 1999: *Növény- és epigeikus rovarközösségek (Collembola) szünmorfológiai vizsgálata degradált löszgyepen információstatisztikai módszerekkel.* – OTKA F 20105 zárójelentés, Szeged.

6.2. EGYÉB PUBLIKÁCIÓK ÉS ELŐADÁSOK

Tudományos közlemények

BÁRÁNY-KEVEI, I. – **HORVÁTH, A.** 1996: Survey of the interaction between soil and vegetation in a karstecological system (at Aggtelek, Hungary). – *Acta Geographica Szegediensis* 35: 81-87.

Előadások és poszterek

BAGI I. – **HORVÁTH A.** – KOVÁCS T. – MAKRAI L. – VARGA CS. 1991: Lápok és mocsarak Közép- és Kelet Lengyelországban. – *Előadás az MBT Botanikai Szakosztálya 1269. ülésén*, Budapest

BAGI I. – **HORVÁTH A.** – BOZÓ CS. 1992: Összefüggések a sziki sásrétek növényzetének diverzitás és egyenletesség viszonyai, valamint a területhasznosítási módok között. – *Előadás az MBT Botanikai Szakosztálya 1270. ülésén*, Budapest

BAGI, I. – **HORVÁTH, A.** – BOZÓ, CS. 1992: Changes of diversity parameters of halophilic sedgy meadows under different anthropogenic impacts. – 49th Congress of the Polish Botanical Society, Kielce, 1-5. Sept. 1992. *Abstracts*: 107-108.

KÖRMÖCZI L. – KELEMEN J. – MARGÓCZI K. – **HORVÁTH A.** 1994: A legelő állatok hatása homokbuckás területek vegetációjának szukcessziójára. – III. Magyar Ökológus Kongresszus, Szeged, júl. 3-6. *Poszterek összefoglalói*: 94.

SZALKAI, T. – DOMBOS, M. – **HORVÁTH, A.** 1997: Structural analysis of play behavior of Chimpanzees. – Proceedings of the 25th International Ethological Conference, Vienna.

KOVÁCS É. – **HORVÁTH A.** 1998: Maggyűjtő hangyafajok napi táplálkozási aktivitását meghatározó környezeti paraméterek. – Szegedi Ökológiai Napok, nov. 18-20. *Poszterek kivonatai*: 31.

DOMBOS M. – **HORVÁTH A.** 2000: A legeltetés hatása az ugróvillások (Collembola) és a növényzet lebonthatósága közötti térbeli kapcsolatokra. – V. Magyar Ökológus Kongresszus, Debrecen, okt. 25-28. Előadások és poszterek kivonatai: *Acta Biol. Debr. Suppl. Oecol. Hung.* 11/1: 52.

Természetvédelmi jellegű állapotfelmérések

HORVÁTH A. 1997: *A Kiskunsági Nemzeti Park Miklapusztai területének botanikai állapotfelmérése és vegetációtérképezése.* – A Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatósága részére. Kézirat.

HORVÁTH A. 1998: *Az Akasztó melletti mintaterület élőhelytérképezése és leírása.* – A Duna-Tisza köze aktuális élőhelytérképezése program 11. sz. területe. Kézirat.

HORVÁTH A. 1998: *Az Erdőtelek melletti mintaterület élőhelytérképezése és leírása.* – A Duna-Tisza köze aktuális élőhelytérképezése program 13. sz. területe. Kézirat.

HORVÁTH A. 1999: *A Rém és Nemesnádudvar közötti mintaterület élőhelytérképezése és leírása.* – A Duna-Tisza köze aktuális élőhelytérképezése program 15. sz. területe. Kézirat.

HORVÁTH A. 1999: *A Forráskút melletti mintaterület élőhelytérképezése és leírása.* – A Duna-Tisza köze aktuális élőhelytérképezése program 34. sz. területe. Kézirat.

HORVÁTH A. 1999: *A Bordány – Forráskút 5x5 km-es mintaterület élőhely térképezése és az* Ailanthus altissima *ponttérképe.* – Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Program O5x5_006 mintaterülete. Kézirat.

7. MELLÉKLETEK

7.1. MELLÉKLET. AZ ÉRTEKEZÉSBEN HASZNÁLT TERMINUSOK DEFINÍCIÓJA

Az alábbi meghatározásokat az értekezés néhány fontosabb fogalmák egyértelmű használata végett állítottam össze, és próbáltam meg minél koherensebb rendszerbe illeszteni. A célkitűzés korlátainak egyike az volt, hogy a szünbotanikán belül elsősorban csak szünmorfológiai és szüntaxonómiai szempontokat vettem figyelembe. A meghatározásokban *dőlten szedett fogalmak* önálló címszóként is megtalálhatók.

asszociáció: a Zürich – Montpellier-i metodológiával elkülönített és leírt *cönotaxon*. Hagyományos megfogalmazása szerint: a növénytakaró önálló egysége, meghatározott faji összetételű, állandó megjelenésű, egyedeiben törvényszerűen ismétlődő, meghatározott környezeti igényű *növénytársulás* (SOÓ 1965; JAKUCS – PRÉCSÉNYI 1981).

asszociátum: a *cönológiai asszociáltság* holisztikus jellegű mértéke (JUHÁSZ-NAGY 1967, 1985c).

cönológiai asszociáltság: az *interlokális dependencia* „intenzitását" jellemző statisztikai függvény (JUHÁSZ-NAGY 1985b). A populációk *cönológiai preferenciáinak* bizonyos hasonlóságát fejezi ki. Fajpárok között a korrelációs koefficienssel, vagy a páros asszociáltsággal (az értekezésben *PA*) mérhető, míg a közösség minden populációjára együttesen és kölcsönösen vonatkozó információelméleti mértéke az *asszociátum* (vö. JUHÁSZ-NAGY 1967, 1985c).

cönológiai preferencia: adott populáció egyfajta *viselkedése*, a vegetáció adott egységeihez való valamilyen kötődése (azok kiválasztása, bizonyos differenciáló képesség). Akkor állapítható meg egy populáció (faj) cönológiai preferenciája, ha a populáció különböző *cönotaxonokban* (pontosabban az azok állományaiból vett valamilyen cönológiai mintákban) való előfordulása nem véletlenszerű (vö. JUHÁSZ-NAGY 1972a).

cönotaxon: a vegetáció valamilyen módszer szerint kapott, lehetőleg minél egzaktabb módon leírt egysége (pl. *noduma*). A cönotaxonok hierarchikus (cönoszisztematikai) rendszert alkothatnak, amely egyik (eleminek nyilvánított) szintjén az *asszociáció* helyezkedik el (vö. JUHÁSZ-NAGY 1986: p. 210.).

fidelitás: adott populáció (vagy esetleg populáció-kollektívum) szignifikáns *cönológiai preferenciája* különböző *társulások* (általánosabban bizonyos *cönotaxonok*) vonatkozásában (vö. FEKETE 1995: p. 115.). Jelen értekezésben a fidelitás egy adott populáció differenciáló képességével mérhető, ami nem más, mint *konstanciabeli* különbsége két meghatározott cönotaxon között (vö. ***2.4.2. fejezet***).

fitocönózis: az *asszociáció* konkrét terepi reprezentációja (vö. BAGI 1997).

flóragradiens: meghatározott cönológiai preferenciájú, vagy azonos növényföldrajzi jellegű fajok számának vagy arányának monoton változása valamilyen földrajzi irányban. Adott tájegységen belül több flóragradiens is értelmezhető aszerint, hogy mely fajcsoportokra értelmezzük.

formáció: a *növénytársulások* prior észlelése során, elsősorban a fiziognómiai szerkezet és a domináns fajok leírásával kapott kategória.

gyeptípus: (itt) a löszvegetáció gyepjeinek valamilyen egysége, *növénytársulása* – a lehető legtágabb értelemben. Klasszikus cönológiai besorolás szerint ide tartozhatnak akár az *asszociáció* feletti, akár azzal megegyező, és az alatti *cönotaxonok* is.

interlokális dependencia: ha két populáció a topográfiailag értelmezett mintavételi egységek (pl. cönológiai felvételek) bizonyos halmazában sztochasztikusan nem függetlenek, akkor közöttük valamilyen interlokális dependencia áll fenn (JUHÁSZ-NAGY 1985b). (Ld. még: *cönológiai asszociáltság*.)

koalíció: az általános meghatározás („valamilyen releváns ökológiai tulajdonságuk alapján hasonlóan viselkedő populációk halmaza") az értekezés témája alapján úgy szűkíthető, hogy a populációk *viselkedését* a *cönológiai preferenciára* korlátozzuk. Ez – a szűkítés ellenére még így is tág értelmű – fogalom szolgál a dolgozatban arra, hogy a populációk adott *térléptékben* kialakuló jellegzetes csoportjait elkülönítsük; lényegében a WILSON (1999) által rendszerezett koalíció jellegű terminusok közül a „spatial distribution guild"-hez áll közel.

koegzisztenciális tér (élettér): egy absztrakt n-dimenziós tér, amelynek koordinátái: (a) a valós időtengely, (b) a valós (topográfiai) tér 3 koordinátája, valamint (c) a centrális referenciára (pl. egy populációra, vagy populáció-kollektívumra) megadható lehetséges, mennyiségi jellegű attribútumokat jellemző koordináták. (Az attribútum: egy adott objektum releváns, elemezhető és formalizált tulajdonsága.) A centrális hipotézis ez alapján így is megfogalmazható (JUHÁSZ-NAGY 1986: p. 29.): „a centrális referencia bármely eleme a koegzisztenciális tér tetszőleges n-dimenziós vektorával jellemezhető". Ha ez nem igaz, akkor az adott objektum *viselkedik*.

konstancia: egy populációnak egy adott *társulás (cönotaxon)* állományaira értelmezett szignifikáns *cönológiai preferenciájának* mértéke (vö. FEKETE 1995: p. 115.). A klasszikus megközelítés szerint az *asszociációk* esetén ötféle fokozattal (*K*: I – V) fejezhető ki (vö. SOÓ 1965). Az értekezésben: a konstancia *(KONST)* egy adott populációnak egy adott *cönotaxon* különböző helyekről származó mintáiban mérhető relatív gyakorisága. (Ld. még: *fidelitás*.)

koordináltság: általános értelemben egy rendszernek (mintázatnak) az a tulajdonsága, hogy önmagát következetesen, változatlanul ismétli meg. „Egy társulás annál koordináltabb, mennél nagyobb pontossággal tudja ugyanazt a mintázatot létrehozni állományról állományra" (JUHÁSZ-NAGY – VIDA 1978). Aszerint, hogy a mintázat texturális (VIRÁGH – FEKETE 1984), vagy strukturális jellemzőinek az ismétlődési pontosságát mérjük (BARTHA 2000), texturális és strukturális koordináltságot különböztethetünk meg (példa a ***3.3.3. fejezetben***).

nodum: a vegetáció azon absztrakt egysége amelyet valamilyen többváltozós eljárás, vagy más matematikai (statisztikai) analízis során a cönológiai minták elkülönítésével kapunk (JUHÁSZ-NAGY 1986: p. 71.). Egy nodumnak megfelelhet például egy *növénytársulás*. Adott nodum jellemzésével, leírásával, megnevezésével adott *cönotaxon* jön létre.

növényközösség: adott topografikumban, adott időben egymás mellett előforduló, általában faji minősítésű növényi populációk halmaza.

növénytársulás: populációkból felépülő strukturális (és feltételezhetően funkcionális) egység; olyan *növényközösség*, amely populációi között koegzisztenciális kapcsolat áll fenn. A kapcsolat a szünmorfológiai és szüntaxonómiai vizsgálatok esetén általában „csak" mintázati szempontból bizonyított, így például az egység repetíciójának mértékével, vagy a populációk közötti *cönológiai asszociáltsággal*. A társulást itt általánosabb értelemben használom, mint pusztán az *asszociáció* szinonimája. (Ld. még: *formáció*, *nodum*.)

regionális (biogeográfiai) preferencia: egy szünbiológiai objektum (populáció, társulás), vagy egy faj, fajcsoport növényföldrajzi léptékű *viselkedése*, amely során egyes földrajzi régiókat, kisebb-nagyobb tájegységeket előnyben részesít. Ha a lokális választásokat binárisan mérjük, akkor pl. egy área felrajzolásával fejezhető ki. Ha tömegességi szempontokat is figyelembe veszünk, akkor a regionális preferencia például különféle *flóragradiensekben* mutatkozhat meg.

viselkedés: mint rendszerelméleti fogalom a válogatással, vagyis a szekvenciális választássorozattal kapcsolatos (lásd JUHÁSZ-NAGY – VIDA 1978). Az általános értelemben vett szünbiológiai viselkedés a populációknak vagy a populáció-kollektívumoknak a *koegzisztenciális térben* vektorokkal jellemezhető tulajdonsága (vö. JUHÁSZ-NAGY 1972a). A populációk egyfajta (cönológiai kontextusban értelmezett) viselkedése a *cönológiai preferencia*.

térskála, térlépték: a térskála a területegység nagyságok értékeinek (a skálapontoknak) arányskálán felvett halmaza. A térlépték ezzel szemben csak egyetlen skálapont, vagy meghatározott (relatíve szűk) tartománya a térskála pontoknak.

7.2. MELLÉKLET. A MEZŐFÖLDI LÖSZFLÓRA LISTÁJA

A fajlista összeállításához csak a sztyepprétek, a cserjések és a lösztölgyes maradványok flórája került feldolgozásra, ezért sem a völgyaljak ligeterdő foltjai, sem a mezo- és higrofil rétek fajai nem képviseltetik magukat. Ugyancsak hiányoznak a listáról a szegetális és a ruderális gyomok, az efemer egyévesek, valamint az ültetett és tájidegen fák és cserjék. A gyakorisági értékek és az elterjedési kategóriák a florisztikai minták adatainak feldolgozásából származnak (ld. ***3.1.5. fejezet***). n = előfordulások száma a 36 mintavételi helyen, f_{D1}, f_{D2} és f_{D3} = relatív gyakoriság az egyes távolsági csoportokban (ld. ***2.3. fejezet***).

Taxon	*Kód*	*n*	f_{D1}	f_{D2}	f_{D3}	*Gyakoriság*	*Elterjedés*
Acer campestre	AQC	23	81.82	43.75	77.78	gyakori	általános
Acer tataricum	AQT	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Achillea collina	ACC	28	54.55	93.75	77.78	gyakori	általános
Achillea pannonica	ACP	29	90.91	75.00	77.78	gyakori	általános
Acinos arvensis	AKA	15	27.27	43.75	55.56	közepes	keleti
Adonis vernalis	ADV	16	72.73	43.75	11.11	közepes	nyugati
Aegilops cylindrica	AEC	2	9.09	0.00	11.11	ritka	bizonytalan
Agrimonia eupatoria	AIE	29	81.82	93.75	55.56	gyakori	általános
Agropyron intermedium	AGI	36	100.00	100.00	100.00	gyakori	általános
Agropyron pectinatum	AGP	17	45.45	43.75	55.56	közepes	általános
Agropyron repens	AGR	13	54.55	37.50	11.11	közepes	nyugati
Agrostis stolonifera	AGS	8	27.27	25.00	11.11	közepes	nyugati
Ajuga chamaepitys	AJC	2	9.09	0.00	11.11	ritka	bizonytalan
Ajuga genevensis	AJG	2	0.00	12.50	0.00	ritka	bizonytalan
Ajuga laxmanni	AJL	15	36.36	56.25	22.22	közepes	általános
Allium flavum	ALF	2	0.00	6.25	11.11	ritka	bizonytalan
Allium paniculatum	ALP	5	18.18	18.75	0.00	ritka	általános
Allium sphaerocephalum	ALS	17	54.55	37.50	55.56	közepes	általános
Alyssum alyssoides	AYA	6	18.18	18.75	11.11	ritka	általános
Alyssum desertorum	AYD	1	0.00	0.00	11.11	ritka	bizonytalan
Amelanchier ovalis	AMO	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Amygdalus nana	AMN	8	18.18	31.25	11.11	közepes	általános
Anacamptis pyramidalis	ANP	1	0.00	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Anchusa officinalis	ANO	6	18.18	18.75	11.11	ritka	általános
Anemone sylvestris	ANS	9	18.18	43.75	0.00	közepes	általános
Anthemis tinctoria	ANT	5	27.27	6.25	11.11	ritka	általános
Anthericum ramosum	ANR	8	45.45	18.75	0.00	közepes	nyugati
Anthyllis macrocephala	ANM	9	36.36	31.25	0.00	közepes	nyugati
Arabis auriculata	ABA	2	0.00	6.25	11.11	ritka	bizonytalan
Arabis hirsuta	ABH	7	54.55	6.25	0.00	ritka	nyugati
Arrhenatherum elatius	AHE	13	54.55	31.25	22.22	közepes	nyugati
Artemisia austriaca	ARA	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Artemisia campestris	ARC	15	54.55	31.25	44.44	közepes	általános
Artemisia pontica	ARP	3	27.27	0.00	0.00	ritka	nyugati
Artemisia vulgaris	ARV	9	36.36	12.50	33.33	közepes	általános
Asparagus officinalis	APO	17	45.45	50.00	44.44	közepes	általános
Asperula cynanchica	AUC	28	100.00	75.00	55.56	gyakori	általános
Aster amellus	ASA	7	36.36	12.50	11.11	ritka	nyugati
Aster linosyris	ASL	12	54.55	25.00	22.22	közepes	nyugati
Astragalus asper	ATA	7	18.18	25.00	11.11	ritka	általános
Astragalus austriacus	ATU	20	45.45	68.75	44.44	közepes	általános
Astragalus cicer	ATC	11	27.27	25.00	44.44	közepes	általános
Astragalus dasyanthus	ATD	3	0.00	6.25	22.22	ritka	keleti

7.2. melléklet – folytatás

Taxon	*Kód*	*n*	f_{D1}	f_{D2}	f_{D3}	*Gyakoriság*	*Elterjedés*
Astragalus excapus	ATE	2	0.00	12.50	0.00	ritka	bizonytalan
Astragalus onobrychis	ATO	22	63.64	62.50	55.56	gyakori	általános
Berberis vulgaris	BBV	4	27.27	0.00	11.11	ritka	általános
Betonica officinalis	BEO	14	54.55	43.75	11.11	közepes	nyugati
Bothriochloa ischaemum	BOI	27	81.82	75.00	66.67	gyakori	általános
Brachypodium pinnatum	BPP	26	81.82	68.75	66.67	gyakori	általános
Brachypodium sylvaticum	BPS	2	9.09	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Brassica elongata	BSE	7	27.27	12.50	22.22	ritka	általános
Briza media	BZM	14	45.45	56.25	0.00	közepes	általános
Bromus erectus	BRE	4	27.27	0.00	11.11	ritka	általános
Bromus inermis	BRI	21	81.82	62.50	22.22	közepes	nyugati
Bromus mollis	BRM	7	27.27	12.50	22.22	ritka	általános
Bromus squarrosus	BRQ	7	27.27	18.75	11.11	ritka	nyugati
Bromus tectorum	BRT	6	27.27	12.50	11.11	ritka	nyugati
Bupleurum falcatum	BUF	4	36.36	0.00	0.00	ritka	nyugati
Bupleurum rotundifolium	BUR	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Calamagrostis epigeios	CAE	10	63.64	12.50	11.11	közepes	nyugati
Camelina microcarpa	CAM	5	9.09	6.25	33.33	ritka	általános
Campanula bononiensis	CMB	15	72.73	37.50	11.11	közepes	nyugati
Campanula glomerata	CMG	21	63.64	68.75	33.33	közepes	általános
Campanula persicifolia	CMP	7	45.45	12.50	0.00	ritka	nyugati
Campanula sibirica	CMS	6	27.27	12.50	11.11	ritka	nyugati
Carduus hamulosus	CAH	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Carduus nutans	CAN	4	9.09	18.75	0.00	ritka	általános
Carex caryophyllea	CXC	14	27.27	50.00	33.33	közepes	általános
Carex flacca	CXF	3	18.18	6.25	0.00	ritka	nyugati
Carex humilis	CXH	13	36.36	31.25	44.44	közepes	általános
Carex liparicarpos	CXL	11	27.27	37.50	22.22	közepes	általános
Carex michelii	CXM	6	27.27	18.75	0.00	ritka	nyugati
Carex praecox	CXP	4	0.00	25.00	0.00	ritka	általános
Carex spicata	CXA	2	0.00	12.50	0.00	ritka	bizonytalan
Carex tomentosa	CXT	4	18.18	12.50	0.00	ritka	nyugati
Carlina intermedia	CAI	12	45.45	37.50	11.11	közepes	nyugati
Centaurea micranthos	CUM	12	36.36	25.00	44.44	közepes	általános
Centaurea pannonica	CUP	11	36.36	37.50	11.11	közepes	általános
Centaurea sadleriana	CUS	30	81.82	81.25	88.89	gyakori	általános
Centaurea triumfettii	CUT	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Cerasus fruticosa	CEF	7	36.36	12.50	11.11	ritka	nyugati
Cerinthe minor	CEM	7	54.55	6.25	0.00	ritka	nyugati
Chondrilla juncea	CRJ	1	0.00	0.00	11.11	ritka	bizonytalan
Chrysanthemum corymbosum	CHC	20	72.73	43.75	55.56	közepes	általános
Chrysanthemum leucanthemum	CHL	7	9.09	31.25	11.11	ritka	általános
Chrysopogon gryllus	CPG	18	54.55	56.25	33.33	közepes	általános
Cirsium eriophorum	CIE	8	18.18	37.50	0.00	közepes	általános
Cirsium pannonicum	CIP	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Clematis vitalba	CLT	5	36.36	0.00	11.11	ritka	általános
Clinopodium vulgare	CLV	9	36.36	18.75	22.22	közepes	általános
Coeloglossum viride	CGV	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Colchicum autumnale	CCA	4	9.09	12.50	11.11	ritka	általános
Colutea arborescens	CLA	7	36.36	18.75	0.00	ritka	nyugati
Convolvulus arvensis	CVA	14	45.45	43.75	22.22	közepes	nyugati
Convolvulus cantabricus	CVC	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Cornus mas	CNM	3	18.18	6.25	0.00	ritka	nyugati
Cornus sanguinea	CNS	10	63.64	18.75	0.00	közepes	nyugati
Coronilla varia	COV	25	72.73	75.00	55.56	gyakori	általános
Cotoneaster matrensis	COM	2	9.09	0.00	11.11	ritka	bizonytalan
Crambe tataria	CQT	6	9.09	25.00	11.11	ritka	általános
Crataegus monogyna	CRM	36	100.00	100.00	100.00	gyakori	általános
Crepis pulchra	CRP	2	0.00	12.50	0.00	ritka	bizonytalan
Crepis rhoeadifolia	CRR	4	0.00	18.75	11.11	ritka	általános

7.2. melléklet – folytatás

Taxon	*Kód*	*n*	f_{D1}	f_{D2}	f_{D3}	*Gyakoriság*	*Elterjedés*
Crocus reticulatus	CSR	1	0.00	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Cruciata laevipes	CTL	3	18.18	0.00	11.11	ritka	általános
Cynodon dactylon	CDD	12	18.18	37.50	44.44	közepes	keleti
Cynoglossum officinale	CGO	5	27.27	12.50	0.00	ritka	nyugati
Cytisus austriacus	CYA	22	72.73	62.50	44.44	gyakori	általános
Cytisus nigricans	CYN	4	36.36	0.00	0.00	ritka	nyugati
Cytisus ratisbonensis	CYR	6	45.45	0.00	11.11	ritka	általános
Dactylis glomerata	DAG	36	100.00	100.00	100.00	gyakori	általános
Dianthus giganteiformis	DIG	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Dianthus pontederae	DIP	16	36.36	37.50	66.67	közepes	általános
Dictamnus albus	DCA	7	36.36	18.75	0.00	ritka	nyugati
Dorycnium germanicum	DOG	7	45.45	12.50	0.00	ritka	nyugati
Echinops sphaerocephalus	ENS	3	18.18	6.25	0.00	ritka	nyugati
Ephedra distachya	EPD	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Eryngium campestre	ERC	36	100.00	100.00	100.00	gyakori	általános
Euonymus europaeus	EOE	6	18.18	12.50	22.22	ritka	általános
Euonymus verrucosus	EOV	4	27.27	6.25	0.00	ritka	nyugati
Euphorbia cyparissias	EUC	26	81.82	56.25	88.89	gyakori	általános
Euphorbia pannonica	EUP	34	100.00	93.75	88.89	gyakori	általános
Euphorbia polychroma	EUO	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Euphorbia salicifolia	EUF	4	18.18	6.25	11.11	ritka	általános
Euphorbia segueriana	EUS	11	18.18	31.25	44.44	közepes	keleti
Euphorbia virgata	EUV	6	9.09	25.00	11.11	ritka	általános
Euphrasia stricta	EFS	6	9.09	31.25	0.00	ritka	általános
Falcaria vulgaris	FAV	28	81.82	68.75	88.89	gyakori	általános
Festuca pratensis	FET	7	27.27	25.00	0.00	ritka	nyugati
Festuca pseudovina	FEP	21	27.27	68.75	77.78	közepes	keleti
Festuca rupicola	FER	34	100.00	100.00	77.78	gyakori	általános
Filipendula vulgaris	FIV	33	90.91	93.75	88.89	gyakori	általános
Fragaria viridis	FRV	30	81.82	93.75	66.67	gyakori	általános
Gagea pusilla	GGU	6	0.00	31.25	11.11	ritka	általános
Galium glaucum	GAG	34	100.00	93.75	88.89	gyakori	általános
Galium mollugo	GAM	8	27.27	25.00	11.11	közepes	nyugati
Galium verum	GAV	32	90.91	93.75	77.78	gyakori	általános
Genista tinctoria ssp. elatior	GEE	13	54.55	43.75	0.00	közepes	nyugati
Gentiana cruciata	GTC	5	9.09	25.00	0.00	ritka	általános
Geranium sanguineum	GNS	2	0.00	6.25	11.11	ritka	bizonytalan
Geum urbanum	GEU	7	27.27	12.50	22.22	ritka	általános
Globularia punctata	GLP	3	27.27	0.00	0.00	ritka	nyugati
Helianthemum ovatum	HAO	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Helichrysum arenarium	HCA	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Helictotrichon praeustum	HEA	7	27.27	6.25	33.33	ritka	általános
Helictotrichon pubescens	HEP	20	54.55	56.25	55.56	közepes	általános
Helleborus dumetorum	HLD	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Heracleum sphondylium	HRS	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Hesperis tristis	HST	3	18.18	0.00	11.11	ritka	általános
Hieracium auriculoides	HIA	17	36.36	50.00	55.56	közepes	általános
Hieracium pilosella	HIP	8	18.18	37.50	0.00	közepes	általános
Hieracium umbellatum	HIU	12	36.36	43.75	11.11	közepes	általános
Himantoglossum caprinum	HGC	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Hippocrepis comosa	HPC	4	18.18	6.25	11.11	ritka	általános
Hypericum elegans	HYE	15	27.27	56.25	33.33	közepes	általános
Hypericum perforatum	HYP	19	81.82	37.50	44.44	közepes	általános
Hypochoeris maculata	HHM	4	18.18	12.50	0.00	ritka	nyugati
Inula ensifolia	INE	11	72.73	18.75	0.00	közepes	nyugati
Inula germanica	ING	14	54.55	43.75	11.11	közepes	nyugati
Inula hirta	INH	11	36.36	37.50	11.11	közepes	általános
Inula oculus-christi	INO	14	45.45	56.25	0.00	közepes	általános
Inula salicina	INS	3	27.27	0.00	0.00	ritka	nyugati
Inula x hybrida	INX	3	18.18	6.25	0.00	ritka	nyugati

7.2. melléklet – folytatás

Taxon	*Kód*	*n*	f_{D1}	f_{D2}	f_{D3}	*Gyakoriság*	*Elterjedés*
Iris pumila	IRP	19	45.45	56.25	55.56	közepes	általános
Iris variegata	IRV	6	27.27	6.25	22.22	ritka	általános
Isatis tinctoria	IST	6	9.09	31.25	0.00	ritka	általános
Jurinea mollis	JUM	12	36.36	31.25	33.33	közepes	általános
Knautia arvensis	KNA	34	90.91	100.00	88.89	gyakori	általános
Kochia prostrata	KCP	5	27.27	0.00	22.22	ritka	általános
Koeleria cristata	KOC	34	90.91	100.00	88.89	gyakori	általános
Leontodon hispidus	LEH	7	27.27	25.00	0.00	ritka	nyugati
Ligustrum vulgare	LGV	12	54.55	18.75	33.33	közepes	általános
Linaria angustissima	LRA	3	0.00	18.75	0.00	ritka	általános
Linaria biebersteinii	LRB	1	0.00	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Linaria genistifolia	LRG	16	72.73	25.00	44.44	közepes	általános
Linaria vulgaris	LRV	7	18.18	25.00	11.11	ritka	általános
Linum austriacum	LIA	9	36.36	25.00	11.11	közepes	nyugati
Linum flavum	LIF	12	45.45	37.50	11.11	közepes	nyugati
Linum hirsutum	LIH	7	9.09	37.50	0.00	ritka	általános
Linum tenuifolium	LIT	7	36.36	18.75	0.00	ritka	nyugati
Lithospermum arvense	LSA	6	27.27	18.75	0.00	ritka	nyugati
Lithospermum officinale	LSO	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Lithospermum purpureo-coeruleum	LSP	4	36.36	0.00	0.00	ritka	nyugati
Lotus corniculatus	LOC	31	90.91	87.50	77.78	gyakori	általános
Lotus siliquosus	LOS	3	9.09	12.50	0.00	ritka	általános
Luzula campestris	LUC	6	18.18	18.75	11.11	ritka	általános
Marrubium peregrinum	MAP	12	27.27	43.75	22.22	közepes	általános
Medicago falcata	MDF	26	81.82	68.75	66.67	gyakori	általános
Medicago lupulina	MDL	10	18.18	37.50	22.22	közepes	általános
Medicago minima	MDM	4	9.09	12.50	11.11	ritka	általános
Melampyrum barbatum	MEB	4	27.27	6.25	0.00	ritka	nyugati
Melandrium album	MEA	15	45.45	43.75	33.33	közepes	általános
Melandrium viscosum	MEV	1	0.00	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Melica transsilvanica	MET	11	45.45	25.00	22.22	közepes	nyugati
Muscari comosum	MUC	15	27.27	43.75	55.56	közepes	keleti
Muscari neglectum	MUN	10	36.36	18.75	33.33	közepes	általános
Myosotis arvensis	MYA	5	27.27	12.50	0.00	ritka	nyugati
Myosotis ramosissima	MYR	2	9.09	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Myosotis stricta	MYS	3	9.09	12.50	0.00	ritka	általános
Nepeta pannonica	NEP	6	27.27	18.75	0.00	ritka	nyugati
Nepeta parviflora	NEU	2	0.00	12.50	0.00	ritka	bizonytalan
Nonea pulla	NOP	20	45.45	68.75	44.44	közepes	általános
Odontites rubra	ODR	6	18.18	18.75	11.11	ritka	általános
Onobrychis arenaria	ONA	10	45.45	25.00	11.11	közepes	nyugati
Ononis spinosa	ONS	23	45.45	81.25	55.56	gyakori	általános
Onosma arenarium	ONR	4	9.09	18.75	0.00	ritka	általános
Orchis coriophora	OHC	3	0.00	18.75	0.00	ritka	általános
Orchis militaris	OHM	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Orchis morio	OHO	1	0.00	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Orchis purpurea	OHP	6	45.45	6.25	0.00	ritka	nyugati
Orchis ustulata	OHU	8	18.18	25.00	22.22	közepes	általános
Origanum vulgare	ORV	4	36.36	0.00	0.00	ritka	nyugati
Ornithogalum boucheanum	OGB	2	9.09	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Ornithogalum ortophyllum	OGO	2	9.09	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Ornithogalum refractum	OGR	1	0.00	0.00	11.11	ritka	bizonytalan
Ornithogalum umbellatum	OGU	3	18.18	6.25	0.00	ritka	nyugati
Orobanche caesia	OBC	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Orobanche elatior	OBE	5	27.27	6.25	11.11	ritka	általános
Orobanche lutea	OBL	1	0.00	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Orobanche reticulata	OBR	2	9.09	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Orobanche sp.	OR?	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Oxytropis pilosa	OXP	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Petrorhagia saxifraga	PHS	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan

7.2. melléklet – folytatás

Taxon	*Kód*	*n*	f_{D1}	f_{D2}	f_{D3}	*Gyakoriság*	*Elterjedés*
Peucedanum alsaticum	PEA	19	54.55	56.25	44.44	közepes	általános
Peucedanum cervaria	PEC	13	54.55	37.50	11.11	közepes	nyugati
Phleum phleoides	PHP	25	63.64	81.25	55.56	gyakori	általános
Phlomis tuberosa	PHT	5	36.36	6.25	0.00	ritka	nyugati
Physalis alkekengi	PHA	2	9.09	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Picris hieracioides	PIH	6	18.18	18.75	11.11	ritka	általános
Pimpinella saxifraga	PIS	29	81.82	93.75	55.56	gyakori	általános
Plantago lanceolata	PLL	14	27.27	50.00	33.33	közepes	általános
Plantago media	PLM	33	100.00	93.75	77.78	gyakori	általános
Poa angustifolia	POA	36	100.00	100.00	100.00	gyakori	általános
Poa bulbosa	POB	10	27.27	18.75	44.44	közepes	általános
Poa compressa	POC	6	36.36	6.25	11.11	ritka	általános
Polygala comosa	PGC	7	18.18	31.25	0.00	ritka	általános
Polygala major	PGM	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Polygonatum latifolium	PNL	5	18.18	6.25	22.22	ritka	általános
Polygonatum odoratum	PNO	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Potentilla arenaria	PTA	20	36.36	68.75	55.56	közepes	általános
Potentilla argentea	PTG	6	9.09	18.75	22.22	ritka	keleti
Potentilla heptaphylla	PTH	3	27.27	0.00	0.00	ritka	nyugati
Potentilla neglecta	PTN	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Potentilla recta	PTR	9	36.36	18.75	22.22	közepes	általános
Primula veris	PRE	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Prunella grandiflora	PRG	3	27.27	0.00	0.00	ritka	nyugati
Prunus spinosa	PRS	9	45.45	6.25	33.33	közepes	általános
Pulsatilla grandis	PUG	5	18.18	12.50	11.11	ritka	általános
Pulsatilla nigricans	PUN	3	18.18	0.00	11.11	ritka	általános
Pyrus pyraster	PYP	8	45.45	18.75	0.00	közepes	nyugati
Quercus cerris	QUC	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Quercus pubescens	QUP	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Quercus robur	QUR	3	9.09	12.50	0.00	ritka	általános
Ranunculus illyricus	RAI	11	18.18	31.25	44.44	közepes	keleti
Ranunculus polyanthemos	RAP	31	90.91	93.75	66.67	gyakori	általános
Rapistrum perenne	RMP	7	27.27	18.75	11.11	ritka	nyugati
Reseda lutea	REL	16	63.64	37.50	33.33	közepes	általános
Rhamnus catharticus	RHC	5	27.27	6.25	11.11	ritka	általános
Rhinanthus angustifolius	RHA	2	0.00	12.50	0.00	ritka	bizonytalan
Rosa pimpinellifolia	ROP	7	36.36	12.50	11.11	ritka	nyugati
Rosa canina	ROC	17	63.64	37.50	44.44	közepes	általános
Rosa gallica	ROG	6	27.27	18.75	0.00	ritka	nyugati
Rubus fruticosus	RUF	19	45.45	56.25	55.56	közepes	általános
Rumex acetosa	RUA	3	18.18	6.25	0.00	ritka	nyugati
Salvia austriaca	SLA	9	9.09	43.75	11.11	közepes	általános
Salvia nemorosa	SLN	36	100.00	100.00	100.00	gyakori	általános
Salvia pratensis	SLP	32	90.91	93.75	77.78	gyakori	általános
Salvia verticillata	SLV	4	27.27	6.25	0.00	ritka	nyugati
Sanguisorba minor	SAM	17	45.45	50.00	44.44	közepes	általános
Scabiosa canescens	SCC	2	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Scabiosa ochroleuca	SCO	21	81.82	43.75	55.56	közepes	általános
Scorzonera hispanica	SCH	3	18.18	0.00	11.11	ritka	általános
Sedum maximum	SEM	10	27.27	25.00	33.33	közepes	általános
Senecio doria	SND	5	9.09	12.50	22.22	ritka	keleti
Senecio jakobaea	SNJ	14	54.55	18.75	55.56	közepes	általános
Serratula radiata	SER	3	27.27	0.00	0.00	ritka	nyugati
Serratula tinctoria	SET	7	36.36	18.75	0.00	ritka	nyugati
Seseli annuum	SSA	8	18.18	25.00	22.22	közepes	általános
Seseli varium	SSV	16	54.55	50.00	22.22	közepes	nyugati
Silene longiflora	SIL	5	36.36	6.25	0.00	ritka	nyugati
Silene nutans	SIN	5	36.36	6.25	0.00	ritka	nyugati
Silene otites	SIO	10	36.36	25.00	22.22	közepes	általános
Silene vulgaris	SIV	14	54.55	37.50	22.22	közepes	nyugati

7.2. melléklet – folytatás

Taxon	*Kód*	*n*	f_{D1}	f_{D2}	f_{D3}	*Gyakoriság*	*Elterjedés*
Spiraea media	SPM	1	0.00	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Stachys recta	STR	30	90.91	87.50	66.67	gyakori	általános
Stipa capillata	STC	28	81.82	75.00	77.78	gyakori	általános
Stipa dasyphilla	STD	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Stipa joannis	STJ	12	27.27	50.00	11.11	közepes	általános
Stipa pulcherrima	STP	3	18.18	6.25	0.00	ritka	nyugati
Taraxacum laevigatum	TAL	3	0.00	18.75	0.00	ritka	általános
Taraxacum serotinum	TAS	26	72.73	75.00	66.67	gyakori	általános
Teucrium chamaedrys	TEC	32	100.00	87.50	77.78	gyakori	általános
Thalictrum aquilegiifolium	THQ	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Thalictrum lucidum	THU	2	9.09	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Thalictrum minus	THM	29	72.73	87.50	77.78	gyakori	általános
Thesium arvense	THA	12	36.36	37.50	22.22	közepes	általános
Thymus glabrescens	THG	33	100.00	93.75	77.78	gyakori	általános
Tragopogon dubium	TRD	9	36.36	31.25	0.00	közepes	nyugati
Tragopogon orientalis	TRO	9	18.18	43.75	0.00	közepes	általános
Trifolium alpestre	TRA	9	45.45	25.00	0.00	közepes	nyugati
Trifolium campestre	TRC	2	18.18	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Trifolium montanum	TRM	15	54.55	56.25	0.00	közepes	általános
Trifolium pratense	TRP	10	36.36	31.25	11.11	közepes	nyugati
Trifolium rubens	TRR	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Trigonella monspeliaca	TRI	2	9.09	0.00	11.11	ritka	bizonytalan
Trinia glauca	TRG	2	9.09	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Ulmus minor	ULM	24	72.73	62.50	66.67	gyakori	általános
Veratrum nigrum	VTN	3	18.18	6.25	0.00	ritka	nyugati
Verbascum lychnitis	VBL	5	27.27	6.25	11.11	ritka	általános
Verbascum phoeniceum	VBP	15	18.18	56.25	44.44	közepes	általános
Veronica arvensis	VER	3	18.18	6.25	0.00	ritka	nyugati
Veronica austriaca	VEA	15	45.45	50.00	22.22	közepes	általános
Veronica austriaca ssp. dentata	VED	6	27.27	18.75	0.00	ritka	nyugati
Veronica austriaca ssp. teucrium	VET	3	18.18	6.25	0.00	ritka	nyugati
Veronica paniculata	VEU	3	9.09	12.50	0.00	ritka	általános
Veronica praecox	VEX	2	0.00	12.50	0.00	ritka	bizonytalan
Veronica prostrata	VEP	6	9.09	25.00	11.11	ritka	általános
Veronica spicata	VES	23	63.64	50.00	88.89	gyakori	általános
Viburnum lantana	VIL	6	45.45	6.25	0.00	ritka	nyugati
Vicia angustifolia	VCA	8	27.27	18.75	22.22	közepes	általános
Vicia lathyroides	VCL	2	0.00	6.25	11.11	ritka	bizonytalan
Vicia tenuifolia	VCT	1	0.00	6.25	0.00	ritka	bizonytalan
Vinca herbacea	VIH	10	18.18	43.75	11.11	közepes	általános
Vincetoxicum hirundinaria	VXH	19	45.45	62.50	44.44	közepes	általános
Viola ambigua	VLA	20	27.27	75.00	55.56	közepes	általános
Viola cyanea	VLC	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Viola hirta	VLH	6	27.27	18.75	0.00	ritka	nyugati
Viola odorata	VLO	9	36.36	12.50	33.33	közepes	általános
Viola rupestris	VLU	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Viola sylvestris	VLS	1	9.09	0.00	0.00	ritka	bizonytalan
Xeranthemum annuum	XEA	5	18.18	6.25	22.22	ritka	általános

A kódok között itt nem szereplő XXX a fedetlen talajfelszínre utal.

7.3. MELLÉKLET. FLORISZTIKAI MINTÁK JELLEMZŐI

Paraméterek: *Mh* = mintavételi hely sorszáma, *T* = mintavételi hely területe, D_{Dk} = távolság a Dunántúli-középhegységtől (zárójelben a Velencei-hegységtől mért távolság szerepel, ha az az előbbi háromnegyedénél kisebb), D_{Dd} = távolság a Dunántúli-dombságtól, $S_{össz}$ = regisztrált fajszám, S_{EL} = erdei lágyszárúak száma, S_{ES} = erdőssztyepp fajok száma, *EJ (erdőjelleg)* = 2 S_{EL} + S_{ES}, *EJ%* = 100 *EJ* / $S_{össz}$, S_{KM} = kollin–montán fajszám, *KM%* = 100 *KM* / $S_{össz}$, S_{Sz} = szubmediterrán elemek száma, *Sz%* = 100 S_{Sz} / $S_{össz}$, S_{Ko} = kontinentális elemek száma, *Ko%* = 100 S_{Ko} / $S_{össz}$.

Mh	*T [ha]*	D_{Dk} *[km]*	D_{Dd} *[km]*	$S_{össz}$	S_{EL}	S_{ES}	*EJ*	*EJ%*	S_{KM}	*KM%*	S_{Sz}	*Sz%*	S_{Ko}	*Ko%*
1	3	6	21	112	3	7	13	11.61	7	6.25	13	11.61	32	28.57
2	5	5	25	68	4	7	15	22.06	2	2.94	5	7.35	22	32.35
3	4	6	30	103	5	9	19	18.45	7	6.80	14	13.59	22	21.36
4	20	12 (5)	50	194	19	21	59	30.41	9	4.64	18	9.28	51	26.29
5	7	5	72	185	21	25	67	36.22	21	11.35	23	12.43	53	28.65
6	5	6	72	154	12	10	34	22.08	12	7.79	15	9.74	44	28.57
7	15	23 (13)	41	88	1	9	11	12.50	1	1.14	6	6.82	27	30.68
8	40	25 (14)	39	179	7	20	34	18.99	7	3.91	16	8.94	57	31.84
9	13	23 (10)	43	74	3	10	16	21.62	0	0.00	8	10.81	21	28.38
10	1	35 (22)	45	53	3	9	15	28.30	1	1.89	3	5.66	12	22.64
11	10	37 (24)	42	64	1	4	6	9.38	0	0.00	4	6.25	20	31.25
12	1	40 (30)	44	103	4	9	17	16.50	1	0.97	8	7.77	30	29.13
13	1	40 (30)	42	88	1	2	4	4.55	0	0.00	5	5.68	20	22.73
14	5	54	34	71	1	5	7	9.86	1	1.41	7	9.86	23	32.39
15	3	67	27	44	1	1	3	6.82	0	0.00	5	11.36	12	27.27
16	20	74	24	55	0	2	2	3.64	0	0.00	4	7.27	17	30.91
17	20	74	20	117	2	8	12	10.26	8	6.84	10	8.55	35	29.91
18	3	76	20	80	5	17	27	33.75	6	7.50	6	7.50	30	37.50
19	40	72	19	113	8	11	27	23.89	3	2.65	7	6.19	36	31.86
20	8	69	18	69	1	7	9	13.04	1	1.45	5	7.25	23	33.33
21	35	70	16	112	4	11	19	16.96	2	1.79	13	11.61	34	30.36
22	8	75	18	47	1	6	8	17.02	0	0.00	4	8.51	14	29.79
23	2	81	20	41	1	1	3	7.32	1	2.44	3	7.32	8	19.51
24	3	60	21	82	5	10	20	24.39	1	1.22	8	9.76	19	23.17
25	30	60	15	83	0	10	10	12.05	2	2.41	5	6.02	26	31.33
26	4	55	18	50	2	5	9	18.00	0	0.00	3	6.00	11	22.00
27	40	51	20	148	8	15	31	20.95	3	2.03	11	7.43	41	27.70
28	8	47	20	129	8	13	29	22.48	5	3.88	12	9.30	37	28.68
29	15	43	23	65	3	9	15	23.08	0	0.00	5	7.69	20	30.77
30	8	42	16	74	2	9	13	17.57	1	1.35	5	6.76	17	22.97
31	6	44	13	58	3	7	13	22.41	2	3.45	4	6.90	13	22.41
32	10	38	3	53	0	6	6	11.32	0	0.00	3	5.66	11	20.75
33	6	41	3	100	12	17	41	41.00	8	8.00	9	9.00	28	28.00
34	2	47	4	69	3	6	12	17.39	0	0.00	3	4.35	17	24.64
35	10	48	4	134	15	15	45	33.58	9	6.72	17	12.69	30	22.39
36	10	47	7	49	1	6	8	16.33	0	0.00	3	6.12	10	20.41

7.4. MELLÉKLET. A FAJOK CÖNOTAXONOKRA JELLEMZŐ PARAMÉTEREI

7.4.1. A fajok átlagos borítási értékei a cönotaxonokban

A listán az összes (196), akár csak egyetlen cönotaxonban is előforduló faj szerepel, kódjaik szerint sorba állítva (kódok: *7.2. melléklet*).

	A	*B*	*Aa*	*Aa'*	*Ab*	*Ab'*	*Ac*	*Ax*	*Ba*	*Ba'*	*Bb*	*Bc*	*Bd*	*Be*	*Bf*	*Bg*
ABA	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50
ABH	0.01	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ACP	0.52	0.84	0.54	0.51	0.52	0.48	0.25	0.44	1.15	0.10	0.77	1.62	0.00	0.10	0.07	0.05
ADV	0.31	0.21	0.19	0.40	0.59	0.31	0.50	0.00	0.33	0.00	0.00	0.67	0.00	0.00	0.10	0.00
AGI	2.75	1.66	0.79	0.91	2.68	2.58	45.50	4.50	1.81	0.67	1.02	5.06	0.33	0.00	0.25	0.00
AGP	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.08	0.13	0.00	0.00	0.49	0.00
AGR	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
AGS	0.55	0.00	0.02	0.00	1.65	2.44	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
AHE	0.07	0.00	0.12	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
AIE	0.60	1.17	0.83	0.55	0.30	0.39	0.10	0.31	0.07	0.00	0.73	0.78	16.67	8.50	0.03	0.50
AJL	0.06	0.17	0.10	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.27	0.61	0.00	0.00	0.00	0.00
AKA	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.06	0.01	0.00	0.10	0.00	0.00
ALF	0.02	0.00	0.01	0.01	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ALP	0.01	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ALS	0.01	0.02	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.02	0.00	0.17	0.00	0.01	0.00
ANM	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ANO	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ANR	0.34	0.00	0.60	1.40	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ANS	0.02	0.00	0.03	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ARC	0.01	0.09	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	3.50
ASA	1.03	0.00	0.55	0.51	0.00	0.00	0.00	8.86	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ASL	0.61	1.40	0.33	0.71	1.05	1.17	0.00	1.00	2.62	0.00	0.00	3.21	0.00	0.00	1.03	0.50
ATA	0.01	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ATC	0.05	0.02	0.01	0.00	0.14	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ATD	0.08	0.42	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.62	4.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.50
ATE	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.33	0.43	0.00	0.00	0.00
ATO	0.19	1.58	0.00	0.00	0.58	0.38	0.00	0.04	0.25	0.00	2.05	0.82	0.00	30.00	0.26	0.00
ATU	0.22	1.67	0.04	0.10	0.61	0.21	0.00	0.00	2.80	0.00	0.22	3.17	0.00	0.00	2.35	0.00
AUC	0.31	0.44	0.37	0.00	0.31	0.37	0.00	0.01	0.26	0.23	0.80	0.05	0.00	1.25	0.53	0.25
AYA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
BEO	0.85	0.00	0.67	1.36	1.07	0.78	0.75	1.23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
BOI	0.55	11.32	0.00	0.00	1.69	1.80	0.00	0.00	1.65	36.67	28.23	1.21	0.00	8.00	3.35	0.00
BPP	25.36	0.00	43.37	61.29	0.38	0.16	0.00	6.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
BRE	0.05	0.00	0.00	0.00	0.16	0.24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
BRI	1.39	1.48	0.07	0.13	4.06	0.66	0.00	0.29	1.50	0.00	0.08	4.33	0.00	13.50	0.28	0.60
BRM	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
BRQ	0.01	0.62	0.00	0.00	0.04	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	1.88	0.00	0.00	0.00	0.30	0.00
BZM	0.12	0.01	0.16	0.04	0.09	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
CAC	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00
CAE	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

7.4.1. melléklet – folytatás

	A	*B*	*Aa*	*Aa'*	*Ab*	*Ab'*	*Ac*	*Ax*	*Ba*	*Ba'*	*Bb*	*Bc*	*Bd*	*Be*	*Bf*	*Bg*
CAM	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50
CBS	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00
CDD	0.00	0.79	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.56	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
CEF	0.02	0.00	0.04	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
CHC	0.55	0.01	0.68	0.45	0.07	0.02	0.10	1.69	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00
CI?	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00
CIA	0.00	0.03	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00
CIE	0.08	0.00	0.08	0.18	0.09	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
CIV	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00
CLV	0.01	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
CMG	1.27	0.09	1.59	0.59	0.33	0.48	0.00	3.20	0.00	0.00	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
CMP	0.02	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
CNS	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
COV	1.08	0.41	1.56	0.60	0.59	0.35	0.00	0.00	0.70	0.00	0.42	0.35	0.00	0.75	0.00	0.00
CPG	0.23	1.43	0.00	0.00	0.71	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.44	0.00	0.00	0.00	0.70	50.00
CQT	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.51	0.00	0.00	0.00	1.00
CRM	0.70	0.17	1.03	1.67	0.14	0.00	0.00	0.89	0.21	0.00	0.23	0.00	0.00	0.50	0.16	0.00
CTP	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00
CUM	0.02	0.04	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.02	0.10	0.00	0.15	0.00	0.00	0.04	0.00
CUP	0.30	0.00	0.26	0.51	0.40	0.54	0.00	0.24	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.03	0.00
CUS	1.59	1.21	1.78	1.60	1.35	1.58	1.25	1.33	2.75	5.50	0.15	0.21	0.00	2.00	0.20	0.50
CVA	0.00	0.03	0.00	0.00	0.01	0.02	0.00	0.00	0.01	0.00	0.10	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
CXH	0.29	0.02	0.42	0.07	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
CXL	0.12	0.37	0.10	0.08	0.11	0.00	0.00	0.29	0.65	0.00	0.15	0.33	0.33	0.00	0.50	0.05
CXP	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00
CXT	0.64	0.02	0.43	0.44	0.67	0.83	0.50	2.00	0.00	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00
CYA	0.91	0.90	0.45	0.45	0.50	0.74	0.00	6.03	0.02	0.00	0.17	1.07	0.00	0.00	3.25	12.50
CYN	0.13	0.00	0.23	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
DAG	1.87	0.16	0.84	1.19	3.65	4.93	4.00	1.41	0.23	0.33	0.23	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00
DCA	0.02	0.00	0.03	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
DIP	0.06	0.03	0.01	0.00	0.16	0.01	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
DOG	1.14	0.17	1.16	2.12	1.40	0.58	0.00	0.36	0.32	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00
EDC	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EFS	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EOE	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ERC	0.49	0.73	0.40	0.48	0.70	0.69	0.20	0.39	0.75	1.27	0.82	0.51	0.07	0.15	0.79	1.00
EUC	0.04	0.61	0.02	0.04	0.09	0.02	0.10	0.00	1.83	0.00	0.06	0.01	0.00	0.00	0.09	0.70
EUP	5.86	3.53	6.83	5.93	4.59	4.82	3.00	5.00	4.35	0.00	2.57	6.85	0.00	6.50	2.15	0.05
EUS	0.00	0.22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.22	0.00	0.00	5.50	0.00	1.00
FAV	0.11	0.13	0.05	0.06	0.17	0.07	0.00	0.37	0.15	0.53	0.07	0.13	0.43	0.00	0.07	0.00
FEP	0.00	24.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	41.77	40.00	17.19	9.38	0.33	5.50	22.10	17.50
FER	21.01	0.33	12.17	7.84	39.64	49.26	8.25	12.00	0.00	0.00	0.46	0.00	0.00	0.00	1.60	0.00
FET	0.09	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.86	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
FIV	2.99	0.29	3.11	2.22	1.90	2.19	3.25	6.50	0.45	0.00	0.16	0.51	0.00	0.00	0.16	0.50
FRV	0.14	0.09	0.13	0.05	0.14	0.14	0.75	0.00	0.26	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00
GAG	1.02	0.89	0.78	1.11	1.44	1.54	0.85	1.07	1.02	1.17	0.19	1.70	0.40	0.50	1.48	1.00
GAM	0.09	0.13	0.15	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.29	0.00	0.00	0.00	0.10	1.00
GAV	0.71	0.97	0.68	0.67	0.57	0.50	0.00	1.61	0.37	0.00	1.84	1.42	0.00	1.10	0.20	1.50
GEE	0.83	0.05	0.51	0.73	1.47	0.93	0.00	0.67	0.10	0.00	0.05	0.04	0.00	0.00	0.02	0.00
GTC	0.02	0.00	0.03	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
HEA	0.33	0.00	0.09	0.18	0.85	1.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
HEP	0.43	0.11	0.17	0.13	0.34	0.48	0.75	2.46	0.35	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

7.4.1. melléklet – folytatás

	A	*B*	*Aa*	*Aa'*	*Ab*	*Ab'*	*Ac*	*Ax*	*Ba*	*Ba'*	*Bb*	*Bc*	*Bd*	*Be*	*Bf*	*Bg*
HIA	0.01	0.37	0.01	0.00	0.03	0.02	0.00	0.00	0.03	0.00	1.14	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00
HIP	0.00	0.05	0.00	0.00	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00
HIU	0.34	0.00	0.44	0.30	0.18	0.24	0.00	0.39	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.10
HYE	0.05	0.03	0.03	0.04	0.05	0.05	0.85	0.00	0.04	0.00	0.03	0.00	0.07	0.10	0.00	0.00
HYP	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.10	0.00	0.00	0.22	0.00
INE	1.45	0.01	2.38	2.90	0.15	0.01	0.00	0.57	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ING	0.16	0.46	0.00	0.00	0.50	0.74	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	3.17	0.00	0.00	0.00	0.00
INH	1.80	0.10	1.40	1.72	0.91	0.86	0.00	8.71	0.00	0.00	0.06	0.58	0.00	0.00	0.00	0.00
INO	0.12	0.49	0.01	0.01	0.11	0.00	0.00	0.90	0.21	0.00	0.35	2.25	0.00	0.00	0.00	0.00
INX	0.07	0.00	0.00	0.00	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
IRP	0.01	0.58	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.19	0.00	0.00	3.05	1.33	0.00	0.30	0.00
IST	0.01	0.00	0.00	0.00	0.02	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
JUM	0.00	0.03	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.02	0.07	0.00	0.00	0.03	0.00
KNA	0.46	0.19	0.64	0.32	0.15	0.13	0.75	0.36	0.41	1.67	0.02	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00
KOC	0.42	1.40	0.04	0.05	1.14	1.55	0.75	0.03	0.87	0.60	1.28	3.11	0.77	4.00	1.02	1.00
LAT	0.08	0.04	0.00	0.00	0.04	0.01	3.00	0.00	0.00	0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
LCS	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
LEH	0.19	0.02	0.28	0.13	0.09	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
LGV	0.01	0.00	0.02	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
LIA	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00
LIF	0.27	0.00	0.26	0.23	0.35	0.24	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
LIH	0.18	0.08	0.00	0.00	0.54	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	2.75	0.00	0.00
LOC	0.15	0.08	0.19	0.10	0.13	0.18	0.00	0.00	0.02	0.00	0.18	0.00	0.00	0.75	0.01	0.00
LRA	0.04	0.00	0.01	0.02	0.00	0.00	1.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
LRG	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.50
LSO	0.02	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
MAP	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
MDF	1.10	0.88	0.67	0.74	1.95	2.77	0.00	1.00	1.07	1.17	0.78	0.93	0.70	0.00	0.77	0.80
MDL	0.01	0.07	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
MDM	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
MEA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
MLO	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
MN?	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
MUC	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.02	0.03	0.00	0.00	0.00
MYA	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
NEP	0.02	0.00	0.02	0.05	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
NEU	0.00	0.36	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.50	0.00	0.00	0.00	0.00
NIA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
NOP	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00
OBE	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ODR	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	1.00	0.05	0.00
OG?	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ONA	0.05	0.00	0.09	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ONS	0.76	0.01	1.32	0.01	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
PEA	2.15	0.01	2.14	2.34	0.65	0.27	2.00	8.29	0.01	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.04	0.05
PEC	2.00	0.00	3.29	0.64	0.38	0.53	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
PGC	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
PHP	0.50	0.13	0.20	0.14	1.01	1.33	0.10	0.64	0.06	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.10	0.00
PHT	0.22	0.00	0.00	0.00	0.21	0.32	6.50	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
PIH	0.01	0.08	0.00	0.00	0.03	0.04	0.05	0.00	0.02	0.00	0.15	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00
PIS	0.47	0.18	0.56	0.26	0.37	0.41	0.00	0.40	0.27	0.33	0.25	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
PLL	0.03	0.02	0.06	0.03	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

7.4.1. melléklet – folytatás

	A	*B*	*Aa*	*Aa'*	*Ab*	*Ab'*	*Ac*	*Ax*	*Ba*	*Ba'*	*Bb*	*Bc*	*Bd*	*Be*	*Bf*	*Bg*
PLM	0.58	0.45	0.26	0.08	1.11	1.01	1.25	0.57	0.83	0.00	0.06	1.10	0.00	0.00	0.20	0.00
POA	1.11	1.52	0.90	1.49	1.16	1.22	1.75	2.21	3.48	2.83	0.38	0.70	0.00	2.25	0.20	1.75
PRG	0.01	0.00	0.00	0.00	0.02	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
PRS	0.10	0.00	0.18	0.41	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
PTA	0.04	1.01	0.00	0.00	0.11	0.12	0.00	0.00	1.24	0.00	1.72	0.20	0.00	0.00	0.50	0.10
PTE	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
PTR	0.02	0.00	0.02	0.05	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
PUG	0.10	0.00	0.18	0.31	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
RAP	0.17	0.00	0.24	0.05	0.08	0.12	0.25	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ROC	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
RPA	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
RUA	0.01	0.00	0.02	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
RUF	0.15	0.21	0.01	0.02	0.45	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SAM	0.01	0.05	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.15	0.00	0.00	0.00	0.02	0.25
SCC	0.19	0.00	0.33	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCO	0.12	0.19	0.01	0.02	0.33	0.29	0.50	0.00	0.40	0.00	0.04	0.27	0.00	0.00	0.13	0.00
SEM	0.03	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.85	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SET	0.16	0.00	0.21	0.31	0.04	0.05	0.00	0.26	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SIL	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.12	0.00	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00
SIO	0.20	0.03	0.02	0.05	0.04	0.00	0.00	2.14	0.01	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
SIV	0.05	0.00	0.09	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SLA	0.01	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14	0.05	0.13	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00
SLN	0.15	7.21	0.13	0.00	0.23	0.26	0.00	0.00	3.72	0.67	1.22	14.77	60.00	0.50	11.70	0.00
SLP	4.36	0.76	5.10	2.86	3.36	3.68	2.00	3.93	1.61	0.50	0.37	0.39	0.00	0.75	0.50	0.00
SNJ	0.01	0.06	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00
SSA	0.62	0.04	0.38	0.16	1.23	1.34	0.00	0.07	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SSV	0.10	0.48	0.02	0.02	0.26	0.13	0.00	0.00	0.92	0.00	0.12	1.08	0.00	0.00	0.08	0.00
STC	0.03	7.26	0.00	0.00	0.09	0.13	0.00	0.00	1.65	0.00	4.38	2.13	7.00	3.75	39.40	2.50
STJ	0.02	0.05	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
STR	0.64	0.05	0.48	0.39	0.82	1.05	2.00	0.59	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00
TAS	0.07	0.30	0.02	0.05	0.17	0.08	0.00	0.00	0.41	0.00	0.41	0.25	0.20	0.00	0.00	0.00
TEC	3.78	3.94	1.62	1.58	8.53	2.49	0.00	0.93	6.56	0.00	0.87	10.25	0.00	0.00	1.43	0.00
THA	0.23	0.06	0.31	0.16	0.16	0.06	0.00	0.04	0.08	0.00	0.02	0.09	0.00	0.00	0.02	0.50
THG	0.73	5.38	0.46	0.03	1.26	1.05	2.50	0.00	5.63	4.33	7.04	4.43	1.67	0.50	4.50	2.50
THM	1.60	0.36	0.89	1.04	2.23	1.72	1.75	4.00	0.75	1.33	0.00	0.54	0.00	0.00	0.00	0.00
TRM	0.28	0.00	0.41	0.48	0.10	0.14	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
TRO	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
TRP	0.02	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ULM	0.05	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
VBP	0.06	0.02	0.08	0.05	0.00	0.00	0.00	0.19	0.02	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.07	0.00
VCA	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.00	0.10	0.00	0.03	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
VCL	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
VEA	0.21	0.09	0.05	0.10	0.47	0.33	0.00	0.30	0.18	0.00	0.02	0.08	0.03	0.00	0.00	0.50
VEH	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
VES	0.08	0.77	0.03	0.03	0.20	0.18	0.00	0.03	0.61	0.33	0.83	1.52	0.33	0.00	0.60	0.50
VIH	0.04	0.00	0.01	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
VLA	0.51	0.22	0.06	0.06	0.67	0.74	10.00	0.29	0.26	0.00	0.21	0.48	0.00	0.00	0.04	0.00
VLC	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
VLH	0.02	0.00	0.01	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
VLO	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
VXH	0.10	0.00	0.01	0.02	0.06	0.08	0.30	0.74	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
XXX	0.30	6.49	0.08	0.05	0.66	0.05	1.00	0.14	1.54	0.00	15.62	2.75	9.67	5.50	2.60	0.00

7.4.2. A fajok differenciáló képessége a két fő gyeptípus (A és B) között

A táblázat a fajoknak a *hosszúfüvű sztyepprét (A-típus)* és a *rövidfüvű löszgyep (B-típus)* között fennálló, a *konstanciákra* vonatkozó *relatív differenciáló képesség (DIFF%)* értékeit listázza csökkenő sorrendben, a két típusban mérhető konstanciákkal – *K(A)* és *K(B)* – együtt.

	DIFF	K(A)	K(B)
FER	3.600	98.84	3.57
FEP	3.599	0.00	95.24
FIV	2.658	95.35	25.00
BPP	2.636	69.77	0.00
SLN	2.346	6.98	69.05
XXX	2.169	10.47	67.86
SSA	2.064	55.81	1.19
PEA	2.059	61.63	7.14
SLP	2.036	87.21	33.33
DAG	1.962	69.77	17.86
STC	1.936	2.33	53.57
BOI	1.904	16.28	66.67
CMG	1.887	52.33	2.38
PIS	1.786	65.12	17.86
BEO	1.670	44.19	0.00
CXT	1.669	45.35	1.19
THM	1.570	54.65	13.10
KOC	1.545	17.44	58.33
INH	1.534	45.35	4.76
CXL	1.405	11.63	48.81
ATU	1.404	10.47	47.62
EUP	1.355	94.19	58.33
PHP	1.312	41.86	7.14
PEC	1.230	32.56	0.00
CHC	1.229	33.72	1.19
VES	1.227	13.95	46.43
STR	1.226	37.21	4.76
GEE	1.221	43.02	10.71
THG	1.210	45.35	77.38
POA	1.191	76.74	45.24
RAP	1.185	32.56	1.19
KNA	1.129	45.35	15.48
CUS	1.113	62.79	33.33
AGI	1.098	79.07	50.00
PTA	1.083	3.49	32.14
TEC	1.014	73.26	46.43
TRM	1.011	26.74	0.00
LIF	1.011	26.74	0.00
HEP	0.961	31.40	5.95
INE	0.921	26.74	2.38
HIU	0.877	25.58	2.38
CUP	0.877	25.58	2.38
ATO	0.867	13.95	36.90
COV	0.857	47.67	25.00
BZM	0.833	24.42	2.38
DOG	0.831	26.74	4.76
THA	0.734	33.72	14.29
TAS	0.729	10.47	29.76
SSV	0.683	9.30	27.38

	DIFF	K(A)	K(B)
VEA	0.651	26.74	9.52
ACP	0.649	79.07	61.90
BRQ	0.631	1.16	17.86
PLM	0.631	48.84	32.14
CXH	0.614	17.44	1.19
IRP	0.586	1.16	16.67
CIE	0.571	15.12	0.00
SET	0.571	15.12	0.00
AUC	0.526	34.88	48.81
CYA	0.516	26.74	13.10
FAV	0.512	18.60	32.14
ASA	0.483	12.79	0.00
ONS	0.481	15.12	2.38
CRM	0.468	30.23	17.86
SCO	0.464	16.28	28.57
HIA	0.456	6.98	19.05
CPG	0.451	1.16	13.10
AGP	0.450	0.00	11.90
HEA	0.439	11.63	0.00
LEH	0.436	15.12	3.57
VBP	0.435	16.28	4.76
HYE	0.434	17.44	5.95
EUS	0.405	0.00	10.71
AGS	0.395	10.47	0.00
ABH	0.395	10.47	0.00
VXH	0.394	11.63	1.19
FRV	0.390	16.28	5.95
HYP	0.361	1.16	10.71
CQT	0.360	0.00	9.52
BRI	0.336	23.26	32.14
GAM	0.320	5.81	14.29
MDL	0.320	5.81	14.29
AKA	0.316	1.16	9.52
ATD	0.316	1.16	9.52
ALS	0.316	1.16	9.52
VLH	0.308	8.14	0.00
VLA	0.290	27.91	20.24
EUC	0.277	8.14	15.48
ODR	0.270	0.00	7.14
ATE	0.270	0.00	7.14
CDD	0.270	0.00	7.14
PUG	0.264	6.98	0.00
GAG	0.255	66.28	59.52
PIH	0.227	2.33	8.33
SLA	0.226	1.16	7.14
HIP	0.226	1.16	7.14
JUM	0.226	1.16	7.14
EFS	0.225	0.00	5.95
LRA	0.220	5.81	0.00

	DIFF	K(A)	K(B)
ANR	0.220	5.81	0.00
ADV	0.211	15.12	9.52
SAM	0.182	2.33	7.14
CIA	0.181	1.16	5.95
ERC	0.181	51.16	55.95
MUC	0.180	0.00	4.76
PRS	0.176	4.65	0.00
CMP	0.176	4.65	0.00
TRP	0.176	4.65	0.00
VIH	0.176	4.65	0.00
ASL	0.153	19.77	23.81
CVA	0.138	3.49	7.14
LIH	0.137	2.33	5.95
CUM	0.137	2.33	5.95
CI?	0.135	0.00	3.57
SIL	0.135	0.00	3.57
FET	0.132	3.49	0.00
SCC	0.132	3.49	0.00
RUA	0.132	3.49	0.00
SIV	0.132	3.49	0.00
ONA	0.131	4.65	1.19
PGC	0.131	4.65	1.19
DIP	0.129	6.98	3.57
LOC	0.119	17.44	14.29
VCA	0.093	3.49	5.95
RUF	0.093	3.49	5.95
SNJ	0.092	2.33	4.76
LIA	0.091	1.16	3.57
ING	0.091	1.16	3.57
CTP	0.090	0.00	2.38
MDM	0.090	0.00	2.38
NIA	0.090	0.00	2.38
MAP	0.090	0.00	2.38
SEM	0.088	2.33	0.00
OG?	0.088	2.33	0.00
PHT	0.088	2.33	0.00
BRE	0.088	2.33	0.00
CEF	0.088	2.33	0.00
DCA	0.088	2.33	0.00
EOE	0.088	2.33	0.00
INX	0.088	2.33	0.00
ALP	0.088	2.33	0.00
CYN	0.088	2.33	0.00
ALF	0.088	2.33	0.00
NEP	0.088	2.33	0.00
PTR	0.088	2.33	0.00
MYA	0.088	2.33	0.00
MDF	0.086	54.65	52.38
INO	0.083	8.14	5.95

	DIFF	K(A)	K(B)
AIE	0.067	24.42	26.19
PLL	0.050	5.81	7.14
TRO	0.046	1.16	2.38
ANM	0.046	1.16	2.38
ARC	0.046	1.16	2.38
CAE	0.046	1.16	2.38
STJ	0.046	1.16	2.38
ABA	0.045	0.00	1.19
CAM	0.045	0.00	1.19
LRG	0.045	0.00	1.19
CBS	0.045	0.00	1.19
OBE	0.045	0.00	1.19
AYA	0.045	0.00	1.19
BRM	0.045	0.00	1.19
CAC	0.045	0.00	1.19
CXP	0.045	0.00	1.19
CIV	0.045	0.00	1.19
NEU	0.045	0.00	1.19
NOP	0.045	0.00	1.19
AGR	0.045	0.00	1.19
ANO	0.045	0.00	1.19
CNS	0.045	0.00	1.19
EDC	0.045	0.00	1.19
LCS	0.045	0.00	1.19
MLO	0.045	0.00	1.19
PTE	0.045	0.00	1.19
RPA	0.045	0.00	1.19
VCL	0.044	1.16	0.00
MN?	0.044	1.16	0.00
IST	0.044	1.16	0.00
PRG	0.044	1.16	0.00
ANS	0.044	1.16	0.00
GTC	0.044	1.16	0.00
LGV	0.044	1.16	0.00
VLC	0.044	1.16	0.00
VLO	0.044	1.16	0.00
ATA	0.044	1.16	0.00
LSO	0.044	1.16	0.00
VEH	0.044	1.16	0.00
ROC	0.043	2.33	1.19
ATC	0.043	2.33	1.19
ULM	0.042	3.49	2.38
SIO	0.040	5.81	4.76
GAV	0.014	34.88	34.52
AJL	0.004	4.65	4.76
LAT	0.003	3.49	3.57
AHE	0.001	1.16	1.19
MEA	0.001	1.16	1.19
CLV	0.001	1.16	1.19

7.4.3. A fajok differenciáló képessége az egyes gyeptípusok között

A táblázatokban a fajoknak a megadott típusok között fennálló, a *konstanciákra* vonatkozó *differenciáló képesség (DIFF^K)* 30%-ot meghaladó értékei szerepelnek csökkenő sorrendben, a típusokban mérhető konstanciákkal együtt. A csak 2 vagy 3 mintával képviselt típusok nem szerepelnek az összehasonlításokban.

Aa – Aa'

	DIFF	K(Aa)	K(Aa')
PLM	31.3	40.8	9.5
AUC	30.6	30.6	0.0

Aa – Ab

	DIFF	K(Aa)	K(Ab)
BPP	82.1	100.0	17.9
CMG	62.8	73.5	10.7
VLA	50.5	10.2	60.7
BOI	50.0	0.0	50.0
VEA	41.3	12.2	53.6
SCO	40.8	2.0	42.9
ATO	39.3	0.0	39.3
CRM	39.3	42.9	3.6
PEC	38.3	49.0	10.7
CHC	37.8	44.9	7.1
PEA	35.7	71.4	35.7
CUS	34.2	73.5	39.3
KNA	34.2	59.2	25.0
GAG	32.7	53.1	85.7
DAG	32.1	57.1	89.3
RAP	30.6	44.9	14.3
BRI	30.6	12.2	42.9

Bb – Bf

	DIFF	K(Bb)	K(Bf)
CXL	56.9	23.1	80.0
GAG	54.6	15.4	70.0
ATU	54.6	15.4	70.0
STC	50.0	50.0	100.0
VES	45.4	34.6	80.0
BRQ	43.8	53.8	10.0
HIA	43.8	53.8	10.0
AGP	42.3	7.7	50.0
XXX	42.3	92.3	50.0
TAS	38.5	38.5	0.0
KOC	35.4	34.6	70.0
MDL	34.6	34.6	0.0
GAV	33.8	53.8	20.0
BRI	32.3	7.7	40.0
COV	30.8	30.8	0.0

Ab – Ax

	DIFF	K(Ab)	K(Ax)
CMG	75.0	10.7	85.7
THG	67.9	67.9	0.0
BPP	67.9	17.9	85.7
PEA	64.3	35.7	100.0
SSA	60.7	75.0	14.3
CRM	53.6	3.6	57.1
COV	50.0	50.0	0.0
GAV	50.0	21.4	71.4
CHC	50.0	7.1	57.1
BOI	50.0	50.0	0.0
CUS	46.4	39.3	85.7
VLA	46.4	60.7	14.3
SCO	42.9	42.9	0.0
PLM	39.3	67.9	28.6
HEP	39.3	32.1	71.4
SIO	39.3	3.6	42.9
INH	35.7	35.7	71.4
AUC	35.7	50.0	14.3
VXH	35.7	7.1	42.9
CYA	35.7	21.4	57.1
HIU	35.7	7.1	42.9
PIS	32.1	53.6	85.7

Ba – Bb

	DIFF	K(Ba)	K(Bb)
GAG	69.2	84.6	15.4
ATU	61.5	76.9	15.4
POA	61.5	80.8	19.2
BRQ	53.8	0.0	53.8
CXL	50.0	73.1	23.1
HIA	50.0	3.8	53.8
XXX	46.2	46.2	92.3
BOI	46.2	53.8	100.0
PLM	46.2	57.7	11.5
CUS	42.3	53.8	11.5
SSV	42.3	50.0	7.7
GAM	38.5	0.0	38.5
AGI	34.6	69.2	34.6
CRM	30.8	7.7	38.5
FIV	30.8	38.5	7.7
SLP	30.8	53.8	23.1
ACP	30.8	84.6	53.8
LOC	30.8	3.8	34.6

Bc – Bf

	DIFF	K(Bc)	K(Bf)
STC	66.7	33.3	100.0
IRP	65.0	75.0	10.0
AGI	63.3	83.3	20.0
PLM	56.7	66.7	10.0
ACP	53.3	83.3	30.0
SSV	48.3	58.3	10.0
MDF	45.0	75.0	30.0
CQT	41.7	41.7	0.0
XXX	41.7	91.7	50.0
CXL	38.3	41.7	80.0
BOI	36.7	33.3	70.0
ATO	35.0	75.0	40.0
TEC	35.0	75.0	40.0
AGP	33.3	16.7	50.0
THM	33.3	33.3	0.0

Bb – Bc

	DIFF	K(Bb)	K(Bc)
GAG	76.3	15.4	91.7
IRP	75.0	0.0	75.0
BOI	66.7	100.0	33.3
ATU	59.6	15.4	75.0
BRI	59.0	7.7	66.7
EUP	57.7	42.3	100.0
KOC	57.1	34.6	91.7
PLM	55.1	11.5	66.7
ASL	54.5	3.8	58.3
BRQ	53.8	53.8	0.0
HIA	53.8	53.8	0.0
SSV	50.6	7.7	58.3
AGI	48.7	34.6	83.3
ATO	48.1	26.9	75.0
SLN	46.2	53.8	100.0
CRM	38.5	38.5	0.0
GAM	38.5	38.5	0.0
AUC	37.2	53.8	16.7
GAV	37.2	53.8	16.7
TEC	36.5	38.5	75.0
MDL	34.6	34.6	0.0
LOC	34.6	34.6	0.0
CYA	34.0	7.7	41.7
FIV	34.0	7.7	41.7
CQT	34.0	7.7	41.7
THM	33.3	0.0	33.3

Aa – Ax

	DIFF	K(Aa)	K(Ax)
COV	55.1	55.1	0.0
HEP	46.9	24.5	71.4
SIO	40.8	2.0	42.9
SSA	38.8	53.1	14.3
THG	38.8	38.8	0.0
THM	38.8	46.9	85.7
BZM	36.7	36.7	0.0
PEC	34.7	49.0	14.3
VXH	34.7	8.2	42.9
GAV	32.7	38.8	71.4

Ba – Bc

	DIFF	K(Ba)	K(Bc)
IRP	67.3	7.7	75.0
POA	55.8	80.8	25.0
AUC	48.7	65.4	16.7
XXX	45.5	46.2	91.7
CQT	41.7	0.0	41.7
KOC	41.7	50.0	91.7
ATO	40.4	34.6	75.0
EUP	38.5	61.5	100.0
CYA	37.8	3.8	41.7
BRI	32.1	34.6	66.7
CXL	31.4	73.1	41.7
ERC	31.4	73.1	41.7
PIS	30.8	30.8	0.0

Ba – Bf

	DIFF	K(Ba)	K(Bf)
POA	60.8	80.8	20.0
ACP	54.6	84.6	30.0
STC	53.8	46.2	100.0
AGI	49.2	69.2	20.0
PLM	47.7	57.7	10.0
AGP	46.2	3.8	50.0
SLP	43.8	53.8	10.0
TAS	42.3	42.3	0.0
SSV	40.0	50.0	10.0
COV	38.5	38.5	0.0
AUC	35.4	65.4	30.0
CUS	33.8	53.8	20.0
VES	33.8	46.2	80.0

7.5. MELLÉKLET. A BELSŐBÁRÁNDI MINTATERÜLET FLÓRÁJA

A lista tartalmazza a Belsőbárándi völgyrendszer florisztikai mintaterületein regisztrált fajokat, az efemer egyévesek kivételével. A taxonokat a völgyrendszerbeli cönológiai preferenciájuk szerint csoportosítottam. Az egyes kategóriák definícióját a ***2.4.4. fejezetben*** adtam meg. Az *n* a fajok előfordulásainak száma a 17 mintavételi helyen.

felső északi	kód	n
Allium paniculatum	ALP	4
Aster amellus	ASA	5
Briza media	BZM	6
Campanula bononiensis	CMB	6
Hieracium umbellatum	HIU	4
Linaria angustissima	LRA	4
Linum hirsutum	LIH	4
Peucedanum cervaria	PEC	6
Rosa pimpinellifolia	ROP	2
Rumex acetosa	RUA	3
Scabiosa canescens	SCC	3
Serratula tinctoria	SET	6
Trifolium alpestre	TRA	7
Vincetoxicum hirundinaria	VXH	7

felső (északi–déli)	kód	n
Ajuga laxmanni	AJL	6
Crambe tataria	CQT	2
Dianthus pontederae	DIP	6
Inula x hybrida	INX	3

északi (alsó–felső)	kód	n
Agrimonia eupatoria	AIE	8
Betonica officinalis	BEO	12
Brachypodium pinnatum	BPP	10
Campanula glomerata	CMG	9
Carex michelii	CXM	8
Carex tomentosa	CXT	11
Chrysanthemum corymbosum	CHC	8
Chrysanthemum leucanthemum	CHL	4
Cirsium eriophorum	CIE	11
Festuca pratensis	FET	3
Helictotrichon praeustum	HEA	5
Helictotrichon pubescens	HEP	8
Inula ensifolia	INE	7
Leontodon hispidus	LEH	6
Onobrychis arenaria	ONA	9
Ononis spinosa	ONS	8
Orobanche lutea (& elatior)	OBL	5
Phleum phleoides	PHP	11
Ranunculus polyanthemos	RAP	10
Senecio doria	SND	4
Seseli annuum	SSA	9
Stipa joannis	STJ	7
Trifolium montanum	TRM	8

alsó északi	kód	n
Agrostis stolonifera	AGS	2
Hieracium pilosella	HIP	2
Picris hieracioides	PIH	2

felső déli	kód	n
Campanula sibirica	CMS	2
Chrysopogon gryllus	CPG	2
Jurinea mollis	JUM	2

alsó déli	kód	n
Cynodon dactylon	CDD	2
Lepidium draba	LED	2
Marrubium peregrinum	MAP	2

déli (alsó–felső)	kód	n
Agropyron pectinatum	AGP	6
Allium sphaerocephalum	ALS	2
Alyssum alyssoides	AYA	2
Carex liparicarpos	CXL	7
Centaurea micranthos	CUM	5
Cirsium arvense	CIA	6
Iris pumila	IRP	6
Potentilla arenaria	PTA	8
Salvia austriaca	SLA	7
Salvia nemorosa	SLN	9

alsó (északi–déli)	kód	n
Cirsium vulgare	CIV	4
Euphorbia cyparissias	EUC	4
Lathyrus tuberosus	LAT	3
Linum austriacum	LIA	4

nem besorolható	kód	n
Artemisia campestris	ARC	2
Asparagus officinalis	APO	3
Astragalus asper	ATA	2
Astragalus cicer	ATC	6
Astragalus excapus	ATE	2
Carex caryophyllea	CXC	3

7.5. melléklet – folytatás

általánosan elterjedt	kód	n
Achillea pannonica	ACP	17
Adonis vernalis	ADV	15
Agropyron intermedium	AGI	16
Asperula cynanchica	AUC	14
Aster linosyris	ASL	10
Astragalus austriacus	ATU	15
Astragalus onobrychis	ATO	13
Bothriochloa ischaemum	BOI	12
Bromus inermis	BRI	16
Centaurea pannonica	CUP	14
Centaurea sadleriana	CUS	14
Convolvulus arvensis	CVA	9
Coronilla varia	COV	16
Cytisus austriacus	CYA	10
Dactylis glomerata	DAG	14
Dorycnium germanicum	DOG	9
Eryngium campestre	ERC	17
Euphorbia pannonica	EUP	16
Falcaria vulgaris	FAV	15
Festuca rupicola & pseudovina	FER	17
Filipendula vulgaris	FIV	16
Fragaria viridis	FRV	13
Galium glaucum	GAG	17
Galium verum	GAV	13
Genista tinctoria ssp. elatior	GEE	13
Hieracium auriculoides	HIA	9
Hypericum elegans & perforatum	HYP	16
Inula germanica	ING	6
Inula hirta	INH	11
Inula oculus-christi	INO	7
Knautia arvensis	KNA	17
Koeleria cristata	KOC	17
Linum flavum	LIF	13
Lotus corniculatus var. villosus	LOC	17
Medicago falcata	MDF	17
Peucedanum alsaticum	PEA	11
Pimpinella saxifraga	PIS	17
Plantago lanceolata	PLL	5
Plantago media	PLM	14
Poa angustifolia	POA	17
Potentilla recta	PTR	6
Salvia pratensis	SLP	16
Scabiosa ochroleuca	SCO	12
Senecio jakobaea	SNJ	8
Seseli varium	SSV	14
Silene longiflora	SIL	4
Stachys recta	STR	14
Stipa capillata	STC	12
Taraxacum serotinum	TAS	10
Teucrium chamaedrys	TEC	17
Thalictrum minus	THM	14
Thesium arvense	THA	15
Thymus glabrescens	THG	17
Verbascum phoeniceum	VBP	5
Veronica austriaca	VEA	14
Veronica spicata	VES	14
Viola ambigua & hirta	VLA	16

egyéves nem besorolt fajok	kód	n
Acinos arvensis	AKA	0
Camelina microcarpa	CAM	0
Descurainia sophia	DES	0

akcidens elemek	kód	n
Anacamptis pyramidalis	ANP	1
Anemone sylvestris	ANS	1
Anthericum ramosum	ANR	1
Anthyllis macrocephala	ANM	1
Carduus nutans	CAN	1
Carex hirta	CXI	1
Carex humilis	CXH	1
Cynoglossum officinale	CGO	1
Gentiana cruciata	GTC	1
Hippocrepis comosa	HPC	1
Hypochoeris maculata	HHM	1
Linum tenuifolium	LIT	1
Melica transsylvanica	MET	1
Muscari comosum	MUC	1
Nepeta parviflora	NEU	1
Orchis coriophora	OHC	1
Poa compressa	POC	1
Polygala comosa	PGC	1
Prunella grandiflora	PRG	1
Ranunculus illyricus	RAI	1
Rosa gallica	ROG	1
Scorzonera hispanica	SCH	1
Silene otites	SIO	1
Silene vulgaris	SIV	1
Thalictrum lucidum	THU	1
Tragopogon dubium	TRD	1
Trifolium pratense	TRP	1
Vicia tenuifolia	VCT	1

mintákon kívül előforduló	kód	n
Agropyron repens	AGR	0
Artemisia vulgaris	ARV	0
Carduus acanthoides	CAC	0
Carex praecox	CXP	0
Cerasus fruticosa	CEF	0
Colchicum autumnale	CCA	0
Crataegus monogyna	CRM	0
Lithospermum officinale	LSO	0
Nonea pulla	NOP	0
Origanum vulgare	ORV	0
Ornithogalum umbellatum	OGU	0
Prunus spinosa	PRS	0
Pyrus pyraster	PYP	0
Reseda lutea	REL	0
Rosa canina	ROC	0
Sanguisorba minor	SAM	0
Taraxacum erythrospermum		0
Tragopogon orientalis	TRO	0
Ulmus minor	ULM	0
Veronica prostrata	VEP	0
Vinca herbacea	VIH	0

egyéves nem besorolt fajok	kód	n
Euphrasia stricta	EFS	0
Medicago lupulina	MDL	0
Melandrium album	MEA	0
Myosotis arvensis & stricta	MYA	0
Nigella arvensis	NIA	0
Valerianella dentata	VAD	0
Viola kitaibeliana	VLK	0