

A folyómedri iszapnövényzet vegetációdinamikája

Egyetemi doktori értekezés

BAGI ISTVÁN

Készült:

a József Attila Tudományegyetem Növénytani Tanszékén

Szeged

1989



TARTALOMJEGYZÉK

ELŐSZÓ	5
BEVEZETÉS	7
ALKALMAZOTT MÓDSZEREK	9
1. Nomenklatura	9
2. Cönológiai adatok	9
3. Karakterisztikus indikátorértékek	10
4. Talajvizsgálatok	10
5. A klasszifikáció és az ordináció módszerei	11
a/ Klasszifikációs módszerek	12
b/ Ordinációs módszerek	12
6. Diverzitás és evenness	13
7. Numata-index	15
TÖRTÉNETI ÁTTEKINTÉS, A FOLYÓMEDREK NÖVÉNYZETÉNEK KUTATÁSA MAGYARORSZÁGON	16
I. FEJEZET. A FOLYÓMEDRI ISZAPNÖVÉNYZET VEGETÁCIÓDINAMI- KÁJÁNAK SZÜNFENOBIOLÓGIAI ASPEKTUSAI.....	19
1. A vizsgálati terület jellemzése	19
2. A terület növényzete	21
3. Numerikus analízis	23
A. A felvételek klasszifikációja és ordi- nációja	23
a/ Fajok szerinti klasszifikáció	23
b/ W karakterisztikus indikátorérték sze- rinti klasszifikáció	23

c/ Ordináció az egyes fajok borítási értékei alapján	25
d/ W-érték és az ordináció	26
e/ N karakterisztikus indikátorérték szerinti klasszifikáció	30
f/ N-érték és az ordináció	32
g/ A felvételek numerikus analíziséből levonható következtetések	33
B. A fajok klasszifikációja és ordinációja	35
a/ klasszifikáció	35
b/ ordináció	40
c/ a fajok ordinációjából adódó metodológiai következmények	43
4. A folyómeder iszapnövényzetének zonációs, szukcessziós viszonyai	44
a/ A Numata-index alkalmazása a folyómeder iszapnövényzetére	44
b/ Cönoszisztematikai értékelés	47
c/ Rumici (stenophyllae-crispi) - Roripetum sylvestris ass. nova	48
d/ Zonáció és szukcesszió összefüggései	50
5. A diverzitás és az evenness kapcsolata a folyómeder iszapnövényzetének szukcessziós viszonyaival	54
a/ A diverzitás és az evenness kapcsolata az iszapnövényzet cönoszisztematikájával	55
b/ Szukcesszió és diverzitás	59

II.FEJEZET. STATISZTIKAI ÖSSZEFÜGGÉSEK A CÖNOLÓGIAI	
FELVÉTELEK ORDINÁCIÓJA. ÉS A KARAKTERISZTIKUS INDIKÁTOR	
ÉRTÉKEK KÖZÖTT A FOLYÓMEDRI ISZAPNÖVÉNYZET PÉLDÁJÁN.....	
61	
1.	A karakterisztikus indikátorértékek alkalmazásának problémája
61	
2.	Statisztikai módszerek az indikátorértékek és az ordináció diagramjának összehasonlítására
64	
3.	A statisztikai módszerek alkalmazása a folyómeder iszapnövényzetére
65	
a/	Ordinációs analízis, $f(x)$ megállapítása
67	
b/	A statisztikai vizsgálat eredményei
69	
c/	A statisztikai vizsgálat eredményének értékelése
71	
4.	A karakterisztikus indikátorértékek módosítása
72	
a/	Módszer az indikátorérték módosítás végrehajtására
73	
b/	Példa az indikátorérték módosítására
74	
c/	A karakterisztikus indikátorérték módosítás gyakorlati jelentősége
76	
III. FEJEZET. MEGJEGYZÉSEK AZ ORDINÁCIÓ ÖKOLÓGIAI	
INTERPRETÁLHATÓSÁGÁVAL KAPCSOLATBAN	
78	
1.	Ordináció és mérés viszonya
78	
2.	A lineáris korrelációszámítás feltételei
80	
3.	A lineáris korrelációszámítás elvi lehetőségei
83	
A DOLGOZAT ÚJ EREDMÉNYEINEK ÖSSZEFOGLALÁSA.....	
84	
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	
86	
FELHASZNÁLT IRODALOM	
87	

" A természettudomány tökéletesedésének legfelső foka az volna, ha a természettörvények mind tökéletesen szellemivé válnának és átalakulnának a szemlélés és gondolkodás törvényeivé. A jelenségeknek (az anyagi mozzanatoknak) teljesen el kell tűnniük, és csak a törvények (a formális mozzanatok) maradhatnak meg. Ezért van az, hogy minél inkább felszínre kerül magában a természetben a törvényszerű, annál inkább eltűnik a külső burok, maguk a jelenségek is szellemivé válnak, és végül teljesen megszűnnek.."

Friedrich Wilhelm Joseph Schelling:

A transzcendentális idealizmus rendszere

Túl azon a tényen, hogy a kis időléptékű cönostatus transzformációk leírása és háttérelmezése - melyre dolgozatom első fejezetében a folyómedri iszapnövényzet vegetációdinamikájának elemzésekor vállalkozom - a szünbiológia egyik központi problémája, a disszertáció felépítésekor a fenti mottó szellemében kísérletet teszek az esettanulmány módszerelméleti tanulságainak általánosítására. A fejezetek nem mások, mint az induktív módszer alkalmazásának a konkrét vizsgálati objektumtól egyre inkább elvonatkoztatott, egyre több általános érvényű törvényszerűséget felmutató állomásai.

Az első fejezetben a folyómeder iszapnövényzete szünmorfogenezésének korai szakaszában elemzem az állománydifferenciációs folyamatokat. A háttérfaktor elemzéshez részben a mért talajadatokat, részben a nagyobb léptékű ökológiai

tapasztalatokat sűrítő karakterisztikus indikátor értékeket használok. A problémák felvetésére és részben megoldására klasszifikációs és ordinációs módszereket alkalmazok. Az eredményeket a klasszikus Zürich-Montpellier fitoszociológiai iskola módszereivel és nevezéktanával kötöm össze. Az így kapott eredmények alapján felírom a folyómeder alsó részeire alkalmazható zonáció-szukcesszió sémát. Végül a koncepció más oldalról történő megerősítése céljából vizsgálom a diverzitás és az evenness változásait a növényállományokban.

A második fejezet témájának felvetéséhez az első ad alapot. A fejezet az első kidolgozásakor felmerült módszertani "hézagokat" van hivatott kitölteni azáltal, hogy az ökológiai háttér elemzésére használt karakterisztikus indikátorértékek alkalmazásának elméleti alapját tisztázza. Ebben a fejezetben az előzőleg a szünfenobiológiai megismerésben csak eszközként használt ordinációs módszer, valamint az ökológiai következtetések alátámasztására alkalmazott indikátorértékek viszonya válik a dolgozat tárgyává. A deduktív részekben az itt elért eredményeket újra az iszapnövényzeten mutatom be.

A harmadik fejezetben az indikátorértékek helyett egy közvetlen háttérfaktor elemző módszer, a mérés és az ordinációs módszer viszonya képezi a vizsgálat tárgyát. Az ebben a fejezetben megfogalmazott elvek már annyira általánosak, hogy egyszerű dedukcióval nem mutathatók be a dolgozat tárgyát képező folyómedri iszapnövényzeten; olyan alapelvek, melyek a teljes tudományágra érvényesnek tekinthetők.

B E V E Z E T É S

Az iszapnövényzet társulásai egyéb növénytársulásokhoz képest kis területet borítanak, ezért gazdasági jelentőségét mindeddig (Bagi 1988) nem tulajdonítottak nekik. Mégis e növényállományok az ökológiai alapkutatás fontos objektumai lehetnek. Amikor a szünmorfogenezis tanulmányozás a szukcessziókutatás központi problémájává válik, akkor intenzív figyelem fordul az állománydifferenciációs folyamatok korai szakaszára. Ehhez kapcsolódóan könyvtárnyi irodalom gyűlt össze a felhagyott szántók benépesülése első fázisainak (ún. old-field studies), tarrá vágott erdők aljnövényzete regenerálódásának tanulmányozásából. Ezek a munkák a szekunder szukcesszió első lépéseit vizsgálják. Külön kutatási irányt képvisel a szelektív exstirpációval növényállományok változásainak megfigyelése. Utóbbi esetekben valamilyen erős perturbáció dinamizálja a növényzetet.

Vegetációdinamikai vizsgálatok elvégzésére a folyómeder iszapnövényzetének cönózisai a bennük lejátszódó gyors változások miatt különösen alkalmasak. A rövid vegetációs időszakhoz való alkalmazkodottság az oka, hogy mind a betelepülés, mind az újabb elemek behatolása és ezzel a korai társulások átalakulása gyorsan játszódik le. A rövid vegetációs-időszakot ez esetben (és általában) a hosszantartó vízborítás biztosítja. Amíg lassan változó asszociációkat csak drasztikus külső behatásból származó perturbációkkal, valamely populáció eltávolításával, így például herbicidekkel végzett

szelektív exstirpációval (Fekete és Virágh 1982, Virágh 1983) kell kimozdítani viszonylagos változatlanságukból addig a folyómedri iszapnövényzet cönózisai természetes körülmények között is vizsgálhatók vegetációdinamikai szempontból; külső beavatkozás nélkül is eléggé dinamikusak ahhoz, hogy rövid időn belül tényleges, matematikailag értékelhető változásokat lehessen kimutatni, és ezzel kvantitatív vegetációdinamikai vizsgálatokat elvégezni. Szelektív exstirpáció esetén populációk, populációcsoportok esnek ki a rendszerből, így a kimozdítás iránya, illetve a visszatérés módja problémákat vethet fel. Előnye a természetes állapotok dinamizmus vizsgálatának, hogy a cönózisok strukturája mesterségesen előidézett beavatkozástól mentes. Az iszapnövényzet cönózisaira kapott eredmények adaptálhatók lassan változó, esetleg gazdaságilag fontosabb egyéb társulásokra. Az adaptációhoz az analógiák felállítása érdekében az iszapnövényzet állományában lejátszódó változásokat kell leírni, a változások okait föltárni. A vegetációdinamikai vizsgálatok szoros kapcsolatba hozhatók a populációs rendszerek stabilitására vonatkozó kutatásokkal. Az iszapnövényzet hidroökológiai és egyéb indikátorértékek szerinti elemzése a szukcessziótipusok meghatározott paraméterekkel jellemezhető elkülönítését, egzakt vizsgálatát teszi lehetővé. Következtetések vonhatók le a talaj-növényzet relációira vonatkozóan is, mert az iszapnövényzet érzékenyen reagál a talajjellemzők megváltozására.

A fentiekből látható, hogy az iszapnövényzet vizsgálata az ökológia szinte minden területe számára szolgáltatathat eredményeket, amelyek általánosítása, adaptálása számos hosszadalmas vizsgálat és kísérlet lerövidítését, feltételeinek optimálisabb megállapítását teszi lehetővé.

A L K A L M A Z O T T M Ó D S Z E R E K

1. Nomenklatúra

A cönotaxonok és fajok elnevezése Soó(1964-1980) munkáját követi. A fajok cönoszisztematikai karakterizációja szintén Soó összefoglaló műve alapján készült, különös tekintettel a VI. kötet cönológiai utalásaira. A Cyperetalia cönotaxonok nevezéktanát Pietsch (1973) szerint módosítva alkalmazom. A szünbiológia terminusai Juhász-Nagy (1986) művével azonosan értelmezendők.

2. Cönológiai adatok

A cönológiai táblázatok az egyes fajok relatív részborítását legtöbbször %-ban adják meg, ha a hagyományos A-D értékek a további számítások szempontjából nem kielégítő pontosságúak. Az egyes felvételek összboritottságában jelentős különbségek tapasztalhatók, ezért a klasszifikációs és ordinációs számításokban célszerű a 100 %-ra vonatkoztatott értékeket használni. Mivel a vizsgálatok elsősorban arányeltolódásokra irányulnak, ezeke az a 100 %-ra való kiegészítés emeli ki legjobban. Amennyiben a táblázatoknak inkább cö-

noszisztematikai jelentősége van, a hagyományos A-D értékekkel történik a felírás, a Zürich-Montpellier fitoszociológiai iskola szabályai szerint (Braun-Blanquet 1951, Becking 1957).

3. Karakterisztikus indikátor értékek

A felhasznált indikátorértékek Ellenberg (1974), Zólyomi et al. (1967) valamint Soó (1964-1980) munkáiból származnak. Az irodalomban nem szereplő fajok indikátorértékei az adott indikátorérték-rendszer jellegzetességeinek figyelembevételével, saját tapasztalatokra alapozva kerültek kiegészítésre (Zólyomi és Précsényi 1964).

4. Talajvizsgálatok

A talajvizsgálatokban alkalmazott módszerek a következők: a talajok mechanikus összetételére vonatkozik a talajfrakciók megállapítása, amely hidrométeres eljárással történt. A talaj kötöttségére az Arany-féle kötöttség és a "hy" értékek meghatározásával lehet következtetni. A kémhatással kapcsolatos vizsgálatok közé a pH és a szénsavas mészmérés tartozik; előbbi üvegelektóddal potenciometriásan, utóbbi Schleibler-féle kalcinométerrel történt. A humuszmeghatározás dikromátos módszerrel, fotometriás kiértékeléssel történt. A talaj összes sótartalmának kimutatása az elektromos vezetőképesség mérésén alapul, kalibrált küvettában került rá sor. A fenti eljárások megfelelnek a magyar szabvány előírásainak (Ballenegger 1953, Ballenegger és Di Gléria 1962).

5. A klasszifikáció és az ordináció módszerei

A sokváltozós analízis különböző módszereit széles körben alkalmazzák az ökológiai gyakorlatban (Szócs 1972, Pielou 1984, Orlóci 1967). Legelterjedtebbek a klasszifikációs és az ordinációs módszerek. Az egyes eljárások alkalmazási lehetőségeiről (Sváb 1979, Podani 1980, 1984, 1988), az alkalmazás feltételeiről (Szócs 1973), gyengeségeiről (Hill és Gauch 1980), hibáiról (Beals 1973) számos publikáció jelent meg. A különféle módszerek tesztelésének irodalma is tekintélyes (Swan 1970, Noy-Meir és Austin 1970, Gauch 1982). Gyakori a módszerek együttes alkalmazása, a módszerek összehasonlító vizsgálata pl. ordinációs módszerek alkalmazása regresszió analízis, D^2 -analízis (Précsényi 1969), cluster analízis (Gauch és Whittaker 1981, Bagi 1985, Bagi és Körmöczi 1986) mellett.

A sokváltozós analízis irányulhat a fajok valamint a minták (felvételek) vizsgálatára. A fajok sokváltozós analízisét leggyakrabban növényrendszertani (Horánszky 1960), cönoszisztematikai (Mucina 1982) problémák felvetésére, megoldására használják. Ezen kívül gyakran alkalmazzák a fajok analízisét a környezeti paraméterek és a cönózisok strukturája összefüggéseinek tisztázására (Goldsmidt 1973). A fajok ordinációs vizsgálatait megerősíthetik egyéb statisztikus módszerek, így interspecifikus asszociáltság (Bates 1975), non metric multidimensional scaling (Matthews 1978) eredményeit.

a/ klasszifikációs módszerek

A felvételek cluster analízisében a Czekanowski-index felhasználásával számított hasonlósági értékek összevonása súlyozott átlag módszerrel történt. A Czekanowski-index:

$$S_{jk} = \frac{2 \sum_i \min\{x_{ij}, x_{ik}\}}{\sum_i x_{ij} + x_{ik}}$$

ahol S_{jk} a két objektum (felvétel), j és k hasonlósága, x_{ij}, x_{ik} a két objektum megfelelő, i -edik attributumára (fajára) vonatkozó konkrét érték (részborítás) j és k cönózisban.

A fajok klasszifikációja a Renkonen-index alapján számított hasonlósági mátrixból kiindulva három féle összevonási módszer alkalmazásával történt: egyszerű lánc, teljes lánc és csoport-átlag (Podani 1980). A Renkonen-index:

$$S_{jk} = \sum_i \min\{p_{ij}, p_{ik}\}$$

ahol S_{jk} a két faj hasonlósága boritottsági értékeik alapján, p_{ij}, p_{ik} a j illetve k faj kiválasztási valószínűsége az i -edik felvételben.

b/ ordinációs módszerek

Az ordinációs analízis centroid factor analysisre (CFA) (Lawley és Maxwell 1963), Jahn és Vahle 1968) Précsényi algoritmusára alapján (Précsényi 1981), valamint reciprocal averaging (RA) módszerre (Hill 1973) írt BASIC programokkal történt.

Az első fejezetben az ordinációs számításokban az RA technika alkalmazása bizonyult célszerűnek. A módszerválasztás oka egyrészt az RA objektivitása a polar ordinációval (Gauch et al.

1977)), vagy a weighted averages ordinációval szemben, másrészt az RA "meaningfull" fajordinációja. Az RA ordináció közepesen heterogén adatokból álló alapmatrix (cönológiai tabella) feldolgozására különösen alkalmas. Szélsőségesen heterogén adathalmaz ordinációjára alkalmasabb az RA hibáinak kiküszöbölésére kifejlesztett detrended correspondence analysis (DCA) (Hill és Gauch 1980), homogén adatok ordinációja ugyanakkor leghatékonyabban principal component analysis (PCA) módszerrel végezhető el (Gauch 1982). A PCA fajordinációjának kevésbé informatív jellege az oka, hogy a szerzők fajokra vonatkozó, legtöbbször környezeti paraméter hatásának kimutatására a felvételek PCA ordinációját használják, összevetve az egyes fajok felvételek közötti eloszlásával (Ward 1970, Rogers 1970). Előfordul, hogy a felvételek PCA ordinációja mellett a fajok ordinációjára a szerző más, nem PCA módszert alkalmaz (Zhang 1983).

6. Diverzitás és evenness

A diverzitás becslésére három, egymástól szemléletben lényegesen eltérő diverzitás indexet, és az azoknak megfelelő evenness értékeket használtam:

Simpson (1949) index

Azt a valószínűséget fejezi ki, amellyel két, egymástól független mintavétellel ugyanazon faj 1-1 egyedét választhatjuk ki a tanulmányozott mintából. Véges elemszámú mintára:

$$H_{SI}^* = \frac{\sum_{i=1}^S n_i(n_i-1)}{N(N-1)}$$

ahol s a fajok száma, n_i az i fajhoz tartozó egyedek száma, N az összes egyed száma (a jelölések a többi indexnél is azonosak). Gyakrabban használt változata szerint a Simpson-index a következőképpen írható (Pielou 1969):

$$H_{SI} = 1 - H_{SI}^*$$

Shannon-Weaver (1949) index

Annak a bizonytalanságnak a mértéke, amellyel valamely faj egy egyede véletlenszerűen kiválasztható a tanulmányozott mintából (Pielou 1966). Információelméleti értelmezése és levezetése Brillouin (1951) munkájában található meg. A Shannon-Weaver index a következő módon írható fel:

$$H_S = k \sum_{i=1}^S p_i \log p_i$$

ahol k tetszőleges konstans, célszerűen, és a továbbiakban $k=-1$, $p_i = \frac{n_i}{N}$. A Shannon-Weaver index evenesse Fager (1972)

$E = \frac{H - H_{\min}}{H_{\max} - H_{\min}}$ általános egyenlete alapján:

$$E_S = \frac{-\sum_{i=1}^S p_i \log p_i - \log N - \frac{N-(S+1)}{N} \log / N-(S+1) /}{\log S - \log N - \frac{N-(S+1)}{N} \log / N-(S+1) /}$$

amely gyakorlatilag megegyezik a $J = \frac{H_S}{\log S}$ (Pielou 1969) képlettel, ahol $\log S = H_{\max}$. Az így számított evenesség független a fajszámtól (Sheldon 1969). A számításokban Précsényi (1981/a) relativ abundancia-dominancia adatokat tartalmazó cönológiai táblázatok evenességének kiszámítására alkalmazható táblázatát

használtam. Ennek eredménye közel megegyezik J illetve E_S értékével. (A használt logaritmus tizes alapú.)

McIntosh (1967) index

$$H_M^* = \sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}$$

Ez a formula nem mást fejez ki, mint a diverzitásnak olyan Euklideszi távolságként való értelmezését, amely "can be regarded as the distance value of the sample from an area of bare ground with zero individuals," (McIntosh 1967). Az index szokásos használt formája:

$$H_M = \frac{N - \sqrt{\sum_{i=1}^S n_i^2}}{N - \sqrt{N}}$$

Igy értéke 0 és 1 közé esik.

A három index a diverzitásindexek közül a leghasználtabbak közé tartozik. Tulajdonságaikat számos elméleti munka elemzi (Whittaker 1965, Pielou 1969, Hill 1973/a, Peet 1974, DeJong 1975, Nosek 1976).

7. Numata-index

A cönológiai felvételek szukcessziós állapotának jellemzésére Numata (1962) 'degree of succession' (DS) indexét használtam:

$$DS = \frac{\sum_{i=1}^n l_i d_i}{n}$$

ahol l a növényfaj Rankiaer-féle életformájához hozzárendelt szám: $T_h=1$, H és $G=10$, $N=50$, M és $MM=100$; d a növényfaj dominciájára jellemző érték, n a felvételben előforduló fajok

száma, v pedig a növényzet összborítását jellemzi: 100 %-os borítást 1-es érték 0 %-os borítást 0 érték jelöl. Numata (1979) közli DS indexének egy kiegészített változatát, amely a számlálóban még egy úgynevezett 'climax adaptation number' szorzótényezőt tartalmaz, amely pioner fajok esetében 1, klimax fajok esetében 5. Mivel a climax adaptation number alkalmazása magában rejti annak veszélyét, hogy a bizonyítandó premisszái belekerülnek a bizonyításba, a számítások ebben a dolgozatban az index első formájával készültek. A DS index eredményességét bizonyítják hazai alkalmazásai (Papp és Précsényi 1980, Précsényi 1981/a).

TÖRTÉNETI ÁTTEKINTÉS,

A FOLYÓMEDREK NÖVÉNYZETÉNEK KUTATÁSA MAGYARORSZÁGON

A folyómedrek növényteni elemzése kezdetben a flóralisták összeállítására szorítkozott. Így Polgár (1912, 1927) a Duna szigetközi, Lányi (1914, 1916) a Tisza Csongrád megyei, Boros (1929) és Soó (1938) a Nyírséggel határos szakaszait érintő területekről, Priszter (1947) a Szamos Kolozsvár környéki hordalék zátonyairól adott értékes enumerációt. A régebbi, meglehetősen szórványos botanikai információk fel-lelhetőségéről Zólyomi (1937) és Tímár (1950/a, b) tanulmányaiból kaphatunk átfogó tájékoztatást.

A folyómedrek "növénysszociológiai", cönológiai vizsgálata az 1930-40-es években, a Zürich-Montpellier fitoszociológiai

iskola eredményeinek alkalmazásával indultak gyors fejlődésnek. Zólyomi (1937) szigetközi kutatásai nyitják a sort. A Tisza mentén Újvárosi (1940) tanulmánya az első átfogó cönológiai munka. A Tisza partjainak kutatásával legbővebben Tímár (1943, 1948, 1950/a) foglalkozott, vizsgálatait a Marosra (Tímár 1950/b) is kiterjesztette. Munkáiból átfogó képet kapunk az említett folyók cönológiai, zonáció és szukcesszió viszonyairól. Tímár után Magyarországon a Tisza alsó zónáinak növényzetével érdemben Bodroghözy (1958, 1971, 1982, 1985) foglalkozott. A magyarországi Isoëto-Nanojuncetea asszociációk legteljesebb cönoszisztematikai összefoglalása Pietsch (1973) nevéhez fűződik.

A szukcesszió folyamatát legrészletesebben Tímár (1950/a) kutatta. Elméleteit Soó (1962) is átvette. Tímár megkülönböztette a homokos, iszapos és agyagos partokra jellemző szukcessziótípusokat. Iszapos talajra írt szukcesszió sémája igen jól alkalmazható dolgozatomban első fejezetének tárgyát képező Körös menti növényzet nagyvonalú leírására. A folyómeder szukcessziós folyamatainak talajtani okokra való visszavezetése más szerzőknél is megtalálható (Soó 1949, Simon 1960, Kárpáti és Kárpáti 1961, Hupp és Osterkamp 1985). Tímár szukcessziósémáit kiegészítve Kárpáti, Pécsi és Varga (1962) tanulmánya megemlíti a Tímár által elhanyagolt - pontosabban magasabb térszineken *Agrostidetum stoloniferae* ártéri típusként említett - *Agropyro-Rumicion*

csoportot is mint az alacsonyabb térszinek jellegzetes szukcessziós stádiumát, de részletes elemzésre, az *Elatini-Eleocharitetum*mal, a *Bidention*nal, a *Chenopodion* fluviatilével való kapcsolatok kimutatására nem került sor. A folyómeder alsóbb zónái szukcessziójának cönoszisztematikai leírásával a legújabb irodalom is adós marad.

A fentiek oka, hogy a folyómeder alsó zónáit jellemző gyors változások nehezen értelmezhető módon zajlanak, cönoszisztematikailag nehezen tisztázhatók. Erre utal az ebben a zónában található asszociációk, szubasszociációk, változatok bonyolult cönoszisztematikai rendszere (I. függelék). Az idetartozó asszociációsorozatok: *Elatini-Eleocharition ovatae*, *Chenopodion fluviatile*, *Bidention tripartitae*, *Agropyro-Rumicion* által három asszociáció osztály az *Isoëto-Nanojuncetea*, *Bidentetea tripartitae*, *Plantaginetea majoris* osztozik a folyómeder viszonylag kis részének benépesítésében. Mivel olyan elképzelés a folyómedrek alsó zónáinak szukcessziós viszonyairól, amely a fentiekben említett cönotaxonok kialakulását, jelenlétét együttesen értelmezné nem található a szakirodalomban, dolgozatom első fejezete ennek a feladatnak a megoldását tűzi ki céljául.

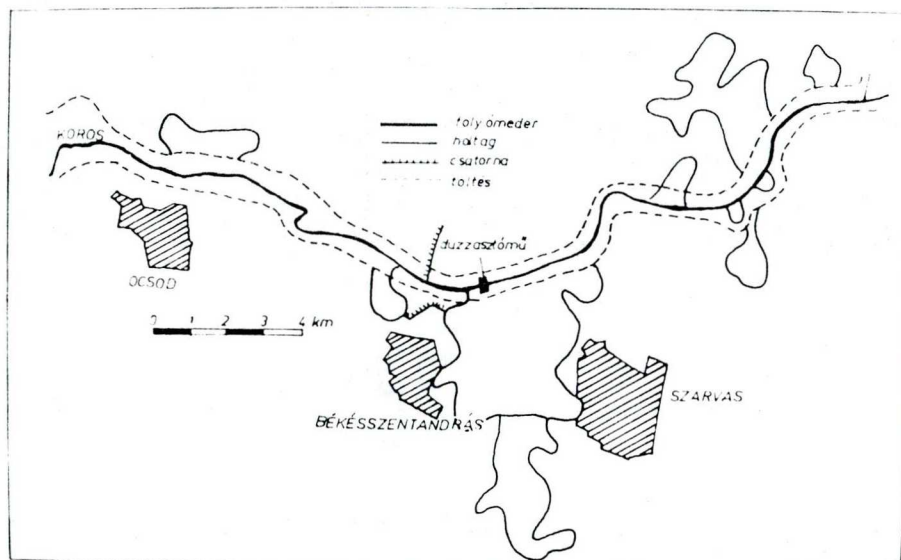
I. FEJEZET

A FOLYÓMEDRI ISZAPNÖVÉNYZET VEGETÁCIÓDINAMIKÁJÁNAK

SZÜNFENOBIOLOGIAI ASPEKTUSAI

1. A vizsgálati terület jellemzése

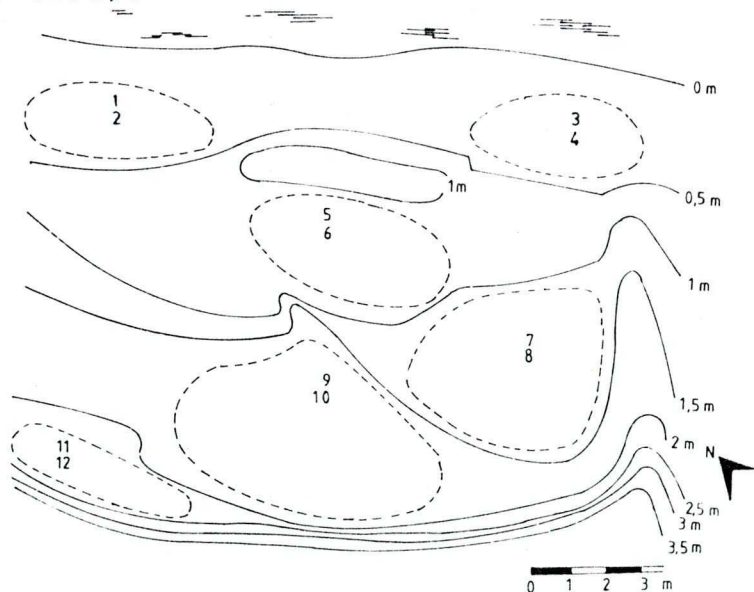
A vizsgálati terület a Körös folyó medrében található, a békésszentandrás duzzasztógát alatt, a folyó mentén egy kilométer távolságra (1. ábra).



1. ábra. A részletesen vizsgált terület geográfiai elhelyezkedése

A vízszíntingadozás különösen nagy a vízmű miatt. A nagy vízszíntingadozás kedvező feltételeket teremt az iszapnövényzet kialakulása szempontjából. A Körös medrének ezt a részét mindeddig alaposabban nem vizsgálták. A területileg legközelebbi kutatások a Tiszaszeg növényzetét irták le (Tímár és Bodrogyó 1959). /Ezenkívül a dolgozat összehasonlítás céljából tartalmaz adatokat a Tisza teljes magyarországi szakaszáról./ Az a terület, amelyen a vegetáció-

dinamikai vizsgálatok folytak mintegy 100 m^2 területű. Általánosan elmondható, hogy ilyen jellegű vizsgálatok elvégzésére legalkalmasabbak az olyan területek, amelyek részei diszkrét, egymástól jól elkülönültek és az egyes felvételhez tartozó cönózisban kitüntetett irány nincs, ugyanakkor az egymást követő felvételek valamely folytonos változó (például a térszin által meghatározott nedvesség-gradiens) mentén folytonos sorba rendezhetők. A terület térképén látható, hogy ezek a feltételek jó közelítéssel adottak (2. ábra).



2. ábra. A tanulmányozott terület szintvonalas térképe. A teljes terület 250 m^2 , ebből 100 m^2 területen folytak a vegetációdinamikai vizsgálatok. A szabálytalan alakú felvételi területek kiterjedése az ábra adatai alapján meghatározható. A térképen látható szaggatott vonallal jelölt felvételi területek különböző térszinen találhatók. Az egyes felvételek meredek padkakkal egymástól jól elkülönülnek, közel vízszin-

tes térszinüek, ezért a növényzet ezeken egyenletes borítású és összetételű. A térszíni tagolódás egyfajta időbeli eltolódást von maga után, ugyanis fő vonalaiban az egyes térszineken hasonló folyamatok játszódnak le. A felvételek két időpontban készültek; 1982. IX. 6. (a szintvonalak erre az időpontra vonatkoznak) és X. 30. Páratlan szám jelzi a korábbi felvételeket. A két időpont között a vízszint egyenletesen egy métert süllyedt.

2. A terület növényzete

A feldolgozásra kerülő cönológiai felvételek a folyómeder alsó zónáira jellemzőek; mind az egyes térszinekre, mind a vegetációs periódusra nézve tipikus cönológiai összetételűek (1. táblázat).

Általánosan elmondható, hogy a területen előforduló cönózisokra kezdetben az Isoëto-Nanojuncetea karakterfajok túlsúlya a jellemző. Ezek a következő asszociációkat hozzák létre: Cypero-Juncetum bufonii és Dichostylidi-Gnaphalietum uliginosi. A későbbiekben relative a Bidentetea fajok borítása növekszik, ennek következtében egyes cönózisok Bidentetea asszociációkká alakulnak: Echinochloo-Bidentetum és Polygono-Bidentetum. A vizsgálati terület cönológiai felvételei azonban nem karakterizálhatók ilyen egyértelműen; sőt egyes cönózisok egyik társuláshoz sem sorolhatók. A rejtettebb összefüggések kimutatása érdekében a felvételek előzetes numerikus analízisét szükséges elvégezni.

1. táblázat. A felvételek cönológiai adatai

A felvétel sorszáma	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	W	N	No.
<i>Cyperus fuscus</i>	17	10	20	2	20	4	11	+	17	+	58	+	10	6	1
<i>Dichostylis micheliana</i>	43	6	36	2	38	+	11	+	9	+	2	+	10	5	2
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	5	17	8	5	6	9	8	+	3	+	1	5	9	5	3
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	1	+	2	3	+	-	3	2	-	-	-	-	9	6	4
<i>Rumex stenophyllus</i>	2	7	4	21	2	17	1	4	-	4	-	2	6	5	5
<i>Potentilla supina</i>	-	2	-	5	-	4	-	1	-	2	-	-	7	5	6
<i>Plantago major</i>	9	3	8	9	10	9	4	6	9	10	17	4	7	6	7
<i>Rorippa sylvestris</i>	4	22	4	9	5	34	8	3	9	10	6	1	8	4	8
<i>Amaranthus lividus</i>	+	1	+	4	2	7	2	+	3	+	2	3	5	8	9
<i>Chenopodium rubrum</i>	2	17	5	2	3	4	12	4	5	7	+	2	7	9	10
<i>Lythrum salicaria</i>	7	4	7	17	4	3	8	8	7	10	+	8	9	5	11
<i>Xanthium italicum</i>	3	+	-	2	-	-	8	6	1	1	3	10	8	7	12
<i>Bidens tripartita</i>	-	1	-	1	+	2	1	6	+	1	+	15	9	8	13
<i>Agrostis stolonifera</i>	-	4	-	+	-	1	-	+	+	6	+	10	8	5	14
<i>Polygonum lapathifolium</i>	1	+	2	+	3	+	15	26	3	4	+	3	9	7	15
<i>Polygonum hydropiper</i>	-	-	-	-	-	-	-	8	+	6	-	-	9	6	16
<i>Chenopodium album</i>	-	+	-	1	-	-	+	4	4	8	-	2	5	9	17
<i>Echinochloa crus-galli</i>	2	2	2	3	3	3	1	14	13	13	6	20	9	6	18
<i>Lythrum virgatum</i>	1	+	-	+	-	+	3	2	4	3	-	-	8	5	19
<i>Chrysanthemum vulgare</i>	-	1	-	4	1	3	1	5	+	4	-	+	7	6	20
<i>Chenopodium polyspermum</i>	+	-	-	-	2	-	2	-	3	-	-	+	7	8	21
<i>Salix triandra</i> (juv.)	1	-	-	1	-	-	+	+	4	4	3	+	10	6	22
<i>Portulaca oleracea</i>	-	-	-	-	1	+	-	-	3	2	-	-	2	7	23

összborítás(%) 20 75 20 85 60 95 30 90 70 85 85 80

Egyéb fajok: *Alisma lanceolatum* 8+; *Amaranthus retroflexus* 2+, 4+, 10:2, 12:2; *Atriplex hastata* 2+, 4+, 8+; *Chenopodium chenopodioides* 1:3; 2+, 9:1; 10:1; *Ch. glaucum* 9+, 10+; *Ch. ficifolium* 7:1, 8:1, 9:1, 10:1; *Chlorocyperus glomeratus* 2+, 4+, 5+, 6+; *Cirsium arvense* 11+, 12:5; *Heleochoa alopecuroides* 5+; *Juncus bufonius* 2:1; *J. effusus* 2+, 4:1; *Limosella aquatica* 2+, 4+; *Lycopus europaeus* 6+, 10+; *Malva neglecta* 10+; *Matricaria maritima* 2+, 4+, 8+, 10+; *Oenanthe aquatica* 3+, 4:4, 7+, 8+, 10+; *Ranunculus sceleratus* 2:1; *Sonchus asper* 8+, 10+; *Typhoides arundinacea* 11:2, 12:5; *Urtica dioica* 6+, 10+; *Veronica beccabunga* 1+, 2+, 3:2, 4:4.

3. Numerikus analízis

A. A felvételek klasszifikációja és ordinációja

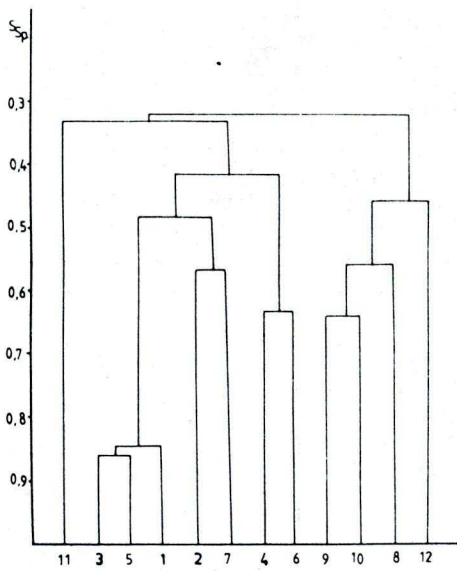
a/ Fajok szerinti klasszifikáció

A cönózisokban tapasztalható változások legközvetlenebb összevetési módja a fajösszetétel szerinti klasszifikáció. A klasszifikáció dendrogramja (3. ábra) szerint, nagy hasonlósági szinten jól elkülönülnek a korábbi időpontban felvett, mélyebb térszinen elhelyezkedő cönózisok. Ezek későbbi állapotukban nagyobb hasonlóságot mutatnak a magasabb térszinűek korábbi, illetve egymás későbbi állapotához, mint korábbi önmagukhoz. Ez a tény az éppen szárazra kerülő területeken kialakuló cönózisok gyors átalakulását mutatja. A magasabb területeken a változások kevésbé intenzívek.

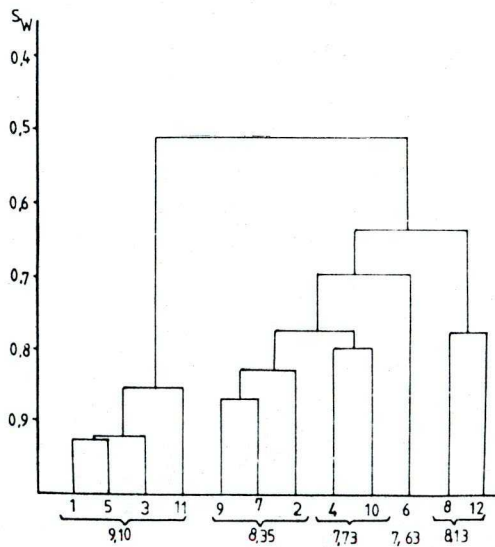
Pusztán a cönózisok fajok szerinti klasszifikációja alapján a változások okaira következtetni nem lehet. Az 1. táblázat figyelembe vételével megállapítható, hogy az alacsonyabb térszinen lejátszódó folyamatok az Isoëto-Nanojuncetea elemek gyors relatív visszaszorulásában nyilvánulnak meg. A magasabb térszinen található cönózisok lassabb változása főleg a Chenopodio-Scleranthea ezen belül a Bidentetea fajok tartós előfordulásának a következménye.

b/ W-karakterisztikus indikátorérték szerinti klasszifikáció

A klasszifikáció alapjául Zólyomi és munkatársai által megállapított indikátorértékek szolgálnak. Az azonos indikátorértékkel jellemzett növényfajok összevont részborítási értékei szerint történik a klaszter analízis.



3. ábra. A fajok borítása szerinti klasszifikáció dendrogramja. A legintenzívebb vegetációátalakulási folyamatok az alacsonyabb térszinten zajlanak



4. ábra. Az azonos W indikátorértékkel jellemzett fajok összevonása által keletkezett csoportok dendrogramja. Az egyes klasztereket jellemző átlagos indikátorértékek legmagasabbak a korai felvételekben

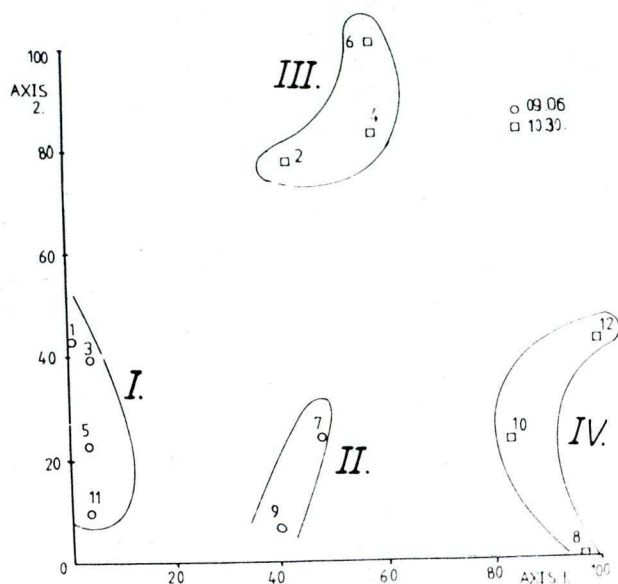
A cönózisok két csoportra oszthatók vizigény szerinti indikátorértékek alapján végzett klasszifikációval (4. ábra). Az egyes csoportok és azok kisebb egységei számszerűen is jellemezhetők a felvételre számított indikátorértékek átlagával. Jól elkülönülnek a főleg Isoëto-Nanojuncetea fajokból álló cönózisok. A többi csoporthoz viszonyítva lényegesen magasabb az átlagos indikátorérték is. A dendrogram további része néhány kisebb csoportra oszlik. A fajok és a W-érték szerinti klasszifikáció eredményét összehasonlítva a hasonlóságok mellett számos lényeges eltérés található, ami arra utal, hogy a cönózisok átalakulásában a kisebb vizigényű fajok megjelenésén, a nagyobb vizigényűek viasszaszorulásán kívül más tényező is szerepet játszik.

c/ Ordináció az egyes fajok borítási értékei alapján

A karakterisztikus indikátorértékek és a fajok abundancia-dominanciájában beálló változások összevetésének másik módja a felvételek ordinációja. Az ordináció reciprocal averaging technikával készült (5. ábra).

Leolvasható, hogy a körrel jelölt korai felvételek kis axisértékeknél találhatók. Szemben a klaszter analízissel a 11. felvétel jól kapcsolódik a többi korai felvételhez. Az 1. axis igen kis értékeinél csoportosulnak az első térszin korai felvételei, illetve a 11. felvétel; közepes értéknél a 7. és a 9. a korai felvételek közül. A későbbiek esetében legalább az egyik axisérték nagy, így számottevő

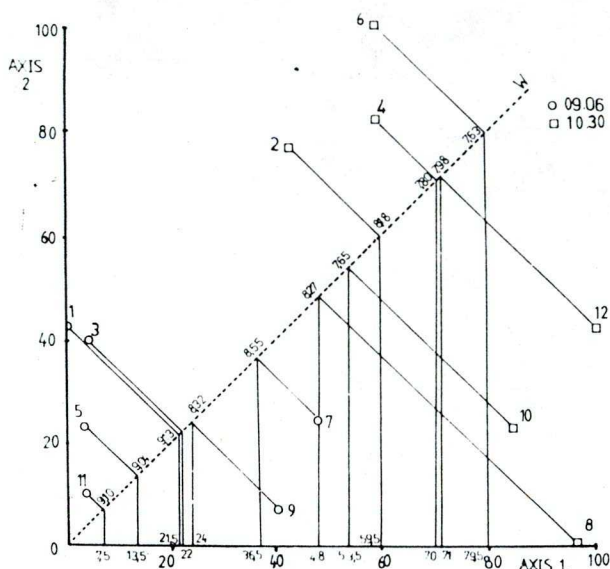
elkülönülés figyelhető meg a korai és a késői cönózisok helyzetében, de nagy az elkülönülés aszerint is, hogy melyik axisérték nagy, ez a késői cönózisokat két csoportra bontja: az alacsonyabb és a magasabb felvételi területen találhatóakra.



5. ábra. A felvételek RA ordinációja. I. korai felvételek az alacsonyabb térszineken, II. korai felvételek a magasabb térszineken, III. későbbi felvételek az alacsonyabb térszineken, IV. későbbi felvételek a magasabb térszineken

d/ W-érték és az ordináció

Az ordinációs ábrán, az axisok szögfelezőjében felvehető egy (W-vel jelzett) egyenes, melyre a cönózisokat reprezentáló pontokból merőlegeseket bocsátva, a merőlegesek talppontjai a W-egyenesen megközelítőleg az egyes cönózisok átlagos W indikátorértékének sorrendjében helyezkednek el (6. ábra).



6. ábra. Összefüggések a felvételek ordinációja és a W indikátorértékek között I. Az objektumra jellemző indikátorértékek közel nagyság szerinti sorrendben helyezkednek el a W egyenes mentén

A pontok elhelyezkedésétől a W egyenesen nem lehet tökéletes linearitást várni, hiszen az indikátorértékek megadása, a felvételek borításának becslése hibával terhelt. E hibák befolyásolják mind az ordináció eredményét, mind a megadott átlagos indikátorértékeket. Ennek ellenére az egyes indikátorérték tartományok elhelyezkedése jól körülhatárolható: az axisvetület kis értékeinél (7,5-22) található a legnagyobb indikátorérték átlagok (9,04-9,13), közepes vetületi értéknél (24-60) a közepes, nagy axisvetületi értékhez (70-80) kis indikátorérték átlagok (7,63-7,98) tartoznak.

Az ordinációs ábrából nemcsak a cönózisok aktuális állapotára, hanem a változás mértékére is lehet következtetni.

Az egyes cönózisok W egyenesre merőleges vetületeinek talppontjainak távolságát elosztva a számított indikátor érték átlagok változásával (a kiugró érték T/s próba alkalmazása utáni elkülönítésével) kis szórással állandó érték adódik.

2. táblázat: Az adatok statisztikai jellemzői

cönózis	A	B	A/B	$\bar{x}-A/B$
1-2	3,24	0,95	3,14	+0,16
3-4	4,12	1,33	3,10	+0,47
5-6	5,61	1,41	3,98	-0,41
7-8	1,00	0,28	3,57	0,00
9-10	2,55	0,67	3,81	-0,24

$V\%=9.52$

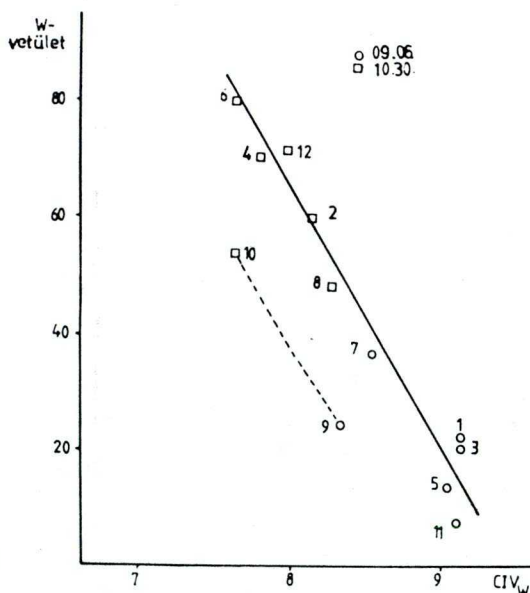
$x=3,57$

$s=0,32$

ahol, A a relativ távolság a W egyenesen, B az átlagos indikátorértékek különbsége a korai és a későbbi felvételek között, s a szórás, $V\%$ a variációs koefficiens %-ban kifejezve. Az ordinációs diagram és az indikátorértékek összefüggése szemléletesebbé tehető, ha a talppontok axisra merőleges vetületét (W vetület) ábrázoljuk az indikátorértékek függvényében (7. ábra).

A 12 felvétel közül 10 jó közelítéssel egy egyenesre esik, kettő pedig az előzővel párhuzamos egyenesre. A két kiugró felvétel ugyanannak a területnek korai illetve későbbi cönózisa. Ez a körülmény néhány elméleti problémát vet fel. A 7. ábra valamint a 2. táblázat összevetéséből látható, hogy a 9-10 átmenetben a változás mértékeinek

(az átlagos indikátorérték változás és az ordinációs diagramból leolvasható változás) egymáshoz viszonyított értékeinek szórása kis érték, ugyanakkor a változás mintegy 0,5 indikátorértékkel alacsonyabb szinten valósul meg mint az várható lenne. A fajok borítási értékei alapján az is megállapítható, hogy nincs olyan faj, melynek hibás indikátorértéke egymagában felelős lehetne a kisebb átlagértékekért. Úgy tűnik mintha a 9. és 10. felvétel növényei a feltételezettnél kisebb vizigényűek lennének, ez természetesen az indikátorértékek értelmezéséből adódóan nem lehetséges; valamelyik fajcsoport indikátorértékei az egész vizsgált cönózistípusra vonatkozóan nem megfelelő pontosságúak.



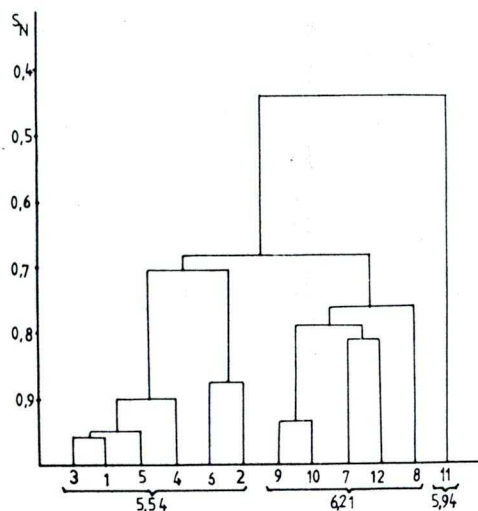
7. ábra. Összefüggések a felvételek ordinációja és a W indikátor értékek között II. A felvételeket reprezentáló pontok egy felvételi hely adatait kivéve egy egyenesre esnek.

A fentiek az indikátorértékek óvatos használatára intenek. Ezzel kapcsolatban megemlítendő, hogy nagyobb felbontású hidroökológiai rendszerben (Bodrogközy 1982) határozott eltolódás mutatható ki az Ellenberg féle Közép-Nyugat Európára vonatkozó és a magyarországi vizsgálatok alapján egy-egy fajra felírt indikátorértékek között. Ilyen eltérés, akár egy indikátorérték rendszeren belül, azaz kisebb régióra vonatkozóan is fennálhat. A disszertáció második fejezete ezt a nyitvahagyott kérdést oldja meg. Annyi az adatok alapján már most feltételezhető, hogy az adott esetben az átlagos indikátorérték eltérés valószínű oka az, hogy az indikátorértékek megállapításában (főleg az indifferens *Chenopodio-Scleranthea* fajok esetében) a szárazabb termőhelyek társulásainak adatai statisztikusan szerepelnek.

e / N-karakterisztikus indikátorérték szerinti klasszifikáció

A W indikátorértékek és a fajok szerinti klaszter analízis dendrogramjainak eltérései alapján feltételezhető, hogy a szárazabb körülmények hatására bekövetkező fajösszetétel átalakulás nem magyarázza meg teljes egészében a cönózisokban létrejött változásokat. A vizsgálatokat ennek megfelelően ki kell terjeszteni a további indikátorértékekre. Hullámtéri körülmények között az R-értéknek, a növények sötétítését jelző paraméternek nincs jelentősége. Erre utal az ebből a szempontból indifferens fajok nagy borítási részesedése. Hasonló állapítható meg a T-értékről, a fajok hőigényére utaló paraméterről.

Eredményes viszont az N karakterisztikus indikátor-érték, vagyis a nitrogén igényt jelző paraméter szerinti klasszifikációt elvégezni (8. ábra). A használt N-értékek a Soó (1964-80) által megadott értékek adekvát módosításával (2X) jöttek létre.



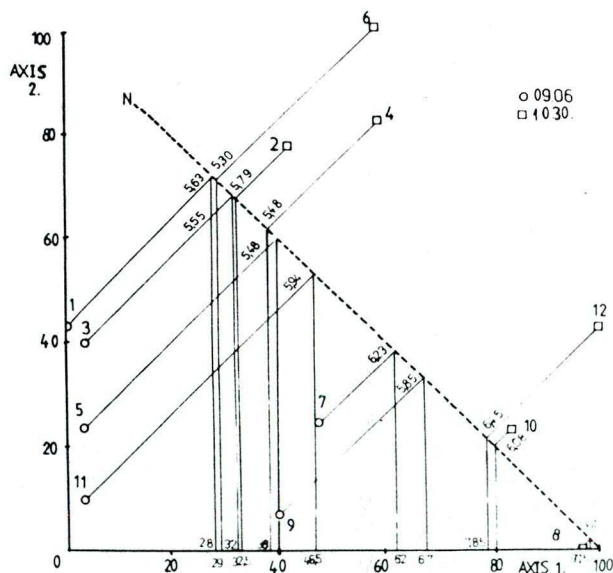
8. ábra. Az azonos N indikátorértékkel jellemzett fajok összevonása által keletkezett fajcsoportok dendrogramja. A dendrogram nem különbözik lényegesen a fajok klasszifikációjának dendrogramjától.

Az N-érték szerinti klaszter analízis a cönózisokat három csoportra osztja. A nitrogénkedvelők kis aránya jellemző az 1-6 felvételekre, nagy átlagos indikátorértékekkel jellemezhetők a 7-10 és a 12. felvételek. A dendrogramban kis hasonlósági szinten vonható össze a többi felvétellel a 11. Összevetve az N-érték és a fajok alapján készített dendrogramokat nagyfokú hasonlóság mutat-

ható ki. A kis nitrogén igényű cönózisok csoportja elkülönül a fajok szerinti dendrogramon is. Az elkülönülést csak részben magyarázza az egyes fajok borításának nagyfokú hasonlósága (vö. a W szerinti klasszifikáció). A 11-es felvétel mindkét helyen kis hasonlóságot mutat a többi cönózishoz. A nagy nitrogén igényű cönózisok ugyancsak elkülönülnek a fajok szerinti klaszter analízis során. Jellemző, hogy az egyes csoportokba korábbi és későbbi felvételek egyaránt tartoznak.

f / N-érték és az ordináció

Az ordinációs ábrában W-re merőlegesen húzható egy egyenes, melynek mentén az egyes felvételekhez tartozó átlagos N-értékek alapján a cönózisok három csoportba sorolhatók (9. ábra).



9. ábra. Összefüggések a felvételek ordinációja és az N-indikátorértékek között.

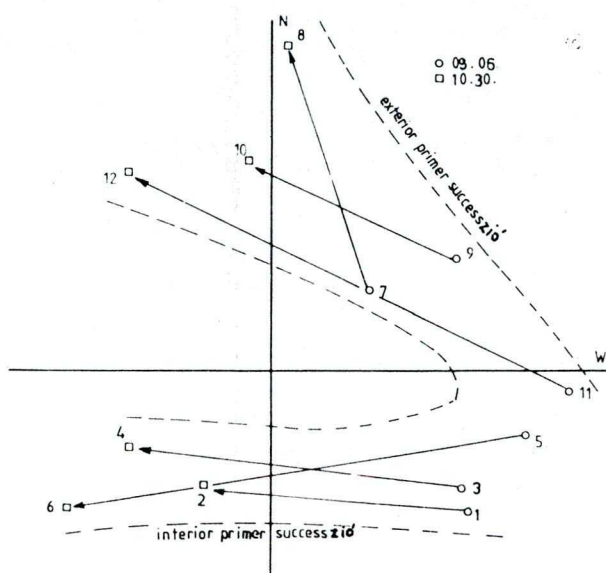
Ezek a csoportok megegyeznek az N szerinti klasszifikáció eredményével. Az N-értékek a W-értékekénél kevésbé pontosak, ezért nem várható, hogy az objektumból az N-egyenesre bocsátott merőlegesek talppontjainak vetületei az axisokra az indikátorértékek függvényében olyan jól meghatározott egyenest adjanak, mint a W értékek esetén. Az egyes csoportok elkülönülése viszont szembetűnő. Az első csoport az N-egyenes kis axis-l vetületéhez tartozik (20-40 intervallum), az ehhez tartozó átlagos indikátorértékek átlaga 5,45. Nagy vetület értékhez tartozik a felvételek másik nagyobb csoportja (60-100 intervallum), az ehhez tartozó átlagindikátorérték 6,21. A két csoport között átlagindikátorértékben és az ordináció diagramján is a 11. felvétel található.

g/A felvételek numerikus analízisből levonható

következtetések

A cönózisok változása jól tükrözi a terület kiszáradását. Amíg a korábbi felvételek mind a W-egyenes nagyobb értékeinél találhatók, addig a későbbiek a kisebb értékek felé tolódnak el. A nitrogénkedvelők megjelenése szempontjából a cönózisok élesen két csoportra bonthatók. Az alacsonyabb térszínen a nitrogénkedvelők aránya alig növekszik (interior primer szukcesszió), a magasabb térszíneken intenzíven növekszik arányuk (exterior primer szukcesszió). Az átmeneti állapotot a 7. és a 9. felvétel

tel képviseli, feltételezhető, hogy egy korábbi felvételezés ezeket a cönózisokat a többi 09.06-án felvett cönózishoz közelítette volna (10. ábra).



10. ábra. A cönózisok átalakulásának interpretálása a W és az N tengely segítségével. W: a vegetáció összetételének megváltozásával alkalmazkodik a szárazabb körülményekhez. N: a magasabb és az alacsonyabb térszinek successzióútja eltérő.

Megállapítható, a vizsgált terület cönózisai korai állapotukban nagy nedvességigényű, kevésbé nitrogén igényes, főleg Isoëto-Nanojuncetea elemekből állnak. A vegetációs időszak előrehaladtával, a terület kiszáradásával párhuzamosan a nagy nedvességigényű fajok kipusztulnak illetve expanziójuk lelassul. Így szárazabb körülményeket jobban elviselő fajok részaránya növekszik

meg. Ezek magasabb térszinen jelentős százaléokban nitrogénkedvelők, főleg Bidentetea elemek. Alacsonyabb térszinen a nem nitrogénkedvelő Chenopodio-Scleranthea, de nem Bidentetea valamint részben az Isoëto-Nanojuncetea osztályba sorolható fajok részarányának a növekedése a jellemző. A két említett környezeti paraméteren kívül más tényező szerepe alárendelt. A fentieknél sokkal messzemenőbb cönoszisztematikai feldolgozását a vegetációnak nem lehet adni a felvételek előzetes ordinációs és klasszifikációs vizsgálatával.

B. A FAJOK KLASSZIFIKÁCIÓJA ÉS ORDINÁCIÓJA

Az előzőekben a klasszifikációs és ordinációs vizsgálatok a cönózisokra, felvételekre terjedtek ki. A leírt eredmények ezen módszerek interpretálása nyomán jöttek létre. Felvetődik a kérdés, vajon a fajokat a már alkalmazott módszereknek alávetve, fel fedezhetők-e a fenti törvényszerűségek, esetleg a fajok sokváltozós analízise eredményez-e újabb összefüggéseket.

a/ Klasszifikáció

Mind a teljes lánc és mind a csoportátlag összevonási típus alkalmazásával azonos elemekből álló klaszterek különülnek el (Podani 1980). A főbb csoportok a következők:

Az első csoportba tartoznak az Elatini-Eleocharition karakterfajok (*Cyperus fuscus*, *Dichostylis micheliana*, *Gnaphalium uliginosum*) valamint a *Plantago major* ssp. ple-

iosperma, mely az Isoëto-Nanojuncetea osztály karakterfaja (Pietsch 1973): Ide csoportosulnak azok a fajok is, amelyek az Elatini-Eleocharition asszociációk korai állapotának idején is jelentős borításban előfordulnak a területen (*Lythrum salicaria*, *Chenopodium rubrum*). A *Chenopodium rubrum* mint a *Chenopodium fluviatile* csoport karakterfaja az Elatini-Eleocharition és a *Chenopodium fluviatile* csoport cönoszisztematikai összefüggéseire mutat rá.

A második csoportba olyan elemek tartoznak, amelyek a folyómeder Elatini-Eleocharition zónája növényzetének késői állapotát mutatják. Ezek előfordulásaik alapján főként átmeneti elemek: Elatini-Eleocharition - Bidentetea (*Rumex stenophyllus*, *Potentilla supina*, *Veronica anagallis-aquatica*), Elatini-Eleocharition - Chenopodio-Scleranthea (*Rorippa sylvestris*).

A harmadik csoportba tartoznak azok az elemek, amelyek kis borításban találhatók meg a területen, cönoszisztematikailag elkülönülnek a területet uraló Bidentetea és Elatini-Eleocharition fajoktól. (Megjegyzendő, hogy bár a Bidentetea asszociációosztály a Chenopodio-Scleranthea divízió része, jól elkülöníthető a divízió többi osztályától így a megkülönböztetés nem ütközik nehézségbe.)

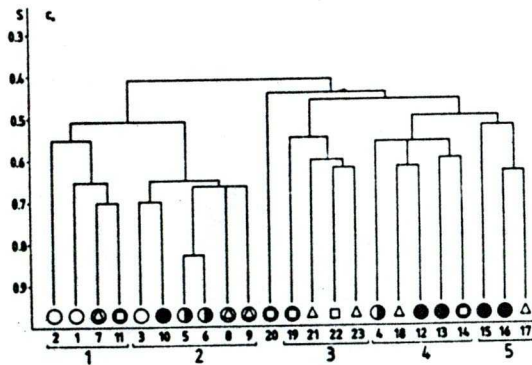
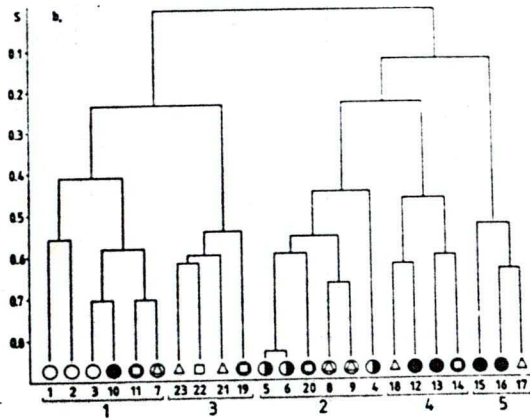
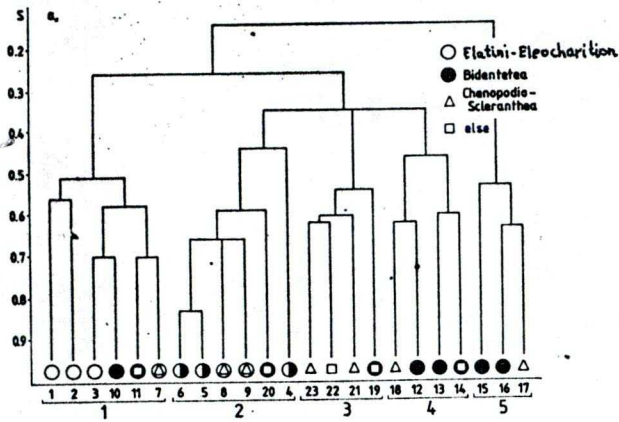
A negyedik csoportban a tipikusan Bidentetea elemek mellett (*Bidens tripartita*, *Xanthium italicum*) megtalálható az *Agrostis stolonifera* és az *Echinochloa crus-galli*,

ezek a fajok a magasabb térszineken lényegesen nagyobb borításban fordulnak elő, mint az alacsonyabb részeken, borításuk a vegetációs időszak végén válik jelentőssé.

Az ötödik klaszterbe különülnek el a *Polygonum* fajok, melyek a *Bidenton* asszociációcsoport karakterfajai. Itt található meg a *Chenopodium album*, mely széles alkalmazkodóképességű, cönológiailag indifferens, az irodalom a *Chenopodio-Scleranthea* divízió karakterfajaként említi (Soó 1964-1980).

Csoportátlag alkalmazásával a 2., 4., 5. csoportok közös hasonlósági szinten vonhatók össze. A 2. és a 4. csoport elemeinek közös jellemzője a vegetációs időszak későbbi fázisaiban való megjelenésük. Az összevont csoport 0,26 hasonlósági szinten kapcsolódik az első csoporthoz. Teljes lánc esetén az 1., 3. valamint a 2., 4., 5. csoportok elkülönülése egymástól maximális. Az 1. és a 3. klaszter közös tulajdonsága, amely megkülönbözteti a 2., 4., 5. csoportoktól, hogy borítási részesedése az idetartozó fajoknak a vegetációs időszak korai szakaszában jelentősebb, mint a késői szakaszban (11. ábra a,b).

A térszinnek és a vegetációs időszak fázisainak összefüggéseit az egyes klasztereket alkotó fajok borítási értékeinek változásával a 3. táblázat szemlélteti (3. táblázat). A táblázat tartalmazza, hogy a terület növényzetének borítása térszin illetve időpontok szerint, milyen arányban oszlik meg az egyes klaszterek között.



11. ábra. Renkonen index-szel számított hasonlósági mátrix alapján
a: csoportátlag, b: teljes lánc, c: egyszerű lánc összevo-
nási technikával készített klszter analízis dendrogramja.
A növényfaj az 1. táblázatban található sorszám szerint' azo-
nosítható.

3. táblázat. A térszin és a vegetációs időszak fázisainak összefüggése a klasztereket alkotó fajok borítási értékeivel

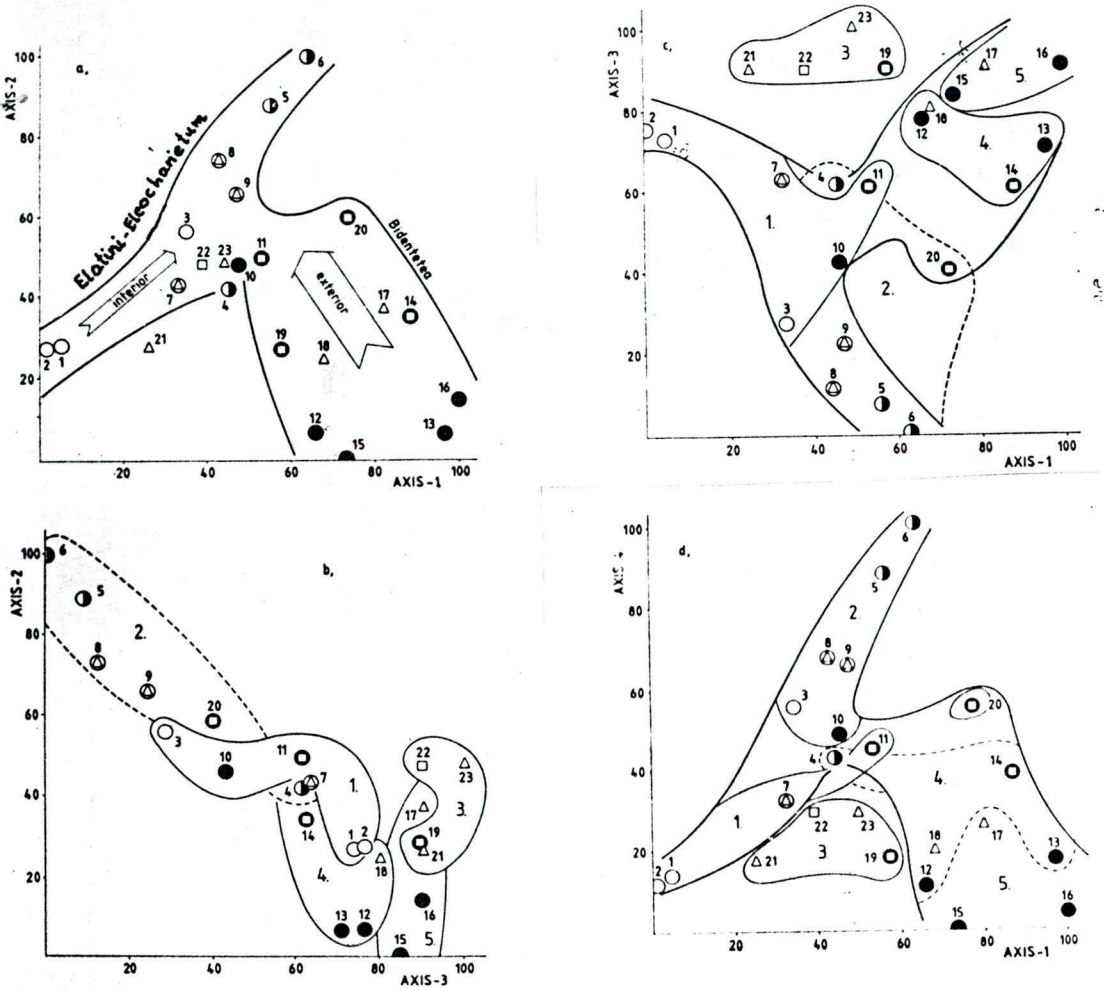
klaszter	A	B	C	D	P_A	P_B	P_C	P_D	P_{AC}	P_{AD}	P_{BC}	P_{BD}
1.	64,75	42,48	72,88	34,12	0,604	0,396	0,681	0,319	0,411	0,193	0,270	0,126
2.	27,92	13,45	10,00	31,20	0,675	0,325	0,243	0,757	0,164	0,511	0,079	0,246
3.	1,05	5,84	4,58	2,19	0,152	0,848	0,677	0,3235	0,103	0,049	0,573	0,274
4.	5,06	23,54	7,29	21,72	0,177	0,823	0,251	0,749	0,045	0,132	0,207	0,616
5.	1,22	14,69	5,25	10,77	0,077	0,923	0,328	0,672	0,025	0,052	0,303	0,621

ahol, A alsó térszin, B magasabb térszin, C korai vegetációs fázis, D későbbi vegetációs fázis, $P_{A,B,C,D}$ az index által megjelölt jellemzőkkel bíró fajok kiválasztásának valószínűsége a megfelelő klaszterből, $P_{AC,AD,BC,BD}$ az index által megjelölt kombinált jellemzőkkel bíró fajok kiválasztásának valószínűsége az egyes klaszterekből.

Megállapítható, hogy az elsőől az ötödik klaszter felé haladva folyamatosan csökken annak a valószínűsége, hogy a klaszter kiválasztott eleme alacsonyabb térszinről és korai időpontból származik. Folyamatosan nő annak a valószínűsége, hogy az elem magasabb térszinről származik és amellet későbbi időpontban felvett. Ezt az alkalmazott módszerek közül leginkább az egyszerű lánc emeli ki (11. ábra c). Egyszerű lánc esetében lánchatás csak a magasabb összevonási szinteken érvényesül, a főbb csoportok lényegében változatlanok. Az első klaszter két eleme (*Chenopodium rubrum* és *Gnaphalium uliginosum*) a második klaszter megmaradt elemeivel vonódik össze. A második klaszterhez az előző összevonási eljárások során is kisebb hasonlósági szinten csatlakozó elemek (*Chrysanthemum vulgare*, *Veronica anagallis-aquatica*) elkülönülnek a második, sőt az első csoporttól is. Az első és második klaszter 0,51 hasonlósági szinten egyesülnek. Az egyesült klaszterek fajtái a vizsgálati terület alsó térszínén fordulnak elő nagyobb borításban. Az előző összevonásban 3., 4., 5. sor-számot viselő klaszterek elkülönülése egyszerű lánc összevonás esetén az előzőekhez hasonló.

b/ Ordináció

A fajok RA ordinációjának eredménye a 12. ábrán látható (12. ábra). A cönoszisztematikai rendszer azonos kategóriáira jellemző fajok egymástól való elkülönülése szembetűnő.



12. ábra. A fajok reciprocal averaging ordinációjának diagramjai.

Részletes elemzés a szövegben. A nagyobb számok a megfelelő klasztereket jelölik.

Az objektumok megközelítőleg két dichotomikus ágba rendeződnek. Az egyik ágot főként az Elatini-Eleocharitum, a másikat a Bidentetea elemek alkotják. Az ágak találkozásában és közös részén az átmeneti fajok találhatók (Vero-

nica anagallis-aquatica, Rumex stenophyllus, Potentilla supina). A klaszteranalízis által is elkülönített harmadik csoport (főleg 1-3 axisok között) a két dichotomikus ág közötti területre ordinálódik. Az Elatini-Eleocharition elemek jó közelítéssel egy egyenesre esnek, melynek közelítő egyenlete az átmeneti elemekkel is számolva: $z_{1.axis} = 81,2 - 1,13 z_{2.axis}$. $R = 0,8510$ korrelációs koefficiens mellett az illeszkedés szoros. Az egyenes mentén az Elatini-Eleocharition fajok fenológiájuk sorrendjében helyezkednek el. Az Elatini-Eleocharition asszociációkban először a Cyperus fuscus és a Dichostylis micheliana jelenik meg, majd a Gnaphalium uliginosum és a Veronica anagallis-aquatica. Befejező szakaszban éri el legnagyobb dominancia értékét a Rumex stenophyllus és a Potentilla supina. A megjelenés sorrendjének és a környezeti paraméterek összefüggését mutatja a fajok W-indikátorértékének alakulása, rendre: 10, 10, 9, 9, 7, 6 (Zólyomi et al. 1967). Megvizsgálva az indikátorértékek és az ordináció összefüggéseit megállapítható, hogy a fajok elhelyezkedésében, a már említett jellegzetességen kívül más törvényszerűség nem mutatható ki.

A 2-3 axispár között az objektumok elhelyezkedése, a klaszter analízis eredményének megerősítésén túl kevésbé informatív (3. ábra b). A klaszter analízis és az ordináció csoportjainak összevetése a 12. ábra c és d részén látható. Az 1-3 axispár esetében a teljes lánc illetve a cso-

port átlag összevonással kapott klasztereket különítettem el, 1-4 axispár esetén pedig az egyszerű lánc összevonással kapottakat (12. ábra b,c,d).

A legfontosabb, szembetűnő előnye az ordinációnak szemben a klaszteranalizissel, hogy az ordinációs ábrán értelmezhetővé válnak a szukcessziótípusok. Ez a többlet információ a diagram dinamikus értelmezéséből adódik. A dinamikus jellegre utal az Elatini-Eleocharition fajok fenológikus sorrendje a diagramon. Eszerint az értelmezés szerint az Elatini-Eleocharition ág az interior primer szukcesszió folyamatát képezi le, az Elatini-Eleocharition ágba torkolló Bidentetea ág az exterior primer szukcesszió folyamatát jeleníti meg. Nem véletlen, hogy az Elatini-Eleocharition ághoz legközelebb a *Chenopodium rubrum*, a *Chenopodium fluviatile* asszociációcsoport karakterfaja került. A fő folyamatokon kívül azok a fajok találhatók, amelyek cönoszisztematikai szerepe elhanyagolható mind az interior, mind az exterior primer szukcesszió folyamatában.

c/ a fajok ordinációjából adódó metodológiai következmények

Amíg az eddig közölt ordinációs vizsgálatok egy időpontban készült és/vagy egymástól független cönológiai felvételek kiértékelését, összehasonlítását végezték el, addig a jelen vizsgálat - kihasználva a folyómedri iszapnövény-társulások gyors változásaiban rejlő lehetőségeket - egyazon terület térben és időben változó, egymással

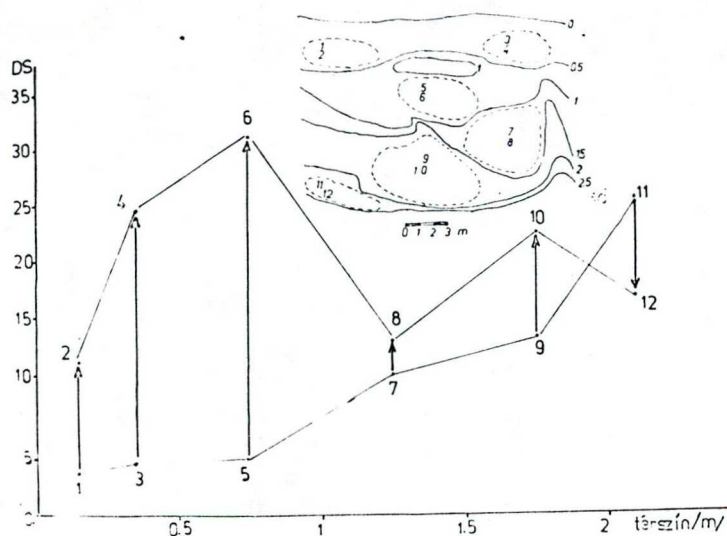
szoros zonációs-szukcessziós kapcsolatban lévő cönózisok dinamikus rendszerére alkalmazza az ordinációs módszert. Ennek eredményeként a mennyiségi jellemzők (indikátorérték átlagok) csak mint kísérőjelenségek rendelhetők hozzá az ordinációs diagram egyes csoportjaihoz. Amíg egy statikusnak tekinthető adathalmaz ordinációja csak a mennyiségi jellemzőket emeli ki, addig egy dinamikus rendszer fő jellemzői minőségiek, az ordináció ezeket hangsúlyozza a cönoszisztematikai rendszernek illetve az említett szukcessziótípusoknak a kialakításával, az Elatini-Eleocharition fenologia pontos visszaadásával.

4. A folyómeder iszapnövényzetének zonációs szukcessziós viszonyai

Az előzetes ordinációs és klasszifikációs vizsgálatok eredményeinek birtokában megkísérelhető az eddigi rész-eredmények cönoszisztematikai feloldása illetve a klasszikus cönológia eszköztárának felhasználásával további finomítása, a zonáció és szukcesszió kapcsolatának felderítése. Ehhez nyújt segítséget Numata szukcessziós indexe, amely az egyes cönózisok növényzetéhez olyan számot rendel hozzá, amely az illető cönózis fejlettségére utal.

a/ A Numata-index alkalmazása a folyómeder iszapnövényzetére

A térszin függvényében ábrázolt eredményeket a 13. ábra tartalmazza (13. ábra). A korábbi időpont felvéte-



13. ábra. A Numata index változása a térszín függvényében. Az interior és az exterior primer szukcesszió útja jól megkülönböztethető.

leinek DS (degree of succession) értékei a térszín emelkedésével növekednek, ennek oka, hogy a vegetáció kifejlődéséhez a magasabb térszínnek felé haladva egyre hosszabb idő állt a növényzet rendelkezésére, amely főként az összborítás növekedésével járt. A fajösszetételre jellemző, hogy alsóbb térszíneken (1., 3., 5. felvétel) az Elatini-Eleocharition karakterfajok dominálnak, a magasabb térszíneken (7., 9. felvétel) az Elatini-Eleocharition fajok mellett jelentős borításban jelennek meg a Chenopodio-Scleranthea, ezen belül Bidentetea és Plantaginetea karakter fajok. Ezekben a felvételekben a fajsza szám magasabb. A 11. felvételben szintén Elatini-Eleocharition faj, a *Cyperus fuscus* dominál; a Chenopodio-Scleranthea karak-

terfajok kis borítási aránya a gyorsabban betelepülő *Cyperus fuscus* nagy borítása miatt fellépő kompetitív kizáródásra vezethető vissza, amely a vegetációs időszak kezdetén a talaj nagy nedvességtartalma miatt jelentős. A 7. és a 9. felvétel eltérő fajösszetételének oka az a körülmény is, hogy a két felvétel a folyómedernek ahhoz a zónájához tartozik, amelyben a folyó hullámverése által nagy mennyiségű szerves törmelék halmozódik fel. Így itt törvényszerű a *Bidention* karakterfajok nagyobb arányú megjelenése. A szerves törmelékek lerakódása az ennél magasabb és az ennél alacsonyabb térszineken kisebb mértékű. A későbbi időpontban felvett cönológiai felvételek esetében a DS-érték alakulása élesen két részre válik. Alacsonyabb térszinen (2., 4., 6. felvétel) a DS-érték a térszin emelkedésével lényegesen növekszik. DS növekedése a borítás növekedésével valamint a H és H-HH életformájú fajok megjelenésével áll összefüggésben, amely tényezők a fajszám növekedéséből adódó DS érték csökkenést ellensúlyozni tudják. A magasabb térszineken (8., 10., 12. felvétel) a DS-érték növekedése kisebb arányú, sőt a 12. felvétel esetében csökkenő. DS ilyen változásának oka főként a fajszám növekedése, valamint az, hogy az összborítás közel változatlan értéke mellett a Th életformájú *Elatini-Eleocharition* fajok mellett szintén Th, de *Bidentetea* fajok jelennek meg.

b/ Cönoszisztematikai értékelés

A magasabb térszineken először egy Elatini-Eleocharition, főleg Cypero-Juncetum társulás kialakulása kezdődik, mely közel tipusos formában is megjelenhet (11. felvétel). A szerves törmelék lerakodási zónájában igen rövid idő után, szinte egyidőben az Elatini-Eleocharition fajok megjelenésével Bidentetea fajok fejlődnek (7., 9. felvétel), amelyek részben Bidention tripartitae, részben Chenopodion fluviatile karakterfajok. A vegetációs időszak előrehaladtával a magasabb térszinek talaja kiszárad, amely nem kedvez a vízhiányra érzékeny Elatini-Eleocharition fajoknak, azok dominanciája jelentősen csökken a cönózisokban (8., 10., 12. felvétel). Cönózisaik degradációjára legszembetűnőbben a 11-12. felvételekben utal a DS-érték csökkenése.

Az alacsonyabb térszineken a korábbi felvételek a Cypero-Juncetum és a Dichostylidi-Gnaphalietum társulások karakterfajait - összefüggésben a Körös meder talajának kötöttségével - egyaránt tartalmazzák (vö. Kárpáti 1985), ugyanis a folyómeder kevésbé kötött talaján Cypero-Juncetum, míg kötött talajokon a Dichostylidi-Gnaphalietum a jellemzőbb társulás. Ebből a szempontból a Körös tanulmányozott szakaszának talaja köztes jellegű, így rajta a két társulás hol mozaikkomplexeket, hol egymásba való átmeneteket képezve alakul ki (Függelék II. és III.).

A vegetációs időszak előrehaladtával a növényzet borítása lényegesen növekszik, ugyanakkor a talajnedvesség a folyó vízszintjének közelsége miatt nem csökken lényeges mértékben. Az Elatini-Eleocharition fajok mellett lassabban fejlődő, de nagyobb kompetíciós képességgel bíró fajok jelennek meg, amelyek az Elatini-Eleocharition fajok borításának további növekedését megakadályozzák. Ezek a fajok részben *Chenopodion fluviatile* (2. felvétel), részben *Agropyro-Rumicion* karakterűek (4., 6. felvétel).

c/ *Rumici (stenophyllae-crispi)-Rorippetum*

sylvestris ass. nova

A fentiek alapján a folyómeder legmélyebb részein, ha elegendően hosszú vegetációs időszak áll rendelkezésre, lehetőség van a magasabb ártéri szintekre jellemző *Agropyro-Rumicion* állományok megjelenésére (Kárpáti et al. 1965). A magasabb szukcessziófokot jelzi a 6. felvétel magas DS értéke. Az itt kialakuló *Agropyro-Rumicion* társulás a magasabb ártéri szintek hasonló társulásaitól azonban sok lényeges vonásban különbözik.

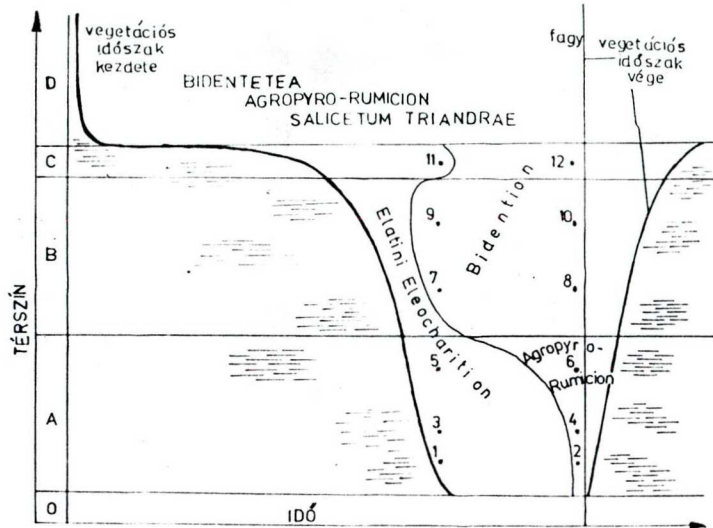
A társulás leginkább a *Rorippo (sylvestri)-Agrostetum (stoloniferae)* asszociációhoz hasonló. Lényeges eltérés, hogy térszinileg a *Bidentetea (Chenopodion fluviatile)* társulások alatti zónára jellemző, az *Elatini-Eleocharition* asszociációk felbomlásával párhuzamosan alakul ki, jelentős számú *Elatini-Eleocharition* elemet tartalmaz, míg a tipikus *Rorippo-Agrostietum* társulásnak nincs *Elatini-*

Eleocharition előzménye (Kárpáti és Kárpáti 1963, Markovič 1978). Tipikus megjelenése csak megfelelően hosszú vegetációs időszak esetében tanulmányozható. Részben ez, valamint átmeneti jellege az oka az eddigi említés hiányának. (Maga a Rorippo-Agrostetum sem egy rég leírt társulás, hiszen Soó (1961) III. Übersicht-jében nincs említve, ugyan akkor jelentős területeket borít, kiterjedt állományai vannak .) A társulás uralkodó fajai a Rorippa sylvestris valamint tipikus esetben közel azonos arányban a Rumex stenophyllus vagy a Rumex crispus. A két faj külön-külön és együttesen is előfordulhat. A társulásra a Rumex stenophyllus karakterisztikusabb. Lényeges eltérése magasabb térszinekre jellemző Rorippo-Agrostietum társulástól, hogy az Agrostis stolonifera prorepens szubspeciése (varietas) fordul elő. (Tartják önálló fajnak is Agrostis stolonizans Bess. néven.) Így az Agrostis stolonifera ssp. prorepens a társulás erős karakterfajának tekinthető (Braun-Blanquet 1951).

Ha ragaszkodunk ahhoz, hogy a társulásnak a Zürich-Montpellier iskola szerinti nevezéktan alapján nevet adjunk, az első névvel a karakterfajokra, a második névvel az uralkodó fajra utalva a Rumici stenophyllae-crispi - Rorippetum sylvestris elnevezés javasolható. A társulás az Agropyro-Rumicion csoport tagja. A társulásból készített cönológiai felvételeket a IV. függelék tartalmazza (IV. függelék).

d/ Zonáció és szukcesszió összefüggései

A Körös folyómeder alsó zónáinak szukcessziós, zónációs kapcsolatait a következő vegetációs időszak - térszín séma szemlélteti (14. ábra).



14. ábra. Zonáció és szukcesszió kapcsolata a folyómeder alsó zónáiban. Részletes elemzés a szövegben.

Az idealizált (átmeneteket, keveredéseket elhanyagoló) séma alapján tetszőleges vízszintesen húzott térszín tengely mentén leolvasható, hogy az adott időpontban a folyómeder alsó részein a növényzet milyen zónákat alkot. Például az első felvételi időpontban a három legmélyebb térszínen készült felvétel az Elatini-Eleocharition zónájába esik, a következő kettő a Bidentetia - Elatini-Eleocharition zóna határára, a legmagasabb térszínen készült felvétel egy keskeny Elatini-Eleocharition zónába.

A vegetáció fejlődése a folyómeder vizsgált szakaszán olyan szukcessziós folyamatnak tekinthető, amely a vízborítás megszűnésével kezdődik, és amelynek kibontakozását az újabb elárasztás megakadályozza, a szukcessziót újra a kezdőpontra állítja. A szukcesszió első tanulmányozható lépései a folyómeder alsó zónáiban egymástól fő zónánként jól megkülönböztethetők. Az 'A' zónában az *Elatini-Eleocharition* társulások (*Cypero-Juncetum*, *Dichostylidi-Gnaphalietum*), amennyiben elég hosszú vegetációs időszak áll rendelkezésre esetleg *Chenopodietum rubri* társuláson keresztül illetve fajainak megjelenése mellett *Agropyro-Rumicion* társulássá (*Rumici-Rorippetum*) alakulnak. Ezek szukcessziós indexe 20-40 közötti. A folyómeder magasabb térszinein kialakuló *Rorippo-Agrostetum stoloniferae* társulást 60-130 közötti DS érték jellemzi (Kárpáti és Kárpáti 1963). A 'B' zónában, amelyre a szerves törmelék felhalmozódása a jellemző, nagyon rövid *Elatini-Eleocharietum* fázis után *Bidentetea* asszociációk kialakulása következik be. A szukcessziónak itt némi organogén jellege van. Erre utal a *Bidentetion tripartitae* fajok megjelenése (viszont vö. a "*Xanthietum italicum*" cönoszisztematikai helyzetével kapcsolatos bizonytalansággal (Poli és Tüxen 1960, Soó 1964-1980, Markovič 1981).) A 'C' zóna kezdetben tipikus *Elatini-Eleocharition* zóna, a vízszint csökkenése miatti kiszáradás hatására azonban a

vegetációs időszak előrehaladtával helyét Bidentetea asszociációk foglalják el. A 'D' szinten a vegetációs időszak hossza elegendő ahhoz, hogy az évelő növényfajok zárt állományokat alakítsanak ki. Itt az egyéves fajok asszociációinak kialakulására nincs lehetőség.

Az eddigiekből kitűnik, hogy a folyómeder alsó részében a zonáció és a szukcesszió nem feleltethetők meg egymásnak, vagyis a magasabb zóna növényzete nem jelenti a térszínileg alatta fekvő zóna növényzetének egy magasabb, következő szukcessziós állapotát. A szukcesszióknak ebben a kezdeti fázisában a Bidentetea társulások nem jelentik az Elatini-Eleocharition és az Agropyro-Rumicion társulások közötti szukcessziós kapcsolatot. Sokkal inkább annak tekinthető a folyómeder alsó térszínein kialakuló Rumici-Rorippetum sylvestris társulás. A Bidentetea társulások a többlet szervesanyag felhalmozódása miatt, úgy tűnik, a szukcesszió egy másik (degradációs jellegű) útját jelentik, kapcsolatuk a magasabb ártéri szintek Bidentetea, ezen belül Bidention tripartitae asszociációi felé valószínűsíthető. Ezeket a megállapításokat támasztják alá a DS-értékek is.

A folyómeder ezen alternatív szukcessziótípusainak kialakulásában összefoglalva a következő tényezők játszanak szerepet:

1. a talajadottságok zonáltsága

2. a nedvességviszonyok térszintől függő változása
3. a vegetációs időszak hosszának térszin által való meghatározottsága
4. a propagulum eloszlás különbsége a talajban (vö. Tímár (1950a) magméret és kiüledés kapcsolata.)
5. a fajok eltérő növekedési sebessége
6. a fajok eltérő toleranciája a környezet megváltozásával szemben
7. a fajok eltérő kompetíciós képessége, amely a környezeti paraméterek változásával egymástól eltérő mértékben változhat
8. a fajok életideje és a rendelkezésre álló vegetációs időszak hosszának aránya (Whittaker 1974)
9. életforma (vö. Bagi és Bodrogyó (1984), azonos hidroökológiai körülmények között, kiszáradó hullámtéri tóban, süllyedő vízszint mellett a kolonizáló hemikriptofiton *Agrostis stolonifera*-t mélyebb térszineken a therofiton *Heleochoa alopecuroides*-re váltja fel.)
10. a migráció lehetősége

A felsorolt tényezők zónánként eltérő súlya okozza a szukcessziós folyamatok zónánként eltérő irányát.

5. A diverzitás és az evenness kapcsolata a folyómeder
iszapnövényzetének szukcessziós viszonyaival

A folyómeder szukcessziós viszonyairól az előzőekben megállapított eredményeket más módszerekkel, az előzőektől független úton ellenőrizhetjük az ekoton (cönoton) elmélet alapján (Zólyomi 1987), mely alapján várható, hogy legmagasabb diverzitás az egymástól távol eső cönoszisztematikai egységek átmeneti zónáiban alakul ki, alacsonyabb számítható a rokon cönotaxonok keveredése esetén és legalacsonyabb a tipikus társulások diverzitása, feltevé, ha a tanulmányozott cönotaxonok nagyságrendileg azonos szukcessziófokon állnak (vö. Whittaker 1965).

A szukcesszióserieszekben a diverzitás és a szukcesszió kapcsolata jól ismert (McNaughton 1968, Morrison és Yarranton 1973, Précsényi 1981/a). Eléggé bőséges a szekunder szukcessziót kísérő diverzitásváltozások irodalma is. Főleg a felhagyott szántókon (old fields)(Nicholson és Monk 1974, Bazzaz 1975), vagy egyéb erősen perturbált rendszereken (Shafi és Yarranton 1973, Lehtonen és Yli-Rekola 1979, Papp 1984) végzett vizsgálatok száma jelentős. Nagyon kevés viszont az olyan publikáció, amely olyan cönózis diverzitásának változását vizsgálja, amely komponenseinek (egyedeknek) élettartama és a környezeti fluktuációnak az időtartama közel azonos hosszúságú. Inkább kivételes példa Précsényi, Dömötör és Czimmer (1984) cikke.

Ebből a szempontból a diverzitás változásának elemzése a folyómeder iszapnövényzete esetében hiánypótló. Érdekes ezen társulások diverzitásának változásaival foglalkozni azért is, mert a diverzitás a tanulmányozott rendszer egyéb (strukturális) tulajdonságával áll(hat) kapcsolatban. Az egyes jellemzőkre és a diverzitás összefüggéseire vonatkozó állítások közül pro és kontra nagyszámú adat áll rendelkezésre (McNaughton 1968, Hairston et al 1968).

A diverzitás indexek viszonylag (látszólag) könnyű használhatósága az oka, hogy előnyben részesítik őket pl. a hagyományos statisztikai módszerekkel (Eberhardt 1969), vagy a topológiai modellekkel szemben (Poston és Stewart 1978, Shaffer 1985).

a/A diverzitás és az evenness kapcsolata az iszapnövényzet
cönoszisztematikájával

A folyómeder alsó zónáit magas diverzitás jellemzi (vö. Précsényi (1981/a) homoki szukcesszióra vonatkozó adataival) (15. ábra, 4. táblázat). Legalacsonyabb a tipikus Cypero-Juncetum társulás esetében (11). Magasabb a Cypero-Juncetum és a Dichostylidi-Gnaphalietum Elatini-Eleocharition társulások közötti átmeneti cönózisok felvételeiben (1., 3., 5.). Viszonylag alacsony a diverzitás a magas DS-értékkel jellemzett Rumici-Rorippetum társulásban (6.). Igen magas diverzitás jellemzi azokat a felvételeket, amelyek társuláscsoportok közötti átmeneteket reprezentálnak. Így a korábbi

4. táblázat. A felvételek diverzitás és evenness adatai

sorszám	H_S	J	E	H_{SI}	H_M
1	0,8377	0,7309	0,7223	0,7735	0,5734
2	1,0059	0,8175	0,8112	0,8786	0,7102
3	0,8887	0,7978	0,7912	0,8135	0,6210
4	1,0912	0,8533	0,8489	0,9046	0,7521
5	0,8728	0,7615	0,7539	0,8018	0,6066
6	0,9180	0,8241	0,8184	0,8347	0,6482
7	1,1112	0,8853	0,8818	0,9189	0,7752
8	1,0535	0,8749	0,8711	0,8889	0,7262
9	1,1504	0,8996	0,8966	0,9220	0,7830
10	1,1817	0,9083	0,9056	0,9349	0,8082
11	0,6280	0,6280	0,6149	0,6305	0,4302
12	1,0551	0,8738	0,8699	0,9067	0,7556

ahol, H_S - Shannon- Weaver diverzitás,

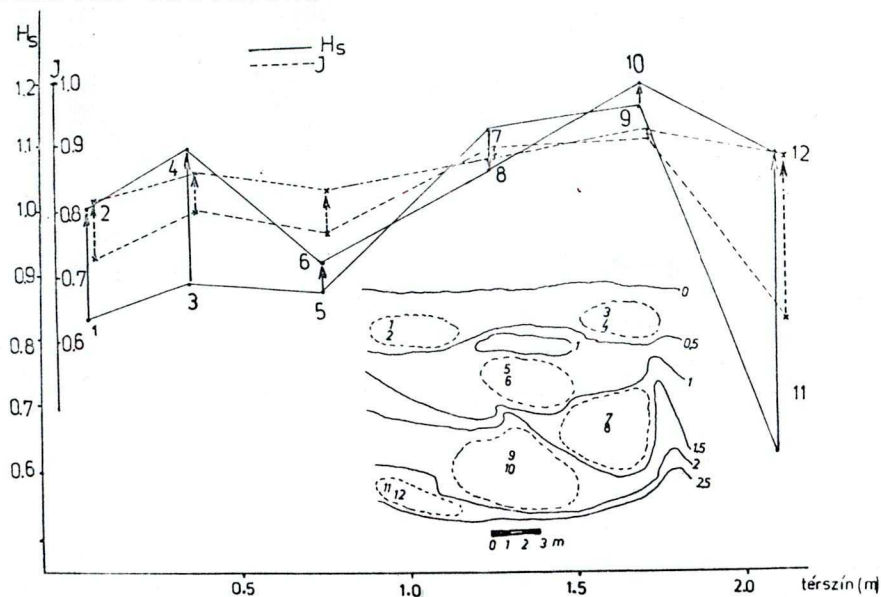
E - Shannon-Weaver evenness, Précsényi (1981)
számítási eljárása alapján,

J - Shannon-Weaver evenness Pielou (1969)
szerint,

H_{SI} - Simpson diverzitás,

H_M - McIntosh diverzitás.

felvételek közül az Elatini-Eleocharition - Chenopodio-fluviatile (7.,9.); a későbbiek közül az Elatini-Eleocharition - Agropyro-Rumicion (2.,4.), a Chenopodion fluviatile - Bidention (8.), a Chenopodion fluviatile - Agropyro-Rumicion (10.) és a Bidention - Agropyro-Rumicion (12.) átmenetek esetében.



15. ábra. A diverzitás (H_s) és az evenness (J) térbeli és időbeli változása a vizsgált területen. A számok a cönológiai felvételek sorszámát jelölik az 1. táblázat szerint. A korábbi és a későbbi felvételeket nyíl köti össze.

A diverzitásértékek a vegetációs időszak előrehaladtával általában növekednek, amely körülmény csak kisebb részben áll kapcsolatban a fajok számának növekedésével. A növekedés fő oka a fajok borításának kiegyenlítettébbé válása. Ezt mutatja az evenness értékek növekedése. Az egyenletesség növekedése nyilvánvaló következménye annak, hogy a vegetációs időszak kezdetén nagyobb növekedési se-

bességüknél, erősebb kolonizációs képességüknél fogva kiugró dominanciát elért fajokat utoléri a lassabban növő fajok. A 7. és 8. felvételben a magas diverzitás érték csökkenése a cönózis degradálódását jelzi. A *Polygonum lapathifolium* mellől kipusztulnak az *Elatini-Eleocharition* fajok, ugyanakkor elmarad a többi *Chenopodium fluviatile* és *Agropyro-Rumicion* faj megjelenése.

Térszinileg a magasabb és az alacsonyabb területek diverzitásértékei a korábbi felvételi időpontban jól elkülönülnek a magasabb térszinek diverzitásértékeitől. Az alacsonyabb térszin átlagos diverzitása 0.8664, a magasabb térszin felvételeié, a 11. kivételével, 1.1308. Az alacsonyabb térszin kisebb diverzitása az *Elatini-Eleocharition* fajok kiugró borítási részesedésével magyarázható. A magasabb térszineken már elegendő idő állt a növényzet rendelkezésére ahhoz, hogy a megjelenő *Bidentetea* fajok egyenletesebb növényzetet biztosítsanak. A későbbi időpontra ez a különbség a két térszin között csökken, aminek elsődleges oka az alsóbb zónák növényzete egyenletességének nagyobb mértékű növekedése. Az alacsonyabb zónákban az egyenletesség 8,2 %-kal nő, a felsőben gyakorlatilag nem változik. Az 5. és a 6. felvételek esetében a viszonylag nagy egyenletesség növekedést nem követte a diverzitás lényeges növekedése, eközben ugyanis a számításba vett fajok száma /amelyek borítása elérte az 1 %-ot/ csökkent.

b/ Szukcesszió és diverzitás

Bár a diverzitás értéke függ a felvételi terület nagyságától (Fekete és Kovács 1978), alakjától (Nosek 1976), valamint a diverzitások számítása 1-1, - a szerző megítélése és tapasztalata alapján zónára és cönózisra is jellemző - minta alapján történt, ennek ellenére néhány általános következtetés levonása megengedhető a diverzitás és a szukcesszió összefüggéseire vonatkozóan.

A térbeli és időbeli folyamatok azonos zónákon belüli párhuzamosságát felhasználva a felvételek diverzitásértékei és a szukcesszió stádiumai közötti kapcsolat a következőképpen körvonalazható. Az alsó zóna Elatini-Eleocharition társulásai ($H_S=0,8664$) előbb a Chenopodion fluviatile (Chenopodietum rubri), majd az Agropyro-Rumicion társuláscsoport karakterfajaival alkot átmeneti cönózisokat ($H_S=1,0486$). A folyamat végén Agropyro-Rumicion társulás alakul ki ($H_S=0,9180$). A vázolt folyamat során a diverzitás előbb növekszik majd csökken.

A felső zónában a folyamatok bonyolultabbak. Ott az Elatini-Eleocharition társulások fajainak megjelenését Chenopodion fluviatile fajok, - kezdetben Chenopodietum rubri ($H_S=1,1112$), majd Echinochloo-Polygonetum ($H_S=1,1504$) - követik. Egyes részeken tipikus Chenopodion fluviatile társulás, Echinochloo-Polygonetum alakul ki ($H_S=1,0535$), itt a diverzitás némileg csökken. Egyéb

részeken *Bidenton tripartitae* és *Plantaginetea* fajok jelennek meg, itt a diverzitás tovább növekszik ($H_S = 1,1284$).

A folyómeder alsó zónáinak növényzetét jellemző gyors növényzetátalakulás egy vegetációs periódus alatt a successzióssorozat több tagjának kialakulását eredményezi. Eközben a diverzitás a tipikus társulásokhoz közelebb álló cönózisok esetében kisebb, az átmenetek esetében magasabb. A fenti eredményekből egyértelműen kitűnik, hogy a diverzitás eredmények alátámasztják a cönoton elmélet által involvált kiindulási hipotézist; a növényzet egységeinek a 3. részben történt cönoszisztematikai elkülönítése ebből a szempontból is helyénvalónak bizonyult.

II. fejezet. STATISZTIKAI ÖSSZEFÜGGÉSEK A CÖNOLÓGIAI FELVÉTELEK ORDINÁCIÓJA ÉS A KARAKTERISZTIKUS INDIKÁTOR ÉRTÉKEK KÖZÖTT A FOLYÓMEDRI ISZAPNÖVÉNYZET PÉLDÁJÁN

Az előző fejezet előzetes ordinációs analízise és a háttérfaktor elemzésre felhasznált karakterisztikus indikátorértékek összefüggéseinek tanulmányozása fontos szerepet játszott a folyómeder alsó zónái szukcessziós viszonyainak tisztázásában. Az eredmények interpretálása azonban felvetette néhány elvi jelentőségű probléma tisztázásának szükségességét.

1. A karakterisztikus indikátorértékek alkalmazásának problémája

A karakterisztikus indikátorértékek a növényfajok környezeti igényére vonatkozó, nagy területekre (növényföldrajzi -földrajzi régiókra) értelmezett tapasztalatokat rögzítik. Az egy-egy cönózistípusra irányuló vizsgálatokban a fajok irodalmi és az aktuális (adott cönózistípusra vonatkozó, szintén regionálisan értelmezett) indikátorértékek között elsősorban a cönológiailag indifferens fajok esetében lényeges eltérések lehetnek.

Az indikátorértékek problematikája világossá válik, ha nyomon követjük megalkotásuk folyamatát. Elvi alap a növényzet környezetindikáló tulajdonsága, a konkordancia elv (vö. Juhász-Nagy 1970, 1984, 1986). A faj különböző környezeti igényű cönózisokban való előfordulási gyakori-

sága alapján kap indikátorértéket. Az értékadás nagyban függ a szerzőnek a növényfaj elterjedtségére vonatkozó tapasztalataitól. A tapasztalatszerzés és -feldolgozás folyamatát a mintavétel egy sajátos formájaként értelmezve az indikátorértékek problémái statisztikus mintavételi kérdésekként vethetők fel: Milyen társulásokban fordul elő a faj - alapsokaság, a szerző erre vonatkozóan mekkora tapasztalattal rendelkezik - reprezentativitás, milyen a faj előfordulási gyakorisága a cönózisok között - súlyozás, van-e szerepe a szubjektivitásnak az indikátorérték megállapításában - torzítás. Ugyanakkor mindezek a kérdések egyáltalán akkor vethetők fel, ha a szerző helyesen ítéli meg a mintákhoz tartozó környezeti paramétert. Ha a lehetséges ható tényezők száma redukálható (pl. mert a felvételek azonos cönózystípusba tartoznak vagy/és a paraméter szezonálisan nem változik lényegesen) a környezeti paraméter mérése lehet az indikátorérték megállapításának az alapja. A nedvességviszonyok megítélése viszont általában szubjektív, sőt a mérés gyakorta félrevezető lehet az indikátorérték megállapításakor (vö. III. fejezet). Ezek alapján megállapítható, hogy a fajok irodalmi indikátorértéke a szerző által figyelembe vett terület (nagyobb földrajzi régió) minden cönózystípusára vonatkozik, értékének megállapítása számos szubjektív elemet tartalmaz. Ez az oka annak, hogy a különböző indikátor-

érték rendszerek a fajok között egy bizonyos környezeti paraméter vonatkozásában is gyakran különböző viszonyt tételnek fel (Landolt 1977, Zólyomi és Précsényi 1964, Ellenberg 1974, Pietsch 1980, Bohus 1984).

Az indikátorértékek ökológiai jellegű (környezeti paraméterre növényzetten keresztül történő következtetés) alkalmazása esetében ugyanazokkal a mintavételi, főleg reprezentativitási problémákkal kell számolni, amelyek az indikátorértékek alkotásával kapcsolatban fennálltak.

A cönológiai gyakorlatban gyakran felmerül a kérdés, hogy az alkalmazott indikátorérték rendszer mennyire pontosan írja le a vizsgált környezeti paraméter vonatkozásában a növényfajok között fennálló viszonyt. Jelen vizsgálat végső célja egy adott társulástípusra vagy habitatra ez esetben a folyómedri iszapnövényzetre érvényes indikátorértékek megállapítása. A karakterisztikus indikátorértékek adott cönózistípusra vonatkozó helyessége ordinációs analízissel ellenőrizhető, amennyiben kiindulásként elfogadjuk, hogy az ordináció a rendszer tanulmányozni kívánt tulajdonságait (is) valamilyen módon tükrözni képes. Ha az ordináció valamely jellemzője (A) és valamely környezeti paraméter (x) között függvénytípusú kapcsolat állapítható meg: $A=f(x)$, valamint az indikátorértékek (X) a környezeti paramétert helyesen célszerűen lineárisan jellemzi: $X=g(x)$, akkor lineáris függvények esetében a

differentiálhányadosuk hányadosa állandó: $df(x)/dg(x)=C$. Az ordináció eredményétől függően $A=f(x)$ lineáris, vagy nemlineáris függvény linearizálása révén azzá alakított. Az $f(x)$ függvényt az adott cönózistípusra jellemzőnek tekintve, a hányados konstansától való eltéréseiből adódó következményeket vizsgálva, $g(x)$ -re vonatkozó megállapítások tehetők.

2. Statisztikai módszerek az indikátorértékek és az ordináció diagramjának összehasonlítására

A vizsgálat módja egyrészt lineáris korreláció analízis, mert ha $df(x)=C dg(x)$ akkor integrálva adódik $f(x)=C g(x)+C'$, vagyis $f(x)$ és $g(x)$ között formális lineáris függvénykapcsolat van, melynek korrelációs együtthatója számítható.

Másrészt, ha ugyanazon cönózisból olyan szukcesszív cönológiai felvételek készíthetők, amelyekben a növényzet változásai elég nagyok ahhoz, hogy a borítás becslési hibái elhanyagolhatók a növényzet változásához képest, akkor a $df(x)/dg(x)=C$ egyenlet konstansa vizsgálható a következők miatt: $f(x_1)=C g(x_1)+C'$ és $f(x_2)=C g(x_2)+C'$, a két egyenlet különbsége $f(x_1)-f(x_2)=C(g(x_1)-g(x_2))$, átírva $\Delta f(x)=C\Delta g(x)$, $\Delta f(x)/\Delta g(x)=C$. Az egyes C értékek variációs koefficiense számítható.

Az indikátorértékek annál "jobbak", minél nagyobb $f(x)$ és $g(x)$ között a korrelációs koefficiens (r), és minél kisebb az összetartozó felvételpárokra számított C értékek variációs koefficiense (V).

A statisztikai módszerek alkalmazásának feltétele a környezeti paraméter szerepének helyes megítélése (vö. III. fejezet), ezért az $f(x)$ függvény ismeretéhez általában szükséges 'X' környezeti paraméter mérése (Gibson et al 1985, Warcholinska 1978). Kivételes esetben a mérés elkerülhető, ha 'x' változása a vizsgálat alatt tendenciájában monoton.

3. A statisztikai módszerek alkalmazása a folyómeder iszapnövényzetére

Tendenciájában monoton változó talajnedvesség jellemzi a folyómeder kiszáradó partjait, különösen jó közelítéssel az iszapos part *Elatini-Eleocharition - Bidention* zónáját. Az itt előforduló cönózisok változásiban a folyamatos kiszáradásnak döntő jelentősége van (Bagi 1985, 1987a,b, Bagi és Körmöczy 1986). A gyors növényzetátalakulás, amely az *Elatini-Eleocharition ovatae - Bidention* zónát jellemzi, lehetővé teszi szukcesszív cönológiai felvételek készítését, ezzel az ordinációs diagramban a változások irányának kijelölését, 'A' közelítő meghatározását. Az 5. táblázatban egymás mellett láthatók egyazon felvételi terület növényzetének korábbi és későbbi állapotát reprezentáló cönológiai felvételek. Az egyes cönózisokat jellemző, az 5. táblázatban megtalálható dominancia és indikátorértékekből számított W_i értékek, valamint az ordináció eredményei a 6. táblázatból kereshetők ki.

a felvétel sorszáma összborítás	1 20	2 85	3 20	4 75	5 60	6 95	7 30	8 90	9 70	10 85	11 85	12 80	13 35	14 75	15 40	16 70	E	Z	S	I _j
1. <i>Dichostylis micheliana</i>	36	2	43	6	11	+	38	+	9	+	2		13	4	55	25	9	10	8	+2,397
2. <i>Cyperus fuscus</i>	20	2	17	10	11	+	20	4	17	+	58	+	23	4		10	9	10	8	+1,276
3. <i>Echinochloa crus-galli</i>	2	3	2	2	1	14	3	3	13	13	6	20	+	4	+	3	5	9	7	-0,999
4. <i>Bidens tripartita</i>		1		1	1	6	+	2	+	1	+	15		6	+	+	8	9	7	-0,646
5. <i>Polygonum lapathifolium</i>	2	+	1	+	15	26	3	+	3	4	+	3	9	+		+	7	9	7	-0,596
6. <i>Rumex stenophyllus</i>	4	21	2	7	1	4	2	17		4		2	+	16	2	5	6	7	6	-0,551
7. <i>Lythrum salicaria</i>	7	17	7	4	8	8	4	3	7	10	+	8	4	2	3	7	8	9	8	-0,436
8. <i>Agrostis stolonifera</i>		+		4		+			+	6	+	10	5	4	+		6	8	7	-0,410
9. <i>Polygonum hydropiper</i>						8			+	6			+	2		+	8	9	7	-0,386
10. <i>Chenopodium album</i>		1		+	+	4			4	8		2		6			4	5	0	-0,380
11. <i>Xanthium italicum</i>		2	3	+	8	6			1	1	3	10	9	+	+	+	6	7	6	-0,377
12. <i>Plantago major</i> *	8	9	9	3	4	6	10	9	9	10	17	4	18	6	15	12	7	7	5	+0,307
13. <i>Potentilla supina</i>		5		2		1		4		2				8		1	8	7	10	-0,238
14. <i>Tanacetum vulgare</i>		4		1	1	5	1	3	+	4		+	2	2		3	5	7	7	-0,228
15. <i>Chenopodium rubrum</i>	5	2	2	17	12	4	3	4	5	7	+	2		6		13	6	7	6	-0,222
16. <i>Amaranthus lividus</i>	+	4	+	1	2	+	2	7	3	+	2	3		+		1	4	6	5	-0,103
17. <i>Lythrum virgatum</i>		+	1	+	3	2		+	4	3			1	+			7	8	8	-0,090
18. <i>Rorippa sylvestris</i>	4	9	4	22	8	3	5	34	9	10	6	1			19	5	8	8	6	-0,065
19. <i>Veronica plantago-aquatica</i>	2	3	1	+	3	2	+										9	9	9	-0,036
20. <i>Chenopodium ficifolium</i>					1	1			1	1			5				6	6	6	-0,028
21. <i>Salix triandra</i> (juv.)		1		1	+	+			4	4	3	+			5	+	8	10	8	+0,021
22. <i>Gnaphalium uliginosum</i>	8	5	5	17	8	+	6	9	3	+	1	5	9	8		15	7	9	7	-0,016

* ssp. pleiosperma; E,Z,S: indikátorértékek E-Ellenberg, Z-Zólyomi, S-Soó.

6. táblázat. A cönológiai felvételek statisztikai adatai

A felvétel sorszáma	1	2	3	4	5
g(x) Ellenberg	8,20	7,17	8,19	7,14	7,31
g(x) Zólyomi	9,18	8,02	9,07	8,06	8,46
g(x) Soó	7,42	6,76	7,84	6,76	6,93
RA 1. axis = f(x)	3	61	5	44	48
RA 2. axis	17	6	25	14	42
CFA 1. axis	0,812	0,190	0,868	0,551	0,523
CFA 2. axis	0,343	-0,415	0,330	-0,453	-0,205
CFA - f(x)	9,60	-2,18	9,60	1,53	2,90

	6	7	8	9	10
	6,45	8,01	6,96	7,06	6,44
	8,24	9,04	7,74	8,48	7,69
	6,59	7,25	6,22	6,62	6,12
a táblázat folytatása	94	7	55	44	82
	42	29	6	53	34
	-0,255	0,927	0,265	0,558	-0,086
	0,258	0,252	-0,462	-0,345	0,554
	-9,60	9,18	-1,31	2,4	-11,6

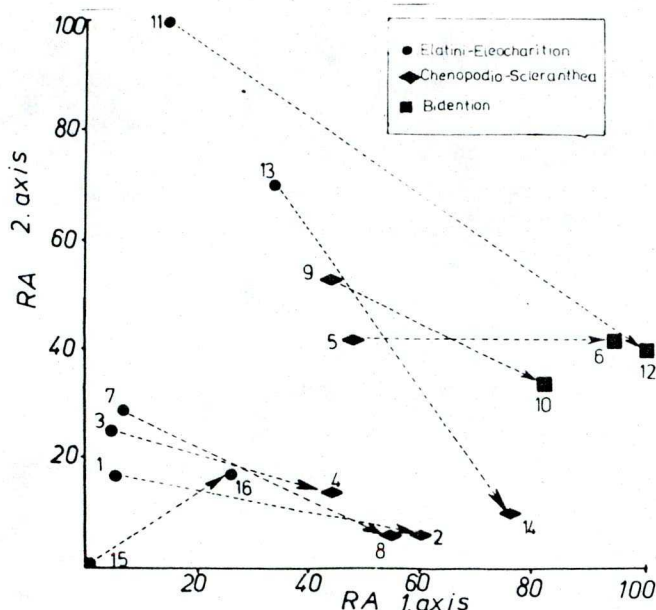
	11	12	13	14	15	16
	8,10	6,03	7,52	6,78	8,37	7,50
	9,13	7,99	8,55	7,98	7,07	8,59
a táblázat	7,18	6,20	7,01	6,76	7,15	7,16
folytatása	15	100	34	76	0	26
	100	40	70	10	0	17
	0,499	-0,234	0,637	0,174	0,672	0,916
	-0,193	0,291	-0,271	-0,225	0,308	-0,012
	3,30	-9,90	3,32	-3,54	8,92	6,80

Az egyes felvételekhez tartozó 'vizigényre' vonatkozó átlagos karakterisztikus indikátorérték (W_1) a borítással súlyozott számtani átlaggal számítható. A vizsgálatokban ez az érték felel meg $g(x)$ -nek. Az ordinációs analízisben a cönológiai táblázatból redukált alaplátmátrix vesz részt (az 5. táblázat 1-22 faja), amely magába foglalja az V, IV, III konstanciájú fajokat, valamint a II-es konstanciájúak közül azokat, amelyek egy felvételre jutó átlagos borítása a 0,5 %-ot meghaladja.

a/ Ordinációs analízis, $f(x)$ megállapítása

Az RA ordináció alapvető sajátossága, hogy az alaplátmátrix varianciáját az 1. axisba sűriti, a második és a magasabb axisok többlet információban szegények (Gauch et al. 1977). A keresett $f(x)$ függvény értékei az 1. axisról olvashatók le, megegyeznek a megfelelő objektum 1. axisbeli értékével (16. ábra).

A CFA analízisben az alaplátmátrix varianciája jobban megoszlik a tengelyek között, a magasabb axisokat is figyelembe kell venni $f(x)$ értékeinek megállapításához. A további számítások elé néhány kikötést szükséges tenni, hogy a következő elhanyagolásokat indokolni lehessen: a fontos információt a statisztikailag értékelt axisok tartalmazzák (erről az axisokra kiszámított variancia csak közelítően tájékoztat), az alkalmazott linearizálás miatti kikötés a fontos információ közel egyenletesen oszlik meg a tesztelt axisok között. Pontosabb analízisben

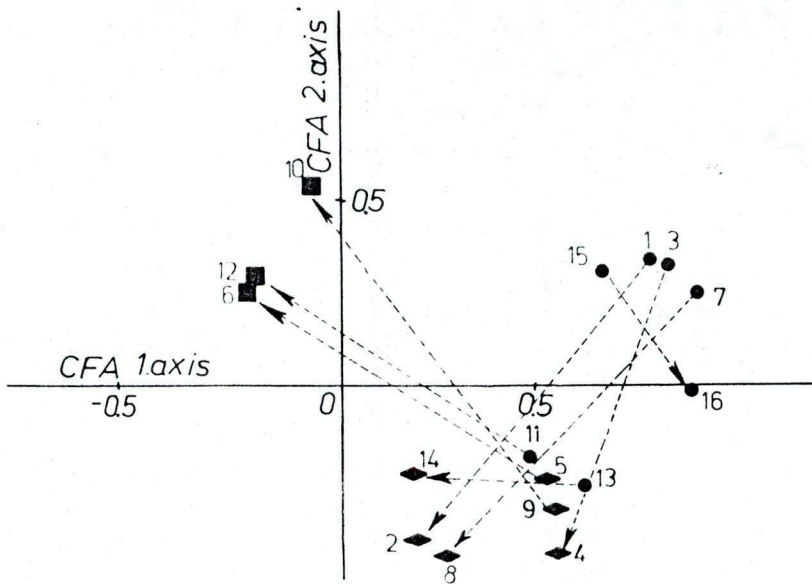


16. ábra. A cönológiai felvételek reciprocal averaging ordinációja.

A szünfenobiológiai változások az 1. axis mentén valósulnak meg.

az ezektől a feltételektől való eltéréseket legalább a mintavétel pontosságáig figyelembe kell venni.

A CFA ordináció diagramjából (17. ábra) látható, hogy az objektumok nem úgy helyezkednek el, hogy az egy-egy felvételi helyet érintő változások közelítően egyenes mentén valósuljanak meg. Figyelembe véve az egyes felvételi területek növényzetének változásait, az illeszkedés inkább egy ax^n típusú görbéhez legvalószínűbb. Az illesztés (Sváb 1981) után kapott görbe egyenlete, önkényesen választott csúcspont mellett $A = 2,64 |(z-0,4)| \exp 1,81 - 0,5$. Az $f(x)$ értékek az objektumokból húzott merőlegesek talp-pontjainak egymástól való helyzetéből határozhatók meg.

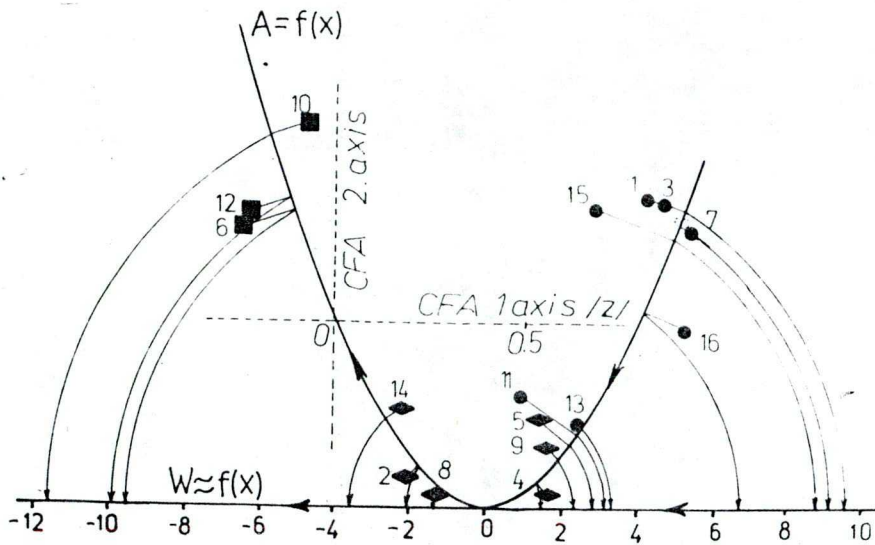


17. ábra. A cönológiai felvételek centroid faktor analízis ordinációja. A szünfenobiológiai változások iránya nem egyezik meg egyik axis irányával sem.

Közelítő értékei meghatározhatók a talppontokból 'A' csúcspontján keresztülhaladó, 'A' tengelyére merőleges (az 1. axissal párhuzamos) egyeneshez (W), 'A' csúcspontjából húzott körívek segítségével (18. ábra). A W-n kapott pontok távolsága közel megegyezik az A-n lévő pontok távolságával. A W egyenesen kapott pontokhoz tartozó értékek közelítően a keresett $A=f(x)$ értékeinek tekinthetők.

b/ A statisztikai vizsgálat eredményei

1. Lineáris korreláció számítást alkalmazva a korrelációs együtthatók $g(x)$ karakterisztikus indikátorértékek és $f(x)$ ordinációs értékek között, a 6. táblázat alapján:



18. ábra. A felvételek CFA ordinációja esetén a szűnfenobiológiai változások iránya 'A' parabolához illeszkedik.

r		RA	$f(x)$	CFA
	Ellenberg	0,9779		0,9289
g(x)	Zólyomi	0,8642		0,8297
	Soó	0,8419		0,8628

A variációs koefficiens vizsgálat eredményei:

V	RA	CFA
Ellenberg	0,1662	0,4319
Zólyomi	0,2623	0,3747
Soó	0,4775	0,4787

Az utóbbi eredményének kiszámításakor (Manczel 1983) a legnagyobb szórást okozó adatpárt elhagytam. Az elhagyolást T/s elszakadási teszt alkalmazásával (Sachs 1970) statisztikailag indokolni lehet. Az elhagyott adatok mindkét ordinációs módszernél azonos objektumpárhoz tartoznak.

c/ A statisztikai vizsgálat eredményének értékelése

1. Statisztikai módszer: A lineáris korreláció módszerre igen jó eredménnyel alkalmazható, erre utal a korrelációs koeficiensnek a magas értéke. A variációs koeficiensek kiértékelésénél figyelembe kell venni, hogy amíg a lineáris regressziónál egy-egy objektumot vizsgálunk egyszerre, addig a variációs koeficiens módszernél kettőt, ami maga után vonhatja a hiba mértékének ugrás-szerű megnövekedését. (Ezért szükséges és célszerű a legnagyobb szórást okozó adatpárt elhagyni.) A variációs koeficiensre irányuló vizsgálat eredményei főként tájékoztató, kiegészítő jellegűek.

2. Ordinációs módszerek: Az ordinációs módszerek eredményeinek interpretálása a vizsgált objektum tulajdonságainak alapos ismeretét feltételezi. Jelen esetben az egyszerűség kedvéért a legkézenfekvőbb értelmezés alkalmazására került sor. Nem lettek figyelembe véve például az egyes objektumpárok változásaiban fellépő szukcessziós különbségek (vö. I. fejezet), mivel ezek vizsgálata éppen a fejezetben szereplő módszerek iterációs alkalmazásával pontosítható, nevezetesen $A=f(x)$ többféle lehetséges keresése (és megtalálása) révén.

Az alkalmazott kétféle ordinációs módszer közel hasonló eredményre vezet a lineáris korreláció módszerénél. Mégis tekintettel $f(x)$ egyszerűbb megállapítására, valamint a CFA-nál bevezetett szükségfeltételekre, az RA

kiindulásként való alkalmazása ajánlatosabb. Az RA mellett alkalmazhatók más ordinációs módszerek is, amelyekben az 1. axis dominál, pl. DCA (Hill és Gauch 1980). Az RA alkalmazása mellett szól, - az előző pont figyelembevételével - a variációs koefficiens vizsgálat jobb eredménye is. Az RA alkalmazását teszi célszerűvé az indikátorérték módosítást célzó TWINSpan módszer későbbi alkalmazása is.

3. Karakterisztikus indikátorérték-rendszerek: A vizsgálat nem azt dönti el, hogy melyik indikátorérték-rendszer a jobb, hanem arra utal, hogy a vizsgált cönózistípus fajai között a vizsgált környezeti paraméter vonatkozásában fennálló viszonyt a forrásmunkákban megtalálható indikátorértékek milyen mértékben tükrözik. Adott esetben Ellenberg 'F' indikátorértékei írják le legjobban a vizsgált cönózisok populációi között a víz-igény szempontjából fennálló viszonyt.

4. A karakterisztikus indikátorértékek módosítása

Hogyan lehetne a Magyarországon általánosan használt Zólyomi-féle W-értékeket a vizsgált cönózistípusra úgy módosítani, hogy értékei hidroökológiailag jobban jellemezzék a folyómeder iszapnövény zónájában előforduló fajokat?

a/ Módszer az indikátorérték módosítás végrehajtására

Kezdeti tájékozódásra a TWINSpan divizív klasszifikációs eljárás szolgál, melynek kezdő lépései némi változtatással felhasználhatók az indikátorérték módosítás mértékének és irányának eldöntésére vonatkozó következtetések levonására. A változtatásnak cönológiailag indokolhatónak kell lennie. Tekintettel arra, hogy a módszer felhasználandó része a felvételek RA ordinációjával indul, lényeges többletszámítást nem igényel az alkalmazása (Gauch és Whittaker 1981).

Az egyes fajok vizsgált cönózisokon belüli indikáló képességének vizsgálata a two-ways indicator species analysis (TWINSpan) módszer felhasználásával (Hill et al. 1975), lényegében a divizív klasszifikációs módszer első lépéseinek a teljes módszertől függetlenített kiemelésével történt. Az $I_j = |m_1/M_1 - m_2/M_2|$ bináris formula helyett az

$$I_j = \frac{m_j^+ \sum_{i=1}^{m^+} f_i^+}{M^+ f^+} - \frac{m_j^- \sum_{i=1}^{m^-} f_i^-}{M^- f^-}$$

részborítással, az ordináció gravitásától való eltéréssel súlyozott összefüggéssel számítható, ahol I_j a j-edik faj indikálóképességének a mértéke, m_j^+ a j-edik faj borítása a pozitív ágban, m^+ az ordináció pozitív ágában található felvételek száma, f_i^+ az i-edik felvétel ordi-

nációs értékének (1.axis) eltérése az ordináció gravitásától(az ordináció gravitása: $f = \frac{\sum_{i=1}^m f_i}{m}$ ahol f_i az i -edik objektum első axisbeli ordinációs értéke, m a felvételek száma), M^+ a pozitív ág felvételeinek megfelelő összborítás, f^+ a pozitív ágban lévő felvételek átlagos gravitásértéke. A jelölések a negatív ágra hasonlóan értelmezendők. A jelölések értelmezésével kapcsolatos szak kifejezések magyarázatával kapcsolatban a forrásmunkára hivatkozom (Hill et al. 1975).

Az 5. táblázat tartalmazza a fajokra számított I_j értékeket. A faj indikálótulajdonsága annál erősebb, minél nagyobb abszolútértékű I_j jellemzi. I_j tehát a faj indikáló tulajdonságának mértékét mutatja, az indikált paraméter minőségéről semmit sem mond, tehát nem indikátorérték. Az indikált környezeti faktor irányát (nedves-száraz) I_j előjele határozza meg.

b/ példa az indikátorértékek módosítására

A TWINSPAN eredmények alapján a következő megállapítások tehetők a folyómeder iszapnövényzetére vonatkozóan. Az irányt önkényesen kijelölve, pozitív előjelű magas I_j értéke három fajnak van. Ezek a *Cyperus fuscus* és a *Dichostylis micheliana* Elatini-Eleocharition karakterfajok, valamint a *Plantago major* (ssp. *pleiosperma*) itt Isoëto-Nanojuncetea karakterfaj. Ezek a fajok a nedves környezetet indikálják jelenlétükkel, ezért a Zólyomi-féle

rendszerben magas indikátorértéküknek kell lennie. A nagy negatív I_j értékű fajok viszont adott cönózisokban a kisebb indikátorértékeket kell hogy kapják. Ezeknek a megfontolásoknak az alapján a következő módosítások látszanak szükségesnek: Az *Echinochloa crus-galli* indikátorértékét csökkenteni kell. Kilences értéke *Oryzion sativae* W Koch 54. fajként lenne indokolt. Ebben az esetben *Bidention* karakterfaj. Mivel abszolútérték I_j értéke magas, több indikátorérték egységgel való csökkentése sem indokolatlan. Magas negatív I_j értékük miatt a *Polygonum lapathifolium*, a *Bidens tripartita* és az *Agrostis stolonifera* indikátorértékei, ha nem is az *Echinochloa crus-galli*hoz hasonló mértékben de csökkentésre szorulnak. Ezek a folyómeder kiszáradó iszapján szintén *Bidention*, illetve *Agropyro-Rumicion* karakterfajok. Ezek alapján a következő módosítások hajthatók végre: Alapvetően szükségyszerűen az *Echinochloa crus-galli* 9-es értékét 6-ra (esetleg 7-re), a *Polygonum lapathifolium* és a *Bidens tripartita* 9-es értékét 8-ra, esetlegesen az *Agrostis stolonifera* 8-as értékét 7-re. Az indikátorérték módosítások csak az adott cönóizistipusra vonatkoznak ! A módosított indikátorértékű fajok cönológiailag mind indifferentek (Soó 1964-80).

A módosított Zólyomi féle indikátorértékekkel az RA ordinációs módszerrel való vizsgálat eredményei: korre-

lációs koefficiens $r=0,9658$, a variációs koefficiens $V=0,1751$, melyben mind a nyolc adatkár bennefoglaltatik. A CFA ordináció esetében $r=0,8878$. A lineáris korreláció eredményei már az *Echinochloa crus-galli* 7-es értékénél is megfelelőek, RA ordinációt alkalmazva $r=0,9595$.

Az adatok alapján megállapítható, hogy néhány cönológiai indifferens faj Zólyomi-féle indikátorértékének módosításával a folyómeder iszapnövényzetének cönóztípusaiban zajló szünfenobiológiai változásokat pontosabban lehet hidroökológiailag jellemezni. Az így nyert értékek a további vizsgálatokban, a reprezentativitási hiba kiküszöbölése révén hasonló cönóztípusok hidroökológiai leírásában az irodalmi indikátorértékeknel jobban felhasználhatók.

c/ A karakterisztikus indikátorérték módosítás gyakorlati jelentősége

A karakterisztikus indikátorérték-rendszerek egyes értékei változtathatók annak érdekében, hogy velük a vizsgált cönóztípus tulajdonságai pontosabban leírhatók legyenek. Az irodalmi értékek az indikátorérték-rendszer vázát adják meg, melyben szükség szerint - a rendszer tulajdonságainak figyelembe vételével - változtatások hajthatók végre, vagy az irodalomból hiányzó fajoknak indikátorértékek adhatók.

A fenti vizsgálatok eredménye cönoszisztematikai és ezzel összefüggő problémák, szukcessziós, degradációs kérdések megválaszolásában használhatók fel, főként olyan objektumok esetében, amelyeknek rövid időn belül bekövetkezett változásait vizsgáljuk. Jelentősége lehet az eredményeknek az akoluthia-tér pontosabb jellemzésében (Précsényi 1985), az egy-egy cönózistípusra jellemző átlagos indikátorértékek megállapításában (Böcher et al. 1983).

Az ordinációs módszerek oldaláról megközelítve, a már vizsgált értékek felhasználásával lehetőség nyílik, egy $A=f(x)$ függvény keresése révén, RA-n kívül más, esetleg nem 1. axis hegemon ordinációs módszerek sokirányú vizsgálatára, az ordináció eredményeinek körültekintő interpretálására.

III. FEJEZET: MEGJEGYZÉSEK AZ ORDINÁCIÓ ÖKOLÓGIAI INTERPRETÁLHATÓSÁGÁVAL KAPCSOLATBAN

Bár a karakterisztikus indikátorértékeket és a háttér-faktoroknak ezekkel történő kimutatását számos szerző szkeptikusan kezeli, alkalmazásuk mégis sokszor megkönnyíti a szünmorfogenezist meghatározó faktor kiválasztását. Az indikátorértékek fitométer koncepciója valóban sokat ártott alkalmazásuk elismerésének. A kutatók többsége a környezeti paraméterek műszeres mérését tartja az egyedül egzakt oknyomozásnak.

Az előző fejezet matematikai formalizmusának felhasználásával kimutatható, hogy a műszeres mérés eredménye sem fogadható el kritika nélkül, ha az ordinációs analízis eredménye és az adatok közötti korreláció együtthatójának nagysága a perdöntő bizonyíték a háttérfaktor minőségére.

1. Ordináció és mérés viszonya

Általánosan elterjedt gyakorlat az ökológiai kutatásban, hogy az ordináció interpretálása során a szerzők az objektumhoz tartozó axis értékek és a mért környezeti paraméter között lineáris korrelációt számítanak (Walker és Wehrhahn 1971, Strahler 1978, Muller 1982, Carleton 1984, ter braak Cajo 1986, Fischer 1986). Bár egyes szerzők cáfolják ennek az eljárásnak a létjogosultságát (Swan 1970, Noy-Meir és Austin 1970,

Austin és Noy-Meir 1971, Beals 1973, Gauch 1982, Haeck et al. 1985), magyarázataik az ökológiai interpretálással kapcsolatban legtöbbször tentativek. Bővebb elemzés híján fennáll annak a veszélye, hogy egy egyébként hatékony módszer lehetőségei korlátozódnak. A továbbiakban összefoglalom azokat a feltételeket, elvi megfontolásokat, amelyek fennállása esetén az ordinációs axisok és a környezeti paraméterek közötti korreláció mégis informatív és reális ökológiai tartalommal bír.

Az ordináció axisainak és a mért környezeti paraméterek összefüggéseinek lineáris korrelációval történő kimutatása a következő differenciálegyenlet érvényességének feltételezéséből indul ki: $df(x)/dg(x)=C$, ahol, x az effektív (Juhász-Nagy 1986) környezeti paraméter, amely a műszeresen mért környezeti paraméternek a növényzet toleranciáján keresztül érvényesülő, ténylegesen ható megnyilvánulása; egy tényleges ökológiai faktor. $f(x)$ illetve $g(x)$ értékei az ordinációs axis illetve a mért környezeti paraméter értékeit jelentik, C konstans.

Az $f(x)$ léte feltételezi, hogy az ordinációs axis értékei valamiféle függvényyszerű (akár sztochasztikus) kapcsolatban állnak az effektív környezeti paraméterekkel. A $g(x)$ létének feltételezése abból a feltevésből indul ki, hogy a mért környezeti paraméter valamint

az ennek ténylegesen ható összetevője, az effektív faktor valamiféle függvényszerű kapcsolatban áll egymással. E két feltételezés az ordináció módszerelméleti, illetőleg a háttérfaktor kutatás elméleti alapja.

2. A lineáris korreláció számításának feltételei

A differenciálegyenletből következik, hogy a mért környezeti paraméter és az ordinációs axis értékei közötti korrelációszámítás elvileg akkor bír értelemmel, ha $f(x)$ és $g(x)$ egyaránt lineáris, vagy legalább a vizsgált függvénytartományban az, mert differenciálhányadosuk hányadosa általános alakú függvények esetében csak ebben az esetben konstans. Az egyenlet integrálása után adódik $f(x)$ és $g(x)$ lineáris dependenciája:
$$f(x) = C g(x) + C'.$$

Az $f(x)$ linearitása (egyenlőre eltekintve a környezeti paraméter mért és effektív értékei közötti (egyéb-ként alapvető) különbségtől) az ordinációs módszerek interpretálhatósági problémáira vezethetők vissza (Gower 1966, van der Maarel 1969, 1980, Hill 1973, Sneath és Sokal 1973, Dale 1975, Orlóci 1978, Hill és Gauch 1980). Valószínű, hogy a szünfenobiológiai struktúrát meghatározó környezeti paraméter és az ordinációs axis között függvényszerű kapcsolat van, ha az ordináció varianciájának jelentős részét tartalmazza a kérdéses axis. Ez általában csak 1. axis hegemon ordinációs

módszerek 1. axisára igaz. Ugyanakkor fennáll annak a veszélye, hogy az egymással korreláló (pl. komplementer) környezeti paramétereket (Poore 1956, Pignatti 1980, Austin és Austin 1980, Juhász-Nagy 1986) az ordináció egy közös axisba vonja össze. A korreláló faktorok szétválasztása érdekében célszerű több különböző tulajdonságú ordinációs módszer egyidejű alkalmazása.

A $g(x)$ függvény lineáris voltának elfogadása azt jelentené, hogy a mért környezeti paraméter értéke és a növényzet toleranciajellemzőjén átszűrődött effektív környezeti paraméter között lineáris kapcsolat van, azaz a környezeti paraméter azonosnak mért változásai - a mért érték abszolútértékétől függetlenül - az effektív faktor azonos változásait eredményezik. Azonkívül egyéb környezeti paraméterek nem befolyásolják a mért paraméter érvényre jutását, vagyis a növényzet toleranciáját. Számos tapasztalati evidencia támasztja alá, hogy a fenti állítások érvényessége felettébb korlátozott, lényegében csak infinitezimálisan kis változásokra igaz. Következésképpen az elméleti $df(x)/dg(x)=C$ egyenletnek a gyakorlati $f(x)/g(x)=C$ -re való átértelmezése sem történhet előzetes vizsgálatok nélkül. Konkrét vizsgálat esetében el kell tudni dönteni, hogy a mért környezeti paraméter változása elegendően kicsi-e ahhoz, hogy a neki megfeleltethető effektív ökológiai

faktor változása arányosan megfelelő legyen. El kell tudni dönteni azt is, hogy az effektív faktor (amelyet az ordináció egy axisba von) valóban csak egyesegyedül a mért környezeti paraméter változásától függ-e. Ezekre a kérdésekre - könnyen belátható - statisztikusan elemezhető válaszokat nem lehet adni.

A fenti állítások feltételezik, hogy a környezeti paraméter változásait a növényzet florisztikai összetételének megváltoztatásával követni tudja. Vagyis a vizsgált környezeti paraméternek vagy meglehetősen állandónak kell lennie, vagy a növényzetnek kell igen gyorsan változónak, dinamikusnak lennie. Ebből a szempontból a folyómeder iszapnövényzete ideális vizsgálati objektumnak bizonyulhat.

A számos feltétel jelentős része fölöslegessé válik, ha az ordinációs módszer által involvált florisztikai axishoz nem a mért adatokat rendeljük hozzá, hanem a növényállomány összetétele alapján kiszámított karakterisztikus indikátorértékeket (vö. II. fejezet) (Zólyomi és Précsényi 1964, Ellenberg 1974, Landolt 1977, Pietsch 1980, Bagi 1987). Ezek használata az ökológiai kutatás problémafelvetési szakaszában gyümölcsözőbb lehet, mint a méréseké, ugyanakkor a méréseket nem helyettesíthetik.

3. A lineáris korrelációszámítás elvi lehetőségei

Csak a felsorolt számos feltétel vizsgálata után megengedhető a környezeti paraméter és az ordinációs axis közötti korrelációszámítás. Azonban a korrelációs koefficiens értékének, hovatovább statisztikai szignifikanciájának messzemenő ökológiai jelentőséget tulajdonítani nem szabad.

A fentieknek azonban nem csak korlátozó aspektusa van. A $df(x)/dg(x)=C$ egyenlet tudatos felhasználásával a mért környezeti paraméterek átértékelésére, x valódi természetének megállapítására, a korreláló faktorok bizonyos mértékű szétválasztására nyílik lehetőség.

Ezzel nem csak az ordinációs módszerek újszerű felhasználása előtt nyílik meg az út, hanem a környezeti paraméterek műszeres mérése is többé válik egyszerű adathalmaznál, az adatok ökológiailag értékelhető kapcsolatba kerülnek azzal az objektummal, amelyre egyedül vonatkoznak.

A DOLGOZAT ÚJ EREDMÉNYEINEK ÖSSZEFOGLALÁSA

A sokváltozós módszerek, köztük az ordináció fontos szerepet tölthettek be a folyómeder iszapnövényzete szünfenobiológiájának megismerésében. Ordinációs módszerek világítottak rá arra a tényre, hogy

1. a folyómeder alsó zónái benépesedésének alapvetően két útja van: a legalacsonyabb térszineken a kialakuló Elatini-Eleocharition társulások átmeneti Chenopodion fluviatile állapoton keresztül Agropyro-Rumicion társulássá, az itt először leírt Rumici-Rorippetum sylvestris-sé alakulnak. Magasabb térszineken kezdeti, rövid ideig felismerhető Elatini-Eleocharition társulások hosszabb Chenopodion fluviatile állapoton keresztül Bidention társulássá, Polygono-Bidentetummá válnak.

A fentiekből következik, hogy

2. a folyómeder alsó részein a növényzet zonációja és szukcessziója elválik egymástól; a magasabb zónák társulásai nem jelentik az alacsonyabb zónák növényzetének fejlettebb szukcessziós állapotú fázisát.

A felvázolt szukcessziósémát alátámasztják Numata "degree of succession" indexével elért eredmények:

3. Legalacsonyabb a szukcessziófok az Elatini-Eleocharition társulások esetében, majd a Bidention társulások következnek, és bár az előzőeknél mélyebb térszineken találhatóak, legmagasabb az Agropyro-Rumicion társulások szukcessziófoka.

A diverzitás és az evenness változása szintén alátámasztja a fenti szukcessziósémát:

4. Legnagyobb diverzitás az egymástól távol eső cönotaxonok átmeneti állományait jellemzi, kisebb a közelebbi cönotaxonokét, legalacsonyabb a közel tipikus társulásokét. Az evenness hasonlóképpen jellemzi a cönózisokat.

A cönotonok gyors változása miatt a folyómeder alsó zónáinak tanulmányozása e tudományterületnek is kézenfekvő vizsgálati objektuma lehet.

Bár a problémafelvetés szándékával alkalmazott ordinációs módszerek közel a végleges eredményeket sugallták, szükséges volt e módszerek kritikai elemzése. Az elemzés újabb eredményre vezetett a tanulmányozott iszapnövényzet vonatkozásában.

5. Sikerült olyan indikátorértékeket kiszámítani a módosított TWINSPAN módszer segítségével, amelyekkel a folyómeder iszapnövényzetének állománydifferenciációs folyamatait pontosabban lehet leírni. A módszer először itt leírt módosítása valóban azoknak a fajoknak tulajdonít jelentős környezetindikáló szerepet, amelyek a cönózisok felépítésében ténylegesen döntő súllyal szerepelnek, ezáltal szakít az 'indikátorfaj' hagyományos, sokszor megcáfolt koncepciójával.

A módszerek kritikai elemzésének és az objektumnak iterációs vizsgálata magasabb szintre emeli mind a módszer, mind az objektumra vonatkozó ismereteket, erre a második fejezeten túl példa a harmadik is.

6. A harmadik fejezet az ordinációs módszerek alkalmazásának elméleti alapjait az ordinációs módszer és a biológiai (itt florisztikai)struktura összefüggéseinek oldaláról közelíti meg. Ezáltal elkerülhetővé teszi a mért környezeti paraméterek és az ordinációs módszerek összevetésekor elvi hibák elkövetését.

7. A dolgozat fő célja - a konkrét új eredmények leírása mellett - az volt, hogy felhívja a figyelmet a folyómeder alsó zónáinak kutatásában rejlő lehetőségekre.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönettel tartozom Dr Gulyás Sándor tanszékvezetőnek, aki amellet, hogy munkám feltételeit a tanszékén biztosította, hasznos formai, stilisztikai tanácsokkal is segítette a disszertáció alapját képező dolgozatok elkészítését; Dr Bodrodközy Györgynek, akinek a téma felvételét köszönhetem és hasznos cönológiai tanácsai nélkülözhetetlenek voltak munkám kezdetén. Köszönet illeti Dr Körmöczy Lászlót, aki figyelmemet az ordinációs módszerekre irányította és sokszor a számítógépes programfuttatásban is segített. Köszönettel kell emlitenem azoknak a lektoroknak a nevét - Dr Bodrodközy György,

Dr Bartha Sándor, Dr Werner Pietsch, Dr Podani János, Prof. Précsényi István, Dr Szőcs Zoltán - akik a témában megjelent cikkeimet bírálva hasznos tanácsaikkal hozzájárultak a végleges változat kialakításához.

FELHASZNÁLT IRODALOM

- Austin, M.P. és Austin, B.O. 1980. Behavior of experimental plant communities along a nutrient gradient. *J.Ecol.* 68: 891-918.
- Austin, M.P. és Noy-Meir, I. 1971. The problem of nonlinearity in ordination: experiments with two gradient models. *J.Ecol.* 59: 763-773.
- Bagi, I. 1985. Studies on the vegetation dynamics of Nanocyperion communities I. Ordination and characteristic indicator values. *Tiscia (Szeged)* 20: 29-44.
- Bagi, I. 1987/a. Studies on the vegetation dynamics of Nanocyperion communities III. Zonation and succession. *Tiscia (Szeged)* 22: 31-45.
- Bagi, I. 1987/b. Studies on the vegetation dynamics of Nanocyperion communities IV. Zonation and succession. *Tiscia (Szeged)* 22: 47-54.
- Bagi, I. 1987/c. Statistical relationships between the ordination of coenological relevés and characteristic indicator values. *Acta Bot. Hung.* 33: 199-210.
- Bagi, I. 1988. Effects of mud vegetation on the nutrient condition of flood-plain lakes. *Aquatic Bot.* 32: 321-328.

- Bagi, I. és Bodrogközy, Gy. 1984. Seasonal dynamics of the succession series at the Körös flood-plain leading to the association of *Echinochloa-Heleochoëtum alopecuroidis* (Rapcs 27) Bodrk.82. Tiscia (Szeged) 19: 113-135.
- Bagi, I. és Körmöczi, L. 1986. Studies on the vegetation dynamics of Nanocyperion communities II. Classification and ordination of species. Tiscia(Szeged) 21: 13-24.
- Ballenegger, R. 1953. Talajvizsgálóti Módszerek. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Ballenegger, R. és Di Gléria, J. 1962. Talaj- és trágyavizsgálóti módszerek. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Bates, J.W. 1975. A quantitative investigation of the sexicolous Bryophyte and Lichen vegetation of Cape Clear Island, County Cork. J.Ecol. 63: 143-162.
- Bazzaz, F.A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. Ecology 56: 485-488.
- Beals, E.W. 1973. Ordination: mathematical elegance and ecological naiveté. J.Ecol. 61: 23-35.
- Becking, R.W. 1957. The Zürich-Montpellier school of phytosociology. Bot. Rev 22: 411-488.
- Bodrogközy, Gy. 1958. Beiträge zur Kenntnis der synecologischen Verhältnisse der Schlammvegetation auf Kultur- und Halbkultur-Sandbodengebieten. Acta Biol. Szeged 4: 121-142.
- Bodrogközy, Gy. 1971. Tápé növénytakarója. Különlenyomat a Tápé története és néprajza monográfiából.pp 19-23.

- Bodrogközy, Gy. 1982. Ten-year changes in community structure, soil and hydroecological conditions of the vegetation in the protection area at Mártély. *Tiscia*(Szeged) 17: 89-130.
- Bodrogközy, Gy. 1985. Hydroecology of the plant communities at the Middle Tisza-Valley I. Agropyro-Rumicion. *Tiscia*(Szeged) 20: 55-97.
- Bohus, G. 1984. Studies on the pH requirement of soil-inhabiting mushrooms: the R-spectra of mushroom assemblages in deciduous forest communities. *Acta Bot. Hung.* 30: 155-171.
- Boros, Á. 1929. A Nyírség flórája és növényföldrajza. *Math. Term. Tud. Ért.* 46: 48-53.
- Böcker, R., Kowarik, I. és Bornkamm, R. 1983. Untersuchungen zur Anwendung der Zeigerwerte nach Ellenberg. *Verh. Ges. Ökol.* 11: 35-56.
- Braun-Blanquet, J. 1951. *Pflanzensoziologie*. Springer. Wien. (2nd ed.)
- Brillouin, L. 1951. Physical entropy and information. II. *J. Applied Physics* 22: 338-343.
- Cajo, J.F. ter braak, 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- Carleton, T.J. 1984. Residual ordination analysis: a method for exploring vegetation - environment relationships. *Ecology* 65: 469-477.
- Dale, M.B. 1975. On objectives of methods of ordination. *Vegetatio* 30: 15-32.

- DeJong, T.M. 1975. A comparison of three diversity indices based on their components of richness and evenness. *Oikos* 26: 222-227.
- Eberhardt, L.L. 1969. Some aspects of species diversity models. *Ecology* 50: 503-505.
- Ellenberg, H. 1974. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobot.* 9: 5-97.
- Fager, E.W. 1972. Diversity: a sampling study. *Amer.Nat.* 106: 293-309.
- Fekete, G. és Kovács, M. 1978. The space dynamism of species and life form diversity in two rocky grassland communities. *Acta Biol. Debr.* 15: 7-21.
- Fekete, G. és Virágh, K. 1982. Vegetációdinamikai kutatások és a gyepek degradációja. *MTA Biol. Tud. Oszt. Közl.* 25: 415-420.
- Fischer, H. 1986. Zur Vorhersage ökologischer Parameter aufgrund der floristischen Struktur der Vegetation. *Tuexenia* 6: 405-414.
- Gauch, H.G. 1982. Noise reduction by eigenvector ordinations. *Ecology* 63: 1643-1649.
- Gauch, H.G. és Whittaker, R.H. 1981. Hierarchical classification of community data. *J.Ecol.* 69: 537-557.
- Gauch, H.G., Whittaker, R.H. és Wentworth, T.R. 1977. A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *J.Ecol.* 65: 157-174.
- Gibson, D.J., Johnson, F.L. és Risser, P.G. 1985. Revegetation of unreclaimed coal strip mines in Oklahoma II. Plant Communities. *Reclamation and Revegetation Research* 4: 31-47.

- Goldsmith, F.B. 1973. The vegetation of exposed sea cliffs at south stack, Anglesey. *J.Ecol.* 61: 787-818.
- Gower, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53: 325-338.
- Haech, J., Tongeren, O. és Maarel, E. van der, 1985. Phytosociological amplitudes of some Dutch coastal species and their ecological interpretation. *Vegetatio* 61: 77-85.
- Hairston, N.G., Allan, J.D., Colwell, R.K., Futuyama, D.J., Howell, J., Lubin, M.D., Matthias, J. és Vandermeer, J.H. 1968. The relationship between species diversity and stability: an experimental approach with Protozoa and Bacteria. *Ecology* 49: 1091-1101.
- Hill, M.O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J:Ecol.* 61: 237-249.
- Hill, M.O. 1973/a. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
- Hill, M.O., Bunce, R.G.H. és Shaw, M.W. 1975. Indicator species analysis, a divisive polythetic method of classification, and its application to a survey of native pinewoods in Scotland. *J.Ecol.* 63: 597-613.
- Hill, M.O. és Gauch, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.
- Horánszky, A. 1960. Statistical studies on *Festuca* species. *Ann. Univ. Sci. Budapestiensis* 3: 225-227.

- Hupp, R.C. és Osterkamp, W.R. 1985. Bottomland vegetation distribution along Passage Creek, Virginia, in relation to fluvial landforms. *Ecology* 66: 670-681.
- Jahn, W. és Vahle, H. 1968. Die Faktoranalyse und ihre Anwendung. Verlag die Wirtschaft, Berlin.
- Juhász-Nagy, P. 1970. Egy operatív ökológia hiánya és szükséglete. MTA Biol. Oszt. Közl. 12: 441-464.
- Juhász-Nagy, P. 1984. Beszélgetések az ökológiáról. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Juhász-Nagy, P. 1986. Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Kárpáti, I. 1985. Az ártéri szintek geomorfológiai- és vegetáció-szukcessziójának kapcsolata. In Fekete, G. (ed.). A cönológiai szukcesszió kérdései. *Biológiai Tanulmányok* 12: 73-81.
- Kárpáti, I. és Kárpáti, V. 1961. Die zönologischen Verhältnisse des Auenwälder Albaniens. *Acta Bot. Hung.* 7: 235-301.
- Kárpáti, I. és Kárpáti, V. 1963. A Duna-ártér félruderális gyepeinek cönológiai és termőhelyi értékelése. *Bot. Közlem.* 50: 21-33.
- Kárpáti, I., Kárpáti, V. és Varga, Gy. 1965. Periodische Dynamik der zu *Agropyro-Rumicion crispi* gehörenden Gesellschaften des Donau-Überschwemmungsgebiets zwischen Vác und Budapest im Jahre 1963. *Acta Bot. Hung.* 11: 165-196.
- Kárpáti, I., Pécsi, M. és Varga, Gy. 1962. A vegetáció és az ártéri szintek fejlődésének kapcsolata a Dunakanyarban. *Bot. Közlem.* 49: 299-308.

- Landolt, E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora.
Veröff. Geobot. Inst. Stiftung Rübel Zürich 64: 1-208.
- Lányi, B. 1916. Csongrád megye flórájának előmunkálatai. M.B.L. 13:
232-274.
- Lányi, B. 1916. Újabb adatok Csongrád vármegye flórájához. M.B.L.
15: 267-268.
- Lehtonen, J., Yli-Recola, M. 1979. Field and ground layer vegetation
in birch forests after Oporinia damage. Rep. Kevo Subarctic Res.
Stat. 15: 27-32.
- Lowley, D.N. és Maxwell, A.E. 1963. Factor analysis as a statistical
method. Butterworths Mathematical Texts, London.
- Maarel, E. van der, 1969. On the use of ordination models in phyto-
sociology. Vegetatio 19: 21-46.
- Maarel, E. van der, 1980. On the interpretability of ordination di-
agrams. Vegetatio 42: 43-45.
- Manczel, J. 1983. Statisztikai módszerek alkalmazása a mezőgazdaság-
ban. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Markovic, L. 1978. Die Kriechracesellschaften des Agropyro-Rumicion
verbandes im Überschwemmungsgebiet der Save in Kroatien. Acta
Bot. Croat. 37: 107-130.
- Markovic, L. 1981. Zur Syntaxonomie der Xanthium italicum-Bestände
in Kroatien. Ber. Int. Symp. Int. Ver. Veg.: 279-288.
- Matthews, J.A. 1978. An application of non metric multidimensional
scaling to the construction of an improved species plexus. J.Ecol.
66: 157-173.

- McIntosh, R.P. 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology* 48: 392-404.
- McNaughton, S.J. 1968. Structure and function in California grasslands. *Ecology* 49: 962-972.
- Morrison, R.G. és Yarranton, G.A. 1973. Diversity, richness, and evenness during a primary sand dune succession at Grand Bend, Ontario. *Can. J. Bot.* 51: 2401-2411.
- Muller, R.N. 1982. Vegetation patterns in the mixed mesophytic forest of eastern Kentucky. *Ecology* 63: 1901-1917.
- Mucina, L. 1982. Numerical classification and ordination of ruderal plant communities (*Sisymbrietalia*, *Onopordetalia*) in the western part of Slovakia. *Vegetatio* 48: 267-275.
- Nicholson, S.A. és Monk, C.D. 1974. Plant species diversity in old-field succession on the Georgia Piedmont. *Ecology* 55: 1075-1085.
- Nosek, J.N. 1976. Comparative analysis of some diversity functions under different conditions of sampling in sandy meadow. *Acta Bot. Hung.* 22: 415-436.
- Noy-Meir, I. és Austin, P. 1970. Principal component ordination and simulated vegetation data. *Ecology* 51: 551-552.
- Numata, M. 1962. The degree of succession and the judgement of grassland conditions by the index of grassland condition.-*Kagaku* 32: 658-659.
- Numata, M. 1979. Facts, causal analyses, and theoretical considerations on plant succession. *Bull. Yokohama Phytosoc. Soc. Japan* 16: 71-91.

- Orlóci, L. 1967. An agglomerative method for classification of plant communities. *Ecology* 55: 193-206.
- Orlóci, L. 1978. Multivariate analysis in vegetation research. Junk, The Hague, 2nd. ed.
- Papp, M. 1984. Secondary succession in a herbaceous vegetation after deforestation. *Acta Bot. Hung.* 30: 139-154.
- Papp, M. és Précsényi, I. 1980. Cseres-tölgyes erdő lágyszárú növényzete változása tarvágás után. *Acta Biol. Debr.* 17: 21-27.
- Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. and Syst.* 5: 285-307.
- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* 13: 131-144.
- Pielou, E.C. 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley, New York.
- Pietsch, W. 1973. Zur Soziologie und Ökologie der Zwergbinsen-Gesellschaften Ungarns (Klasse Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx.1943). *Acta Bot. Hung.* 19: 269-288.
- Pietsch, W. 1980. Zeigerwerte der Wasserpflanzen Mitteleuropas. *Feddes Repert.* 91: 106-213.
- Pignatti, S. 1980. Reflections on the phytosociological approach and the epistemological basis of vegetation science. *Vegetatio* 42: 181-185.
- Podani, J. 1980. SYN-TAX: Számítógépes programcsomag ökológiai, cönológiai és taxonómiai osztályozások végrehajtására. *Abstracta Bot.* 6.

- Podani, J. 1988. SYN-TAX III. User's Manual. Abstracta Bot. 12.
- Polgár, S. 1912. Györmégye növényföldrajza és edényes növényeinek felsorolása. M.B.L. 11: 308-338.
- Polgár, S. 1927. A Veronica peregrina L. magyarországi előfordulása. (Öntös Dunasziget tavaszi flórája). M.B.L. 26: 50-53.
- Poli, E. és Tüxen, J. 1960. Über Bidentetalia-Gesellschaften Europas. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F. 8: 136-144.
- Poore, M.E.D. 1956. The use of phytosociological methods in ecological investigations IV. General discussion of phytosociological problems. J. Ecol. 44: 28-50.
- Poston, T. és Stewart, I.N. 1978. Catastrophe theory and its applications. Pittman, London.
- Précsényi, I. 1969. Analysis of the primary production (phytomass) in an Artemisio-Festucetum pseudovinae. Acta Bot. Hung. 15: 309-325.
- Précsényi, I. 1981. A növénytársulások struktúrája. In: Hortobágyi, T. és Simon, T. (eds.): Növényföldrajz, társulástan és ökológia. Tankönyvkiadó, Budapest: 202-225.
- Précsényi, I. 1981/a. Changes in the diversity of the vegetation during succession. Acta Bot. Hung. 27: 189-198.
- Précsényi, I. 1985. Az akoluthia tér és jelentősége a szukcessziókutatásban. Kézirat.
- Précsényi, I., Dömötör, J. és Czimber, Gy. 1984. A gyomnövényzet diverzitásának változása egy vegetációs periódusban. Növénytermelés 33: 21-26.
- Priszter, Sz. 1947. A Szamospart hordaléknövényzete Gyalu és Apahida között. Acta Geobot. Hung. 6: 83-92.

- Rogers, D.J. 1970. Preliminary ordination study of forest vegetation in the Kirchleerau area of the Swiss Midland. Ber. Geobot. Inst. ETH. Stiftung 40: 28-78.
- Sachs, L. 1970. Statistische Methoden. Springer, Berlin.
- Schaffer, W.M. 1985. Order and chaos in ecological systems. Ecology 66: 93-106.
- Shafi, M.I. és Yarranton, G.A. 1973. Diversity, floristic richness, and species evenness during a secondary (post-fire) succession. Ecology 54: 897-902.
- Shannon, C.E. és Weaver, W. 1949. The mathematical theory of communication. Univ. Illinois, Urbana.
- Sheldon, A.L. 1969. Equitability indices: dependence on the species count. Ecology 50: 466-467.
- Simon, T. 1960. Die Vegetation der Moore in den Naturschutzgebieten des Nördlichen Alföld. Acta Bot. Hung. 6: 107-137.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. Nature 163: 688.
- Sneath, P.H. és Sokal, R. R. 1973. Numerical taxonomy. Freeman, San Francisco.
- Soó, R. 1938. Vizi, mocsári és réti növényközvetkezetek a Nyírségben. Bot. Közlem. 35: 249-273.
- Soó, R. 1949. Les associations végétales de la Mayenne-Transylvanie II. Les associations des marais, des prairies et des steppes. Acta Geobot. Hung. 6: 3-107.
- Soó, R. 1961. Systematische Übersicht der pannonischen Pflanzengesellschaften III. Acta Bot. Hung. 7: 425-450.

- Soó, R. 1962. Növényföldrajz. Tankönyvkiadó, Budapest.
- Soó, R. 1964-1980. A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I-VI. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Strahler, A.H. 1978. Binary discriminant analysis: A new method for investigating species-environment relationships. *Ecology* 59: 108-116.
- Sváb, J. 1979. Többváltozós módszerek a biometriában. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Sváb, J. 1981. Biometriai módszerek a kutatásban. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Swan, J.M.A. 1970. An examination of some ordination problems by use of simulated vegetational data. *Ecology* 51: 89-102.
- Szőcs, Z. 1972. Néhány sokváltozós analízis botanikai alkalmazásáról I. *Bot. Közlem.* 59: 181-185.
- Szőcs, Z. 1973. Néhány sokváltozós analízis botanikai alkalmazásáról II. A sokváltozós módszerek általános jellemzése. *Bot. Közlem.* 60: 29-33.
- Tímár, L. 1943. A tutajok növényzete a Tisza szegedi szakaszán. *Acta Bot Szeged* 2: 43-53.
- Tímár, L. 1948. Egy szolnoki zátonysziget benépesedése. *Alföldi Tudományos Gyűjtemény* 2: 6 pp.
- Tímár, L. 1950/a. A Tiszameder növényzete Szolnok és Szeged között. *Ann. Biol. Univ. Debr.* 1: 72-145.
- Tímár, L. 1950/b. A Marosmeder növényzete. *Ann. Univ. Szeged* 1: 117-136.
- Tímár, L. és Bodrogekőzy, Gy. 1959. Die Pflanzengeographische Karte von Tiszazug. *Acta Bot. Hung.* 5: 203-232.

Újvárosi, M. 1940. Növénytársasági tanulmányok a Tiszamentén.

Acta Geobot. Hung. 3: 30-41.

Virágh, K. 1983. Vegetation dynamics induced by some herbicides in a perennial grassland community. Acta Bot. Hung. 28: 427-448.

Walker, B.H. és Wehrhahn, C.F. 1971. Relationships between derived vegetation gradients and measured environmental variables in Saskatchewan wetlands. Ecology 52: 85-95.

Warcholinska, A.U. 1978. Studies on the use of weeds as bioindicators of habitat conditions of agroecosystems. Ecol. Polska 26: 391-408.

Ward, S.D. 1970. The phytosociology of Calluna-Arctostaphylos heaths in Scotland and Scandinavia. J. Ecol. 58: 847-863.

Whittaker, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. Science 147: 250-260.

Whittaker, R.H. 1974. Climax concepts and recognition. In Knapp, R. (ed.): Handbook of vegetation science 8, Junk, The Hague, 138-154.

Zhang, L. 1983. Vegetation ecology and population biology of *Fritillaria meleagris* L. at the Kungsängen Nature Reserve, Eastern Sweden. Acta Phytogeogr. Suec. 73. Uppsala.

Zólyomi, B. 1937. A Szigetköz növénytani kutatásának eredményei. Bot. Közlem. 34: 169-192.

Zólyomi, B. 1987. Coenotone, ecotone and their role in preserving relic species. Acta Bot. Hung. 33: 3-18.

Zólyomi, B., Baráth, Z., Fekete, G., Jakucs, P., Kárpáti, I., Kárpáti, V., Kovács, M. és Máthé, I. 1967. Einreihung von 1400 Arten der ungarischen Flora in ökologische Gruppen nach TWR-Zahlen. Fragmenta Bot. 4: 101-142.

Zólyomi, B. és Précsényi, I. 1964. Methode zur Ökologischen charakterisierung der Vegetationseinheiten und zum Vergleich der Standorte. Acta Bot. Hung. 10: 377-416.

FÜGGELÉKEK

- I. függelék: A dolgozatban említett cönotaxonok rendszere
- II. függelék: A Cypero-Juncetum bufonii társulás talajadatai
- III. függelék: A Dichostylidi-Heleochoëtum társulás talajadatai
- IV. függelék: Rumici (stenophyllae-crispi) – Rorippetum sylvestris
asszociáció szintetikus adatai
- V. függelék: A témához kapcsolódó publikációk jegyzéke.

I. függelék

Lemno-Potamea Soó 68

Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 43

Nanocyperetalia Klika 35

Elatini-Eleocharition ovatae Pietsch 61

Cypero-Juncetum bufonii Soó et Csűrös 44

Dichostylidi-Heleochloetum alpecuroidis (Horvatic 31) Soó et

Tímár 47

Chenopodio-Scleranthea Hadac 67

Oryzetea sativae Miyawaki 60

Oryzetalia W Koch 54

Oryzion sativae W Koch 54

Bidentetea tripartitae Tx., Lohm. et Prsg. 50

Bidentetalia tripartitae Br.-Bl. et Tx. 43

Bidention tripartitae Nordhg. 40

Bidentetum tripartitae Br.-Bl. et Tx. 43

Polygono lapathifolio-Bidentetum (Felföldy 43) Klika 35

Echinochloo-Bidentetum tripartitae Soó 71

(Xanthietum italici (Moráriu 43))

Chenopodion fluviatile Tx. 60

Chenopodietum rubri Passarge 64

Echinochloo-Polygonetum lapathifolii (Újvárosi 40) Soó et

Soó et Csűrös (44) 47

Plantaginetea majoris Tx. et Prsg. 50

Plantaginetalia majoris Tx. (47) 50

Agropyro-Rumicion crispi Nordh. 40

Rorippo sylvestri-Agrostietum stoloniferae Oberd. et Müller 61

Rumici (stenophyllae-crispi)-Rorippetum sylvestris ass. nova

II. függelék (1)

I-III: Tisza (Szeged), IV-VI: Tisza (Sasér),
VII: Tisza holtág (Alpár), VIII: Tisza holtág(Tóserdő)

	/1/	/2/	/3/	/4/	/5/	/6/	/7/	/8/	/9/	/10/	/11/	/12/	/13/
I.	0-10	7,68	4,12	3,43	0,048	18	10	7	43	19	2	1	57
	10-20	7,77	4,21	2,28	0,028	18	4	6	47	20	4	1	49
	20-30	7,76	3,00	2,05	0,018	15	5	5	29	29	16	1	43
	30-40	7,68	3,00	3,37	0,050	18	4	8	34	26	9	1	50
	40-50	7,35	4,90	4,34	0,108	21	12	10	42	12	3	0	58
II.	0-10	7,68	1,90	1,37	0,048	10	3	2	15	16	38	16	36
	10-20	7,62	2,48	1,71	0,075	12	6	6	16	11	37	12	41
	20-30	7,55	4,00	3,68	0,093	20	9	8	31	21	10	1	51
	30-40	7,60	5,50	4,53	0,080	26	16	16	39	1	1	1	67
	40-50	7,66	4,00	3,68	0,077	23	15	10	24	16	6	6	54
III.	0-10	7,64	2,66	2,43	0,049	13	7	6	19	25	25	5	43
	10-20	7,57	2,56	1,41	0,031	12	3	3	17	27	27	11	38
	20-30	7,34	3,00	2,28	0,045	12	6	3	20	31	24	4	40
	30-40	7,52	3,45	3,15	0,045	14	10	4	24	21	25	3	42
	40-50	7,17	5,00	3,90	0,079	19	22	9	35	9	5	1	57
IV.	0-10	7,35	2,40	1,78	0,01	12	3	3	9	8	63	2	34
	10-20	7,34	2,15	1,23	0,01	11	4	3	2	23	56	1	33
	20-30	7,41	2,10	0,24	0,01	10	1	2	2	8	72	5	33
	30-40	7,62	2,10	0,14	0,01	8	1	1	1	3	78	8	33
	40-50	7,53	1,70	0,10	0,01	8	1	1	1	1	65	27	32
V.	0-10	7,26	1,90	1,85	0,023	14	6	4	9	10	53	4	34
	10-20	7,03	2,10	3,32	0,089	28	13	10	27	5	16	1	57
	20-30	7,10	2,40	2,05	0,021	15	8	6	12	3	55	1	39
	30-40	7,62	3,00	0,69	0,01	8	1	1	1	3	85	1	32
	40-50	7,34	2,14	1,57	0,01	8	2	2	1	6	80	1	33

	/1/	/2/	/3/	/4/	/5/	/6/	/7/	/8/	/9/	/10/	/11/	/12/	/13/
VI.	0-10	7,10	1,70	2,75	0,089	20	14	8	27	13	17	1	48
	10-20	7,56	2,50	1,12	0,01	10	1	2	2	8	77	0	33
	20-30	7,22	2,20	1,12	0,01	12	4	3	11	7	62	1	33
	30-40	7,23	1,90	1,35	0,01	8	1	1	1	17	62	10	30
	40-50	7,57	1,30	0,72	0,01	10	1	2	2	1	52	32	29
VII.	0-10	8,18	11,70	0,73	0,01	10	2	1	2	15	42	28	25
	10-20	8,21	14,00	0,48	0,01	10	2	1	2	14	47	24	24
	20-30	7,60	1,62	2,30	0,045	25	10	7	33	16	6	3	45
	30-40	7,61	1,20	2,94	0,040	25	10	7	35	17	4	2	47
	40-50	7,59	0,95	3,07	0,045	24	10	5	35	21	4	1	47
VIII.	0-10	7,03	2,66	1,62	0,01	7	1	1	1	7	29	54	28
	10-20	7,65	2,72	1,00	0,01	7	1	1	1	8	32	50	30
	20-30	7,51	2,82	2,45	0,01	10	1	1	2	10	30	46	33
	30-40	6,95	2,90	7,84	0,01	16	8	3	3	10	26	24	38
	40-50	7,12	2,40	7,70	0,019	13	7	4	8	9	25	34	47

1-13, mint aIII.függeléknél.

III. függelék

I-V: Körös holtág, Békésszentandrás

	/1/	/2/	/3/	/4/	/5/	/6/	/7/	/8/	/9/	/10/	/11/	/12/	/13/	/14/
I.	0-10	7,12	0,30	2,52	0,144	39	18	12	24	5	2	1	58	2,33
	10-20	7,10	0,11	1,22	0,098	30	18	11	32	9	1	0	54	2,28
	20-30	7,08	0,11	0,98	0,088	27	15	12	34	11	1	0	52	2,34
	30-40	7,22	0,14	1,03	0,078	30	15	12	32	10	1	0	53	2,33
	40-50	7,39	0,22	0,93	0,072	24	10	8	46	10	1	0	45	1,76
II.	0-10	7,23	1,56	3,03	0,094	28	12	11	31	10	6	1	58	1,76
	10-20	7,28	1,62	3,11	0,093	27	13	8	26	16	8	1	58	1,73
	20-30	7,38	1,80	3,20	0,092	29	14	9	26	12	8	1	56	1,90
	30-40	7,37	1,60	2,42	0,084	27	12	6	26	14	10	4	56	1,68
	40-50	7,43	1,36	2,34	0,084	29	16	8	27	10	8	1	51	1,58
III.	0-10	7,24	1,56	2,94	0,106	28	14	9	29	11	7	2	54	1,71
	10-20	7,32	1,28	2,94	0,090	27	13	9	24	16	8	3	53	1,74
	20-30	7,35	1,28	2,51	0,085	27	13	9	24	16	8	3	53	1,69
	30-40	7,45	1,56	2,01	0,085	29	16	10	30	12	4	1	50	1,70
	40-50	7,39	1,88	2,25	0,085	25	10	9	26	17	10	3	57	1,45
IV.	0-10	6,99	0,20	4,02	0,105	36	20	11	27	4	1	0	56	2,23
	10-20	6,91	0,1	1,80	0,089	27	15	14	36	6	1	0	50	2,07
	20-30	7,21	0,1	1,25	0,062	27	14	13	39	6	1	0	48	2,18
	30-40	7,23	0,14	1,03	0,060	25	14	11	39	11	1	0	48	2,05
	40-50	7,19	0,1	1,16	0,060	30	13	11	37	7	1	0	50	2,15
V.	0-10	7,33	0,46	2,20	0,089	28	18	9	35	7	2	1	50	2,07
	10-20	7,34	0,30	1,22	0,070	27	10	9	40	11	1	1	46	1,77
	20-30	7,46	0,70	0,97	0,052	24	11	8	43	13	1	1	46	1,45
	30-40	7,53	1,90	0,91	0,053	24	16	8	39	13	2	1	46	1,48
	40-50	7,48	1,56	0,95	0,058	25	8	9	40	10	2	1	47	1,44

1.talajmélység,2.pH(H₂O),3.CaCO₃,4.humusz,5.összes só,6-12.talajfrakciók: 0,001;0,001-0,005;0,005-0,01;0,01-0,05;0,05-0,1;0,1-0,2; 0,2,13.Arany féle kötöttség,14.higroszkópos nedvesség.3-5,14:%.

a felvétel sorszáma	1	2	3	4	5	6	7	8	
összborítás	40	65	30	50	70	20	60	20	
fajszám	20	23	16	24	36	19	23	18	
felvételi terület (m ²)	18	18	6	25	25	20	6	15	K
ASSZOCIÁCIÓ KARAKTERFAJ									
Rorippa sylvestris	2.3	2.3	2.2	2.3	2.3	3.4	3.4	2.2	V
Rumex stenophyllus				+	2.3	2.2	1.2	2.3	IV
Agrostis stolonifera ssp prorepens	+	2.2	1.1	+	1.1	+	1.1	1.1	V
AGROPYRO-RUMICION									
Rumex crispus	+	2.3	2.3	2.2	2.3				IV
Tanacetum vulgare		1.1			+		1.1	+	III
Rorippa palustris		+			1.1				II
Juncus effusus				1.1	+				II
Juncus compressus			1.1						I
CYPERETALIA FUSCI									
Cyperus fuscus	2.2	2.1	3.2	2.1	1.1	2.1	2.2	2.1	V
Gnaphalium uliginosum	2.2	1.1	2.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	V
Dichostylis micheliana	1.1	1.1		2.1	1.1	+	2.1	2.1	IV
Heleochoa alopecuroides	+	+	1.1				+		III
Potentilla supina		+						+	II
Juncus bufonius		1.1							I
Limosella aquatica								2.1	I
PLANTAGINETEA									
Plantago major	2.2	2.2	2.1	1.1	1.1	2.2	2.2	2.3	V
Rorippa amphibia				1.2	1.1				II
BIDENTETEA									
Chenopodium rubrum	1.2	1.2	+	2.2	1.2	1.1	1.2	1.2	V
Echinochloa crus-galli	1.2	1.1	2.2		1.2	1.2	1.2	+	V
Xanthium italicum	1.1	1.1	1.1	1.3	1.2	1.1	1.1	1.2	V
Polygonum lapathifolium	1.2	1.1	2.2	1.1	1.1		1.1		IV
Bidens tripartita	+	1.1		1.1	1.2		1.1		IV
Chenopodium ficifolium	1.1	+	1.1			2.2	+		IV
Atriplex hastata	+		+		1.1	1.1	+	1.2	IV
Ranunculus sceleratus		+		1.1	1.2	+		1.2	IV
Polygonum hydropiper			1.2	1.2	1.1		+		III
Chenopodium polyspermum					1.1				I

CHENOPODIO-SCLERANTHEA

Lythrum salicaria		+		2.2	1.1		2.3	1.1	IV
Portulaca oleracea	3.2	3.2	1.1		+		+		IV
Amaranthus lividus				+	+	+	+		III
Amaranthus retroflexus	+	+			1.1			+	III
Chenopodium album	+	+				1.1			II
Sonchus asper		+			1.1	+			II
Cirsium arvense				1.1	1.1				II
Capsella bursa-pastoris					1.1				I
EGYÉB FAJOK									
Salix triandra (juv.)	+	+		1.1	1.1	2.1	+		IV
Oenanthe aquatica				+		+		1.2	II

Bolboschoenus maritimus 2+; Chenopodium chenopodioides 1+,7+; Chenopodium glaucum 6+; Chlorocyperus glomeratus 7+,4+; Cyperus difformis 4+; Lysimachia vulgaris 3+,5+; Malva neglecta 5+; Matricaria inodora 6+; Mentha arvensis 5+; Plantago lanceolata 2+; Solanum dulcamara 5+; Taraxacum officinale 4+,5+; Urtica dioica 5+; Veronica beccabunga 7+.

V. függelék

Cikkek:

- Bagi, I. és Bodrogközy, Gy. 1984. Seasonal dynamics of the succession series at the Körös flood-plain leading to the association of the *Echinochloo-Heleochoëtum alopecuroidis* (Rapcs. 27) Bodrk. 82. *Tiscia* (Szeged) 19: 113-135.
- Bagi, I. 1985. Studies on the vegetation dynamics of *Nanocyperion* communities I. Characteristic indicator values and classification and ordination of stands. *Tiscia* (Szeged) 20: 29-43.
- Bagi, I. és Körmöczi, L. 1986. Studies on the vegetation dynamics of *Nanocyperion* communities II. Classification and ordination of species. *Tiscia* (Szeged) 21: 13-24.
- Bagi, I. 1986. Problems of succession and zonation in river-bed *Nanocyperetalia* plant associations. In Bodrogközy, Gy. From the life of Tisza-Research working committee, which has become international. *Tiscia* (Szeged) 22: 133.
- Bagi, I. 1987. Statistical relationships between the ordination of coenological relevés and characteristic indicator values. *Acta Bot. Hung.* 33: 199-210.
- Bagi, I. 1987. Studies on the vegetation dynamics of *Nanocyperion* communities III. Zonation and succession. *Tiscia* (Szeged) 22: 31-45.
- Bagi, I. 1987. Studies on the vegetation dynamics of *Nanocyperion* communities IV. Diversity and succession. *Tiscia* (Szeged) 22: 47-54.
- Bagi, I. 1988. Effects of mud vegetation on the nutrient condition of flood-plain lakes. *Aquatic Botany* 32: 321-328.

Fontosabb előadások, poszterek

Bagi, I. 1985. Multivariációs módszerek felhasználhatósága a karakterisztikus indikátorértékek tesztelésére. 26. Tiszakutató Ankét, dec 6.

Bagi, I. 1985. Nanocyperion jellegű cönózisok fluktuációinak vizsgálata. 17. Országos Tudományos Diákköri Konferencia. Budapest, ápr. 1-3.

Bagi, I. 1987. Ordination and Characteristic indicator values. Numerical Syntaxonomy and syndynamics. Csehszlovákia, Unovce, május 18-23.

Bagi, I. 1988. Megjegyzések az ordináció ökológiai interpretálásával kapcsolatban. I. Magyar Ökológus Kongresszus, Budapest, ápr. 27.

Bagi, I. 1988. Az *Eleocharis ovata* egy újabb Közép-Tisza menti élőhelye. MBT Botanikai Szakosztály előadóülése. nov. 21.

Bagi, I. 1989. A *Carex serotina* alaki dimorfizmusának ökológiai és taxonómiai jelentősége. Pószter. A biodiverzitás tanulmányozásának módszerei és eredményei. Budapest, ápr. 27.