

Ph.D. értekezés

1. Bevezetés	1
2. Tudományos előzmények	2
2.1. A földön terjedő inváziós teleptölendőségek kutatása	4
2.2. A növények invázióiról szisztematikus előzmények kutatása	9
2.3. Az inváziós növények hatásának vizsgálata	15
2.4. Az ökoszisztémákkal szembeni inváziós növények vizsgálata	16
2.5. A továbbterjedés lehetőségei a növényi invázió kutatásában	18
3. Célok és hipotézisek	22
4. Anyagok és módszerek	24

Szigetvári Csaba

INVÁZIÓS NÖVÉNYEK SZEREPÉNEK ÖSSZEHAISONLÍTÓ VIZSGÁLATA NYÍLT HOMOKGYEPEKBEN

4.1.1. Táji történeti jellemzők	25
4.1.2. A növényzet típusa	26
4.1.3. A növényzet dinamikai jellemzői	27
4.2. A vizsgált inváziós növényfajok általános jellemzői	29
4.2.1. Aholnaka, <i>Centaurea incerta</i> M. A. CURTIS	29
4.2.2. Borságyó, <i>Conyza canadensis</i> (L.) CRONQ.	34
4.2.3. Kőszepes, <i>Cirsium arvense</i> (L.) RICH.	33
4.2.4. Parlagfű (örvöslévelő parlagfű), <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	35
4.2.5. Schvenkő, <i>Asclepias syriaca</i> L.	37
4.3. Az inváziós növények hatása a környezetre	38
4.3.1. A környezeti hatások vizsgálata	39
4.3.2. A társulási szerkezet vizsgálata	40
4.3.3. A társulási szerkezet vizsgálata	42
4.4. Egyéb adatok, felmérések vizsgálata	43
4.5. A vizsgált növények jellemzői	45
4.5.1. A vizsgált növények jellemzői	47
4.5.2. A vizsgált növények jellemzői	48
4.5.3. A vizsgált növények jellemzői	48

Témavezetők:

Dr. Bagi István, Dr. Gallé László

Szegedi Tudományegyetem
Ökológiai Tanszék

SZEGED

2004

1. BEVEZETÉS

A biológiai invázió napjainkra az egyik legfontosabb és legnehezebben kezelhető természetvédelmi probléma. Első számú veszélyforrásnak hagyományosan a közvetlen emberi élőhelypusztítást tekintik. A közvetlen pusztítás mellett azonban – bizonyos lappangási idő után – egyre fenyegetőbbben jelentkeznek az emberi természetátalakító tevékenység melléktermékeként a hosszabb távon beláthatatlan problémákat, valóságos természeti és gazdasági katasztrófákat okozó jelenségek, mint a globális klímaváltozás, az ózonréteg sérülése, az óceáni áramlatok megváltozása, vagy az inváziós fajok tömeges terjedése. Ezek a jelenségek merőben új megközelítést igényelnek: a változások hátterében gyakran kevésbé ismert természeti mechanizmusok állnak, és a következmények megfelelő tudományos háttérinformációk nélkül, pusztán hatósági-politikai eszköztárral kezelhetetlenek (WALKER et al. 1997, MACK et al. 2000).

Az inváziós fajok manapság tapasztalható tömeges terjedése mögött történetileg közvetett vagy közvetlen emberi tevékenységek sorozata áll (DI CASTRI 1989, CRONK – FULLER 1995), azonban a folyamat spontán módon a saját ökológiai törvényszerűségei szerint zajlik. Tudásunk ezen a téren még rendkívül hézagos. A természetvédelem mindennapi gyakorlatában az özönnövények által okozott károk nagysága, a terjedés üteme gyors fellépést igényel. Ehhez az invázió esetleges általános törvényszerűségeinek ismerete nem elégséges, mert minden egyes faj és minden egyes megtámadott élőhely specifikus problémákat támaszt (CRAWLEY 1989). Ez a megközelítés különösen fontos a rendkívül sokféle, hasonlóan értékes, fragmentumaiban megmaradt életközösségeket mentő magyar természetvédelem számára. Nagyon sürgős tehát, hogy megfelelő tudományos vizsgálatokkal megalapozzuk az özönfajokkal szembeni védekezés stratégiáját. Ennek egyik első lépéseként minél pontosabban fel kell derítenünk, hogy mely özön fajok milyen jellegű természeti, gazdasági, egészségügyi értékeket, milyen mértékben fenyegetnek.

A jelen dolgozat, az ilyen irányú hazai kutatásokhoz kíván hozzájárulni: a Duna–Tisza közére különösen jellemző igen értékes természetes életközösségek együttesnek, a nyílt homoki gyepeknek a veszélyeztetettségét vizsgálja a legfontosabb lágyszárú inváziós fajok szempontjából. A vizsgált fajok eltérő történetük és biológiai sajátosságaik miatt feltételezhetőleg különböző módon és különböző helyeken épülnek be a gyepebe, fennmaradásuk feltételei és esélyei is különbözők, ezáltal más-más vonatkozásaira mutatnak rá a különböző életközösségek veszélyeztetettségének.

2. TUDOMÁNYOS ELŐZMÉNYEK

A biológiai invázióval foglalkozó tudományos kutatások a szünbiológia meglehetősen fiatal ágának tekinthetők. A ma uralkodó irányzatok egyértelműen CHARLES ELTON *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* című (ELTON 1958) könyvének megjelenésétől kezdik az időszámítást (DAVIS et al. 2001).

Az eltelt közel negyvenöt esztendő a jelek szerint nem volt teljesen alkalmas arra, hogy az invázió jelenségével kapcsolatos fogalmak köznyelvi és szakmai-tudományos jelentése elváljon. A jelen munkában a hazai kutatók konszenzusán alapuló, a növényi invázióra vonatkozó fogalomrendszer-javaslatához (BOTTA-DUKÁT et al. 2004) igazodom, amely jelentős részben a nemzetközi (angol) tudományos nyelvnek a témakörre vonatkozó legutóbbi tisztázási kísérletén (RICHARDSON et al. 2000) alapul.

Ennek megfelelően nem őshonos, adventív növénynek azt a fajt tekintem, amely az adott – a problémának megfelelő szinten kiválasztott – növényföldrajzi egységben az emberi behurcolás vagy betelepítés, vagy (hagyományos vagy géntechnológia) nemesítés révén jelent meg (illetve hibrid esetében az előbbieket legalább egyik szülőfajra igazak). Alkalmi megjelenésű (alkalmi) faj az a nem őshonos növény, amelynek önfenntartó populációi a vizsgált területen nincsenek, míg meghonosodott faj az a nem őshonos növény, amelynek legalább egy önfenntartó populációja van. Inváziós faj (özönnövény) az a meghonosodott nem őshonos növény, amelynek elterjedési területe és populációmérete a vizsgált tér- és időléptékben monoton módon növekszik. Átalakító faj az az inváziós növény, amely az érintett életközösség vagy élőhely jellemző sajátosságait jelentősen befolyásolja (BOTTA-DUKÁT et al. 2004). A természetvédelmi gyom olyan növény, amely gátolja kívánatos természetvédelmi állapotok vagy folyamatok megvalósulását, vagy beavatkozás hiányában gátolná azt (RANDALL 1997).

A szaknyelvi problémák ellenére a növényi invázió kutatásának uralkodó trendjei meglehetősen világosan kirajzolódtak. A főbb irányok a következők (ALPERT et al. 2000): 1) az egyes fajok eltérő inváziós képességét meghatározó tulajdonságok vizsgálata, 2) az életközösségeknek az invázióval szembeni ellenállóképességét befolyásoló tényezők vizsgálata, 3) az invázió hatásainak vizsgálata, 4) az özőngyomokkal szembeni védekezés módszereinek vizsgálata.

Az irányzatok kikristályosodásában részben tudománytörténeti tényezők is közrejátszottak, nevezetesen ELTON (1958) kötetében kifejtett gondolatok „alapító hatása” (DAVIS et al. 2001). Ilyen okok vezethettek ahhoz, hogy a legutóbbi időkig

hiányzott a kommunikáció a nyugati, „eltoni” invázió kutatás és a gazdag hagyományokkal rendelkező, Közép- és Kelet-Európában elterjedt szünantróp iskolák között (BOTTA–DUKÁT et al 2004). Feltehetőleg ugyancsak az eltérő tudománytörténeti gyökereknek (SKELLAM 1951) köszönhető, hogy a problémakör egyik kulcskérdésnek, a terjedés térbeli jelenségeinek kutatása az invázióval foglalkozó kötetekben és folyóiratokban meglehetősen periférikus helyet foglal el, és mindmáig modell-orientált (pl. SHIGESADA – KAWASAKI 1997).

Az uralkodó trendek kialakulása a gyakorlati életből származó elvárásokkal is magyarázható. Az özöngyomok által képviselt fenyegetést (vagy éppen az idegen növényfajokban rejlő ígéretes tulajdonságokat) felismerve a különböző érdekeltségű és illetékességű gyakorlati szférák a problémát elemi részkérdésekre redukálják, melyekre – lehetőleg – egyszerű kérdéseket várnak. Némileg vulgarizálva a kérdést, az ALPERT et al. (2000) által megkülönböztetett négy fő kutatási irányzat (lásd fentebb) a következőképpen is levezethető: A nemzetközi növénykereskedelemben érdekelteket és a karanténhatóságokat elsősorban az érdekli, hogyan különböztethető meg egy „ártalmatlan” növényfaj egy veszélyes gyomtól (1), a természetvédelem arra keresi a kérdést, hogy milyen életközösségeket veszélyeztet leginkább az invázió (2), és a megtelepedett növényfajok milyen hatást fejtenek ki (3), a növényvédelem, a mezőgazdaság, és a természetvédelem egyszerű és hatékony technológiákat keres az özöngyomok irtására (4).

Függetlenül attól, hogy milyen okokkal magyarázzuk: szerves fejlődés vagy külső kényszerek befolyásolták-e inkább a kérdéscsoportok szétválását, mára kölcsönösen nem, vagy alig értelmezhető, sőt, esetenként egymásnak ellentmondó gondolkodásmódot alakított ki mind a négy kutatási irány, és mintegy „kutatási program”-má váltak (*sensu* LAKATOS 1997). A szegregálódás nem csupán az inváziókutatáson belül jellemző: scientometriai módszerekkel is kimutatható, hogy az özöngyomok kutatói – ebbe sajnos beleértendő a jelen dolgozat szerzője is – elhanyagolják a vegetációtudomány egyéb ágaival való kommunikációt, azaz szinte kizárólag „egymást olvassák” (DAVIS et al. 2001). Ezeket a jelenségeket figyelve, egy közép-európai, erősebben holisztikus szemléletű vegetációtudományon nevelkedő kutató gyanakvása mellett az a tény, hogy a közelmúltban több kétség is felmerült az „invázióbiológia” által nyújtott teljesítménnyel, és az eddig követett trendek hatékonyságával kapcsolatban (DAVIS et al. 2001, SHRADER-FRECHETTE 2001), indokoltta teszi, annak vizsgálatát, hogy: I) mennyire tudnak releváns kérdésekre

releváns válaszokat adni a jelenleg uralkodó kutatási irányvonalak, II) amennyiben ezek hatékonyságát kétségbe vonjuk, milyen lehetőségek vannak a továbblépésre?

2.1. A fajokban rejlő inváziós tulajdonságok kutatása

A témával foglalkozó kutatási irány azon a mögöttes feltételezésen alapszik, hogy a fajok mintegy magukban hordozzák az özönnövénné válás képességét, és ez a tulajdonság a befogadó élőhelytől és életközösségtől függetleníthető (ROY 1990). A korai próbálkozások igyekeztek olyan tulajdonságokat megnevezni, amelyekről várhatóan nagyobb sikert érhet el egy növény. Az ilyen tulajdonságok legnépszerűbb – tagadhatatlanul meggyőzőnek tűnő – listába való gyűjtése BAKER (1974) nevéhez köthető. Az „ideális gyom” jellegzetességeit taglaló lista 13 olyan különböző, kvantitatívan nem egyértelműen meghatározott tulajdonságot tartalmaz, amely egy növényt sikeressé tehet. A lista ebben a formában kiválóan alkalmas volt arra, hogy egyes inváziós fajok sikerességét utólag igazoljuk (ugyanis aligha akad olyan növényfaj, amelyre az említett tulajdonságoknak legalább némelyike ne volna ráhúzható), viszont gondosabb analízis kimutatta, hogy prediktív erejű összefüggés nem mutatható ki az özöngyom-jelleg és a növény által hordozott „BAKER-tulajdonságok” száma között (WILLIAMSON 1993). A másik, ugyancsak alapvető probléma az, hogy, – amint MACK (1996) felhívja rá a figyelmet – BAKER tulajdonságait az inváziós növényekre próbálták alkalmazni, annak ellenére, hogy a szerző világosan leírta, hogy a lista gyomokra, azaz kifejezetten másodlagos, ember által zavart élőhelyek növényeire vonatkozik. A fogalmi tisztázatlanság ellenére meglehetősen sokáig meghatározta a kutatásokat a BAKER által megjelölt tulajdonságok pontosabb kvantifikálásának igénye, valamint az újabb hasonló tulajdonságok keresése. A vizsgálatok általában fajpárookra, inváziós és nem inváziós kongenerikus növények bizonyos tulajdonságaira irányult. Ez a megközelítés gyakran fontos mechanizmusokat tárt fel a konkrét fajok inváziójára vonatkozóan (MACK 1996), viszont a szétszórt eredmények összegzésének kísérletei (pl. NEWSOME – NOBLE 1986, NOBLE 1989, ROY 1990, CRONK – FULLER 1995) nem vezettek egyértelmű eredményekhez.

Látványosabb eredményekhez vezetett az az irányzat, amely nagy adatbázisok (flóraművek és növényi tulajdonság-adatbázisok) statisztikai elemzése révén igyekszik az inváziós fajok jellemző tulajdonságaira rámutatni (PYŠEK et al. 1995, 2003, REJMÁNEK 1995, THOMPSON et al. 1995, WILLIAMSON – FITTER 1996, REJMÁNEK –

RICHARDSON 1996, BINGELLI 1996, GOODWIN et al. 1998, PYŠEK 1998, DAEHLER 1998, BALOGH et al. 2003). Az elemzések mögött az a háttérfeltételezés búvik meg, hogy a rendelkezésre álló adatbázis teljes, és a benne foglalt összes növényfajnak – az értelmezés korlátain belül – azonos esély adatott inváziós képességei kibontakoztatására. Ez a feltételezés több helyen sérül: Az elemzésekhez használt flóraművekben kisebb valószínűséggel fordulnak elő, és gyakrabban vannak tévesen meghatározva a sikertelen (tehát ritka) idegen fajok, mint a sikeresek (tehát a gyakoriak) (MACK 2000b). Az inváziós viselkedés megnyilvánulása nem csak a faj biológiai adottságaitól függ, hanem véletlenszerű folyamatok is szerepet játszanak (CRAWLEY 1989), és – különösen a gazdasági célokkal betelepített fajok esetében – az ember általi tudatos terjesztés és szelekciós tevékenység is rásegít a folyamatra (MACK 2000a).

A másik komoly kétség azzal kapcsolatban vetődik fel, hogy hogyan osztályozzuk az elemzésben szereplő fajokat. Elemzések végezhetők különféle összehasonlításokban, pl.: őshonos fajok/nem őshonos fajok, alkalmi fajok/meghonosodott fajok, meghonosodott fajok/inváziós fajok, inváziós fajok/átalakító fajok, stb. Sajnos a minősítés nem egyértelmű (WILLIAMSON 2001), például a természetvédők általában súlyosabban ítélik meg egy idegen faj hatását, mint a mezőgazdasági szakértők (PHELOUNG et al. 1999). Sokszor egymáshoz közeli országok szakértői eltérően ítélik meg egy-egy faj minősítését (BALOGH et al. 2003, PYŠEK et al. 2003), ami valószínűleg legalábbis részben a kutatók szubjektivitásán múlik.

A módszer a fenti hiányosságok ellenére is képes statisztikailag szignifikáns tendenciákat kimutatni, viszont prediktív ereje néhány kivételtől eltekintve gyenge, és a gyakorlati életben csak igen korlátozottan használható (WILLIAMSON 2001).

Az „inváziós tulajdonságok” keresésével kapcsolatos kutatások megítélésére jellemzőek a szakmán belüli kétségek és szélsőséges vélemények: THOMPSON et al. (1995) szerint az inváziós növények nem rendelkeznek kimutatható speciális tulajdonságokkal, míg mások szerint az eddigi eredmények továbbfejlesztve idővel jó prediktív tulajdonságú eredményekre fognak vezetni (REJMÁNEK 1995, 1996, 1999, KOLAR – LODGE 2001). Az utóbbi véleményt ténylegesen megalapozónak tekinthető eredményt mindeddig egyetlen vizsgálat produkált: A szóban forgó analízisben a *Pinus* nemzetség fajainak diszkriminancia-analízisével tíz vizsgált tulajdonságból sikerült hármat megadni, amelyek együttesen igen komoly prediktív erővel képesek különbséget tenni az inváziós és nem inváziós fajok között (REJMÁNEK 1995, REJMÁNEK –

RICHARDSON 1996). A fenti analízisből kifejlesztett módszer néhány újabb kiegészítéssel jó erővel képes megjósolni a fajok szélesebb körében az inváziós jelleget (REJMÁNEK 1999).

A legutóbbi szélesebb áttekintés (WILLIAMSON 2001) amely az „inváziós tulajdonságoknak” a fajok biológiai jellegzetességeiből való levezethetőségével kapcsolatban meglehetősen kritikus, és erősen megkérdőjelezi a megközelítés tarthatóságát. Az érvelés alapja az, hogy a fajok eltérő élőhelyeken, különböző társulásokban más-más módon viselkednek, és a mérhető biológiai jellemzőik értékei (méret, reprodukció módja, termésszám, stb.) alapvetően megváltoznak. Ezt az élőhelyenkénti változatosságot nem vagyunk képesek megragadni olyan általános analízisekkel, amelyek általában átlagértékeken vagy laboratóriumi méréseken alapulnak, ezért a tárgyban a tudásunk aligha fog tovább mélyülni (WILLIAMSON 2001). Ez a kétely egy józanul gondolkodó ökológusban nagyon jól ismert elvet elevenít fel, miszerint az egyes, populációikban megnyilvánuló fajok viselkedése nem függetleníthető a természetes kontextustól, azaz az abiotikus és biotikus környezetüktől.

2.2. A társulások invázióval szembeni ellenállásának kutatása

Az inváziókutatás napjainkban uralkodó megközelítése szerint három faktor különböztethető meg, és vizsgálható függetlenül az invázió folyamatában: a propagulumnyomás, az idegen növény tulajdonságai, és a befogadó társulás ellenállóképessége (LONSDALE 1999). Ennek megfelelően az ellenállóképesség (előzőnölhetőség) a társulásnak olyan emergens tulajdonsága, amelyre nézve általános törvényszerűségek kereshetők. Az erre vonatkozó hipotézisek három témakör köré csoportosulnak: 1) a társulás szerkezetének, szerveződésének szerepe, 2) a zavarás szerepe, 3) az abiotikus tényezők szerepe (különös tekintettel a forrásokra).

A társulás „szerkezete” és az előzőnölhetőség közti összefüggésekre vonatkozó hipotézisek rendkívül népszerűek, ugyanis az invázió jelensége kapcsán kiváló lehetőséget látnak a kutatók a társulásszerveződés általános kérdéseinek megértéséhez. A legszemléletesebb megfogalmazás szerint (FALIŃSKI 1998a) a neofitonok hasonló szerepet játszhatnak a társulástani vizsgálatokban, mint a radioaktív izotópok a fiziológiai és környezeti tanulmányokban (environmental studies). A meggyőzően hangzó távlatok ellenére a kutatás mindmáig szinte kizárólag egyetlen, ELTON (1958) által megfogalmazott hipotézisre irányul, mely szerint a nagyobb diverzitású

közösségek ellenállóbbak az invázióval szemben, mint a kisebb diverzitásúak. Az elgondolás a klasszikus, kompetíción alapuló egyensúlyi társuláselméletnek azon a feltételezésén alapul, amely szerint a nagyobb fajszámú közösségekben nagyobb mértékű a források kihasználtsága (telítettebb a niche-tér), ezáltal az újonnan érkező fajok számára kisebb az esély arra, hogy a megtelepedéshez és perzisztenciához megfelelő mennyiségű forráshoz jusson (LEVINE – D'ANTONIO 1999). A diverzitás-ellenállóképesség hipotézis csodálatosan alkalmasnak bizonyult arra, hogy a fogalmi- és léptékkonvenciók előzetes tisztázása nélkül elegáns vizsgálatok, kísérletek, megerősítések és cáfolatok, teoretikus munkák, áttekintések tucatjai szülessenek, melyek – az alább részletezendő tényezők miatt – gyakorlati szempontból sokszor irrelevánsak az invázió problémakörére nézve. Módszertan szempontjából a vizsgálatok a következő fő csoportokba oszthatók: 1) szimulációs kísérletek, 2) már idegen fajokat tartalmazó közösségek utólagos összehasonlítása, 3) addíciós (leggyakrabban magyszórásos) kísérletek természetes közösségekbe, 4) addíciós kísérletek mesterségesen konstruált közösségekbe (LEVINE – D'ANTONIO 1999). A legproblematisabb pontok a vizsgálatokban a következők:

- A „diverzitás”, mint társulásszerkezetre vonatkozó mérőszám fogalmának tartalmi tisztázatlansága és inkoherens használata. A tanulmányok túlnyomó többsége egyszerűen a mintavételi egységekre vonatkozó fajszámot érti alatta. Tehát nemhogy strukturális, de még texturális sajátosságokat sem vesznek figyelembe.
- A „közösség” fogalmának tartalmi tisztázatlansága és inkoherens használata, és ezzel szorosan összefüggően a térléptékkérdések teljes ignorálása. A tanulmányok egy jelentős részében a „közösség” valamilyen földrajzilag önkényesen vagy természetes határok által lehatárolt egység, (pl. FOX – FOX 1986, PLANTY – TABACCHI et al. 1996, LONSDALE 1999, HOOD – NAIMAN 2000, SADLER et al. 2000, PYŠEK et al. 2002, STOHLGREN et al. 2002), máskor önkényesen kiválasztott méretű kvadrát (ROBINSON et al. 1995, PALMER – MAURER 1997, TILMAN 1997, WISER et al. 1998, LAVOREL et al. 1999, CRAWLEY et al. 1999, KNOPS et al. 1999, SMITH – KNAPP 1999, PRIEUR-RICHARD et al. 2000, NAEEM et al. 2000, SYMSTAD 2000, LYONS – SCHWARTZ 2001, STOHLGREN et al. 2002, KENNEDY et al. 2002, VAN RUIJVEN et al. 2003), különböző méretű egymásba ágyazott kvadrátok térsorozata (BROWN – PEET 2003), vagy kísérleti edény (NAEEM et al. 2000), esetleg mesterségesen

elszigetelt egyedi növényi környezet (CAHILL 2003). Egyetlen esetben egyértelműen természetes elemi közösségeket, sászsombékokat vizsgáltak (LEVINE 2000, 2001). A kísérletekben használt közösségek lehetnek természetesek (manipulálaltlanok) (ROBINSON et al. 1995, TILMAN 1997, SMITH – KNAPP 1999, LEVINE 2000, 2001), vagy mesterségesek, a kutató által – ritkítással vagy összeültetéssel – beállított fajszámú műtársulások (PALMER – MAURER 1997, WISER et al. 1998, LAVOREL et al. 1999, CRAWLEY et al. 1999, KNOPS et al. 1999, NAEEM et al. 2000, PRIEUR-RICHARD et al. 2000, SYMSTAD 2000, LEVINE 2000, 2001, KENNEDY et al. 2002, BROWN – PEET 2003, VAN RUIJVEN et al. 2003, CAHILL 2003), avagy részben módosított fajszámú természetes közösségek (LYONS – SCHWARTZ 2001).

- A vizsgált közösségek történetének és dinamikai állapotának figyelmen kívül hagyása. A szimulációs kísérletekben elemzett közösségeket rendszerint beállt, egyensúlyi helyzetben elemzik, a mesterségesen konstruált közösségek iniciálisak (MOORE et al. 2001), a természetes közösségek pedig a maturáció bármely fokán állhatnak.
- Az előzőnölhetőség mértékének megadásában mutatkozó inkoherencia, és ezzel szorosan összefüggően az időlépték kérdésének tisztázatlansága. Az előzőnölhetőség mérőszáma nagyon gyakran a flóralistákban szereplő nem őshonos fajok száma (FOX – FOX 1986, PLANTY – TABACCHI et al. 1996, LONSDALE 1999, HOOD – NAIMAN 2000, SADLER et al. 2000, PYŠEK et al. 2002, STOHLGREN et al. 2002), a kísérletekben a meghatározott ideig (a vizsgálat önkényesen megszabott tartamáig) túlélő vagy megjelenő idegen fajok száma (TILMAN 1997, PALMER – MAURER 1997, LAVOREL et al. 1999, CRAWLEY et al. 1999, SMITH – KNAPP 1999, KNOPS et al. 1999, LEVINE 2000, 2001, BROWN – PEET 2003, VAN RUIJVEN et al. 2003), máskor azok abundanciája/dominanciája (ROBINSON et al. 1995, TILMAN 1997, PALMER – MAURER 1997, LAVOREL et al. 1999, SMITH – KNAPP 1999, KNOPS et al. 1999, CRAWLEY et al. 1999, NAEEM et al. 2000, SYMSTAD 2000, LYONS – SCHWARTZ 2001, VAN RUIJVEN et al. 2003), frekvenciája a teljes mintában (WISER et al. 1998), az idegen faj átlagos vagy legnagyobb mérete (NAEEM et al. 2000, LEVINE 2000, 2001, KENNEDY et al. 2002), reprodukív potenciálja (ROBINSON et al. 1995), avagy mortalitása (LYONS – SCHWARTZ 2001).

- Az előző ponthoz kapcsolódik, hogy az alkalmazott változatos időléptékek miatt nehéz megmondani, hogy a vizsgált társulások „effektíve” mennyire vannak előzőnölve. A földrajzi léptékű vizsgálatok „időtlen” – kumulatív vagy egy időpontra vonatkozó – flóralistákon alapulnak, a kísérletek pedig általában rövid, időtartamot fognak át, leggyakrabban egyetlen vegetációs periódust (azaz az idegen növénynek még reprodukcióra sincs alkalma!). A hosszabb távú megfigyelések ritkák (de ld. WISER et al. 1998, SMITH – KNAPP 1999). Belátható, hogy a rövidebb időtartamú kísérletek inkább a kolonizáció sikerességét mérik, mint a tényleges inváziót.
- Rendkívül problematikus a „diverzitás” mint független változó használata a vizsgálatokban. Míg a szimulált közösségekben a kialakult diverzitás a modellező által beállított szabályok eredménye, a konstruált közösségekben pedig a kísérletező kontrollja alatt áll, addig a természetes közösségekben számos olyan háttértényezőt is figyelembe kell venni, ami a diverzitásra is hat (pl. zavarás, propagulumnyomás, abiotikus tényezők). Ezeknek a háttértényezőknek az invázió sikerére gyakorolt hatása az utóbbi esetben statisztikai módszerekkel nem választható el a diverzitás feltételezett „hatásától” (LEVINE – D'ANTONIO 1999) (ennek a ténynek a következménye, hogy a kísérletekben megjelent a konstruált közösségek alkalmazása, amivel úgymond leválasztják a diverzitással kovariáló faktorokat). Az utólagos összehasonlításokban mért „diverzitás” feltehetőleg részben az idegen faj hatása is lehet (LEVINE – D'ANTONIO 1999).
- Az egyik legfontosabb elvi probléma, hogy a közösségeket alkotó fajok egyedi tulajdonságaiban rejlő információ elvész. Az általánosan használt statisztikai módszerek a regresszió vagy az egyutas ANOVA, ahol a független változót, illetve kezelés szintjeit egész egyszerűen a mért, illetve beállított „diverzitás” (általában a fajszám) jelenti, holott a közösséget alkotó fajok különbözősége miatt természetesen minden egyes populációt külön faktorként illene figyelembe venni (mindez az interakciós tényezők számának rettenetes mértékű megnövekedése miatt statisztikailag gyakorlatilag kezelhetlenné tenné a kísérletet). A problémakör egyik speciális aspektusa az, az utóbbi időkben a szakirodalomban leginkább kifogásolt tényező, hogy a konstruált közösségekben a fajszám emelkedésével egyre nagyobb valószínűséggel jelennek meg olyan fajok, amelyek feltehetőleg nagyobb kompetíciós képességük miatt erősebben

növelik az ellenállóképességet („sampling effect”), ami megkérdőjelezi, hogy a kimutatott hatás valóban a „diverzitásnak” tulajdonítható (HUSTON 1997, WARDLE 2001).

- A szimulációs és a konstruált közösségekkel operáló vizsgálatok rákfenéje, hogy a diverzitásnak olyan alacsony szintjeivel dolgoznak, ami messze alatta marad a természetes közösségekének (MOORE et al. 2001). Ez erősen megkérdőjelezi az ilyen kutatások relevanciáját.
- Minthogy a közösségi ökológiai vizsgálatok az invázió fogalmát általánosabban (nem csak biogeográfiai szempontból idegen fajokkal kapcsolatban) használja, sok addíciós vizsgálatban őshonos fajokat használnak inváziós gyanánt (ROBINSON et al. 1995, PALMER – MAURER 1997, TILMAN 1997, CRAWLEY et al. 1999, KNOPS et al. 1999, SYMSTAD 2000, RUIJVEN et al. 2003). A következtetéseket ezek után azonban a szűkebb értelemben vett invázió témakörére is általánosítják. Érdekes módon ezeket az eredményeket azok az inváziókutatók is minden kritika nélkül átveszik, akik más vonalon éppen azt igyekeznek bizonyítani, hogy az özönfajok egyes tulajdonságokban tendenciózusan különböznek a többi növénytől. Érdekes módon ez a skizofrén helyzet akkor sem tűnik fel, ha az adott szerző egyetlen cikkben belül (REJMÁNEK 1999) foglalkozik a két kérdéssel.
- Végül, de nem utolsósorban, közösségek szerveződése más elvek alapján is elképzelhető, mint a klasszikus Lotka-Volterra egyenletekkel leírt egyensúlyi kölcsönhatások (MOORE et al. 2001), sőt, a „plankton paradoxona” (HUTCHINSON 1961) már régen rámutatott az ilyenfajta elképzelések alkalmazásának korlátaira.

A fenti problémák miatt nem véletlen tehát, hogy a különböző vizsgálatok eredményei az eredeti hipotézis tekintetében teljesen ellentmondó eredményt adnak (LEVINE – D'ANTONIO 1999). Az említett hiányosságokkal részben a szakma is számol, és igyekszik azokat a kísérlettervezés egyre finomodó módszereivel folyamatosan kiküszöbölni, ezáltal a feltételezett diverzitás-előzőnölhetőség összefüggés érvényességi körét jobban „belőni”. A fokozatosan letisztuló eredmények alapján a kérdéssel kapcsolatban a következők jelenthetők ki meglehetősen bizonyossággal:

- Nagyobb, földrajzi léptékben az őshonos és nem őshonos fajszám között jellemzően pozitív összefüggés van (LONSDALE 1999, LEVINE – D'ANTONIO 1999). Ebben az esetben az összefüggést a „diverzitással” kovariáló egyéb faktoroknak tulajdonítják, azaz azok a tényezők, amelyek lehetővé teszik egy adott térségben több őshonos faj együttélését, ugyancsak elősegítik több idegen faj jelenlétét is (LEVINE – D'ANTONIO 1999, LONSDALE 1999).
- Az eredeti, elméleti megfontolásokból következő negatív „diverzitás”-előzönölhetőség összefüggés csak elemien kicsi térléptéken, a növényegyedek közvetlen környezetében mutatható ki (NAEEM et al. 2000, LEVINE 2000, 2001, KENNEDY et al. 2002), de ekkor sem mindig (CAHILL 2003), ráadásul csak alacsony – a természetesnél kisebb – diverzitási szinteknél (MOORE et al. 2001).
- A közösséget alkotó fajok egyediségének (így a „sampling effect”-nek) kimutathatóan jelentős hatása van, azaz egyes „kulcsfajoknak” a többinél lényegesen erősebb hatása van a társulás ellenállóképességére (CRAWLEY et al. 1999, VAN RUIJVEN et al. 2003).
- A kísérletekben komoly jelentősége lehet annak, hogy őshonos vagy idegen fajokat alkalmaznak, ugyanis kölcsönhatásaik nem egyenértékűek (CALLAWAY – ASCHEHOUG 2002), és az igen jelentős (mégis általában elhanyagolt) közösség-szervező erővel bíró talajlakó állatok, gombák és mikrobák sem egyformán hatnak rájuk (KLIRONOMOS 2002, MITCHELL – POWER 2003, VAN DER PUTTEN 2003, STAMPE – DAEHLER 2003). Ezek a viszonylag új keletű vizsgálatok méginkább csökkenteni látszanak az általános diverzitási összefüggések érvényességi körét.
- Noha a Lotka-Volterra-típusú egyensúlyi kölcsönhatások alapján felépülő modellközösségben meglehetősen egyértelmű a diverzitás és ellenállóképesség közötti pozitív kapcsolat (CASE 1990), újabb szimulációs vizsgálatok kimutatták, hogy egyéb életszerű szabályok szerint konstruált modellközösségekben egészen változatos diverzitás-elzönölhetőség összefüggések is lehetségesek (MOORE et al. 2001).

A fentiek alapján nem túlzás leszögezni, hogy a diverzitás és az ellenállóképesség közötti összefüggésnek gyakorlati szempontból vajmi kevés jelentősége van. Ennek

ellenére úgy tűnik, ezt az egykor robusztusnak vélt összefüggést nagy erőfeszítéssel igyekszenek megmenteni (ld. pl. SHEA – CHESSON 2002).

A társulások ellenállóképessége és a zavarás, illetve a források közti összefüggésre irányuló kutatásokat érdemes együtt tárgyalni. Ennek oka az, hogy a zavarás hatását általában a hozzáférhető források mennyiségének megváltozásával hozzák összefüggésbe, és gyakran a kísérletekben is együtt vizsgálják a két tényezőt. A közkézen forgó hipotézisek szerint a zavarás, vagy a zavarás intenzitásának, jellegének megváltozása, illetve a források felszabadulása elősegíti a közösségek előzőnlétőségét. Jóllehet a zavarás fogalma meglehetősen homályos és sokféleképpen értelmezik a szünbiológiában általában két hatást tulajdonítanak neki: 1) üres helyek fölszabadulását, 2) a hozzáférhető források mennyiségének megváltozását (a zavarás intuitív képzetéhez általában valamilyen források fölszabadulását kapcsolják).

A hipotéziscsoport arra az empirikus megfigyelésre vezethető vissza, amelyet ELTON (1958) is megfogalmazott, miszerint a legtöbb invázió kultúrterületeken, vagy ember által erősen befolyásolt területeken tapasztalható. A klasszikus egyensúlyi ökológiai paradigma is támogatja ezt a gondolatot, olyannyira, hogy egyes élesebb megfogalmazások szerint „természetes közösségekben nincs invázió zavarás nélkül” (FOX – FOX 1986).

A zavarással kapcsolatos hipotézis intuitíve és az empirikus megfigyelések alapján is kézenfekvőnek tűnik, ugyanakkor óvatosságra int, hogy a zavarással együtt gyakran az adott közösségbe érkező idegen propagulumok száma is megnő (MACK et al. 2000). Ennek ellenére valamennyi, különféle zavarási módokkal operáló, kísérlet, amelyben a propagulumszámot kontrollálják – mint általános tendenciát – alátámasztja a zavarás és az előzőnlétőség közötti pozitív összefüggést (pl. HOBBS 1989, BURKE – GRIME 1996, BASTL et al. 1997, TODD et al. 1997). Mindezzel együtt számos kritika érheti ezeket a kísérleteket is (pl. önkényes kvadrátméret, rövid időtartam, különböző mérőszámok az invázió sikerére nézve, kizárólag magvetés alkalmazása, esetenként őshonos növények használata inváziós faj gyanánt), de az összefüggés meglehetősen robusztusnak tűnik.

Mélyebb és lényegibb probléma ezekkel a kísérletekkel kapcsolatban (ami részben összefügg a rövid időtartammal), hogy az inváziót csupán az idegen növényeknek az egyszeri zavarást követő megtelepedés fázisáig kísérik nyomon, ezzel hallgatólagosan azt a feltételezést fogadják el, hogy a társulások előzőnlésének a kolonizáció a

meghatározó lépése. Ez az esetek nagy részében igaz lehet (pl. a klasszikus r-stratégistának tekintett növényekre), de a gyakorlati szempontból legfontosabb özöngyomok esetében a társulás ellenállóképessége szempontjából csupán részprobléma. A kérdést tudomásunk szerint csupán egyetlen, hosszabb időtartamú kísérlet taglalja részletesebben (BURKE – GRIME 1996, THOMPSON et al. 2001): A kísérleti elrendezés lehetővé tette a zavarás (lékek vágása a zárt gyepten, illetve kaszálás) és egy forrás (a tápanyagtartalom) hatásának szétválasztását. Egy természetes, tápanyagokban szegény talajú gyepten a zavarás, illetve a tápanyagtartalom ötfokú grádiensének faktoriális elrendezésben minden lehetséges kombinációját létrehozták, majd őshonos, de az adott gyepten jelen nem lévő 54 növényfaj magvait vetették bele. Az első évben a leginkább zavarott helyeken volt összességében a legsikeresebb az invázió, és jóval kisebb szerepe volt a tápanyagtartalomnak (jóllehet a grádiens-kombináció minden pontján volt sikeres megtelepedés). Az egyes fajok viszont sajátos egyedi mintázatokat alakítottak ki azáltal, hogy inkább a zavarás, vagy inkább a tápanyagtartalom változására reagáltak inkább (BURKE – GRIME 1996). Öt évvel a magvetés után a kép lényegesen megváltozott: Egyrészt az inváziós fajok összesített borításának mintázatában egyformán fontos szerepet játszott a kísérlet kezdetén kialakított zavarási és tápanyaggrádiens (a legtöbb „inváziós” növény a legzavartabb és legmagasabb tápanyagtartalmú helyen volt). Másrészt, az egyes „inváziós” fajok borítása a kezdetihez képest többnyire (8 faj kivételével) csökkent, és nagyon karakteres egyéni foltokat alakítottak a grádiens-kombináció teljesen különböző részein (THOMPSON et al. 2001). A fenti kísérlet nagyon egyértelműen rámutat arra, hogy 1) a zavarás hatása a kolonizáció fázisában fontosabb, mint később, 2) a társulás ellenállóképességének, az invázió sikerének megítélésénél a kolonizációt követő folyamatokat nem lehet figyelmen kívül hagyni.

A felhasználható források és az előzőnlhetőség összefüggésével kapcsolatban a közelmúltban látott napvilágot egy olyan szintetikus elmélet (theory) (DAVIS et al. 2000) amely számos szempontból a zavarással kapcsolatos hipotéziseket is képes magába foglalni. Az elmélet szerint a társulások előzőnlhetőségét elsősorban a fel nem használt források fluktuációja befolyásolja. Az elgondolás azon alapszik, hogy a források felhasználása és utánpótlása közti különbség időben változó lehet: egy hipotetikus egyensúlyi helyzetben a különbség nulla, de különböző tényezők, például a forrásutánpótlás vagy a felhasználás „természetes” időbeli egyenetlensége, vagy a felhasználás csökkenése valamilyen zavarás után a fel nem használt forrásoknak

változatos mértékű fluktuációját okozhatja. Az invázió bekövetkezése akkor a legvalószínűbb, amikor a felhasználatlan források mennyisége a legnagyobb. A társulás ellenállóképességét a fluktuáció gyakorisága és amplitúdója egyaránt befolyásolja. (DAVIS et al. 2000). Az elmélet egyik igen fontos tulajdonsága, hogy az előzőnölhetőséget egy társulásra nézve nem statikus inherens jellemzőnek tekinti, hanem időben és térben is változónak. Általánossága, nagy magyarázóereje, és mechanisztikus jellege ellenére mégis vannak gyenge pontjai az elképzelésnek: 1) Az elmélet nem tesz különbséget az őshonos, illetve a nem őshonos fajok általi invázió között, sőt alapfeltételezésként elfogadhatónak tartja, hogy a két jelenséget alapvetően azonos folyamatok szabályozzák. Ez a feltételezés támadható (lásd fentebb). 2) A forrásfluktuáció is inkább csak az invázió kolonizációs szakaszának magyarázatára alkalmas, a perzisztenciára kérdéseire nem ad választ (más szóval: az inváziós fajok mennyisége a társulásokban a megtelepedés után a továbbiakban általában nem fluktuál a forrásokkal szinkronban). 3) Az elméletben csak nehézkesen feloldható ellentmondást okoz az, hogy olyan esetek is ismertek, amikor valamely forrás mennyiségének csökkenése segíti elő az inváziót. A szerzők (DAVIS et al. 2000) az ilyen jelenségekkel kapcsolatban a források antagonisztikus jellegére hivatkoznak, azaz bármely forrás mennyiségének csökkenése mindig (közvetett módon) valamely más forrás hozzáférhető mennyiségének növekedésével jár (pl. – a szerzők példáját idézve – a szárazságot mortalitás követi, ami lécek képződésével és társulásszinten csökkent tápanyag-felhasználással jár). Az ellentmondás ilyen módon való feloldása véleményem szerint túlzott általánosításhoz vezet: Ha ugyanis figyelembe vesszük, hogy a szerzők szerint az őshonos és nem őshonos fajok inváziója egyenértékű, és általánosan igaznak tekintjük a források antagonista viszonyát, akkor az elmélet a következő tételre csúszdul: „A háttértényezők változása a társulásban új fajok megjelenésével járhat.” Ezzel azonban semmi újat nem tudtunk meg az invázióról. Belső és külső ellentmondásai ellenére az elmélet (DAVIS et al. 2000) valódi továbblépésnek tekinthető a korábbi, kevésbé világos hipotézisek sokaságához képest, és kísérletesen is megerősítést nyert (DAVIS – PELSOR 2001). (Érdekességképpen érdemes megjegyezni, hogy ebben a kísérletben abszurd módon nem őshonos növények által uralt gyepe – mint megtámadott társulás! – vetették őshonos fajok – mint inváziós növények! – magvait).

2.3. Az inváziós növények hatásának vizsgálata

Az özönnövények hatásának vizsgálata erősen gyakorlat-orientált terület. Az előző két kutatási iránnyal szemben nem az általános törvényszerűségek keresése jellemző erre a kutatási irányra, hanem az egyedi, egyes fajokra és élőhelyekre vonatkozó esettanulmányok sokasága. A hatások kutatásának egy másik, figyelmet érdemlő jellegzetessége, hogy az inváziót már későbbi stádiumában vizsgálja, mint az előzőnölhetőséggel kapcsolatos kutatások.

Noha a módszertani egységesítés igénye erősen jelentkezik a témával foglalkozó kutatókban (PARKER et al. 1999, BLOSSEY 1999), valódi szintézis helyett túlnyomórészt csak a hatások különböző szempontú osztályozását ismertető összegzések születnek (MACDONALD et al. 1989, VITOUSEK 1990, WOODS 1997, WALKER – SMITH 1997, PARKER – REICHARD 1998, GORDON 1998, MACK et al. 2000, CROOKS 2002). Az osztályozások jellemzője, hogy elsősorban a mechanizmusok felől indulnak ki, részben a szünbiológiai szerveződés és az emberközpontú gyakorlati megközelítés szempontjait keverve.

Az uralkodó osztályozás szerint hatás legspecifikusabb szintje az, amikor az özönnövény csak egyes fajokra, fajcsoportokra fejti ki a hatását. Ennek speciális esete a hibridizáció az őshonos fajokkal (VILÀ et al. 2000). Ugyancsak specifikus hatással jár egyes speciális forrásokért, pl. megporzókért vagy termésterjesztőkért való versengés. A hatások egyik nagy, és gyakorlati szempontból igen jellemző csoportját összefoglalóan „kompetíció” néven említik (jóllehet a kölcsönhatás mechanizmusa nem okvetlenül a szigorú értelemben vett kompetíció, vö. WILLIAMSON 1996), amikor az idegen növény úgymond kiszorítja az őshonos fajokat. Ennek legfeltűnőbb megjelenési formája, amikor az özönnövény sűrű és homogén állományokat hoz létre, az eredeti társulást teljesen átalakítva („swamping” – *sensu* WILLIAMSON 1996). A hatások következő igen nagy csoportját az „ecosystem effects” néven összefoglalt jelenségek képezik, amikor valamilyen abiotikus háttértényező (pl. víz, tápanyagok, sótartalom, stb.) megváltoztatása révén hatnak a társulásra. Ezzel szorosan összefüggő, de külön osztályba sorolt jelenségcsoport, amikor az idegen faj a jellemző zavarási mintázatot (pl. tüzek gyakorisága, víz- és széljárás, legelés, erózió, stb.) változtatja meg (MACK – D'ANTONIO 1998).

Nyilvánvaló, hogy ebben a témában teljesen átfogó, ugyanakkor redundanciamentes osztályozás nem lehetséges. Ennek ellenére hiányérzetet kelt ez a

meglehetősen, redukcionista, statikus szemléletű osztályozás, elsősorban a holisztikusabb megközelítésű tágabb térbeli és dinamikai kontextusok elhanyagolása miatt. Az uralkodó megközelítés ugyanis a kiindulási állapotból mintegy additív módon vezeti le az özöngyom hatását, elhanyagolva a növényzet dinamikáját, és a tágabb táji kontextusokat. A hatás szokásos mérőszámai: pl. egy-egy őshonos faj mennyiségének megváltozása, a társulás fajszámának, „diverzitásának” csökkenése, egyes talajparaméterek változása, vagy az erózió gyakoriságának megnövekedése nem mindig elegendők a megértéshez. Egyes változások és hatások valószínűleg sokkal jobban leírhatóak, és a természetvédelmi gyakorlat számára megfoghatóbbak lennének a szukcesszió, az emberi hatások, és a táji összefüggések keretébe helyezve (WOODS 1997, EDWARDS 1998).

2.4. Az özöngyomokkal szembeni védekezés lehetőségeinek vizsgálata

Az inváziós fajokkal szembeni védekezésnek három szintjét szokás elkülöníteni (REJMÁNEK 2000, SZIGETVÁRI – BOTTA-DUKÁT 2002). A legelső szint, amit megelőzésnek nevezhetünk, a potenciálisan veszélyes nem őshonos fajok előzetes kiszűrésére koncentrál, mielőtt azok még megjelennének az adott területen. A következő szint a gyors felismerés és irtás, amikor már jelenlevő idegen fajok populációit igyekszik még az intenzív terjedés fázisa előtt elcsípni és kiirtani, vagy a további terjedést megelőzni. A harmadik szint a már (kisebb vagy nagyobb mértékben) előzönlött, vagy az invázió veszélyének folyamatosan kitett élőhelyek kezelésére koncentrál (REJMÁNEK 2000, SZIGETVÁRI – BOTTA-DUKÁT 2002). A védekezés mindegyik szintjéhez sajátos kutatási irányok, adminisztratív és technológiai teendők kötődnek. A jelen értekezés témája és léptéke leginkább az utóbbi, az élőhelykezelés szintjéhez kapcsolódik, ezért itt elsősorban az ezzel kapcsolatos kutatásokat és eszméket tekintem át, és ugyancsak nem érintem az úgynevezett biológiai védekezés témakörét.

Az inváziós fajokkal szembeni védekezés kutatásának szemléletét erősen meghatározza, hogy történetileg a gyomszabályozás hagyományaiból nőtt ki (HOBBS – HUMPHRIES 1994, LUKEN 1997, EDWARDS 1998). Ennek a megközelítésnek fontos jellemzője, hogy 1) egyes fajokra koncentrál, 2) a védekezés sikerességét a kiirtott növény mennyiségében méri, 3) túlnyomórészt a már elhatalmasodott, nagy hatású fajok állnak az érdeklődése középpontjában, 4) többnyire figyelmen kívül hagyja az özönnövényt körülvevő természetes kontextusokat, a társulást, az élőhelyet, a táji

összefüggéseket. Az ilyen szemlélettel végzett vizsgálatok nagyon sokban hozzájárultak ahhoz, hogy az egyes özönfajokkal szemben bizonyos helyzetekben jól alkalmazható irtási technológiák alakultak ki, azonban összességében nem adnak kielégítő megoldást, átfogó, szintetikus szemléletet és stratégiát a védekezéshez és élőhelykezeléshez (HOBBS – HUMPHRIES 1994, LUKEN 1997, EDWARDS 1998).

A természetvédelmi célú védekezéssel kapcsolatban újabb igények és megfontolások merültek fel. Az érintett természetközeli élőhelyeken ugyanis, szemben a hagyományos szántóföldi gyomszabályozással, a sikeresség általában nem mérhető néhány változóval (az özöngyom mennyiségének, vagy a termés hozamnak a változása), a célállapotok sem egyértelműek (nem mindig lehetséges vagy kívánatos az invázió előtti – sokszor csak vélt vagy rosszul ismert – állapot visszaállítása). Igen fontos szempont továbbá, hogy a természetvédelem valamilyen végleges de legalábbis fenntartható állapotot kíván elérni, szemben a mezőgazdasági szemléletű gyomszabályozással, amely inkább az egyszeri (de korlátlan számban rutinszerűen megismételhető) hatásra optimalizál (összefüggésben azzal, hogy a technológiát kínálóknak érdekük, hogy terméküket évről évre eladhassák).

A sikeres védekezés érdekében ezért nemcsak a szóban forgó inváziós faj biológiáját kell ismernünk, hanem a terjedés térbeli mintázatát és dinamikáját, a megtámadott élőhely és társulás szerveződési jellemzőit, történetét, dinamikáját, az inváziót feltehetőleg előidéző, és az annak következtében beállt állapotváltozásokat, a kezelés várható (mellék-)hatásait, a megtámadott élőhelyet érő egyéb külső hatások következményeit, továbbá figyelembe kell venni az újabb (ugyanazon vagy más faj általi) invázió lehetőségét is. A fentiek ismeretében kell kijelölnünk és mérlegelnünk az elérhető célállapotokat és az azokhoz vezető utakat. (HOBBS – HUMPHRIES 1994, LUKEN 1997).

Mindez talán bántóan általánosan és közhelyesen hangzik, mindazonáltal a szakirodalomban alig találunk példát az ilyesfajta tudatos tervezésen alapuló védekezési kísérletekre (de lásd pl. COOK – SETTERFIELD 1996, WADSWORTH et al. 2000), noha egyre több példát hoznak fel a balul sikerült „szimpla” irtási kísérletekre (pl. ZAVALETA et al. 2001).

2.5. A továbblépés lehetőségei a növényi invázió kutatásában

Az özönnövények inváziójával foglalkozó kutatások főáramára a széttagoltság és az ebből eredő rossz kommunikáció jellemző. Leginkább a természetvédelmi gyakorlat és a védekezés lehetőségeit vizsgáló kutatók irányából érezhető az igény valamiféle egységes szemléletre (pl. HOBBS – HUMPHRIES 1994). A gyors és eredményes publikálhatóság kényszer-keretei között folyó alapkutatások többsége ezzel szemben a jól ismert és bejáratott központi elméletek, hipotézisek körében mozognak (DAVIS et al. 2001, SHRADER-FRECHETTE 2001), amelyek csak az invázió egy-egy aspektusát vagy fázisát képesek jól-rosszul értelmezni.

A kritikus hangok egy része a továbblépés lehetőségét a jelenlegi keretek megtartásával a vegetációtudomány más ágai – elsősorban a szukcessziókutatás – felé való nyitásban látják (DAVIS et al. 2001). Mások ennél komolyabb szemléleti változtatást látnak szükségesnek: azt, hogy az invázió *teljes* folyamatát a vegetáció, a táj, és az emberi tevékenység térben és időben dinamikus folyamatainak összefüggésében próbáljuk értelmezni (HOBBS – HUMPHRIES 1994, LUKEN 1997, EDWARDS 1998). Ehhez hasonló, de más élesebb és mélyebbre hatoló paradigmaváltás igényét veti fel SHRADER-FRECHETTE (2001): Eszerint az invázióval foglalkozó kutatásoknak a nagy átfogó elméletek és hipotézisek, általános nullmodellek tesztelése helyett mintegy alulról kellene építkezni. A „natural history” hagyományainak megfelelően, az egyes egyedi inváziós jelenségek minél alaposabb és körültekintőbb vizsgálatával lehetne megadni az adott, egyedi problémák lehető legteljesebb leírását. Általánosításra ezek után, az esettanulmányokból kiindulva lenne lehetőség. (SHRADER-FRECHETTE 2001).

Véleményem szerint a fent felsorolt továbblépési lehetőségek egyik útja a kelet-európai holisztikusabb szemléletű, a „natural history” hagyományához közel álló, tágabb kontextusokban gondolkodó (FEKETE 1995, BARTHA 2000) vegetációtudomány (ma megújulóban levő) szemléletének inkorporálása. Ez a típusú inváziókutatás a nyugat-európai vonulattal párhuzamosan (az által gyakorlatilag teljes mértékben figyelmen kívül hagyva) évtizedek óta létezik, legkiforrottabb módon JANUSZ BOGDAN FALIŃSKI munkásságában (FALIŃSKI 1986, 1998ab). Az alábbiakban az ő koncepcióját fejtem ki részletesebben.

FALIŃSKI az idegen fajok megjelenését a vegetációban (neofitizmus) a növényzet általános szünantropizációja (azaz az ember hatására történő átalakulása) egyik

aspektusaként értelmezi. A vegetáció tekintetében fajkészlet, dominanciaviszonyok és fiziognómiai struktúra által leírható klasszikusan értelmezett fitocönózisokban gondolkodik. A társulások dinamikai folyamatait négy típusba osztja. Ezek közül kettő a teljes társulást érinti, és irányított folyamat: a szukcesszió során kívülről érkező propagulumok révén alakul át a társulás egyre magasabb szervezetségi szintű fitocönózisokká, míg a regresszió folyamán valamilyen külső hatásra a „fejlettebb” állapotból alacsonyabb szervezetségű állapotok, társulások jönnek létre. Az előzőekkel szemben a növényzet belső átalakulása tekintetében (mintegy foltdinamika) szintén kétféle folyamatot különít el: a fluktuáció során a társulás egyes intakt foltjai között történik propagulumáramlás, míg a degeneráció/regeneráció folyamán a növényzet belső, leromló foltjai az intakt részekből érkező propagulumok révén épülnek újjá (FALINSKI 1986, 1998a). Az idegen fajok megjelenése FALIŃSKI szerint a társulásdinamika összes típusában lehetséges, a fluktuációt kivéve (FALIŃSKI 1998ab).

Az idegen faj megjelenését egy adott természetközeli társulásban három egymás után következő fázisba (a neofitizmus stádiumai) osztja: A proneofita fázisban a növény alkalmi megjelenésű, állományai nem önfenntartóak (jöllehet, hosszabb időre megmaradhatnak), hanem a kívülről (antropogén élőhelyekről) érkező propagulumok tartják fenn. Az euneofita/paraneofita fázisban a növény önfenntartó populációkat képes fenntartani a társulásban (az euneofita megnevezés – az adott társulásra vonatkozóan – teljes életciklusú, ivarosán szaporodó, a paraneofita kizárólag ivartalanul szaporodó növényekre vonatkozik). A posztneofita fázisban az idegen növényfaj amellet, hogy állandósul, nagymértékben átalakítja a növényzetet, ezáltal új társulást hoz létre. Az idegen növény és a társulás kölcsönhatásában öt típust különít el: A hozzáadódó (supplementary) viszony esetén az idegen növény úgy épül be a társulásba, hogy semmiféle kimutatható hatással nincs a többi fajra. A kiegészítő (compensatory) viszony esetén az idegen faj egy olyan növény helyébe épül be, amely előzőleg valamilyen hatásra eltűnt a társulásból. A helyettesítő (substitutive) viszony esetében az idegen faj egy másik növényt „szorít ki” a társulásból, és annak helyébe lép be. A kiszorító (reducing) viszonyban az idegen faj megjelenésével számos más növény szorul vissza, vagy tűnik el a társulásból. A társulásépítő (composing) viszony esetében az idegen faj olyan módon alakítja át az eredeti társulást, hogy az eredeti fajkészlet eltűnése mellett további idegen növények jelennek meg, ezáltal új fitocönózis alakul ki (FALIŃSKI 1986, 1998ab). FALIŃSKI szerint a hozzáadódó, a kiegészítő, és a helyettesítő viszony az eu/paraneofita növényekre, a társulásépítő viszony a posztneofitákra

jellemző, míg a kizorító viszony a két előbbi fázis között levő fajok esetében fordul elő (FALIŃSKI 1986, 1998ab).

A fentebb vázolt séma alátámasztásául a bialowiezai erdőségben nagy területen végzett több évtizedes megfigyelések, retrospektív, történeti elemzések, és kisebb részben kísérletek szolgálnak. Ezek alapján FALIŃSKI a területen előforduló nem őshonos fajokat az összes főbb természetközeli fitocönózisban való megjelenése alapján minősíti, három szempontból: egyrészt aszerint, hogy előfordulásuk mennyire gyakori, másrészt, hogy a neofitizmus milyen fázisában vannak, és végül, hogy az adott társulásoknak mennyire intakt vagy leromlott állapotában jellemzőek (FALIŃSKI 1986). Egyes fajok esetében a társuláshoz való viszonyt is értékeli a fenti szempontok szerint.

Sajnos nem minden esetben világos, hogy az egyes fajok inváziójának megítélése mennyire konkrét adatokon vagy szubjektív megítélésen alapul, ráadásul – valószínűleg az előzetes egységes koncepció hiánya miatt – a részletesebben ismertetett vizsgálatok módszertana az egyes fajok esetében nagyon különböző, így alig összehasonlítható. Mindennek ellenére (és eltekintve attól, hogy az alkalmazott osztályozások, tipizálások, és a koncepció egyes elemeinek összekapcsolása mennyire elfogadhatóak), FALIŃSKI munkássága nagyon sok szempontból többet nyújt, mint a növényi invázió kutatásának nyugati főárama. A legfontosabb előremutató elemek a következők:

- Az invázió folyamatának özőnfaj-társulás kölcsönhatásban való szemlélete
- A dinamikai megközelítés
- A sokféleség, a specificitás jelentőségének hangsúlyozása az invázió jelenségében (azaz pl. annak tudatosítása, hogy egy-egy faj inváziós sikere társulásonként, dinamikai állapotonként mennyire különböző lehet), szemben az átlagra, a minél univerzálisabb törvényszerűségekre összpontosító nyugati kutatási vonulattal
- A kisebb és nagyobb jelentőségű fajok egyenrangú figyelembe vétele
- Az invázió folyamatként való szemlélete, különböző stádiumainak egyenrangú figyelembe vétele
- A hosszú időt átfogó megfigyelések és kísérletek
- Az ember vegetációra való hatásának, az antropogén és természetközeli vegetáció kölcsönhatásának figyelembe vétele

- Az egységes fogalmi keret, és ennek segítségével lehetőség a nem összefüggő esettanulmányokból való szintézisre

A fentiekhez hasonló megközelítés tudomásom szerint a nyugati szakirodalomban egyedül LUKEN (1997) munkájában jelenik meg. Noha FALIŃSKI holisztikus és leíró alapállásával szemben LUKEN kiindulópontja már-már végletesen redukcionista és technokrata, közös a dinamikus szemlélet, a társulás-faj kölcsönhatás előtérbe helyezése, az invázió folyamatként való szemlélete, és a hosszabb időtávra való kitekintés. LUKEN ugyancsak nagy jelentőséget tulajdonít az egyes inváziós események sokféleségének; megfogalmazása szerint az özönfajok a szukcesszióban (ez az ő szóhasználatában bármiféle vegetációdinamikai folyamatot jelenthet) változatos szerepeket tölthetnek be, és különböző időtartamú lehet a perzisztenciájuk. Ennek megfelelően három fontosabb típust különít el az inváziós fajok vegetációdinamikai szerepének tekintetében: időszakos koegzisztenciát, időszakos dominanciát, és tartós dominanciát (LUKEN 1997).

A jelenlegi trendeket és az egyre sürgetőbb gyakorlati igényeket figyelembe véve kíváncsú és elvárható, hogy a növényi invázió vizsgálatában az integrált, átfogóbb megközelítésű, esettanulmányokból alulról építkező kutatások nagyobb teret nyerjenek.

3. CÉLOK ÉS HIPOTÉZISEK.

A jelen dolgozat célja két részre bontható. A legelső, általánosabb cél minél teljesebb módon megérteni és leírni azt, hogy az özöngyomok milyen szerepet játszanak a homoki vegetációban. A „szerep” kifejezés alatt azt értem, hogy az adott faj teljes inváziós életútja során (azaz a megtelepedéstől a végkifejletig – ami lehet eltűnés vagy állandósulás) milyen kölcsönhatásban van a vegetációval. A leginkább releváns kérdések a következők:

- A megtelepülés feltételei: milyen cönostátusokba (mely társulások mely állapotaiba), milyen folyamatok révén kerül be a faj
- Az idegen faj perzisztenciájának feltételei és jellemzői: milyen (dinamikailag összekapcsolt) cönostátusokban hogyan, milyen körülmények között, mennyi ideig marad meg az idegen faj, miképpen tűnik el
- A dominancia feltételei és jellemzői: milyen cönostátusokban hogyan, milyen körülmények között, mennyi ideig lehet uralkodó az idegen faj
- Az idegen faj viszonya a társulást alkotó fajokkal
- Az idegen faj helyzete a társulásszerkezetben
- Az idegen faj hatása a befogadó vegetációra, azaz milyen cönostátusok alakulnak ki a jelenlétében
- Az invázió táji (vegetációmozaik) szintű mintázata térben és időben
- Az idegen faj inváziójának az emberi tevékenységekkel való összefüggése
- Természetvédelmi szerep, azaz milyen természeti értékeket veszélyeztet az idegen faj; milyen kezelésekre várhatóan hogyan reagál

Nyilvánvaló, hogy mindennek a vizsgálatához csak hosszú távú, több évtizedes, nagy területre kiterjedő megfigyelések és kísérletek lehetnek alkalmasak. Ennek megvalósítására a jelen doktori kutatási program keretei között még a látszat kedvéért sem vállalkozhatok. A bemutatott munka ezért csupán a probléma megközelítésének egy módszertani kísérlete. A vizsgálatokhoz egy viszonylag változatos, a kiskunsági homokgyepeket sok szempontból reprezentáló, mozaikos területet választottam ki, és az ott előforduló öt legfontosabb lágyszárú inváziós növényfaj viselkedését vizsgáltam egy öt éves időintervallumban. A fajok elterjedésének térképezésével, és egyes esetekben ismételt térképezésével igyekeztem meghatározni, hogy az egyes özönnövények milyen

vegetációtípusokat hogyan preferálnak, illetve, hogy az öt év alatt a gyakoriságuk és elterjedési mintázatuk hogyan változik. A térképezéses vizsgálatok mellett a három, legjelentősebbnek tartott özönfaj esetében egyes konkrét, a legfontosabb előzőnlött vegetációtípusokat reprezentáló állományokat részletesebben is megvizsgáltam. Az állományok vizsgálatának során azt igyekeztem felderíteni, hogy kimutatható-e valamiféle, az eredeti homoki vegetációtípusokat alapjában érintő változás (pl. elszegényedés, a fajkészlet megváltozása, új, társulásidegen növények megjelenése), illetve, hogy vannak-e az egyes inváziós fajok állományainak egyedi sajátosságai.

A célok másik csoportja egyes, az inváziós fajoknak a társulásszerveződésben betöltött szerepére vonatkozó hipotézisek tesztelése. Megpróbálok ez által alternatívát nyújtani azokkal a vizsgálatokkal szemben, amelyek az özönfajok és a társulásszerkezet közti kapcsolat kérdését az előzőnlöhetőség – diverzitás összefüggésre szűkítik le. A társulásszerveződéssel kapcsolatos jellemzőket a JUHÁSZ-NAGY PÁL által kifejlesztett információstatistikai függvénycsalád segítségével elemeztem a három legjelentősebb inváziós faj állományaiban, a legfontosabb előzőnlött vegetációtípusokat reprezentálva. A hipotézisek a következők:

- Az özönfajok pionír állományainak términtázati szervezettsége és fajkombinációs diverzitása alacsonyabb mértékű, mint az érettebb vegetációjú állományoké.
- Az érettebb vegetációjú állományok kevésbé foltosak, a maximális diverzitás alacsonyabb térskálán valósul meg, mint a pionír állományokban.
- Kedvezőtlen cönológiai környezetben az inváziós faj lehetőségei az adott vegetációban korlátozottabbak. Ebből kifolyólag a faj términtázati meghatározottsága kedvezőtlen cönológiai környezetben nagyobb, mint a számára kedvezőbb vegetációban.
- Egy, a fajkészlet tekintetében nagyobb potenciális társulásátalakító képességgel rendelkező özönfaj a társulás több populációjával alakít ki szignifikáns asszociáltságokat, mint egy kisebb átalakító képességű faj.

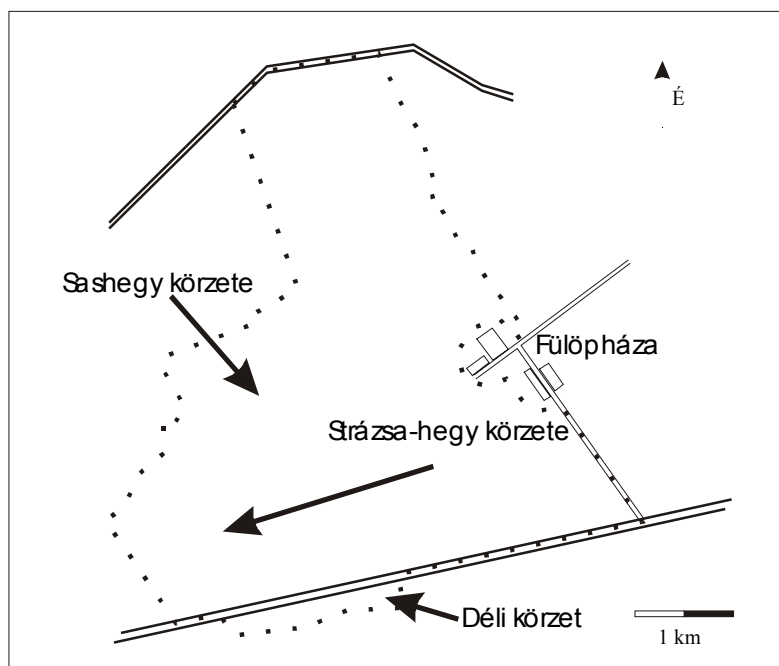
4. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

4.1. A vizsgálati terület és vegetáció általános jellemzői

4.1.1. Természetföldrajzi jellemzők.

A vizsgálatok a Duna-Tisza közti homokhátságon, a Fülöpháza melletti homokbuckásban történtek. A terület 1971 óta a Kiskunsági Nemzeti Park részeként védett, részben fokozottan védett terület. A legértékesebb homoki területeket 1979-ben UNESCO bioszféra-rezervátum magterületté minősítették (IVÁNYOSI SZABÓ 2003). Gyakorlati szempontból három nagyobb, egymástól természetes vagy mesterséges barrierekkal elválasztott homokbuckás területet különítik el: északon helyezkedik el a Sashegy körzete, amelyet egy lankásabb (a közelmúltig nagyrészt szántóként művelt) terület választ el a tőle délre fekvő Strázsa-hegy körzetétől. Az utóbbit az 52-es számú főút vágja el a harmadik egységtől, amelyet déli körzetnek nevezek (**1. ábra**). A vizsgált területekre meglehetősen élesen és mélyen tagolt, változatos formakincsű buckák jellemzőek, amelyek mintázatának kialakításában az uralkodóan ÉNY–DK irányú szelek játszották a főszerepet. Az egymás mellett húzódó buckahátak és buckaközök között akár 30–35 méter szintkülönbség is lehet.

A terület klímája mérsékelt kontinentális típusú. A térségre általánosan jellemző adatok alapján az évi középhőmérséklet 10–11°C, a januári középhőmérséklet –1,5 – -2°C, a júliusi 21 – 22°C. Az átlagos évi csapadékmennyiség 550 mm körüli, egy júniusi és egy novemberi maximummal. A napfényes órák száma 2050 körüli (IVÁNYOSI SZABÓ 1979, BORHIDI 1993a). Az említett adatokhoz képest az elmúlt 20 évben az éghajlat a kontinentális szélsőségek irányába látszik elmozdulni: 1981 és 1993 között 16,7%-kal csökkent a csapadék évi átlaga, ami (az 1970-es évektől egyre fokozódó emberi vízkivétel és csatornázás hatásait erősítve) jelentős talajvízszint-süllyedéssel és a buckaközi laposok kiszáradásával járt (IVÁNYOSI SZABÓ 1994, MOLNÁR 2003). Az ezredfordulót követő években az aszályos évek sorozata folytatódni látszik.



1. ábra. A vizsgálati terület főbb homokgyepi régióinak elhelyezkedése. A pontozott vonal a védett terület határát, a kettős vonalak műutakat jelölnek.

A terület alapközeete meszes, dunai eredetű futóhomok. A buckák talaja igen gyenge, kifejezett szelvényezettség nélküli váztaaj, igen rossz vízgazdálkodású futóhomok és humuszos homok (SZABOLCS 1979, VÁRALLYAI 1993, MOLNÁR 2003). Az agyag- és kolloidfrakció igen alacsony, a humusztartalom általában 1% alatti. A mésztartalom következtében a desztillált vízben mért kémhatás pH 8 körül, vagy afölött van. A tápanyagtartalom igen alacsony (BAGI 1997a, SZIGETVÁRI 2000).

4.1.2. Tájtörténeti jellemzők

Történeti kutatások szerint a legutóbbi évszázadokban a területen az elsődleges gazdálkodási mód a legeltetés volt, amelynek következményeképp (az ugyancsak emberi hatásra teljesen erdőtlenné vált tájon) a XVIII. századra a magasabb buckás vidékeken a homok ismét mozgásba lendült. Az egészen kopárrá vált buckákat a növényzet csupán a XIX. század második felétől erőre kapott alföldfásítási törekvések hatására kezdte jelentősebb mértékben visszahódítani. (BIRÓ – MOLNÁR 1998, BIRÓ 2003, MAGYAR 1961). A fülöpházi területeken az 1950–60-as években még gyakoriak voltak a mozgó, szinte növényzet nélküli buckák. A legeltetés fokozatos felhagyásával az 1980-as évekre az utolsó mozgó buckák is megállapodtak, (csupán mesterséges eszközökkel tartanak fenn két nagyobb mozgó felszínt), és a fás-cserjés növényzet

aránya is spontán növekedett (MOLNÁR 2003). A terület kisebb-nagyobb részein a közelmúltig változó intenzitású legeltetés folyt (a bioszféra rezervátum magterület minősítés ellenére), a legutóbbi években a tavaszi és őszi időszakban járta egy birkanyáj a Sashegy körzetének buckásait.

4.1.3. A növényzet típusai

A Duna-Tisza közti homokterületek feltételezett ősi erdőssztyepp vegetációját az elmúlt évszázadok intenzív tájhasználatára igen erősen átalakította, nagyrészt elpusztította. A régió természetközeli élőhelytípusai közül a legnagyobb kiterjedésben és változatosságban megmaradt nyílt homokpusztagyeppek is csak bizonyos tekintetben őrzik az ősi természetes állapotokat (BIRÓ – MOLNÁR 1998, MOLNÁR 2003). A jelentős változatosságot mutató homoki vegetációtípusok részletes leírását találjuk MAGYAR (1933), HARGITAI (1940), SOÓ (1957), BIRÓ – MOLNÁR (1998), BORHIDI – SÁNTA (1999), MOLNÁR (2003) munkáiban. A jelen munkában csak a legfontosabb jellemzőkre, valamint a vizsgálati terület speciális vonatkozásaira térek ki.

Azokon a területeken, ahol a homok megkötése csak a legutóbbi időkben történt meg (így Fülöpháza mellett is), a száraz térszínű területek legjellemzőbb vegetációtípusa az évelő, valamint az egyéves nyílt homokgyep. Mind az évelő, mind az egyéves gyepre igen jellemző, hogy az edényes növények záródása sohasem éri el, a 100%-ot, jellemző a 30–70% borítás, a köztes teret pedig főként a csupasz homokfelszín, részben pedig mohák (elsősorban a háztetőmoha – *Tortula ruralis*), valamint zuzmók töltik ki.

A klasszikus cönotaxonómia által *Festucetum vaginatae* társulásként leírt mészkedvelő nyílt évelő gyep a legkedvezőtlenebb talajadottságú termőhelyeket foglalja el. Évelő fűfajok, elsősorban a magyar csenkesz (*Festuca vaginata*), a homoki árvalányhaj (*Stipa borysthénica*), kisebb jelentőséggel a deres fényszerje (*Koeleria glauca*) uralják, a legrosszabb minőségű talajokon pedig egy törpecserje, a naprózsa (*Fumana procumbens*) állományalkotó. Vizsgálati területünkön a fentiek mellett helyenként kódomináns vagy domináns a kunkorgó árvalányhaj (*Stipa capillata*), és a fenyérfű (*Bothriochloa ischaemum*). Az állományalkotók mellett a változatos életformájú, növekedési típusú és fenológiájú elegyfajok között kiemelkedően nagy arányban találhatók specialista, endemikus és reliktumjellegű, ezért nagy természeti értéket képviselő növények. A növényzetet elszórtan a boróka (*Juniperus communis*) és a szürke vagy a fehér nyár (*Populus alba*, *P. canescens*) magányos példányai vagy

csoportjai tarkítják, de a vizsgált területeken ténylegesen szinte sehol sem záródnak állományokká. Mai tudásunk szerint az évelő nyílt homokgyep pionír homokkötő állományként is megjelenhet (erre a típusra kevésbé jellemző a *Stipa borysthena*), viszont hosszú időre (mintegy zárótársulásként) állandósulhat is; a két típus között komoly strukturális különbségek lehetnek (BIRÓ – MOLNÁR 1998, MOLNÁR 2003).

Az egyéves nyílt homoki gyepek (a Kiskunságban a *Secali sylvestris* – *Brometum tectorum* társulás) jellemzően a tápanyagban gazdagabb termőhelyekre (elsődlegesen felhagyott szántókra, túllegeltetett területekre) jellemzőek. Uralkodó fajai egyéves fűvek, elsősorban a vadrozs (*Secale sylvestre*), valamint a fedélrozs (*Bromus tectorum*), helyenként a csillagpázsit (*Cynodon dactylon*). Fajkészlete az évelő gypével részben közös, de rendszerint lényegesen fajszegényebb, és nagyobb a zavarástűrő és gyomjellegű elemek aránya. A *Tortula ruralis* moha nemritkán csaknem összefüggő kriptogámszintet alkot. Az egyéves nyílt homokgyepek leginkább a felhagyott szántókon és a (például túllegeltetés miatt) degradált évelő állományok helyén jellemzőek, általában átmeneti társulásként (BAGI 1997b, BIRÓ – MOLNÁR 1998, MOLNÁR 2003)

A mélyebb buckaközökben az egykor időszakosan vízhatás alatt álló társulások maradványaként többé-kevésbé zárt növényzet található. Jellemző cserjéje ezeknek a termőhelyeknek a serevényfűz (*Salix repens* subsp. *rosmarinifolia*), az állományalkotók leggyakrabban a szürkekáka (*Scirpoides holoschoenus*) és a karcsú perje (*Poa angustifolia*), leromlás esetén pedig a siskanádtippán (*Calamagrostis epigeios*) lehetnek. A dominánsok egymással általában nem elegyednek, homogén állományaikban mezofil karakterű és réti fajok is előfordulhatnak. Az utóbbi évtizedek szárazodása nyomán egyre jellemzőbb a felnyílás és a nyílt homokgyepek fajainak betelepődése, valamint a szegélyek egyéves gyepévé való alakulása.

4.1.4. A növényzet dinamikai jellemzői

A fent említett növényzeti típusok közötti, és az azokon belüli szukcesszionális folyamatokkal kapcsolatban a különféle elképzelések valóságos „szukcessziója” figyelhető meg a botanikai szakirodalomban. Hosszú ideig uralkodó elképzelés szerint a homoki vegetáció determinisztikus utat jár be (HARGITAI 1940, ZSOLT 1943). HARGITAI (1940) szerint a csupasz homokon elsőként mohák és zuzmók telepsznek meg, majd az egyéves nyílt gypé alakul ki, amely szárazabb termőhelyen idővel zárt évelő gyepévé fejlődik, üdőbb termőhelyen pedig a buckaközök zártabb vegetációjává. A

későbbiekben az évelő nyílt gyepek és a buckaközök gyepe is zárt homokpusztagyepké alakul, végeredményképpen pedig homoki tölgyes jön létre. Bár már korábban is felmerültek kétségek a fenti séma egyes lépéseivel kapcsolatban, és kissé eltérő variációk is megjelentek (MAGYAR 1961, SZODFRIDT 1974, BAGI 1990), igazi koncepcióváltást FEKETE GÁBOR szukcessziós vázlata jelentett, amely a korábbi determinisztikus, egyirányú elképzeléseket feladva változatos asszociációk és szubasszociációk közötti retikuláris, részben sztochasztikus állapotátmenetek hálójaként írta le a száraz homokgyepek dinamikáját. További fontos változás, hogy a nyílt évelő gyepeket tekinti elsődleges homokkötő társulásnak, amely mindezen túl nem képes zárt homokpusztagyepké alakulni; a szukcesszió – egyik lehetséges – következő lépését, egyben záróállapotát a homoki borókás-nyaras létrejötte jelenti. A buckaközök zártabb gyepei az ő sémája szerint nem jöhetnek létre a nyílt homokgyepekből, viszont az ellenkező irányú átalakulást lehetségesnek tartja (FEKETE 1992). BARTHA SÁNDOR és munkatársai az előző koncepciót továbbfejlesztve több változót, a táji és termőhelyi kontingenciákat is figyelembe véve különféle cönostatuszok transzformációjaként írják le a homokgyepek dinamikáját, ezáltal (a klasszikus asszociációk taxonómiai határait feloldva) szerves kapcsolatot teremtve az állományokon belüli finomabb léptékű, és a klasszikus cönológia táji léptékű folyamatai között. A folyamatok egyik legfontosabb kulcsa az uralkodó évelő fűfajok megtelepedésének, klonális morfológiai változásának és pusztulásának „ciklusa”. Ezen a sémán belül az egyéves nyílt gyepek a parlagon kialakuló másodlagos szukcesszió primer társulásaként, illetve a domináns évelők pusztulásával mintegy köztes „leromlási” állapotként az évelő gyepeket megelőzve, vagy azt követve is megjelenhet a dinamikában (BARTHA et al. 1999–2000, BARTHA 2000). A fenti hipotézist meglehetősen jól igazolta a közelmúlt szélsőségesen száraz éveiben a *Festuca vaginata* és a *Stipa borysthénica* tömeges, állományszintű pusztulása és az azt követő mintázattrendeződési folyamatok (RÉDEI et al. 2002).

4.1.5. A nyílt homokgyepek legfontosabb inváziós fajtái

A kiskunsági nyílt homokgyepekben számos tájidegen növényfaj talált otthonra. A neofitonok közül legtöbb gondot a fásszárúak okozzák, kiemelten a fehér akác (*Robinia pseudoacacia*) és a bálványfa (*Ailanthus altissima*), de helyenként megfigyelhető a keskenylevelű ezüsfű (*Eleagnus angustifolia*), az erdei és feketefenyő (*Pinus sylvestris*, *P. nigra*) terjedése, valamint a kései meggy (*Prunus serotina*) kibontakozóban levő inváziója is. A lágyszárú növények közül legáltalánosabban elterjedt neofiton fajok a

betyárkóró (*Conyza canadensis*), a selyemkóró (*Asclepias syriaca*), a tövisperje (*Tragus racemosus*) az átoktüske (*Cenchrus incertus*), és az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia*) (MOLNÁR 2003). Az elmúlt néhány évtized egyik legfeltűnőbb jelensége a késeiperje (*Cleistogenes serotina*) mind több helyen való felbukkanása és néhol robbanásszerű terjedése (BAGI 1997a, 2000, MOLNÁR 2000, MOLNÁR et al. 2000).

A fentiek mellett néhány olyan fajról is érdemes megemlékezni, amelyek közül a nem túl távoli jövő sikeres özönfajai kerülhetnek ki. Egykori tanyahelyek mellett egyre gyakrabban találkozni a jukka (*Yucca filamentosa*) kivadult állományaival és lassú vegetatív terjedésével (ami – különösen a növény földalatti hajtásrészeinek szétszabdolásával és szétterítésével járó intenzív talajbolygatás, pl. erdészeti talajelőkészítés után – helyenként ijesztő mértékű is lehet). Egyelőre csak a Kolon-tó melletti homokbuckások növényzetében tapasztalható a kétszínű kokárdavirág (*Gaillardia pulchella*) tömeges elterjedése (MOLNÁR 2003). Újabban leginkább baljóslatúnak és bizarnak egy eddig még közelebről meg nem határozott fügekaktusz (*Opuntia*) faj spontán terjedésére vonatkozó adat tűnik: a növény a Kiskunhalas környéki tanyavilágban indult hódító útra a parlagok és útszélek másodlagos növényzetében (IRSAY ÁKOS szóbeli közlése).

4.2. A vizsgált inváziós növényfajok általános jellemzői

Részletesebb vizsgálatokra az öt leginkább elterjedt lágyszárú növényfajt választottam ki. Az alábbiakban felvázolom a vizsgálatok szempontjából relevánsnak tűnő biológiai, termőhelyi, társulástani tulajdonságaikat és az inváziójukkal kapcsolatos szakirodalmi adatokat. A fajok mikorrhizáltságára vonatkozó adatokat a jelen kutatások keretében állapítottuk meg KOVÁCS – SZIGETVÁRI 2002). A jelen szempontból másodlagos jellemzők leírásától (pl. részletes morfológiai leírás) eltekintek.

4.2.1. Átoktüske, *Cenchrus incertus* M. A. CURTIS

A hazánkban özöngyomként viselkedő átoktüske a *Cenchrus* nemzetség (Poaceae) észak-amerikai központú, bizonytalan taxonómiai státusú fajokból álló komplexének képviselője (DELISLE 1963). A bizonytalanság és a határozási nehézségek miatt a jelenleg *Cenchrus incertus* néven számon tartott fajt korábban *C. echinatus*, *C. tribuloides*, *C. pauciflorus* néven is említi a hazai szakirodalom. Újabb taxonómiai vizsgálatok ráadásul arra utalnak, hogy a közép- és kelet-európai *Cenchrus* állományok

a *C. longispinus* (HACKEL IN KNEUCKER) FERN. fajjal azonosíthatók, és a *C. incertus* faj valószínűleg nincs jelen a régióban (MOSYAKIN 1995, GUZIK–PACZYNA 1999, utóbbi tanulmány vizsgálatába egyetlen hazai herbáriumi példányt is bevontak). Személyes tapasztalatom – melyet más botanikusok is megerősítettek –, hogy a két faj elkülönítésére megadott határozóbélyegeket (DELISLE 1963, TWENTYMAN 1972, GUZIK–PACZYNA 1999) a hazai példányokra alkalmazva nem kapunk egyértelmű eredményt. A továbbiakban a taxonómiai kérdéseket nem feszegetve a *C. incertus* nevet használom. Mindazonáltal, mivel igen közeli rokon fajokról van szó, továbbá a *C. longispinus* biológiájára vonatkozóan sokkal részletesebb szakirodalmi anyag áll rendelkezésre, az utóbbi fajra vonatkozó ismereteket is közlöm.

Az átoktüske őshazája az Egyesült Államok déli részét, valamint Közép-Amerikán keresztül Dél-Amerika partvidéki területeit foglalja magába (DELISLE 1963). Behurcolva a világ több részén, így a Dél-Afrikában, Ausztráliában, és Európa meleg nyarú területein is előfordul és terhes gyommá vált (DELISLE 1963, HOLM et al. 1979). Európában a XX. század eleje óta ismert. Első hazai említése 1922-ből való, robbanásszerű terjedését a II. világháborút követő időszakra teszik (PRISZTER 1965, 1997). Hazánkban, akárcsak eredeti élőhelyén, elsősorban síksági faj (SOÓ 1973). A faj elsődlegesen a Duna–Tisza között terjedt el (PRISZTER 1960, 1965), de a vasutak mentén a pályatestek szélsőséges élőhelyi viszonyokat teremtő romtalaján az ország számos területén megtalálható (DANCZA et al. 2001).

Az átoktüske egyéves bokros növekedésű fű. C₄-es asszimilációs típusú faj (KALAPOSI 1991), melegigényes, csírázása csak kb. 20 °C hőmérsékletű talajban indul meg (UJVÁROSI 1973). A faj önmegporzásra képes, terjesztőképlete az 1–3 szemtermést tartalmazó, rendkívül szúrós tüskékkel borított bőrnemű pelyvével körülzárt füzérke (DELISLE 1963, UJVÁROSI 1973). Kedvező termőhelyen igen sok termést hozhat a növény: a szakirodalom a *C. incertus*ra vonatkozóan maximálisan 1000 körüli (PARKER 1972), a *C. longispinus* esetében 3000 propagulumról számol be (BOYDSTON 1990). A propagulumokat állatok és az ember terjesztik. A *C. longispinus* csírázását részletesen vizsgálták. A növény propagulumai kétféle szemtermést tartalmaznak: a felső termések általában egy éven belül csíráznak, míg az alsó termések rendszerint hosszabb ideig nyugalomban maradnak. A fény és a hosszan tartó magas hőmérséklet gátolja a csírázást, és másodlagos magnyugalmi állapotot indukálhat (TWENTYMAN 1974, BOYDSTON 1989). A talaj felszínén általában nem csírázik a növény, optimális csírázási mélységnek 1-3 cm adódott (TWENTYMAN 1974), de homoktalajban akár 25 cm

mélységből is életképes csíranövény fejlődhet. A *C. longispinus* terméshozama a tavasszal kelt egyedeknél sokkal magasabb, mint az azonos körülmények között nyáron kelt egyedeké (BOYDSTON 1990). A bolygatott (kultivátorozott) talajokon szignifikánsan magasabb volt a csírázási arány (TWENTYMAN 1974). A hazai átoktüske-állományokat vizsgálva három egymást követő évjáratból származó termések koruknak megfelelően fokozatosan csökkenő csírázási arányt mutattak laboratóriumi körülmények között (sajnos a közleményből nem derül ki, hogy a csíráztatás milyen fényviszonyok között történt), és jobb arányban csíráztak azok a magvak, melyeket a laboratóriumban és nem a szabadföldön teleltettek (SÁROSPATAKY 1957). Szabadföldi megfigyelések szerint a csírázás kezdete és vége a tavasz második felétől őszi elejéig terjedő időszakban hazánkban erősen változó lehet (SÁROSPATAKY 1957, és saját megfigyelések).

A faj termőhelyi igényeinek leginkább a meleg, száraz, laza, meszes homoktalaj felel meg, itt is elsősorban a zavart helyek és nyílt gyepek növénye (UJVÁROSI 1973, SOÓ 1973, SZIGETVÁRI 2000, MOLNÁR 2003). FEKETE szerint az átoktüske a *Festucetum vaginatae* társulásban még kissé gyomként viselkedő, de már részben beépült fajnak tekinthető (FEKETE 1997). BORHIDI szociális magatartástípusa szerint gyomként osztályozza (BORHIDI 1993b). Ugyanakkor kompetitív természetére utal a mezőgazdasági szakirodalom, miszerint elszaporodva képes a legagresszívebb gyomnövényeket is kiszorítani és kiölni (UJVÁROSI 1970). A legelőállatok a szúrós virágzatok megjelenéséig szívesen fogyasztják (SÁROSPATAKY 1957, MCKINNEY – FOWLER 1991).

Hazai nyílt homokgyepi élőhelyen, Fülöpházán mikorrhizáltságát nem mutattuk ki (KOVÁCS – SZIGETVÁRI 2002).

4.2.2. Betyárkóró, *Conyza canadensis* (L.) CRONQ.

A betyárkóró észak-amerikai származású egyéves, viszonylag gyéren elágazó, 20–100 cm magasra növő fészkesvirágzatú növény. A közelmúlt botanikai szakirodalma *Erigeron canadensis* néven említi. Európába a XVII. század közepén került be, feltehetően madarak kitömésére használt kaszattermése révén (PODHAJSKÁ 1991), Magyarország területén már a XVIII. században biztosan jelen volt (PRISZTER 1997). Síkságoktól prealpin élőhelyekig általánosan elterjedt kozmopolitává vált a világon (SOÓ 1970, HOLM et al. 1979, 1995). Hazánkban az ország teljes területén jelen van.

A *Conyza canadensis* nem kifejezetten melegkedvelő növény. Amerikában szántókon és felhagyott szántókon végzett vizsgálatok szerint a faj túlnyomórészt téli egyéves stratégiát követ, azaz a magvak többsége ősszel csírázik és tőlevélrózsával áttelelve következő tavasszal gyors fejlődésre képes (REGEHR – BAZZAZ 1979), ami ezeken az élőhelyeken kompetitív előnyt jelent számára a nyári egyévesekkel szemben (RAYNAL – BAZZAZ 1975, REGEHR – BAZZAZ 1979, TREMMEL – PETERSON 1983, BUHLER – OWEN 1997). A hazai szakirodalom szerint is hasonló csírázási stratégiát folytat vetésekben, de jelentős a tavasszal kelő egyedek aránya is (UJVÁROSI 1973). Az előzőekkel szemben TAMÁS a Budai-hegység leégett fekete fenyvesei helyén végzett vizsgálataiban beszámol olyan helyzetekről, amikor a növény csak tavasszal csírázott (TAMÁS 1999–2000). Az általam vizsgált homokgyepekben a vizsgálatok éveiben elhanyagolható volt az ősszel csírázó egyedek aránya, és a legtöbb egyed a május-júniusi esős időszakban csírázott. Az ellentmondó megfigyelések arra utalnak, hogy a növény igen plasztikusan alkalmazkodik a változatos viszonyokhoz, és sikere nem magyarázható egyszerűen a téli csírázással.

A faj hazánkban elsősorban önmegporzású, apró kaszattermései széjjel terjednek (SOÓ 1970). Amerikai vizsgálatokban *Conyza*-állomány közelében csapdázták a faj propagulumait: a magforrástól 6 m-re négyzetméterenként 12500 termés jutott el, ez a szám a távolsággal erősen csökkent, de még 122 méter távolságra is elérte a 126-ot (REGEHR – BAZZAZ 1979). Az egyedenkénti termésszám kedvező termőhelyen átlagosan 50000, de kivételesen egy egyeden akár 250 000 is lehet (SALISBURY 1964). A növény rövid távú magbankot képez (CSONTOS 2001).

A betyárkóró termőhely szempontjából nem igényes: elsősorban a tápanyagokban, bázisokban gazdag lazább talajokon – homokon különösképpen – érzi jól magát. Cönológiai szempontból gyakorlatilag közömbös, elsődleges jelentősége különféle gyomjellegű és homoki társulásokban van (SOÓ 1970, UJVÁROSI 1973). A hazai botanikai szakirodalom általában a homoki társulásokba már „beépült” fajnak tekinti a betyárkórót (FEKETE 1997). A faj szociális magatartástípusa BORHIDI értékelése alapján agresszív tájidegen kompetitor, azaz természetességi szempontból a legkedvezőtlenebb besorolást kapja (BORHIDI 1993b).

Hazai nyílt homokgyepi élőhelyen, Fülöpházán arbuszkuláris-vezikuláris mikorrhizáltságát mutattuk ki (KOVÁCS – SZIGETVÁRI 2002).

4.2.3. Késeiperje, *Cleistogenes serotina* (L.) KENG.

A késeiperje a többi vizsgált fajjal ellentétben Magyarországon őshonos növény, mindazonáltal jelen tudásunk szerint biogeográfiai szempontból az Alföld flóraidékén (Eupannonicum) idegen, sőt, neofiton volta rendkívül valószínű. A faj elterjedését tekintve kollin-montán (síksági-hegyvidéki) faj, Európában szubmediterrán jellegű elterjedési területtel. Északon Ausztriáig, Csehorszáig, Szlovákiáig terjed, kelet felé Ukrajna, a Krím és a Kaukázus a subsp. *serotina* alfaj areája (HEGI 1935). A magyarországi állományokat kizárólag az említett alfaj alkotja (SOÓ 1973). Hazánkban a késeiperje hegy- és dombvidékeink száraz gyeptársulásainak (puszta- és sziklafüves lejtősztyepek, sziklagyepek) és gyeperdő mozaikjainak társulásalkotó faja, elsősorban meszes alapközeten. Alföldi előfordulásáról először 1954-ben tudósított KÁRPÁTI ZOLTÁN Jakabszállás környékéről (KÁRPÁTI 1954). Vizsgálati területünkön az 1970-es években fedezte fel kisebb állományát FEKETE GÁBOR. A megismert állományok száma 2000-re elérte a kilencet (MOLNÁR 2000a), és azóta is újabb lelőhelyek kerülnek elő, kivétel nélkül a Duna-Tisza köze száraz homoki gyepeiből. Genetikai vizsgálatok, melyekben a középhegységek mellett két alföldi populáció (a jakabszállási és a fülöpházi) szerepelt, igazolta, hogy a jelentős genetikai variabilitással rendelkező középhegységi állományokkal szemben az említett két homoki populációból származó minta ugyanabba az egyetlen genetbe tartozott, ami egyebek mellett (lásd MOLNÁR 2000a) az egy gócpontból való inváziót valószínűsíti. Az alábbi biológiai jellemzők a homoki populációkra vonatkoznak (MOLNÁR EDIT és munkatársai vizsgálatai alapján).

A késeiperje évelő, bokros növekedésű, C₄-es asszimilációs típusú pázsitfűfaj. Középhegységi és alföldi populációi között igen jellegzetes architekturális különbség, hogy míg az előbbiek felálló hajtásúak, az utóbbiak hajtásai kocsikerékszerűen a földön heverők (MOLNÁR et al. 2000). Ez a rendkívül szembetűnő különbség sokakban fölveti (többek szóbeli közlése alapján), hogy a homoki populációk egy másik taxonhoz tartoznak, mindazonáltal a kérdés eldöntésére nincsenek egyértelmű bizonyítékok (MOLNÁR 2000b). A késeiperje terméseinek nagy része kleisztogám virágzataiban keletkezik, de kis arányban kazmogám termések is képződnek. Az átlagos egyedenkénti termésszám Fülöpházán közel négyszáz (MOLNÁR 2000b). A rövid távú termésterjesztésben fontos szerepet játszik a homoki populációk esetén, hogy az elfekvő természetes hajtások az anyanövénytől aránylag nagy távolságra juttatják a magokat (MOLNÁR 2000b), míg a hosszú távú terjesztést az endozoochoria teszi lehetővé (SOÓ 1973). A termések nagy arányban (78-97%) csíráképesek, és legalább 3 évig

(valószínűleg tovább is) megőrzik életképességüket. Szabadszíri körülmények között a csírázás júniusban kezdődik, és hosszan elhúzódik. Kedvező esetben a növények már első évben termést hoznak, de jellemző az is, hogy néhány évre megrekednek a magonc vagy juvenilis stádiumban. A csíranövények igen sűrűn kelnek, de – különösen száraz nyarakon – igen nagy a mortalitási arány közöttük. Ugyanakkor az egyes egyedek maximális élettartama alighanem meghaladja a tíz évet (MOLNÁR 2000b).

A késeiperje inváziós viselkedésével kapcsolatban kvantitatív vizsgálatokat először BAGI ISTVÁN végzett 1990-ben, mikor a fokozottan védett fülöpházi homokterületeken a vegetációtérképezéssel egyidejűleg térképezte a *Cleistogenes serotina* állományait, és a foltok méret- és területeloszlásának alapján tett predikciókat arra nézve, hogy mely társulástípusok a leginkább fenyegetettek az invázióval (BAGI 1997a). A faj 1996-os újratérképezése – bizonyos, a szerző által részletesen elemzett módszertani fenntartásokkal – két fontos eredménnyel járt: Egyrészt kiderült, hogy a területen a késeiperje területfoglalása hat év alatt igen nagymértékű volt (ha a két időpontban készült térkép módszertanát és skálázását – az adott esetben mintegy felső becslésként – azonosnak tekintjük, akkor négyszeres területnövekedést kapunk). Másrészt megerősítette a predikcióval tett eredményeket, amelyek közül a leginkább figyelemre méltó, hogy a késeiperje terjedése a magasabb térszíni természetes élő homokgyepben a leggyorsabb, míg a degradált jellegű egyéves vegetáció inkább ellenálló (BAGI 1997a, 2000). A társulások befogadóképességével kapcsolatban hasonló eredményekre jutott MOLNÁR (2000a), aki az 1995-ös állapot alapján osztályozta vegetációtípusuk szerint a már elfoglalt foltokat. Mindketten megfigyelték, hogy az utak közelsége, és az ebből következő zavarás elősegíti az inváziót (BAGI 1997a, 2000, MOLNÁR 2000a, MOLNÁR et al. 2000). BAGI ISTVÁNNak egy 90×90 m-es területen végzett, 10×10 m-es felvételeken alapuló cönológiai vizsgálatai arra utaltak, hogy a faj idegen elem a homoki vegetációban, amely nem kötődik sem a természetesség, sem a leromlást jelző fajok csoportjához, és negatívan asszociált a nyílt élő homokgyep uralkodó fájával, a *Festuca vaginata*-val (BAGI 1997a). A faj viselkedésével kapcsolatos 0,5×0,5 m-es kvadrátokon alapuló transzektes, valamint nagyobb területre kiterjedő 2×2 m-es cönológiai felvételek ordinációs analízise viszont arra utalt, hogy egyes zavarásra utaló alárendelt fajok nagyobb mennyiségben vannak jelen a késeiperje uralta, de alapján nem degradált növényzetű felvételekben (SZIGETVÁRI 1998, 2000).

Termőhelyi igényei alapján a faj melegkedvelő, szárazságtűrő, mészkedvelő, középhegységeinkben laza, semleges, szelíd humuszos vagy humuszban szegény

sziklás, törmelék-, vályogtalajon, mészkövön, dolomiton, ritkábban andeziten fordul elő (Soó 1973). A homoki populációk talaja tápanyagban igen szegény, kis szervesanyag tartalmú bázikus humuszos vagy futóhomok (BAGI 1997a, SZIGETVÁRI 2000). Szociális magatartástípusa BORHIDI (1993b) kategóriarendszere szerint specialista.

A késeiperje biotikus kölcsönhatásairól keveset tudunk. Hazai nyílt homokgyepi élőhelyen, Fülöpházán arbuszkuláris-vezikuláris mikorrhizáltságát mutattuk ki (KOVÁCS – SZIGETVÁRI 2002).

4.2.4. Parlagfű (űrömlévelű parlagfű), *Ambrosia artemisiifolia* L.

A parlagfű (Asteraceae) Észak-Amerikából származó egyéves, általában 20-150 cm magasra növő, rendszerint dúsán elágazó, terebélyes növény. A korábbi hazai szakirodalom általában *A. elatior* néven említi. A növényt mára a világ minden részére széthurcolták, a mérsékelt és szubtrópusi zónákban minden földrészen eljutott és terjeszkedni kezdett (BÉRES 2003). Európába több ízben behurcolták már a XIX. század folyamán, de tényleges meghonosodásának időpontja nem pontosan ismert (RYBNÍČEK – JÄGER 2001). Hazánkban megtelepedése és az invázió a XX. század első negyedében indult meg déli irányból (PRISZTER 1965, BÉRES – HUNYADI 1991). Tényleges megtelepedését 1922-re datálják (BOROS 1924), de alkalmi megjelenéséről korábbi adatok is vannak. A robbanásszerű terjedés a második világháborút követően vette kezdetét. Ma már gyakorlatilag az egész országban jelen van, első számú gyommá lett (BÉRES – HUNYADI 1991).

Az *Ambrosia artemisiifolia* melegkedvelő egyéves növény, csírázásához hazánkban a talaj felső 5 cm-es rétegének tartósan 6 °C fölé kell emelkednie a csírázás megindulásához (HUNYADI et al. 2000). Szélmegporzású, autogámiára is képes (BASSET – CROMPTON 1975). Termésérleléséhez hosszabb meleg időszak szükséges, ez történetileg hozzájárult ahhoz, hogy kezdetben nem tudott tartósan megtelepedni Európában (HEGI 1979). Magprodukciója magas, növényenként átlagosan 3000, de kivételesen 62 000 is lehet (DICKERSON – SWEET 1971), sőt, Ukrajnából egy 150 000 termést hordozó úgynevezett termős formát is említene (MARYUSHKINA 1986, idézi MIKOLÁŠ 1996). Terjesztőképlete leggyakrabban az egymagvú fészek (BÉRES – HUNYADI 1980, BÉRES 2003). Speciális terjesztési mechanizmusa nincs, Soó (1970) szerint epizoochor. Az eltemetett magvak életképessége rendkívül hosszú lehet: BEAL 1879–1979-es tartamkísérletében 40, DURVEL 1902–1941-es kísérletében 39 év után is számottevő arányban kicsíráztak a magvak (HUNYADI et al. 2000). A magvak nyugalmi

állapota igen összetett, több tényező által szabályozott, csírázás hiányában évről évre ciklikusan ismétlődő endogén- és kényszernyugalmi fázisra oszlik (a csírázás szabályozásáról részletes összefoglalást ad SZIGETVÁRI – BENKŐ 2004 és BÉRES 2003). Általánosságban megállapítható, hogy a fény (eltemetett magvak esetében akár egyetlen rövid fényimpulzus is!, vö. BASKIN – BASKIN 1977, 1980) serkenti a csírázást. A talajfelszínen hazai szabadföldi viszonyok között mégsem tapasztalunk jelentős csírázást (feltehetőleg a gyors kiszáradás miatt), optimális mélységnek a 3 cm adódott, míg 7 cm-nél nagyobb mélységből egyetlen csíranövény sem jutott a felszínre (BÉRES 1981, BÉRES – HUNYADI 1984). Az összetett csírázási viselkedés adaptációs jelentősége valószínűleg a növény pionír zavaráskedvelő stratégiájával magyarázható, ugyanis lehetővé teszi, hogy a talaj bolygatásakor, a vegetáció felnyílásakor behatoló fény hatására nagy mennyiségű mag csírázhasson, ugyanakkor mindig megfelelő méretű magbank maradjon a talajban. Másrészt a másodlagos nyugalom megakadályozza a nyári, már kedvezőtlenebb viszonyok között (szárazság, nagyobb kompetíciós nyomás, rövidebb rendelkezésre álló tenyészidőszak) a csírázást (BAZZAZ 1970). Érdekes módon, míg őshazájában a csírázás a nyár kezdetével lezárul, hazánkban az április–májusi maximum után kisebb intenzitással egész nyáron, többé-kevésbé folyamatosan kelnek a növények (BÉRES – BÍRÓ 1993).

Termőhelyi igényei alapján a parlagfű közömbösnek tekinthető, általában a laza szerkezetű, gyorsan átmelegedő talajokat kedveli, inkább mészkérülő (SOÓ 1970). Rendszerint zavart, nyílt élőhelyeken jelenik meg. A társulásokban betöltött szerepe alapján elsősorban gyomnak tartják (SOÓ 1970), ugyanakkor más gyomfajokkal szembeni kompetitív természetére utal UJVÁROSI (1973), és BORHIDI (1993b) besorolása szerint a parlagfű az agresszív tájidegen kompetitor szociális magatartástípust képviseli. Kompetitív képességeivel kapcsolatban ellentmondásosak az adatok. Az első pár évben uralkodó fajok közül egyes vizsgálatok a legerősebb kompetitornak mutatták: növekedését egyáltalán nem befolyásolták a környezetében levő fajok, viszont ő maga erős negatív hatással volt nem csak az egyévesekre, hanem olyan évelő fajokra is, mint a *Plantago lanceolata*, vagy az *Agropyron repens* (MILLER – WERNER 1987). Más vizsgálatok szerint viszont az ősszel csírázó, ezáltal tavasszal nagyobb előnnyel induló téli egyéves fajok, mint a *Conyza canadensis* és a *Stenactis annua* jelenlétében vegetatív és generatív funkciói erős hátrányt szenvedtek (RAYNAL – BAZZAZ 1975). Eredeti élőhelyén a parlagfű zavart területek, elsősorban felhagyott szántók domináns faja, ahonnan néhány év alatt viaszszorul (RAYNAL – BAZZAZ 1975).

Kelet-Európában végzett vizsgálatok is megerősítették viszonylag gyors (az amerikai esettanulmányokban közölnél valamivel lassabb) kiszorulását másodlagos szukcessziós folyamatokban. (MARYUSHKINA 1991). A hazai homokgyepekben kifejezetten a zavart területeken fordul elő (SZIGETVÁRI 2002a, MOLNÁR 2003). Laboratóriumi körülmények között allelopátiás hatását is kimutatták (BRÜCKNER 1998, BRÜCKNER et al. 2001). Hazánkban számottevő ízeltlábú fogyasztója nincs (BENKŐ 1998), viszont a legelőállatok fogyasztják (JÁVORKA 1943). Magyarországon számos parazita gombáját kimutatták, melyek közül kettő egy-egy alkalommal országszerte tömeges pusztulást is okozott (KISS et al. 2003).

Hazai nyílt homokgyepi élőhelyen, Fülöpházán arbuszkuláris-vezikuláris mikorrhizáltságát mutattuk ki (KOVÁCS – SZIGETVÁRI 2002).

4.2.5. Selyemkóró, *Asclepias syriaca* L.

A selyemkóró (Asclepiadaceae) Észak-Amerika keleti síkságairól származó nagy termetű (80–150 cm) évelő növény, Európában 1629-ben jelent meg, mára a kontinens több országában jelen van, és Ázsiában is meghonosodott (BAGI 1999, 2004). Magyarországon feltehetőleg már 1736–37-ben jelen volt (RÓZSA – NAGY 1997), de biztos adata csak 1855-ből való (PRISZTER 1997). Az 1988-as országos gyomfelvételezés alapján hazánk déli-középső területei a leginkább fertőzöttek, így gyakorlatilag a teljes Duna–Tisza köze (BAGI 1999, 2004), de terjedése – elsősorban laza talajú területeinken – ma is folyik.

Az *Asclepias syriaca* erőteljes klonális terjeszkedésre képes évelő. Megtelepedése esetén vastag, mélyre (általában 10–40 cm-re, de olykor három méternél is mélyebbre) hatoló plagiotróp rizómaszerű gyökérrendszere segítségével kiterjedt klónokat hoz létre (BAGI 1999, BAGI – SZILÁGYI 1996, SZILÁGYI 1996). Generatív szaporodása a hosszabb távú terjedést teszi lehetővé. Tarackgyökerei az élőhelynek megfelelően falanx, illetve gerilla típusú terjeszkedésre is képesek, évi terjedésének sugara akár a három métert is elérheti (BAGI 2004). Rovarmegporzású virágai rossz hatásfokkal termékenyülnek meg, viszont a magvak csírázási aránya igen jó lehet (BAGI 1999, 2004, HORVÁTH 1984). Az egyes tövek magprodukciója termőhelytől függően igen változatos, hazai viszonyok között átlagosan 1058 darabnak adódott (HORVÁTH 1984). Repítőszőrös magjai széllal jól terjednek (PLATT – WEISS 1977). A magvaknak a csírázáshoz megfelelő talajmélységbe (0.5-1 cm – vagy mélyebb) kell jutni, a felszínen nem csíráznak (BAGI 1999, 2004). Természetes körülmények között hazánkban

jellemzően április közepe és május közepe között csírázik (BAGI 1999). Eltemetett magvai éveken át életlépesek maradnak, viszont a talajfelszínen 2–3 év alatt elvesztik csírázóképességüket (BAGI 2004). A talajban tartós magbankot képez (CSONTOS 2001).

A faj számára hazánkban a laza homok- és lösztalajok a legkedvezőbbek (UJVÁROSI 1973, BAGI 1999). Homokon való megtelepedése rendszerint emberi zavaráshoz kötődik: ilyen területeken akadálytalanul terjed, ugyanakkor természetes társulásokban nem sikeres. A zavart társulások regenerációját hosszú időre megakadályozhatja, mivel a degradált állapotot stabilizálja (BAGI 1999, 2004, BAGI – SZILÁGYI 1995, SZILÁGYI 1996). Sűrű állományokban minden más növényt kiszorító egyeduralkodóvá válhat (UJVÁROSI 1973), amiben allelopatikus hatások és az erős árnyékolás is szerepet játszik (BAGI 2004). Szociális magatartástípusa szerint a selyemkóró agresszív tájidegen kompetítorként sorolják be (BORHIDI 1993b). Fogyasztói közül hazánkban az *Aphis nerii* B. D. F. levéltetűfaj és a *Lygaeus equestris* L. poloskafaj kártétele számottevő (BAGI 1999). A legelőállatok nem kedvelik, mégis, ahol eluralkodott a homoki legelőkön, ott a birkák – jobb híján – legelik (HORVÁTH ANDRÁS szóbeli közlése).

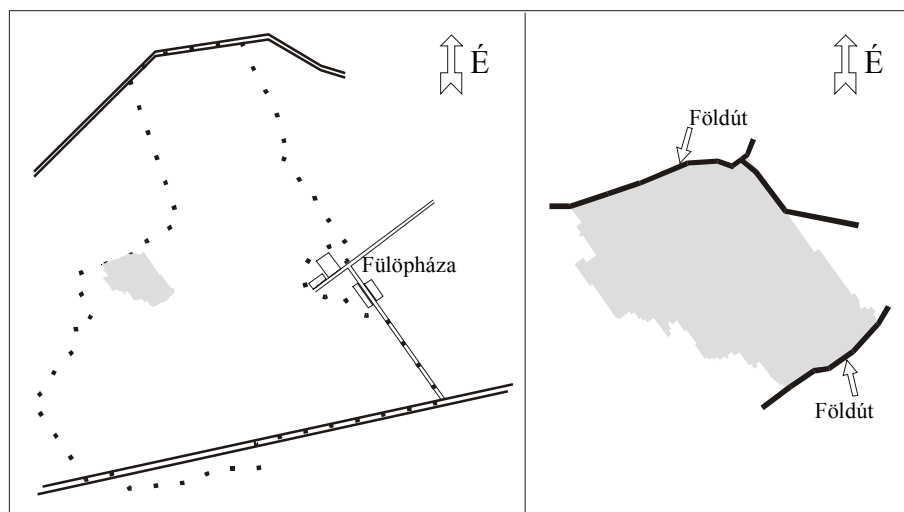
Hazai nyílt homokgyepi élőhelyen, Fülöpházán arbuszkuláris-vezikuláris mikorrhizáltságát mutattuk ki (KOVÁCS – SZIGETVÁRI 2002).

4.3. Az inváziós fajok térképezésének módszerei és feldolgozása

A térképezésre kijelölt terület a vizsgálati terület sashegyi körzetének egy fokozottan védett része, UNESCO bioszféra rezervátum magterület (**2. ábra**), természetközeli állapotú, hosszabb ideje viszonylag érintetlen homokbuckás terület, amelyet nyílt homokgyepi növényzet borít elszórtan kisebb facsoportokkal és cserjékkel.

A terület belsejét jelenleg nagyobb zavarások nem érik, utak nem futnak át rajta. A társulás és az inváziós folyamatok „spontán” dinamikája érvényesül, ugyanakkor a mégis jelentkező külső zavarások nyomai elég jól felismerhetők. Növényzete meglehetősen jól reprezentálja a régió hasonló adottságú és történetű élőhelyeinek aktuális vagy potenciális vegetációját. A térképezésre kijelölt területnek viszonylag éles határai húzhatók: északról egy rendszeresen használt földút és fenyőerdő-telepítés, északkeletről egy ma már nem használt földút, délkeletről ugyancsak rendszeresen

használt földút, délnyugat felől nagyobb összefüggő facsoportok és bálványfások (*Ailanthus altissima*) vonala.



2. ábra. A térképezett terület (szürke árnyalattal jelölt) elhelyezkedése a Kiskunsági Nemzeti Park IV. számú „Fülöpházi buckavidék” területén (határa pontozott vonallal jelölve) belül.

4.3.1. A térképezés módszerei

Négy inváziós faj (*Conyza canadensis*, *Cenchrus incertus*, *Asclepias syriaca*, *Ambrosia artemisiifolia*) elterjedését először 1999 augusztusának elején térképeztem. Az *Asclepias syriaca* állományait az összes ezt követő évben (augusztus-szeptember időszakában) felmértem, a *Cenchrus incertus* elterjedését pedig 2003 szeptemberének elején térképeztem újra. Alaptérképként a Földmérési és Távérzékelési Intézet 1988 májusában készült, kb. 1:3500-as léptékű légifotóját használtam. A térképezés folyamán viszonyítási pontként légifotón jól azonosítható objektumokat (cserjék, fák, utak, eróziós formák) használtam, amelyek a terület egészén természetesen nem fordultak elő egyforma gyakorisággal, ezért az abszolút helymeghatározás nem egyenletes pontosságú. A használt légifelvétel készült és a térképezés közt eltelt több mint tíz évben számos kisebb változás történt a területen, de ezek a használt viszonyítási pontokat csak jelentéktelen mértékben változtatták meg, illetve ezek a változások általában pontosan azonosíthatók és lokalizálhatók voltak.

Az egyes fajok eltérő gyakorisága és térbeli megjelenése miatt az elterjedés elsődleges interpretációja (a prior referencia) nem azonos. A *Conyza canadensis*, *Cenchrus incertus*, és az *Ambrosia artemisiifolia* esetében légifotóról készült

másolatokra egyenként vittem fel a fajok becsült borításértékeit úgy, hogy azok a lehető legjobban illeszkedjenek egy, a területre illesztett képzeletbeli szabályos – tehát a szemmel is látható vegetációs határoktól és a terepi formaviszonyoktól lehetőség szerint függetlenített – rácsra, amelyben az egyes kvadrátok mérete akkora, hogy a lehető legtöbb borításértéket lehessen olvashatóan felírni a terepen a légifotó-másolatra. A térképezés tényleges felbontása tehát a terepi munka során alakult ki. Utólagos elemzés alapján a felvitt borításértékek a terepen kb. 12,5 méter élhosszúságú cellákra vonatkoztathatók. A módszer hasonló BAGI (1997a) módszeréhez, aki 1996-ban többek közt ugyanezen a területen készítette el a késeiperje (*Cleistogenes serotina*) elterjedési térképét, azonban ő a borítási adatokat egy szabálytalan raszterbe illesztette (BAGI 1997a). A használt borításkategóriák az egyes fajok esetében eltérőek: Az általában a cellák méreténél kisebb foltokban megjelenő *Cenchrus incertus* és *Ambrosia artemisiifolia* esetében egy négyértékű ordinális skálát használtam: sűrű állomány (kb. 10% fölötti borítás), ritka állomány: (kb. 1-10% közötti borítás), szórványos előfordulás (0,5% alatti borítás), illetve a faj teljesen hiányzik (0% borítás). A *Conyza canadensis* esetében a lehető legpontosabban igyekeztem megadni az abszolút százalékos borítást. A határozottan diszkrét foltokban (klónosan) megjelenő *Asclepias syriaca* esetében a térképen az állományok középpontját tüntettem fel, a tömegességet pedig a tőszám megadásával tüntettem fel (kiegészítő információként az életképes termést viselő tövek számát és az életképes termések összes számát is megadtam).

4.3.2. A térképi adatok elsődleges feldolgozása

A térképezés során nyert adatokat BAGI ISTVÁN 1990-ben készített, 1:5000 léptékű vegetációtérképével (a térkép mindmáig publikálatlan, az adatokat BAGI ISTVÁN szíves hozzájárulásával vettem igénybe) vettem össze. A továbbiakban az általa alkalmazott társuláselnevezéseket használom: Ennek alapján az évelő nyílt homokpusztagyepnek, a *Festucetum vaginatae* társulásnak, a területen *fumanetosum*, *stipetosum borysthénicae* és *capillatae*, *typicum*, és *salicetosum rosmarinifoliae* szubasszociációi találhatók. A terület másik jellemző vegetációtípusa az egyéves nyílt homokgyep, a *Brometum tectorum* társulás. BAGI ISTVÁN a térképezés során külön kategóriaként elkülönítette a *Cleistogenes serotina* dominálta foltokat is (a továbbiakban *Cleistogenes*-típus). Jóllehet, a *Cleistogenes serotina* elterjedési területe 1990 óta lényegesen megnőtt (BAGI 1997a, 2000), személyes tapasztalatai alapján az általa ténylegesen *uralt* foltok helyzete és kiterjedése lényegesen nem változott.

Az elterjedési térképeket ehhez torzítatlanul kicsinyítettem a vegetációtérkép léptékére (1:5000), egyidejűleg megkeresve a legjobb illeszkedést az azonosítható terepi pontok (utak, fák, stb.) alapján.

Az elfoglalt cellák száma csak a *Conyza canadensis* és a *Cenchrus incertus* 1999-es adatai esetében tette lehetővé a részletes feldolgozást. Ezeknek a fajoknak az elterjedési térképét és a vegetációtérképet egymásra illesztve egyidejűleg táblázatként digitalizáltam egy 3×3 mm-es négyzetekből álló szabályos rács használatával. Így kaptam egyrészt egy elterjedési térképként értelmezett táblázatot, amelynek minden egyes cellája az inváziós faj adott borításértékét tartalmazza vagy –1-es értéket ha az adott cella a térképezési területen kívül esett (azaz a borítás szempontjából nem értelmezhető). A második táblázat egyes cellái a vegetációtérkép kategóriái szerint kaptak értéket 1-től 6-ig, illetve –1-et, ha az adott cella a vegetációtérképen nem volt vegetációtípus szerint értelmezve. A digitalizálás során sokszor óhatatlanul egy négyzetbe a vegetációtérképnek több foltja is beleesett: ilyen esetekben az adott cellában nagyobb területet elfoglaló vegetációtípusnak megfelelő értéket kapta a cella; ha a foltok nagysága szemlátomást egyenlő volt, akkor azt vettem figyelembe, amelyik a kvadrát középpontját elfoglalta.

Az eredményként kapott táblázatok nagysága 91×75 (azaz összesen 6825) cella. A digitalizált vegetációtérkép 4335 értelmezhető cellát tartalmaz, az elterjedési térképnek pedig 3554 cellája kapott értéket az inváziós faj borításának megfelelően. Összesen 3489 cella értelmezhető mindkét kritérium szerint, a további számításoknál ezeket a kvadrátokat vettem figyelembe. A továbbiakban „teljes terület” megnevezéssel ezeknek a celláknak az összességét fogom illetni. A *Conyza canadensis* esetében a szomszéd cellák hatásának vizsgálatokor (ld. később) felhasználtam az ezen kívül eső területnek a vonatkozó információtartalmát is.

A betyárkóró borítási adatait a további feldolgozáshoz kategóriákba soroltam. Feltételeztem, hogy a borítási adatok gyakorisága a kisebbtől a nagyobb értékek felé haladva többé-kevésbé monoton módon változik. A terepi adatok gyakorisági eloszlása viszont nem ilyen volt: bizonyos (pl. kerek, 5-re végződő) értékek kitüntetett gyakorisággal szerepeltek, a köztes értékekből pedig sokkal kevesebb volt. Ennek nyilvánvaló oka részben a saját szubjektivitásom (bizonyos számértékek iránti „elfogultság”), továbbá a nagyszámú, rutinszerűen felvételezett, nem határozott körvonalú kvadrát becslése során a százalékos érték megadása szükségszerűen pontatlan. A becslés abszolút pontossága a kisebb borítási értékektől a nagyobbak felé

haladva csökken. Annak érdekében, hogy a létrehozandó borítási kategóriák információtartalma a lehető legnagyobb legyen, igyekeztem mindezeket a tényezőket figyelembe venni. Ezek alapján a következő felosztást tartottam a legjobbnak:

Hét borítási kategóriát hoztam létre: 0: $\leq 0.1\%$ (a 0.1 itt a + jellel jelölt jelentéktelen előfordulásokat jelzi), 1: $0.1\% < \text{és} < 1\%$, 2: $1\% \leq \text{és} < 2\%$, 3: $2\% \leq \text{és} < 5\%$, 4: $5\% \leq \text{és} < 10\%$, 5: $10\% \leq \text{és} < 20\%$, 6: $20\% \leq \text{és} < 40\%$, 7: $40\% \leq$ a *Conyza canadensis* borítása. Ez a skála közel logaritmikus jellegű, így képes kifejezni a becslés pontosságának változását a magasabb értékek felé haladva. A kategóriákat rendezve monoton eloszlást kapunk. Ökológiai szempontból magyarázva ezt a skálát az a megfontolás támaszthatja alá, hogy sokkal nagyobb az indikációs értéke annak, ha egy 1%-os és egy 5%-os cella között találunk 4%-nyi borításkülönbséget (ami ötszörös növekedést jelent) mint ha ugyanezt egy mondjuk 31 és egy 35% százalékos borítású cella közt tapasztaljuk (ami csupán 1,13-szoros növekedést jelent). Indokolt tehát a skálát a kisebb értékek tartományában érzékenyebbé tenni.

4.3.3. A térképi adatok statisztikai analízise

A fenti módon feldolgozott adatok alapján kiszámítható, hogy a betyárkóró az egyes vegetációtípusokban (azok 1990-es besorolása szerint) milyen mértékben és milyen borítással terjedt el. A vegetációtípusokban a *Conyza canadensis* illetve a *Cenchrus incertus* eltérő mértékű elterjedésének (a cellákon belüli borítást figyelmen kívül hagyva) statisztikai tesztelésére illeszkedésvizsgálatot végeztem. A nullhipotézis alapján az adott faj az egyes vegetációtípusokban olyan arányban terjedt el, amilyen azok kiterjedésének aránya a digitalizált vegetációtérképen. Az elméleti eloszlás tehát a következők szerint számítható:

$$n_i = N \frac{a_i}{K},$$

ahol n_i az i -edik vegetációtípusban a faj várható elméleti gyakorisága, a_i az i -edik vegetációtípusba sorolt cellák száma az értelmezési tartományban, N az özőnfajt tartalmazó összes kvadrátok (tapasztalt) száma az értelmezési tartományban, K az összes vegetációtípus celláinak összes száma az értelmezési tartományban (jelen esetben $K=3489$). A fentiekből adódóan:

$$N = \sum_{i=1}^k n_i \text{ és } K = \sum_{i=1}^k a_i,$$

ahol k a vegetációtípusok (kategóriák) összes száma, jelen esetben $k=6$. Az illeszkedésvizsgálathoz G-próbát használtam (SZÉKELY 1995).

A *Conyza canadensis* esetében az egyes vegetációtípusok széli hatásoktól mentes ellenállóképességének megállapítására kiválogattam minden egyes típusra azokat a cellákat, amelyeket minden oldalról (az élek vagy sarkok mentén) azonos (saját) típusú társulás vesz körül. Ezekben a cellákban is megállapítottam a *Conyza* előfordulási gyakoriságát.

Annak detektálására, hogy a *Conyza* borítása egy adott társulástípusban függ-e attól, hogy milyen más vegetációtípussal érintkezik, az egymással közvetlenül szomszédos (az élek vagy a sarkok mentén) kvadrátokat vizsgáltam a következőképpen: Kiválogatási feltételként megadtam egy adott vegetációtípust (továbbiakban: „szomszédos cella” vegetációtípusa), és megkerestem azokat a cellákat (továbbiakban: „központi cella”) amelyek élük vagy sarkuk mentén határosak voltak legalább egy szomszédos cellával, és kiszámoltam, hogy ezeknek a központi celláknak mekkora részében van jelen a *Conyza*, illetve, hogy mekkora az átlagos borítása (a 0% borítású cellákat figyelmen kívül hagyva). Ezt elvégeztem központi és szomszédos cella tekintetében is minden vegetációtípusra, így egy $k \times k$ nagyságú mátrixot kaptam végeredményként. Sajnos a számos szóba jöhető interakciós tényező (egy-egy cellát többféle típusú vegetáció is körülvesz) és az igen eltérő tényleges frekvenciaadatok miatt (vö. **I. melléklet**) az adatok korrekt statisztikai elemzésére a vonatkozó szakirodalom tüzetes áttekintése után sem találtam módot, így a szomszédság hatására vonatkozó következtetések csak tapogatózó jellegűek.

4.4. Egyes özönfajállományok vizsgálata

4.4.1. A mintavételi állományok

Az egyes állományok mintavételezését 2000-2002 között végeztem. A kiválasztott három özönfaj (*Asclepias syriaca*, *Cenchrus incertus*, *Cleistogenes serotina*) olyan állományait igyekeztem megmintázni, amelyek – előzetes ismereteink és az aktuális terepi tapasztalat alapján – megfelelően és minél teljesebben reprezentálják az invázójuk által érintett homoki növényzeti típusokat. A három faj preferenciája az egyes homoki társulástípusokban és dinamikai állapotokban eltérő (amit a térképezéses vizsgálatok és az előzetes szakirodalmi információk mellett a

mintavételi állományok kijelöléséhez szükséges nagyobb területet érintő terepbejárások is megerősítettek). A felvételi helyek kijelölésénél arra törekedtem, hogy a leginkább jellemző típusok minél nagyobb variációját fogjam át; ebből következően a három faj esetében a kijelölés szempontjai kissé eltérnek.

Az állományoknak felvételezés szempontjából az alábbi feltételeknek kellett megfelelniük: 1) megfelelő méretű legyen, tehát le lehessen benne fektetni egy kb. 50 m hosszú önmagába záródó lineát, 2) vegetáció szempontjából (klasszikus cönológiai tekintetben) homomorfnak legyen tekinthető.

A *Cleistogenes serotina* esetében felvételezhető méretű állományok a nyílt homokgyep különböző típusaiban fordultak elő, egyértelműen pionír helyzetben (pl. felhagyott szántókon vagy mozgó homokfelszínen) nem. Igyekeztem mindazokat az általa – legalábbis részben – dominált növényzeti típusokat megkeresni, amelyekben megfelelően felismerhetők fajösszetételükben az eredeti jellemző homoki vegetációtípusok vagy esetleg azoktól eltérő, de egyedi és jól elhatárolható típusként jelentkeznek. A tipizálásnál azokat a homoki asszociációkat és szubasszociációkat vettem alapul, amelyeket a terület vegetációtérképezésekor BAGI használt és a késeiperje terjedésével kapcsolatosan mint valamilyen mértékben beengedő típusokként értékelt (vö. BAGI 1997a, 2000). Feltételeztem, hogy ezek a *Cleistogenes* jelenlétében is azonosíthatóak. A fenti feltételeknek megfelelően összesen hat típust különítettem el, és tíz állományt felvételeztem. Mindegyik típusból igyekeztem ismétlést készíteni, ha találtam ilyen foltot és az megfelelő méretű volt. Arra nézve, hogy az adott állományok milyen eredetűek, korúak, szukcesszionális állapotúak, nem tettem előzetes megállapításokat. Két típusból csak egy területen találtam felvételezhető állományt. A mintavétel 2000 júniusában történt. A típusok, illetve a mintavételi állományok a következők:

- naprózsás (*Fumana procumbens* kodominancia), két állományban (1. és 3. körzet), a továbbiakban CLFP1 és CLFP3. A Festucetum vaginatae társulás *fumanetosum procumbentis* szubasszociációjának feleltettem meg.
- Magyar csenkeszes (*Festuca vaginata* kodominancia), két állományban (1. és 3. körzet), a továbbiakban CLFV1 és CLFV3. A Festucetum vaginatae társulás *typicum* szubasszociációjának feleltettem meg.
- vadrozsos (*Secale sylvestre* kodominancia), két állományban (1. és 3. körzet), a továbbiakban CLSS1 és CLSS3. A Brometum tectorum társulás *secaletosum* szubasszociációjának feleltettem meg.

- árvalányhajas (*Stipa borysthena* kodominancia), egy állományban (2. körzet), a továbbiakban CLSB2. A *Festucetum vaginatae* társulás *stipetosum borysthena* szubasszociációjának feleltetem meg.
- késeiperjés (*Cleistogenes serotina* dominancia, más kodomináns faj nincs), két állományban (1. és 2. körzet), a továbbiakban CLCL1 és CLCL2. Nincs megfelelője az irodalomban.
- gumós perjés (fajszegény gyep *Cleistogenes serotina* dominanciával, *Poa bulbosa* kodominanciával és sok zuzmóval), egy állományban (3. körzet), a továbbiakban CLPB3. Nincs megfelelője az irodalomban.

A foltok kiválasztásánál és elnevezésénél elsősorban a kodomináns faj (tehát általában a fenti asszociációk és szubasszociációk diagnosztikus értékű domináns fajának) a terepen látott abszolút mennyisége döntött, nem a késeiperjéé. Ebből adódóan a *Cleistogenes* abszolút mennyisége nem okvetlenül a CLCL állományokban a legnagyobb (vö. **II. melléklet**).

A CLFP3, CLSS3, CLPB3 mintavételi helyek egyetlen igen nagy kiterjedésű késeiperjés állomány részei voltak. A többi minta egymással nem összefüggő foltokban helyezkedett el. Korábbi elterjedési térképek alapján (BAGI 1997a, 2000) a CLFP1, CLFV1, CLSS1, CLCL1 és CLSB2 mintavételi helyeken már 1990-ben és 1996-ban is állományalkotó volt a *Cleistogenes*. A többi foltról nincs ilyen jellegű információnk.

A *Cenchrus incertus* legnagyobb állományai felhagyott szántókon, nyílt homokfelszíneken, földutakon jellemzőek, de részben előfordul a bolygatott (legeltetett, taposott) évelő és az egyéves homokgyepekben is (SZIGETVÁRI 2002a). A felvételi helyek kiválasztásánál az elsődleges szempont az volt, hogy a pionír állapotú, és az érett, fajgazdag gyepek különböző típusaival is képviseljük a faj állományait. Amint a mintavétel egymást követő éveiben kiderült, a természetközeli gyepekben található állományok zavarás hiányában gyorsan eltűnnek, ezért ilyen típusú felvételtől keveset sikerült készíteni. A mintavétel 2001 és 2002 augusztusának végén történt. Az állományok a következők:

- CIAS: pionír állomány felhagyott szántón (az 1. körzet szomszédságában), amelyben az *Asclepias syriaca* is gyakori (ez utóbbi faj CIAS felvételével azonos!). Mellettük az egyéves homoki gyep fajtái (*Bromus tectorum*, *Secale sylvestre*) gyakoriak.

- CICY: pionír állomány felhagyott szántón (az 1. körzet szomszédságában). A *Cenchrus* mellett a *Cynodon dactylon* az uralkodó faj.
- CICI: pionír állomány egy mesterségesen fenntartott mozgó homokbuckának látogatók által erősen taposott felső peremén (a 2. körzetben). Igen fajszegény, az évelő gyepek egyes fajai (*Koeleria glauca*, *Artemisia campestris*, *Corispermum spp.*) jellemzőek.
- CISE: földúthoz közeli legeltetett, egyéves nyílt homokgyepről emlékeztető állomány (az 1. körzet szomszédságában), melyben elsősorban az alárendelt homoki generalisták (*Bassia laniflora*, *Polygonum arenarium*, *Corispermum nitidum*) szaporodtak el, de gyakori a *Secale sylvestre* és a *Tortula ruralis* moha.
- CIFS: legeltetett, bolygatott évelő gyepek (az 1. körzetben), melyben a *Festuca vaginata* és a *Stipa borysthénica* kb. egyforma arányban dominálnak.
- CISF: legeltetett, bolygatott évelő gyepek (az 1. körzetben), melyben a *Stipa borysthénica*, és kisebb arányban a *Festuca vaginata* dominálnak.

Az *Asclepias syriaca* legnagyobb állományai a területen a hosszabb-rövidebb ideje felhagyott szántókon találhatók, amelyek a gyepek regenerációjának különböző fázisait képviselik. A természetközeli gyepeken belül számos kisebb, általában nem felvételezhető állomány fordul elő. A felvételi helyek kijelölésénél a frissen felhagyott szántók állományaitól az egészen fajgazdag nyílt homokgyepig igyekeztem lehetőleg folyamatosan felölelni a regeneráció stádiumait. A fajjal kapcsolatos szakirodalmi információk alapján (ld. 4.2.5.) feltételeztem, hogy a selyemkóró nagyobb állományai természetközeli gyepekben korábbi degradált stádiumok regenerációjával, és nem az *Asclepias* utólagos betelepülésével alakultak ki. A mintavétel 2001 és 2002 augusztusának végén történt. Az állományok a következők:

- CIAS: pionír állomány felhagyott szántón (az 1. körzet szomszédságában), amelyben az *Cenchrus incertus* állományalkotó (ez utóbbi faj CIAS felvételével azonos!). Melletük az egyéves homoki gyepek fajai (*Bromus tectorum*, *Secale sylvestre*) gyakoriak.
- ASAS: felhagyott szántón kialakult sűrű, magas állomány (a 2. körzet szomszédságában), ahol a felső gyepszintben a selyemkóró egyeduralkodó. Az alsó szintben a *Secale sylvestre* és egyéves fajok dominálnak.

- ASSE: egykori tanyahely közelében, régebben felhagyott szántón kialakult egyéves nyílt homokgyepi állomány (a 2. körzet szomszédságában), ahol a selyemkóró ritkásabb állású.
- ASSS: tanyahely közelében levő, feltehetőleg egykor beszántott területen levő fajgazdag gyep (az 1. körzet szomszédságában), amelyben a *Stipa borysthénica* uralkodik, de magas az egyéves gyepre jellemző fajok (elsősorban a *Secale sylvestre*) aránya is, a selyemkóró ritkás.
- ASSF: ismeretlen eredetű, fajgazdag évelő homokgyepi állomány (az 1. körzet szomszédságában), amelyben a *Stipa borysthénica* és a *Festuca vaginata* uralkodnak, a selyemkóró ritkás.
- ASFT: tanyahely közelében levő, feltehetőleg egykor beszántott területen levő fajgazdag évelő homokgyep (az 1. körzet szomszédságában), amelyben a *Festuca vaginata* uralkodik, a selyemkóró ritkás és részben letörpült.
- ASFD: tanyahely közelében levő, feltehetőleg egykor beszántott területen levő fajgazdag évelő homokgyep (az 1. körzet szomszédságában), amelyben a *Festuca vaginata* uralkodik, a selyemkóró ritkás és túlnyomórészt letörpült.

4.4.2. A mintavételi módszer

Mikrocönológiai vizsgálatokhoz homokgyepekben már sikerrel alkalmazott mintavételi eljárást követtem (BARTHA – KERTÉSZ 1998): az egyes állományokban egy 1030 darab (néhány állományban tévedésből 1020 vagy 1040) 5×5 cm-es, egymással szomszédos négyzetekből álló önmagába záródó lineát fektettem le. A linea elhelyezésénél elvileg a kör alakra törekedtem, azonban az állományok nagysága és alakja általában szabálytalan elrendezésre kényszerített. Az 5×5 cm-es mikrokvadrátokban följegyeztem a jelenlevő és elkülöníthető virágos és virágtalan növényfajok jelenlétét és a következő állapotjellemzőiket: a kvadrátban gyökerező vagy belógó, élő vagy holt, kifejlett vagy csíranövény. Az egyes állományokban három-három 4×4, esetenként 8×2 m-es cönológiai felvételt is készítettem, ezek elemzésétől azonban a jelen dolgozatban eltekintek, mivel a lineákból nyert frekvenciaadatok hasonló módon interpretálhatók.

4.2.3. Az adatok texturális és cönológiai szempontú feldolgozása

Az állományok cönológiai karakterét és összefüggéseit a mikrocönológiai felvételekből nyert relatív frekvenciaadatok felhasználásával jellemeztem. A frekvenciaadatokat az egyes száras növényfajokra a következőképpen számoltam ki: minden egyes fajnál összevontam a gyökerező és belógó élő előfordulások számát, tekintet nélkül arra, hogy kifejlett, vagy csíranövényről van szó. A tavaszi aszpektus fajainál, tekintettel a nyári mintavételi időpontra, a frekvenciaadatok kiszámításához a holt előfordulásokat vettem figyelembe. A kriptogámok esetében, bár terepen igyekeztem az egyes fajokat megkülönböztetni, a határozás bizonytalansága miatt a zuzmó-, illetve mohafaj előfordulásokat összevontam. Az előbbi módon nyert frekvenciákat elosztva az adott lineára vonatkozó mikrokvadrátok számával kaptam meg a későbbi számításokban használt relatív frekvenciaadatokat.

A felvételek egymáshoz való hasonlóságát és esetleges kapcsolatait sokváltozós módszerekkel elemeztem. A számítások során a triviális végeredményt elkerülendő nem vettem figyelembe a vizsgált három inváziós faj (*Asclepias syriaca*, *Cenchrus incertus*, *Cleistogenes serotina*) relatív frekvenciáját. A többi fajok gyakoriságát figyelembe véve hierarchikus klasszifikációt végeztem euklidészi távolságfüggvény és WARD-féle fúziós algoritmus – eltérés-négyzetösszeg-növekedést minimalizáló módszer – alkalmazásával (PODANI 1997). Az utóbbi algoritmus a tapasztalatok alapján (pl. LÁJER 1997) jól reprodukálja a felvételek hagyományos cönológiai osztályozását. A felvételek ordinációját – ugyancsak az inváziós fajok figyelembe vétele nélkül – kétféle módon végeztem el. Az első esetben csupán a fajok prezenciaviszonyait vettem figyelembe (azaz a tömegességet nem). Második esetben a relatív frekvenciaadatok arkusz-színusz transzformált értékeit használtam fel. Az alkalmazott távolságfüggvény az euklidészi távolság, az ordinációs eljárás a főkoordináta módszer (PCoA) volt (PODANI 1997). A sokváltozós módszerek kiszámításához a SYN-TAX 2000 programcsomagot használtam (PODANI 2001).

4.2.4. Mikrocönológiai szempontú feldolgozás

Az állományok belső térbeli mintázatait a JUHÁSZ-NAGY PÁL által kifejlesztett módszertan és függvénycsalád (JUHÁSZ-NAGY 1980, 1984, JUHÁSZ-NAGY - PODANI 1983) – a továbbiakban: JNP-függvények – felhasználásával elemeztem. A jelen értekezésben a JNP-függvények közül a társulás egészét jellemző ún. szünkrétikus függvények csoportjából a florális diverzitás (FD) és az asszociátum (Ass) terepi

mintából számolt becslését veszem alapul. A FD terepi értéke a mintában az adott kvadrátnagyságnál előforduló fajkombinációk gyakoriság-eloszlásából számolt Shannon-diverzitás. Az Ass a társuláson belül megjelenő intra- és interpopulációs térbeli asszociáltságok társulásszintű eredője. Értéke úgy adódik, hogy kiszámoljuk a florális diverzitásnak az adott fajszám és abundanciaviszonyok mellett elméletileg lehetséges – a fajok teljes függetlensége esetén adódó – maximális értékét, az ún. lokális disztingváltságot (amely a fajok egyedi mintázatait kifejező lokális entrópiák összegeként adható meg), és ebből kivonjuk a ténylegesen mért florális diverzitást (FD)-t. Tehát az Ass azokra a kényszerekre utal, amelyek miatt az elméletileg lehetséges összes fajkombináció közül sok nem valósul meg. Ha ilyenek nincsenek, az Ass értéke nulla. Ezek a kényszerek három fő komponensből adódhatnak (BARTHA – KERTÉSZ 1998): (1) interspecifikus kölcsönhatásokból, (2) intraspecifikus kölcsönhatásokból, (3) texturális kényszerekből, vagyis abból, hogy a fajok végesen nagy kiterjedésűek, és az abundanciák végesen kicsik egy véges méretű mintában és ez korlátozza kombinálódási lehetőségüket az elméleti (folytonos skálán értelmezett valószínűségekkel számoló) esethez képest. Az első kettő egymástól nem független, együttesen alkotják a strukturális kényszereket. A különböző kényszerek hatásának szétválasztására különféle nullmodellekhez – random referenciákhoz – viszonyíthatók a terepi adatokból becsült JNP-függvényértékek (BARTHA - KERTÉSZ 1998, HORVÁTH 1998): A texturális kényszerek leválasztásához az ún. teljes randomizáció az alkalmas módszer, mikoris az összes faj összes előfordulási adatát a linea mentén véletlenszerűen szétszórjuk. Az inter- és intrapopulációs kényszerek szétválasztásához az ún. random eltolás (random shift) módszere (PALMER - VAN MAAREL 1995) alkalmazható, amelyben az egyes fajok egyedi términtházatait meghagyva egymás mellett random módon elcsúsztatjuk őket a linea mentén. Az adott mintára specifikus random referenciákból megfelelően nagy számút legyártva Monte-Carlo módszerrel a hagyományos statisztikai módszerekkel azonos módon vizsgálhatjuk a JNP-függvény-értékek eltéréseinek szignifikanciáját az adott nullmodellől. A jelen vizsgálathoz mind a teljes randomizáció, mind a random eltolás módszerét alkalmaztam. A randomizációk száma minden esetben 2000 volt, ami a 0,01-es szignifikanciaszint alkalmazásánál már kielégítő (MANLY 1997).

A teljes társulás szerveződésére vonatkozó szünkrétikus függvények mellett az egyes fajok térbeli meghatározottságára vonatkozó úgynevezett diakrétikus függvények közül a teljes asszociáltság (TAss) terepi becsléséhasználtam fel. A teljes asszociáltság

egy-egy populációra jellemző érték; intuitív értelmezése úgy adható meg, mint annak az összesített értéke, hogy mennyire asszociálódik az adott populáció a társulás többi populációjához, azaz entrópiájának mekkora része jósolható meg a többi populáció által képviselt térbeli információ ismeretében. Tekintettel arra, hogy a TAss a vizsgált populáció entrópiájától is függ, kiszámítottam a teljes asszociáltság és az entrópia hányadosát (TAss/H) is.

A JNP-függvények értékeit az elsődleges, 5×5 cm-es kvadrátok (cellák) adatainak hosszirányú összevonása révén több különböző kvadrátméretre kiszámítottam. A vizsgált kvadrátméretek alapvetően az elemi cellaméret szukcesszív megduplázódásával adódnak: rendre 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256 cella hosszúságúak. A finomabb felbontás érdekében további skálapontokat is beillesztettem az előbbi skálapontok 1,5- szörösénél (azaz 3, 6, 12, 24, 48, 96, 192, és 384-es cellaszámnál). A térsorozat így is megközelítőleg hatványfüggvény szerint halad. Minden térsorozati lépésben ún. teljes mintavételt (BARTHA et al. 1998, HORVÁTH 1998) alkalmaztam, azaz minden lehetséges pozícióból elvégeztem az elemi kvadrátoknak az adott lépésnek megfelelő összevonását. A hosszanti összevonással kapott kvadrátok tehát átfedőek, és a linea cirkularitása miatt számuk minden térsorozati lépésben azonos az elemi 5×5 cm-es cellák számával.

Az állományok viselkedését a térsorozat egésze jellemzi, azonban egyszerű összehasonlításukhoz a JNP-függvények értékeinek a térsorozat egészében mutatott globális maximuma, valamint a maximumhoz tartozó térlépték nagysága, mint jellemzők emelhetők ki (JUHÁSZ-NAGY 1980, BARTHA – CZÁRÁN – PODANI 1998). Tehát a következőkben az aAss jelenti azt a kvadrátnagyságot, ahol Ass_{max} , az adott állomány maximális asszociátuma mérhető, és aFD az a kvadrátnagyság, ahol FD_{max} , a florális diverzitás állományra jellemző maximuma van. Az inváziós fajokra vonatkozó teljes asszociáltságot (TAss) ugyancsak a függvény maximális értékénél vettem figyelembe. A teljes asszociáltság és a faj entrópiájának hányadosát a növény közvetlen (egyedi) környezetére vonatkozó térbeli meghatározottság jellemzésére használtam, ezért ezt az értéket a legkisebb (5 cm-es) értékre adom meg.

A JNP-függvények számításánál a száras növényeket fajonként vettem figyelembe (mind a gyökerező, mind a belógó előfordulásokat), a kritogámokat összevontam az egységes zuzmó illetve moha kategóriába. A holt előfordulásokat csak a tavaszi aszpektus fajainál vettem figyelembe. Ezekről a kórókról feltételeztem, hogy a mintavétel évéből származnak. Minthogy a számításoknál az alacsony frekvenciájú

fajok a JNP-függvények becslését torzítják, műtermékeket okoznak (TÓTHMÉRÉSZ – ERDEI 1992), csak az 1,5%-nál nagyobb relatív gyakoriságú fajokat vettem figyelembe.

A páros asszociáltságokat az 1,5 %-nál nagyobb relatív gyakoriságú fajok kettőseire számítottam ki. Referenciaként random eltolást alkalmaztam. Az asszociáltság irányát (pozitív vagy negatív) a Monte-Carlo szimulációból adódó véletlen elváráshoz képest állapítottam meg (BARTHA - KERTÉSZ 1998). Tekintettel arra, hogy az asszociáltsági viszonyok megállapításánál az volt az elsődleges célom, hogy az özönfajok közvetlen környezetükkel való kölcsönhatását értékeljem, a páros asszociáltságokat csak 40 cm-ig vettem figyelembe. Ennek az önkényes határértéknek a megadásához egy korábbi, a fajok méreteloszlását is figyelembe vevő vizsgálat (SZIGETVÁRI 2002b) tapasztalatait vettem figyelembe, amely szerint a 40 cm-es határ a méreteloszlásból becsült közvetlen szomszédság legfelső határának volt tekinthető a homokgyepi fajok esetében. A megadott határon belül 0,01-es és 0,05-ös szignifikanciaszintnél (2000 random szimuláció alapján, random eltolás alkalmazásával) összeadtam azoknak a fajoknak a számát (külön a száraz növényfajokra illetve a kriptogámokra), amelyekkel szignifikáns asszociáltságot mutatott a vizsgált özönnövény. Az összegzést a pozitív és a negatív asszociáltságokra külön végeztem el.

A JNP-függvények és a páros asszociáltságok kiszámításához az INFOTHEM programot (HORVÁTH 1998) használtam.

5. EREDMÉNYEK

5.1. A térképezéses vizsgálatok eredményei

5.1.1. A *Conyza canadensis* elterjedésének jellegzetességei és dinamikája

A betyárkóró legnagyobb borítású foltjai jellemzően a buckamélyi társulások *Brometum tectorum*-mal érintkező elgyomosodott részein, azok peremén, nagyobb facsoportok közelében helyezkedtek el 1999-ben. Az utak és azok pereme nem különösebben érintett (**3. ábra**). A délkeleti, magasabb térszínű területeken kevesebb *Conyza*-dominálta folt van. A betyárkóró alacsonyabb dominanciájú előfordulásai szemlátomást a nagyobb borítású foltok, mint centrumok körül alakulnak ki, ezektől független, távolabbi nagyobb populáció alig alakul ki (**3. ábra**). A következő években a faj mennyisége a vizsgált területen erősen változó képet mutatott. Az erősen aszályos 2000-as évben szinte teljesen eltűnt, és 2001-ben és 2002-ben is szemlátomást ritkább volt, mint 1999-ben. A megismételt térképezés tervezett évében, 2003-ban – feltehetőleg összefüggésben a példátlanul aszályos időjárással – mennyisége újfent a detektálhatóság határa alá csökkent.

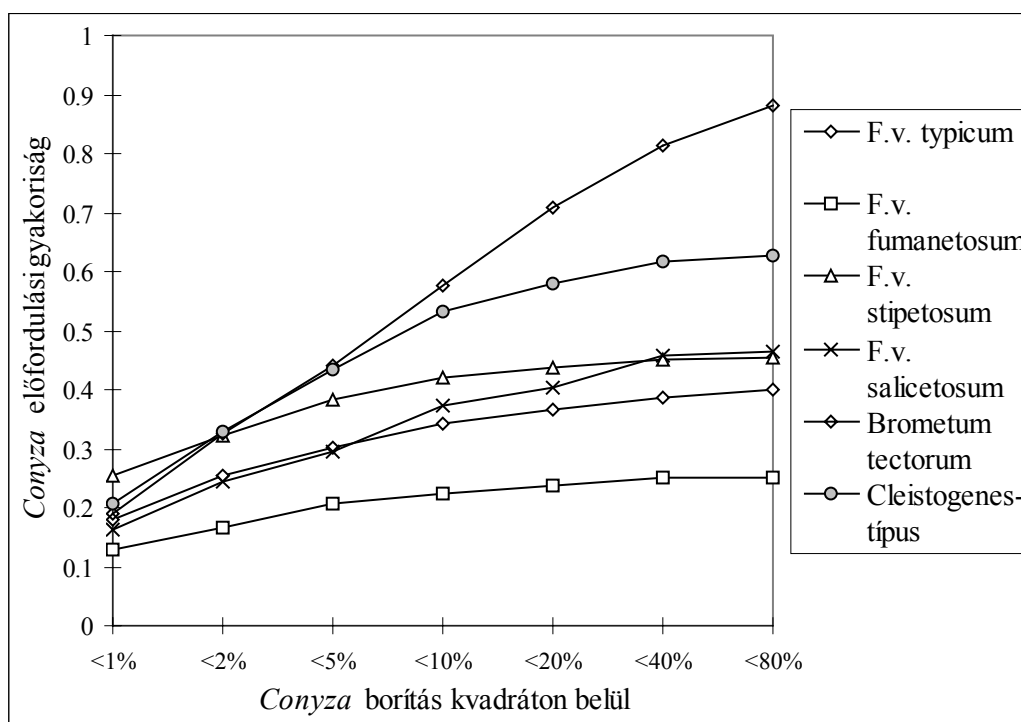
A betyárkóró jelenlétét 1999-ben a vizsgált 3489 cellából 1530-ban detektáltam, azaz a terület 43,85 százalékán. Az egyes vegetációtípusokban a faj nem egyforma valószínűséggel fordul elő (G-próba: $G=202,65$; $p<<0,001$, $df=5$, lásd **1. táblázat**). A *Brometum tectorum* társulásban a betyárkóró mintegy kétszer olyan gyakran fordul elő, mint a területtel arányos eloszlás esetén várnánk, emellett a *Cleistogenes*-dominálta állományokban is magasabb a várhatónál a gyakorisága. A *Festucetum vaginatae stipetosum*-ában és *salicetosum*-ában az elméleti és a tapasztalt érték alig különbözik. A *fumanetosum szubasszociáció*-ban viszont lényegesen ritkább a *Conyza* előfordulása, mint várnánk, és ilyen tendencia érzékelhető a *typicum szubasszociáció*-ban is (**1. táblázat**).

A *Conyza canadensis* borításának eloszlása szintén különbözik az egyes társulástípusokban. A faj elterjedtségét az egyes vegetációtípusokban – azok teljes területéhez viszonyított arányként kifejezve – borítási kategóriánként kumulatívan ábrázoltam (**4. ábra**). Látható, hogy a legtöbb vegetációtípus telítődésbe fut, azaz a magasabb borítási kategóriák gyakorisága egyre kisebb bennük, míg a *Brometum tectorum*-ban szinte lineáris az emelkedés a nagy borítású cellák gyakorisága miatt.

3. ábra A *Conyza canadensis* elterjedése és borítása a vizsgálati területen 1999-ben.

1. táblázat. A megkülönböztetett vegetációtípusok megoszlása a vizsgálati területen és a *Conyza canadensis* tapasztalt és várható gyakorisága ezekben.

Vegetációtípus	Összes kvadrátok	Terület (%)	Conyza gyakoriság		
			Tapasztalt	%	Várható
F. vag. typicum	1718	49.24	649	37.78	753
F. vag. fumanetosum	495	14.19	117	23.64	217
F. vag. stipetosum	240	6.88	106	44.17	105
F. vag. salictosum	414	11.86	188	45.41	182
Brometum tectorum	349	10.00	305	87.39	153
Cleistogenes-típus	273	7.82	165	60.44	120
Összesen	3489	100.00	1530	43.85	1530

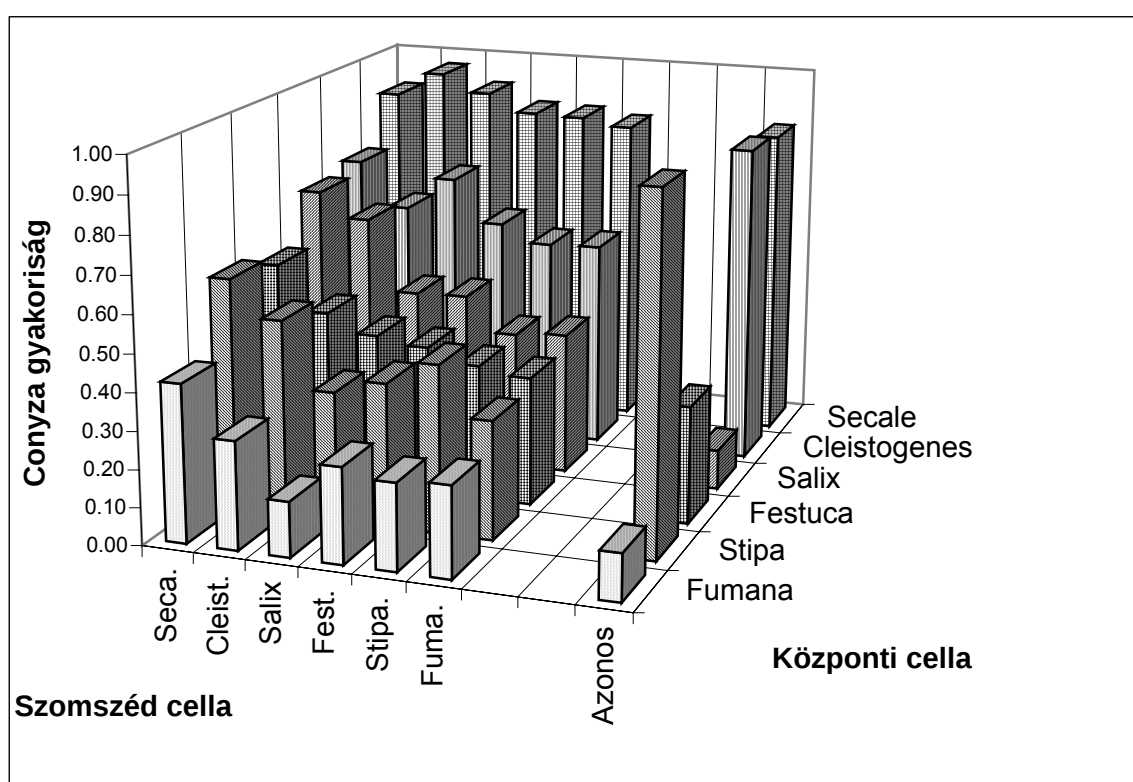


4. ábra. A *Conyza canadensis* különböző borítású kvadrátjainak kumulatív eloszlása az egyes vegetációtípusokban.

A Festucetum vaginate salictosumában a közepes és magasabb kategóriáknál egy-egy ugrás tapasztalható. A *Cleistogenes*-típusban a 10% és 1% közötti borítási kategóriák részesedése kiemelkedően magas. A legellenállóbb minden tekintetben a

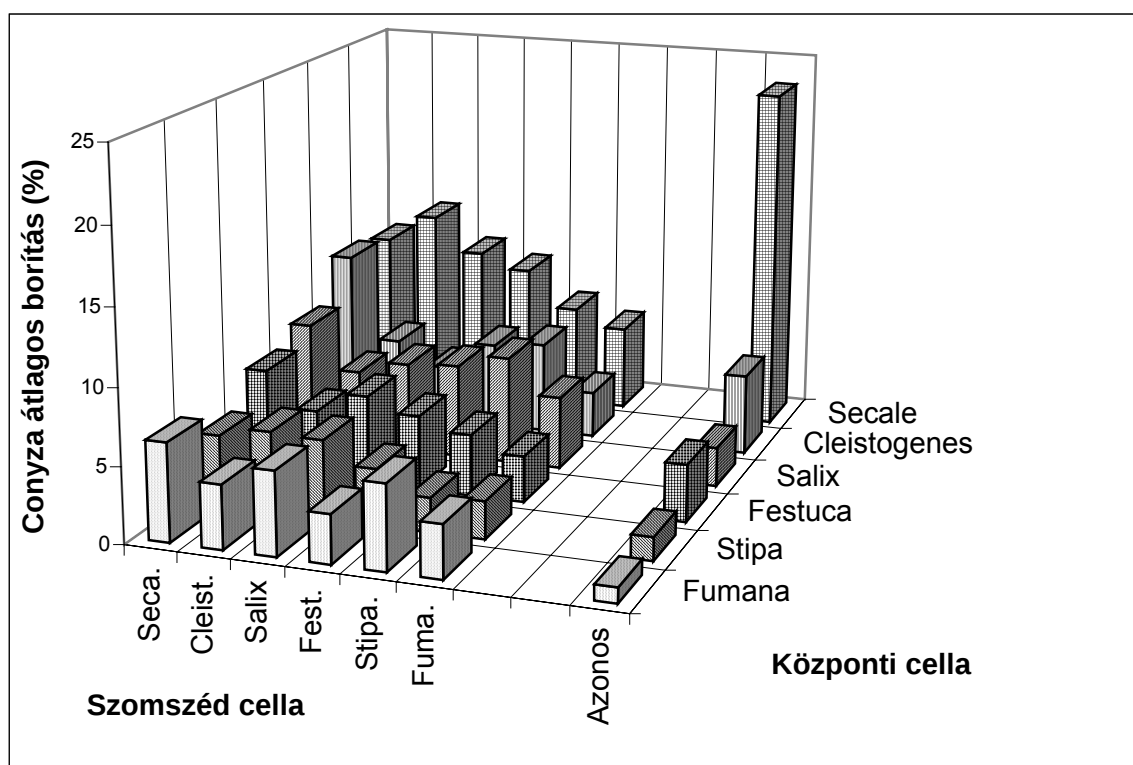
Festucetum vaginatae humanetosum. A *typicum* és a *stipetosum* is meglehetősen ellenálló, az utóbbi „előnye” annak köszönhető, hogy az 1% alatti kategória benne fordul elő a legnagyobb gyakorisággal.

Az egyes társulástípusokban a betyárkóró előfordulási valószínűségét szemlátomást befolyásolja a szomszédos vegetáció (**5. ábra**), mégpedig az egyes típusok esetében hasonló módon. Sajnos a számos szóba jöhető interakciós tényező és az igen eltérő tényleges frekvenciaadatok miatt (vö. **I. melléklet**) az adatok korrekt statisztikai elemzésére nem találtam módot, így a következtetések csak tapogatózó jellegűek.



5. ábra. A *Conyza canadensis* előfordulási gyakorisága az eltérő vegetációs szomszédságú térképi cellákban. A szomszédság feltétele, hogy legalább egy, adott típusú cella legyen a központi cella 8-as szomszédságában, illetve az „azonos” szomszédság esetén mind a nyolc környező cella a központi típussal azonos legyen. Az egyes vegetációs típusok a következők: Seca: *Brometum tectorum*; Cleist: *Cleistogenes*-uralta típus; Salix: *Festucetum vaginatae salicetosum rosmarinifoliae*, Stipa: *Festucetum vaginatae stipetosum borysthenicae* és *capillatae*, Fuma: *Festucetum vaginatae humanetosum procumbentis*.

A legnagyobb *Conyza*-gyakoriságot a *Brometum tectorum* mellett kapjuk, ezután rendszerint a *Cleistogenes*-típus következik. Ennek a két típusnak a találkozása valószínűsíti leginkább az özönfaj jelenlétét. Legkisebb arányban a *Festucetum vaginate fumanetosuma* melletti kvadrátokban találunk betyárkórót. Legkevésbé „fertőzött” a *fumanetosum* és a *salicetosum* találkozása. Az általános tendencia mellett konkrét társuláspárok viszonylatában egyedi sajátosságok figyelhetők meg. Például a *Festucetum vaginate salicetosuma* egyes esetekben kimondottan „jó szomszéd”, máskor viszont kifejezetten valószínűsíti a *Conyza* jelenlétét. Amennyiben a betyárkóró borítását is figyelembe vesszük, a kép egy kissé módosul. Továbbra is általában a *Brometum tectorum* tekinthető a legkevésbé kedvező szomszédnak, viszont a *Cleistogenes*-típus mellett nem tapasztalunk kirívóan magas értékeket.



6. ábra. A *Conyza canadensis* átlagos borítása az eltérő vegetációs szomszédságú térképi cellákban. A szomszédság feltétele, hogy legalább egy, adott típusú cella legyen a központi cella 8-as szomszédságában, illetve az „azonos” szomszédság esetén mind a nyolc környező cella a központi típussal azonos legyen. Az egyes vegetációs típusok a következők: Seca: *Brometum tectorum*; Cleist: *Cleistogenes*-uralta típus; Salix: *Festucetum vaginatae salicetosum rosmarinifoliae*, Stipa: *Festucetum vaginatae stipetosum borysthenicae* és *capillatae*, Fuma: *Festucetum vaginatae fumanetosum procumbentis*.

Az egyes vegetációtípusok szegélyhatástól mentes kvadrátjainak (vagyis azoknak, amelyeket csak azonos típusú kvadrátok vesznek körül) viselkedése árulkodik elvileg leginkább befogadó vagy ellenálló jellegükről (**5. ábra**). Az előfordulási gyakoriság tekintetében a *Festucetum vaginate typicum*, *fumanetosuma* és *salicetosuma* legkevésbé fertőzöttek az ilyen „belső” cellákban. A *stipetosum* és a *Cleistogenes*-típusban viszont ezeken helyeken a leggyakoribb a betyárkóró előfordulása, ugyanakkor az átlagos borítás kifejezetten alacsony (**6. ábra**). Borítás tekintetében egyértelműen azok a cellák a legkevésbé ellenállóak, ahol az egyéves gyepet hasonló *Brometum tectorum* típusú cellák veszik körül (**6. ábra**). Ezeket az adatokat azonban feltétlenül óvatosan kell kezelni, mert egyes társulástípusoknál a feltételnek megfelelő cellák száma alacsony (ld. **I. melléklet**), és ezek csak egy pár nagyobb összefüggő foltból származnak. Ennek következménye, hogy az adott vegetációtípus feltételezett inherens ellenállóképességén (amit mérni szeretnénk) túl jelentősen torzíthatják az eredményt a tájléptékű grádiensek.

5.1.2. A *Cenchrus incertus* elterjedésének jellegzetességei és dinamikája

Az átoktüske populációi 1999-ben részben a területet délkeletről és északról határoló utakon, részben a terület belsejében helyezkedtek el, egy-egy szórványos előfordulástól eltekintve mindig meglehetősen jól elhatárolható, térképezhető állományok formájában, amelyeknek a központjában gyakran sűrű, a *Cenchrus* dominálta vagy kodominálta foltok voltak (**7. ábra**). A terület belsejében levő állományok szemmel látható egybeesést mutattak (gyakorlatilag fel voltak fűzve) a területet legelő birkanyáj útvonalával (erre a megfigyelésre 2001 tavaszán, egy esős nap után nyílt mód, a patanyomokat követve). Az utakon és azok mentén elhelyezkedő populációk kiterjedése gyakorlatilag csak a taposott részekre korlátozódik (ez az elterjedési térképen széles sávként is jelentkezhet, főként, ahol az útnak több nyomvonalát is használják, amelyek helyenként teljesen összemosódtak 20–30 méter szélességű taposott felületté), kolonizáció a szomszédos gyepekbe a térképezés léptékén nem figyelhető meg. Az utaktól távol eső állományok megfigyeléseim szerint 1999-től kezdve fokozatosan visszaszorultak, 2003-ra szinte teljesen eltűntek (**8. ábra**). Minthogy az utakon a faj abundanciája gyakorlatilag nem változott, itt feltehetőleg olyan trendszerű változásról van szó, amely nem az időjárási variációval függ össze, hanem valószínűleg a zavarás (elsősorban a legelés) intenzitásának változásával.

7. ábra A *Cenchrus incertus* elterjedése és borítása a vizsgálati területen 1999-ben.

8. ábra A *Cenchrus incertus* elterjedése és borítása a vizsgálati területen 2003-ban.

Az átoktüske a teljes területnek alig több, mint 2%-án volt jelen 1999-ben. Az alacsony gyakoriság miatt alapos statisztikai elemzésre nincs mód, jóllehet a függetlenségvizsgálat formálisan végrehajtható, és nem ad szignifikáns eredményt (G-próba: $G=6,34$; $p>0,05$, $df=5$, lásd **2. táblázat**). Az egyes vegetációtípusok közül a *Brometum tectorum*-ban tapasztaljuk a legnagyobb eltérést pozitív, illetve a *Festucetum vaginate fumanetosum*-ban negatív irányban az előfordulási gyakoriság tekintetében.

2. táblázat. A megkülönböztetett vegetációtípusok megoszlása a vizsgálati területen és a *Cenchrus incertus* tapasztalt és várható gyakorisága ezekben.

Vegetációtípus	Összes kvadrátok	Terület (%)	<i>Cenchrus</i> gyakoriság		
			Tapasztalt	%	Várható
F. vag. typicum	1718	49.24	39	2,27	36
F. vag. fumanetosum	495	14.19	6	1,21	10
F. vag. stipetosum	240	6.88	4	1,67	5
F. vag. salicetosum	414	11.86	6	1,45	9
<i>Brometum tectorum</i>	349	10.00	12	3,43	7
Cleistogenes-típus	273	7.82	7	2,56	8
Összesen	3489	100.00	74	2,12	74

5.1.3. Az *Asclepias syriaca* elterjedésének jellegzetességei és dinamikája

A selyemkórónak 1999-ben 24 jól elkülöníthető populációját találtam a térképezett területen belül (**9. ábra**). A következő évek során újabb állományok jelentek meg, illetve tűntek el (ez utóbbi jelenség szinte kizárólag az új állományokra volt jellemző), de a trend inkább a növekedés felé mutat. 2003-ban 31 állományt sikerült detektálni (**10. ábra**). A megtalált foltok egymástól meglehetősen távol és szórtan helyezkednek el, feltűnő azonban, hogy a terület keleti (északkeleti), általában magasabb térszínű részén nem található meg a faj. Az új állományok jellemzően a korábbi populációk közelében jelentek meg (**10. ábra**).

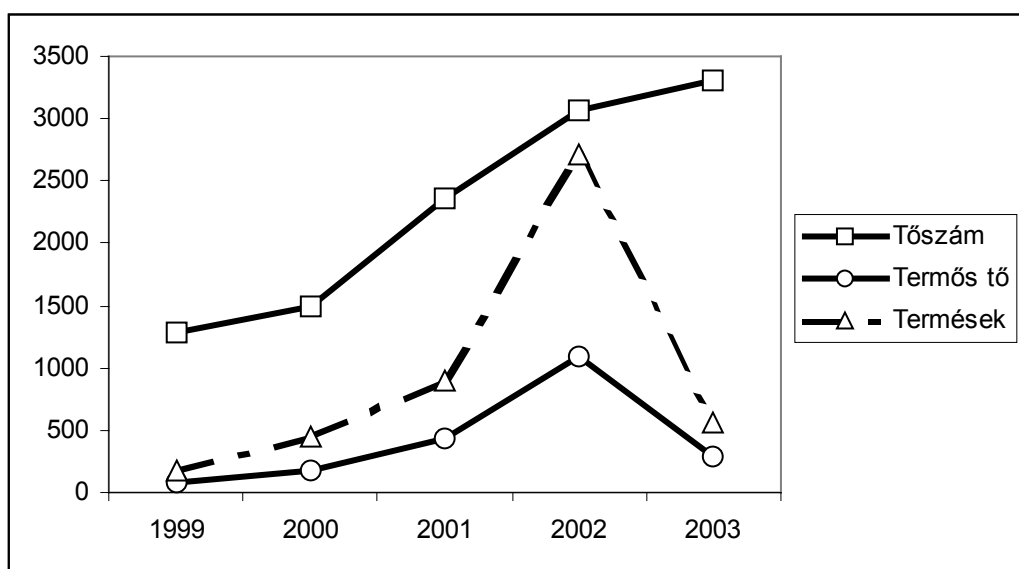
A selyemkóró növekedésének tendenciája nem csak az állományok számában mutatkozik meg. Az öt éven keresztül tartó megfigyelések szerint az összes tőszám a területen folyamatosan növekedett (csupán a növekedés üteme lassult egy kicsit a két

9. ábra Az *Asclepias syriaca* elterjedése és töszáma a vizsgálati területen 1999-ben.

10. ábra Az *Asclepias syriaca* elterjedése és tőszáma a vizsgálati területen 2003-ban.

erősen aszályos évben, 2000-ben és 2003-ban), jóllehet az egyes állományok viselkedése erősen variált. Az állományok reprodukzív sikerét jelző termésszám, és a termést viselő tövek száma viszont nem mutat egyértelmű növekedést: az 1999-től 2002-ig tartó emelkedés 2003-ban megszakadt (**11. ábra**).

Az állományok kis száma miatt a vegetációtípusok szerinti megoszlással kapcsolatban nem végeztem elemzést, viszont Bagi István 1990-es vegetációtérképével összevetve úgy tűnik, hogy a legtöbb populáció, főként a nagyobbak a buckamélyi *Festucetum vaginatae salicetosum rosmarinifoliae* növényzetű területek belsejében található meg, vagy ezek pereméhez közel, gyakran átnyúlva a *Brometum tectorum* társulás foltjaiba is.



11. ábra. Az *Asclepias syriaca* összes töveinek, terméses töveinek és életképes terméseinek száma a vizsgálati területen 1999 és 2003 között.

5.1.4. Az *Ambrosia artemisiifolia* elterjedésének jellegzetességei és dinamikája

A parlagfű állományai – néhány elszórt előfordulástól eltekintve – mind a jelenleg is használt utakra és azok környékére estek 1999-ben (**12. ábra**). A térképezés léptékén nem volt megfigyelhető a kolonizáció az utakkal szomszédos gyepekbe. Az ezt követő években is hasonló mintázatot mutatott a faj elterjedése, újratérképezésre nem került sor. Feltűnő a parlagfű elterjedésének hasonlósága a *Cenchrus incertus* út menti állományainak elhelyezkedésével.

12. ábra Az *Ambrosia artemisiifolia* elterjedése és borítása a vizsgálati területen 1999-ben.

5.2. A mintavételi állományok általános cönológiai és texturális sajátosságai

A három kiválasztott inváziós faj (*Asclepias syriaca*, *Cenchrus incertus*, *Cleistogenes serotina*) felvételezett állományaiban a nyílt homokgyep fajai uralkodnak (ld. **II. melléklet**). Másfajta társulás irányába való átalakulást jelző fajok gyakorlatilag nem jelennek meg. A zártabb, sztyeprét jellegű gyepek növényei közül a *Galium verum* és a *Teucrium chamaedrys* (kis gyakoriságú) felbukkanása érdemel említést a selyemkóró egyik állományában (ASSS), ami feltehetőleg a termőhely mezofilabb jellegével függ össze (ld. **II. melléklet**).

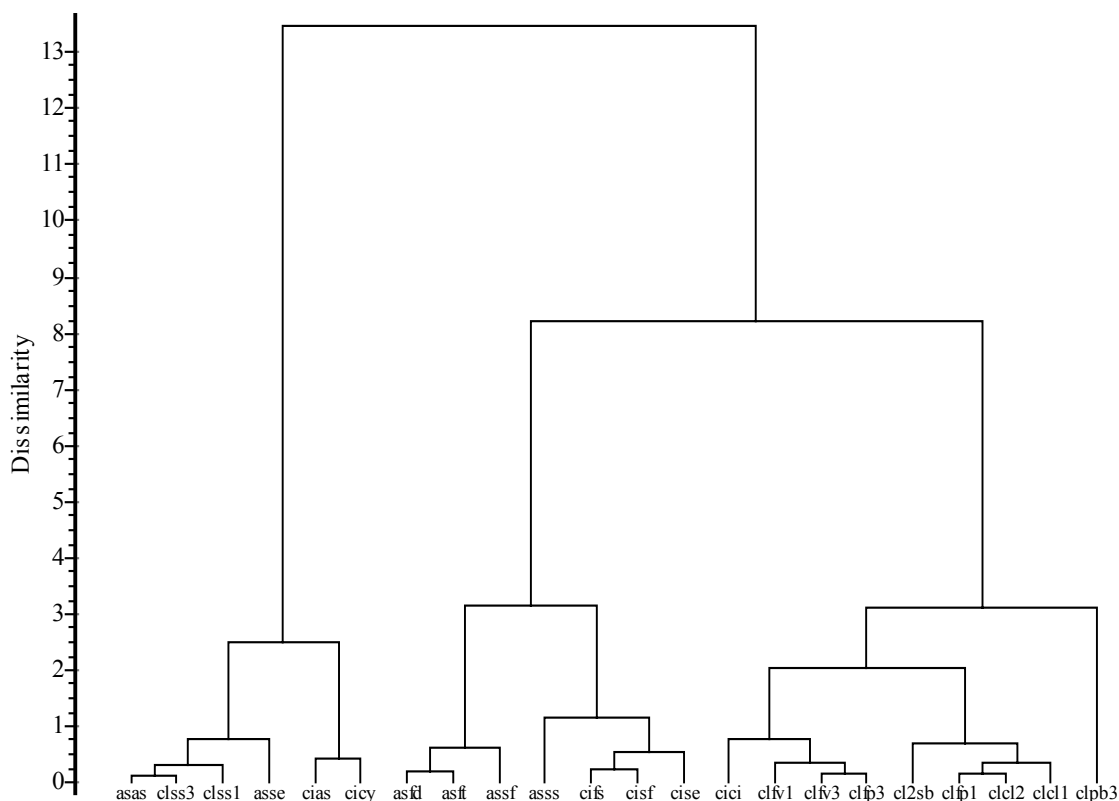
A felvételek fajszerkezetét tekintve a *Cenchrus* és *Asclepias* esetében a pionír jellegű állományok fajszegényebbek, mint az élő gyepek felvételei. A *Cleistogenes* esetében az a tendencia rajzolódik ki, hogy az 1-es (sashegyi) területen felvett állományok magasabb fajszerkezetűek, mint a 3-as (déli) területek állományai (ld. **II. melléklet**).

A különféle cönológiai karakterű fajcsoportok összesített frekvenciáinak összehasonlításával csupán néhány egyértelmű tendencia tűnik ki (**13. ábra**): Az *Asclepias* és a *Cenchrus* felhagyott szántón kialakult állományaiban (ASAS, ASSE, CIAS, CICY) a *Festucion vaginatae* karakterfajai gyakorlatilag teljesen hiányoznak, míg a *Bromion tectorum* és a homoki gyomnövényzet fajai nagyobb arányban vannak jelen. Sajátos módon a *Cenchrus incertus* nyílt homokbuckán kialakult állományában (CICI) az inváziós faj mellett legnagyobb arányban a *Festucion vaginatae* karakterfajai vannak jelen, a gyomok- és egyéves gyepekre jellemző növények hiányoznak. A *Cleistogenes serotina* felvételeiben – triviális módon – az egyéves gyepekben levő állományokban kiemelkedően magas a *Bromion tectorum* és alacsony a *Festucion vaginatae* karakterfajok mennyisége. Szintén feltűnő, hogy a *Cenchrus incertus* felvételeiben általában hiányoznak a kriptogámok (**13. ábra**). A fentiekén túl az egyes állományokban nagy variációt mutat a *Festuco-Brometea* fajok aránya, azonban ez gyakorlatilag két faj, a *Cynodon dactylon* illetve a *Poa bulbosa* lokális elszaporodásának tulajdonítható (ld. **II. melléklet**).

A felvételek sokváltozós elemzése (amelynek során a számításokban a három vizsgált inváziós fajt és a kriptogámokat nem vettem figyelembe) jellegzetes módon különíti el az állományokat: A klasszifikáció egy csoportba sorolja a felhagyott szántón kialakult állományokat (ASAS, ASSE, CIAS, CICY) a *Cleistogenes serotina* uralta egyéves gyepekkel (CLSS1, CLSS3). Jól elkülönülő klaszterként jelentkeznek az *Asclepias* illetve a *Cenchrus* élő gyepeken levő állományai. Az utóbbi felvételek közé

13. ábra. A különböző cönológiai karakterű fajcsoportok összesített relatív frekvenciáinak megoszlása az egyes állományokban.

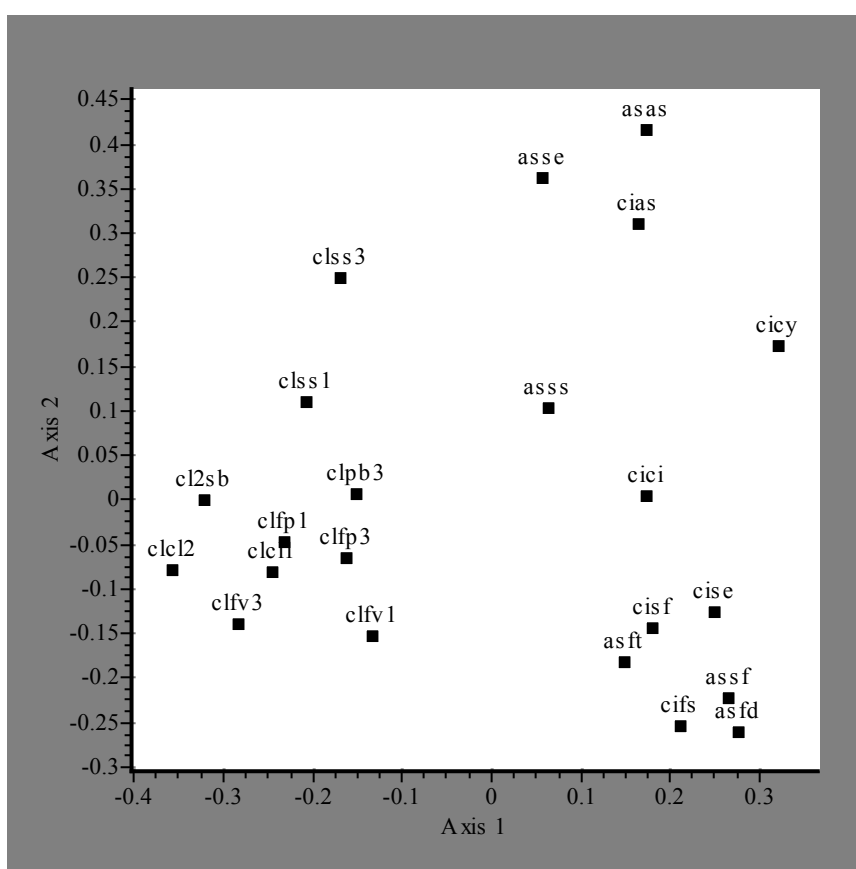
sorolja a módszer az egyéves és gyomfajokban gazdag, de alapjában évelő típusú ASSS állományt, valamint az egyévesek uralta, de az évelő gyep alárendelt fajaiban viszonylag gazdag CISE állományt is. Az évelő típusú *Cleistogenes* állományok mind egy klaszterbe csoportosulnak, és hozzájuk sorolódik a mozgó homokbuckán kialakult pionír CICI felvétel is (**14. ábra**).



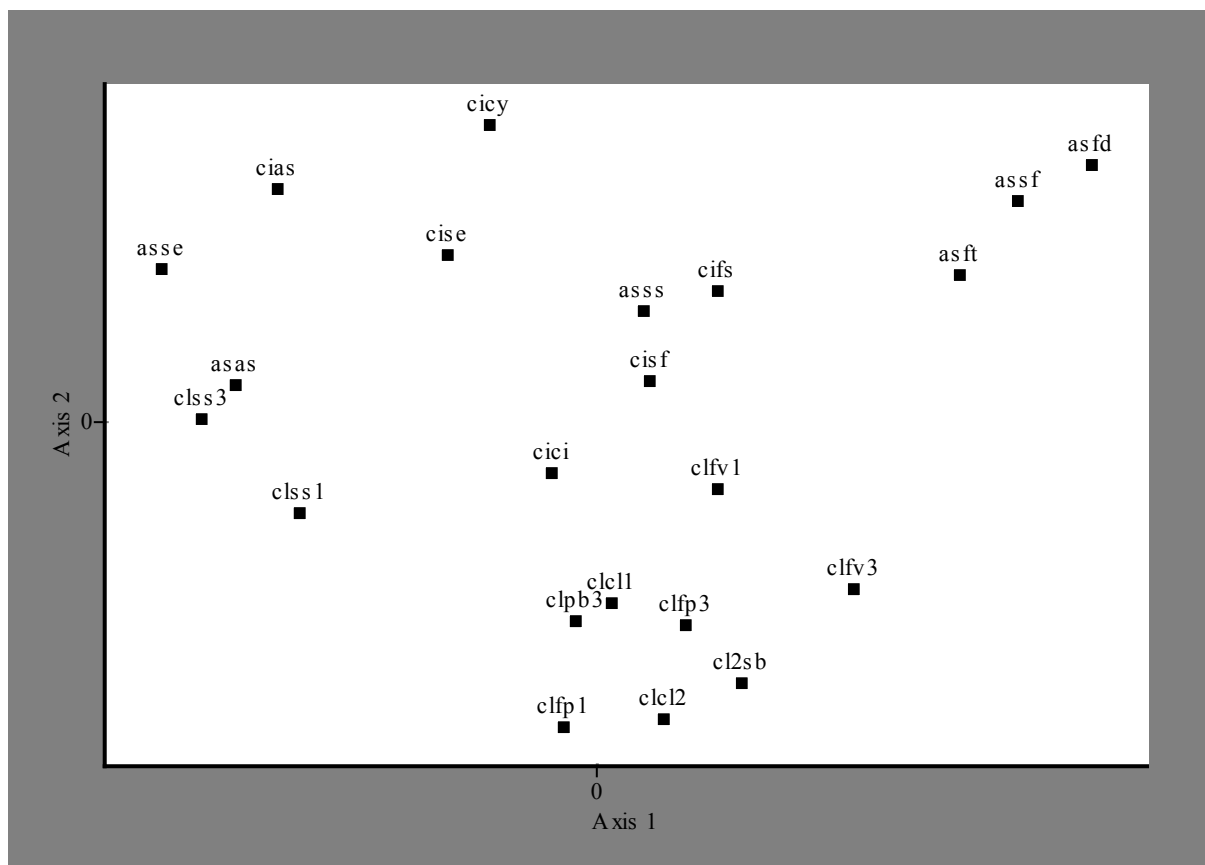
14. ábra. Az inváziós fajok állományainak klasszifikációja (euklidészi távolság, WARD-féle fűziós algoritmus) a fajok relatív frekvenciái alapján. A számításokban az inváziós fajok és a kriptogámok relatív gyakoriságát nem vettük figyelembe. Az állományok részletes adatait a **II. melléklet** tartalmazza.

A felvételek PCoA ordinációja, amennyiben nem vesszük figyelembe a fajok tömegességét (**15. ábra**), jól elkülöníti a *Cleistogenes serotina* állományait (ebből valamelyest az egyéves gyep jellegű CLSS1 és CLSS3 lóg ki), valamint egy csoportba vonódnak az *Asclepias* és a *Cenchrus* évelő gyep típusú állományai (kivéve az egyéves és gyomfajokban is gazdag ASSS felvételt), és hozzájuk csatlakozik az inkább egyéves

gyep kinézetű CISE felvétel is. A felhagyott szántón kialakult állományok is jól elkülönülő térrészt foglalnak el, bár szóródásuk meglehetősen nagy (**15. ábra**). A fajok tömegességét is figyelembe vevő PCoA ordináció esetében (**16. ábra**) a felhagyott szántón kialakult és az egyévesek által dominált állományok, illetve az évelő típusú *Asclepias*-felvételek az első tengely mentén két ellentétes pólust alakítanak ki. Ezek között találhatók a *Cenchrus* évelő típusú állományai, az egyéves és gyomfajokban is gazdag ASSS állomány, valamint – a második tengely mentén határozottan elkülönülő – évelő típusú *Cleistogenes*-felvételek (**16. ábra**).



15. ábra. Az inváziós fajok állományainak főkoordináta-analízisének (PCoA) eredménye az ordináció első két tengelye mentén a Jaccard-index használata esetén. A számításokban a kriptogámokat nem vettük figyelembe. Az állományok részletes adatait a **II. melléklet** tartalmazza.



16. ábra. Az inváziós fajok állományainak főkoordináta-analízisének (PCoA) eredménye az ordináció első két tengelye mentén euklidészi távolság használata esetén, a fajok relatív frekvenciái alapján. A számításokban az inváziós fajok és a kriptogámok relatív gyakoriságát nem vettük figyelembe. Az állományok részletes adatait a **II. melléklet** tartalmazza.

5.3. Szünkrétikus jellemzők az inváziós fajok állományaiban

Az asszociátum (Ass) és florális diverzitás (FD) értékek szignifikanciájának vizsgálata alapján mindegyik állományra jellemző valamiféle, a véletlenszerűtől eltérő términtázati szerveződés. A teljes randomizáció 0,05-ös szignifikanciaszinten minden állományban szinte minden térsorozati lépésben szignifikáns értéket ad. A random eltolás esetében sokkal kevesebb a szignifikáns érték. A legtöbb esetben a legkisebb térsorozati lépések (40 cm-ig) esetében az Ass és FD értékek legalább részben szignifikánsak, kivételt elsősorban a *Cenchrus* egyes állományai képviselnek (CIAS, CISE, CIFS, CICI), valamint a CLCL2 felvétel. Emellett a CICY, CISF, továbbá a CLSB2 és CLFP3 állomány csupán a legelső (5 cm-es) térléptéken szignifikáns. A magasabb térsorozati lépésekben állományonként változatos helyeken találunk szignifikáns értékeket.

17. ábra. Az asszociátum (Ass) és a florális diverzitás (FD) térsorozat menti maximális értékei az inváziós fajok állományaiban, az 1,5%-nál gyakoribb fajok figyelembe vételével.

18. ábra. Az asszociátum (Ass) és a florális diverzitás (FD) maximális értékeihez tartozó térlépték az inváziós fajok állományaiban, az 1,5%-nál gyakoribb fajok figyelembe vételével.

A szünkrétikus értékek maximumának vizsgálata a *Cenchrus* és az *Asclepias* esetében világosan kirajzolja a pionír és az évelő gyepek jellegű állományok közötti különbséget, nevezetesen az utóbbiak határozottan magasabb maximális Ass értékekkel rendelkeznek, és, ha nem is olyan élesen, de az FD értékei is magasabbak (**17. ábra**). A *Cleistogenes* esetében a maximális Ass értékek általában viszonylag alacsonyak, csupán az CLCL1, CLCL2 valamint a CLFV1 felvételek kiemelkedőek. Az egyes cönológiailag megkülönböztetett típusok és a szünkrétikus értékek nagysága között nem látható összefüggés, viszont figyelemre méltó, hogy azoknak a típusoknak az esetén (CLFP, CLFV, CLSS), amelyekből két állományban is készült felvétel, az 1-es (sashegyi) területen felvételezett állományoknak mind a maximális FD, mind az Ass értéke magasabb, mint a 3-as (déli) területen felvett állományoké (**17. ábra**).

A szünkrétikus értékek maximumához tartozó térléptékek az egyes inváziós fajok állományainak esetében más-más képet mutatnak (**18. ábra**). Az *Asclepias* esetén a pionír állományok aAss és (kevésbé határozott módon) aFD értékei alacsonyabbak, mint az évelő gyepek típusú felvételekéi, és a három faj összehasonlításában itt a legmagasabb az aAss értékek szóródása (mindenekelőtt az ASAS és ASSE alacsony értékei miatt). A *Cenchrus* esetében két pionír állomány (CICI, CICY) értékei magasak, ellenben a CIAS felvételéi alacsonyak, míg az évelő gyepekben felvett CIFS és CISF, illetve az egyéves típusú CISE köztes helyzetet foglalnak el (azonos számértékekkel). A *Cleistogenes* esetében viszonylag kicsi az állományok szóródása az aAss, és nagy az aFD tekintetében (főként, mert a másik két faj állományaihoz képest sok az alacsony aFD érték). A CLFP, CLFV, CLSS típusok esetében az 1-es (sashegyi) állományok aFD értékei minden esetben magasabbak, mint a 3-as (déli) területen felvett párjaikéi (az aAss tekintetében is hasonló tendencia rajzolódik ki) (**18. ábra**).

5.4.. Az inváziós fajokra vonatkozó diakrétikus függvények

Az inváziós fajok teljes asszociáltság (TAss) értékeinek maximumának alakulása egyedül a *Cenchrus* állományaiban ad viszonylag könnyen interpretálható eredményt: A pionír állományokban (ahol az özőnfaj gyakorisága nagy), alacsony, míg az évelő és az egyéves gyepek típusú felvételekben (ahol alacsonyabb a *Cenchrus* frekvenciája), magas a TAss maximális értéke (**19. ábra**). Az *Asclepias* esetében a TAss maximumának (és a gyakoriságnak) a variációja lényegesen kisebb, és nem találunk tendenciózus különbséget a pionír és az érettebb állományok értékei között.

19. ábra. Az inváziós fajok teljes asszociáltságnak (TAss) térsorozat mentén mért maximuma, az 1,5%-nál gyakoribb fajok figyelembe vételével.

20. ábra. Az inváziós fajok teljes asszociáltságnak (TAss) és entrópiájának (H) hányadosa az 5 cm-es térléptéken, az 1,5%-nál gyakoribb fajok figyelembe vételével.

A *Cleistogenes* felvételeihez tartozó értékek szintén minden megmagyarázható rendszer szerint szóródnak. A három faj állományait összehasonlítva az állapítható meg, hogy hasonló gyakoriságértékek mellett a *Cenchrus* felvételeiben legnagyobb az inváziós fajra vonatkozó maximális TAss (19. ábra).

Amennyiben a legkisebb (5 cm-es) térsorozati lépésben számított teljes asszociáltság – entrópia hányadost (TAss/H) tekintjük, még az előbb látott összefüggések is eltűnnek: a különböző fajok eltérő típusú, más-más gyakorisággal jellemezhető állományainak értékei megmagyarázható rendszer nélkül szóródnak (20. ábra).

5.5. Az inváziós fajok asszociáltsági viszonyai

3. táblázat. Az özönfajokkal szignifikáns páros asszociáltságot kialakító populációk száma az 5-40 cm-es léptéktartományban. A p-értékek kiszámítása 2000 random eltoláson alapuló random szimuláción alapul.

		száraz növények száma	negatív asszociáltságok száma	pozitív asszociáltságok száma			kriptogám funkciós csoportok száma	negatív asszociáltságok száma	pozitív asszociáltságok száma			
Özönfaj	Állomány	p < 0.01	p < 0.05	p < 0.01	p < 0.05			p < 0.01	p < 0.05	p < 0.01	p < 0.05	
Asclepias	ASAS	6	0	1	0	0		1	1	1	0	0
Asclepias	CIAS	10	0	0	0	0		0	0	0	0	0
Asclepias	ASSE	6	0	1	0	1		1	1	1	0	0
Asclepias	ASSS	11	0	0	5	6		1	0	0	0	0
Asclepias	ASSF	12	0	2	1	3		1	0	1	0	0
Asclepias	ASFD	11	0	0	0	0		1	0	0	0	0
Asclepias	ASFT	13	0	3	0	2		2	0	0	0	0
Cenchrus	CIAS	10	1	2	0	1		0	0	0	0	0
Cenchrus	CICY	8	1	2	0	0		0	0	0	0	0
Cenchrus	CICI	4	0	1	0	0		0	0	0	0	0
Cenchrus	CISE	13	0	5	0	1		1	0	0	0	0
Cenchrus	CISF	12	2	2	1	2		0	0	0	0	0
Cenchrus	CIFS	13	2	3	1	2		1	0	0	0	0
Cleistogenes	CLSS1	6	5	5	0	0		2	2	2	0	0
Cleistogenes	CLSS3	4	1	1	0	1		2	1	1	0	0
Cleistogenes	CLFP1	6	2	2	0	0		2	0	2	0	0
Cleistogenes	CLFP3	4	1	2	0	0		3	3	3	0	0
Cleistogenes	CLFV1	9	2	4	0	0		1	1	1	0	0
Cleistogenes	CLFV3	5	3	3	0	0		2	0	0	0	0
Cleistogenes	CLCL1	10	0	4	0	0		2	0	2	0	0
Cleistogenes	CLCL2	8	2	2	0	1		2	0	0	0	0
Cleistogenes	CLPB3	7	4	4	0	0		2	2	2	0	0
Cleistogenes	CLSB2	8	0	2	0	0		2	2	2	0	0

Az *Asclepias syriaca* esetében a vizsgált állományokban 0,01-es szignifikanciaszinten egyáltalán nem mutatható ki negatív asszociáltság a száras növényekkel, és 0,05-ös szinten is viszonylag kevés a negatív kapcsolata. A kriptogámokkal néhány esetben mutat negatív asszociáltságot. Néhány felvételben meglehetősen nagyszámú pozitív asszociáltságot mutat (**3. táblázat**).

A *Cenchrus incertus* 0,01-es szignifikanciaszinten viszonylag kevés, 0,05-ös szinten valamivel több negatív asszociáltságot mutat a száras növényekkel. Pozitív asszociáltságai meglehetősen kis számúak. Kriptogámok általában nem jellemzők a felvételekben; ha mégis jelen vannak, semmilyen irányú kapcsolata nem mutatható ki velük (**3. táblázat**).

A *Cleistogenes serotina* mind 0,01-es, mind 0,05-ös szignifikanciaszinten jelentős számú negatív asszociáltságot mutat az állományok túlnyomó többségében. Általában negatív a kapcsolata a kriptogámokkal, pozitív asszociáltságokat pedig szinte alig alakít ki (**3. táblázat**).

6. ÉRTÉKELÉS

6.1. Az egyes özőnfajok elterjedési viszonyainak egyedi vonásai

A vizsgálat viszonylag rövid időtartama is igazolta, hogy az inváziós fajok elterjedése még viszonylag kis időskálán is erősen változó lehet. A térképezés illetve az újratérképezés időpontjának szerencsés vagy kevésbé szerencsés megválasztása befolyásolhatja ítéletünket az adott faj sikerességéről vagy preferenciáiról, ezért az általánosítás és a következtetések levonása során óvatosnak kell lennünk.

Az 1999-es térképezés alapján mind tömegessége, mind az elfoglalt terület nagysága alapján a *Conyza canadensis* tűnik az élőhely legsikeresebb inváziós fájának. Ekkor térképezett terület közel felén jelen volt, és minden vegetációtípusban előfordult. A következő évek azonban azt mutatták, hogy gyakorisága évről évre erősen fluktuál, és vannak olyan esztendőök (pl. 2003), amikor szinte teljesen eltűnik. A betyárkóró biológiai sajátosságai és hazai inváziótörténete alapján feltételezhetjük, hogy ez az egyéves növény potenciálisan (jól terjedő propagulumai, magbankja révén) a terület bármely pontjára eljuthat, és mintegy egyensúlyban van a számára az adott évben limitáló abiotikus és biotikus tényezőkkel. Ha ebből a koncepcióból indulunk ki, akkor úgy tekinthetjük, hogy a faj elterjedési mintázata az aktuális (adott évre vonatkozó) limitáló háttértényezőknek konkrét térbeliségtől és történetiségtől független „egyensúlyi” leképezése. A vizsgált időszakban 1999 volt a *Conyza* számára az optimális év (jóllehet ezt ismételt térképezésekkel nem bizonyítottam), amikor (legalábbis a statisztikai vizsgálhatóság szempontjából) legjobban megnyilvánult az egyes növényzeti típusokkal kapcsolatos preferenciája. A *Brometum tectorum* társulás a legkedvezőbb a *Conyza* számára, ami kifejeződik mind elterjedtségben, mind a borításban. A szomszédos társulások mindezt kevésbé befolyásolják. A betyárkóró sikerét ebben a főként egyévesekből álló társulásban jól magyarázza a relatív tápanyagtöbblet és az alacsony összborítás. A szomszédsági hatások kiszűrése után legellenállóbbnak a *Festucetum vaginatae salicetosuma*, *fumanetosuma* és *typicum*a adódott. Viszont amennyiben ezek más társulásokkal, kiváltképp, ha *Brometum tectorum*mal érintkeznek, akkor jelentősen megnő bennük az inváziós faj megjelenésének valószínűsége. Korábbi kutatások kimutatták, hogy az évelő homokgyep nyílt típusában a *Conyza* rosszul fejlődik, amiben nem jelentős a többi faj hatása (FEKETE et al. 1988). Ez azt jelzi, hogy a kedvezőtlen termőhelyeket jelző nyílt

Festucetum vaginatae fumanetosum és a *typicum* szubasszociációkban valószínűleg elsősorban az abiotikus viszonyok kedvezőtlenek a betyárkóró számára. Ezzel szemben a kedvező termőhelyi sajátosságú buckamélyi *salicetosum* típusú növényzetben valószínűleg a sűrű és magas növésű vegetáció, a nyílt felszín hiánya – mint biotikus tényező – korlátoz. Ha a korlátozó tényezők valamilyen okból gyengülnek, akkor azt ez a jól terjedő betyárkóró gyorsan jelzi. Az elsősorban abiotikusan kontrollált típusokban a kedvezőbb tápanyagellátás és nagyobb humusztartalom lehet döntő ezért itt feltűnő mértékben a *Brometum tectorum* közelségében nő meg a betyárkóró gyakorisága. A buckamélyi *salicetosum* állományokban az eredeti erőteljes növényzet megnyílása lehet döntő tényező. Ezzel magyarázható, hogy a *Festucetum vaginatae salicetosum*ában minden egyes határhelyzetben sokszorosára nő az invázió gyakorisága. Ez az utóbbi típus a vegetációtérképen területéhez viszonyítva aránytalanul gyakran érintkezik *Brometum tectorum*mal, ami legalább részben a kiszáradással együtt járó degradációval (ami *Brometum* má váló átalakulást is jelenthet, vö. BAGI 1997b) állhat összefüggésben. A betyárkóró borítása átlagosan az ilyen buckamélyi területek mentén a legmagasabb. A talajvízszint süllyedése a régióban és 1980-as évek közepétől jellemző aszály – a vizsgálati területen jellemző vegetációtípusok közül – leginkább a *Festucetum vaginatae salicetosum*ában okoztak változást (KÖRMÖCZI 1991). A degradált gyep ilyen jellegű kiterjedésével magyarázom, hogy a *Festucetum vaginatae salicetosum*ának térképi foltjai a *Coryza* borítása tekintetében heterogén módon viselkednek (ugrásszerűen nagy százalékban fordulnak elő a betyárkóró magas borítású kvadrátjai, vö. **n. n. ábra**).

A *Cleistogenes serotina*-dominálta állományokban a betyárkóró aránylag sűrűn fordul elő. A borítás köztes értéket foglal el a *Festucetum vaginatae* szubasszociációiban és *Brometum tectorum*ban tapasztaltnak. A szomszédok hatása számottevő. Ez a viselkedés utalhat ezeknek a vegetációs foltoknak a részben zavarásos eredetére, vagy akár attól független termőhelyi és társulásszerkezeti különbségekre. A *Festucetum vaginatae stipetosum*ában a betyárkóró felettébb sajátosan viselkedik: a szomszédok hatásának kiszűrése után kapjuk a legnagyobb előfordulási gyakoriságot. A borítási adatok azonban azt mutatják, hogy az előfordulások többsége 1% alatti. Az előző típushoz hasonlóan, mivel mindkettő viszonylag kis kiterjedésben, nagyrészt nagyobb foltokban fordul elő a területen, valószínűnek tartom, hogy egyes tájléptékű grádiensek befolyásolták (az értelmezés koncepciója szempontjából torzították) a térképezésből adódó eredményeket.

A *Cenchrus incertus* elterjedése ugyancsak jelentősen megváltozott 1999 és 2003 között. A változás iránya meglehetősen egyértelmű. A térképezett területen a legjelentősebb állományok az eredeti és az újratérképezés évében is a földutakon voltak, szinte változatlan tömegességben (a tágabb táji környezetben a faj a közelmúltban fölhagyott szántókon tömeges). Azok az állományok, amelyek 1999-ben még viszonylag nagy számban voltak a terület belsejében, 2004-re gyakorlatilag eltűntek (föltehetőleg ezeket a populációkat is zavarás, mindenekelőtt a legeltetés és a birkák taposása tartotta fenn). Az 1999 és 2003 közötti változás nem szinkron módon történt az összes populációban, tehát feltehetőleg nem az egyes évek közötti időjárási viszonyokkal összefüggő fluktuációról van szó. A másik nagy biztonsággal levonható következtetés, hogy zavarás hiányában az átoktüske homokgyepi állományai nem hosszú életűek. Az elterjedési mintázat további fontos sajátossága, hogy az utak mellett, mégoly jelentős *Cenchrus*-állományok környezetében sem tapasztalható terjedés a környező gyepekbe a térképezés léptékén. Ez nyilvánvalóan összefüggésben van a faj epizoochor terjesztési mechanizmusával. A korlátozott és irányított terjedés miatt a *Cenchrus* esetében nem feltételezhetjük, hogy egyértelműen képezi le a (zavarási mintázattól függetlenített) termőhelyi viszonyokat. Ez összhangban van azzal, hogy az elemzés során nem találtunk szignifikáns összefüggést az átoktüske elterjedése és a vegetációtípusok között. Ugyanakkor azt a jelenséget sem hagyhatjuk figyelmen kívül, hogy a faj nincsen jelen az utak teljes hosszában (jóllehet a taposás mértéke nyilván egyforma). Ennek magyarázata valószínűleg az eltérő abiotikus viszonyokban rejlik (rendszerint a kötöttebb talajú útszakaszokról hiányzik a *Cenchrus*).

Az *Ambrosia artemisiifolia* elterjedése a térképezett területen szinte teljesen a taposott földutakra korlátozódik. Jóllehet újbóli térképezéssel nem igazoltam, ez a mintázat 2003-ban is megmaradt. Tekintettel arra, hogy a növény a tágabb táji környezetben a szántókon mindenütt gyakori, inváziója a homokgyepekben a felmérés alapján egyelőre nem tekinthető sikeresnek. Az elterjedési mintázat jellemzői az átoktüskeéhez hasonlóak: az utak felől a környező gyepekben nem figyelhető meg betelepülés, és az összefüggő útszakaszok sem egyforma mértékben fertőzöttek. Mindebből viszont korai lenne előrevetíteni azt, hogy a faj egyéb tekintetben is hasonlóan viselkedik az átoktüskeéhez. Az *Ambrosia* terjedési módja kevésbé egyértelmű, mint a *Cenchrus*é, és az utaktól távolabb eső „intakt” homokgyepekben esetlegesen előforduló állományait sem volt módunk nyomon követni. A faj pionír

sajátosságai mindazonáltal nem valószínűsítik, hogy a faj a későbbiekben különösebben sikeres lenne ezen az élőhelyen.

Az *Asclepias syriaca* viszonylag csekély elterjedési területtel rendelkezik, de 1999 és 2003 között lassú növekedés volt kimutatható (a tőszám tekintetében a növekedés különösen feltűnő), és a már megtelepedett állományok eltűnése sem volt jellemző. Ebben az értelemben a selyemkóró inváziója sikeresnek tekinthető. Ugyanakkor a faj terméseinek jó terjedési képessége, és a környező nagyobb állományok bőséges magtermése jóval nagyobb elterjedési gyakoriságot is lehetővé tenné. Jóllehet a növény elterjedési preferenciáival kapcsolatban az adatok nem tették lehetővé a kvantitatív elemzést, valószínűleg több tényező is korlátozza a sikeres megtelepedést.

A *Cleistogenes serotina* elterjedését a jelen vizsgálat során nem térképezem. Hasonló időtartamú, hat éves elterjedési mintázat-változást ugyanezen a területen BAGI (1997a, 2000) dokumentált. A nevezett időszakban jelentős, az egyes vegetációtípusokban különböző mértékű, alapjában frontszerű terjeszkedést állapított meg. Ennek alapján a terjedés a Festucetum vaginatae fumanetosum, stipetosum, és typicum szubasszociációiban volt a leggyorsabb, a Brometum tectorumban pedig kisebb mértékű. Sajnos nem tudjuk megállapítani, hogy az akkori növekedés mennyire állandósult, vagy folytatódott tovább, de az összefüggő nagyobb állományok 2003-ban is megfigyelhetők voltak a BAGI 1990-es vegetációtérképének megfelelő foltokban.

6.2. Az özönfajok elterjedésének összehasonlítása

Az öt vizsgált faj elterjedését összehasonlítva egy következtetést hamar levonhatunk: az egyes fajok elterjedési típusa, preferenciája a vizsgált vegetációmozaikban különböző. A *Cenchrus* és az *Ambrosia* elsősorban az utakhoz, zavart helyekhez kötődik, míg a *Conyza* és a *Cleistogenes* (az utaktól függetlenül) a homokgyepek eltérő típusait részesítik előnyben. (Az *Ascleipassal* kapcsolatban nem vonhatunk le egyértelmű következtetéseket, annyi azonban bizonyos, hogy az utakhoz ez a növény sem kötődik). Ez az „eredmény”, mégoly triviálisnak tűnjék is, megkérdőjelezi, hogy beszélhetünk-e általánosságban a vizsgált homoki növényzet előzőnlhetőségét meghatározó faktorokról. A jelen vizsgálat által nyújtott kép inkább azt jelzi, hogy a vegetáció minden típusa fogékony az invázióra, amennyiben jelen van az azt preferáló özönnövény.

Vizsgált fajaink szinte mindegyikének a terjedése kapcsán előkerült a zavarás hatása, de nem feltétlenül egyforma értelemben. Az élőhelyen a zavarás jelentősége kettős: egyrészt jelentheti csupán az eredeti vegetáció fajainak eltűnését, vagy legalábbis szerkezetének részleges felbomlását. Ezt egyszerűen okozhatja a talajfelszín durva mechanikai sérülése, ami már feltehetőleg elegendő a *Cenchrus* és az *Ambrosia* megjelenéséhez propagulumok jelenlétében. Másrészt a zavarást gyakran kíséri a tápanyagok feldúsulása a talajban (pl. legeltetéskor, vagy kiszáradáskor). A *Conyza* esetében az eredmények arra utalnak, hogy jobb talajú zártabb vegetációban a szerkezet felbomlása, a rosszabb talajú nyílt típusokban talán a tápanyagok feldúsulása a fontosabb tényező (ezt jelzi a nitrogénkötő tulajdonságú akác közelében is az olykor tömeges jelenlét). Hasonló lehet a helyzet az *Asclepias* esetében is, de itt tovább komplikálja a helyzetet, hogy a megtelepedési siker és az invázió szempontjából lokálisan sokkal fontosabb klonális terjedés feltételei sem vágnak okvetlenül egybe.

A zavarás hatásának értelmezése kapcsán még egy probléma felmerül: A területen a legnyilvánvalóbban zavart helyeken, a taposott földutakon két özönfaj, az *Ambrosia* és a *Cenchrus* feltűnően felszaporodik. Ugyanakkor ezek a növények pionír jellegűek, az intaktabb gyepekben ritkák, természetvédelmi jelentőségük aránylag kicsi. Látunk tehát egy feltűnő zavarás – előzőnölhetőség összefüggést, amely gyakorlati természetvédelmi szempontból kevésbé releváns. Visszaulva a 2.2. fejezetben ismertetettre, valószínű, hogy a zavarásnak elsősorban a megtelepedés kapcsán van nagyobb szerepe. Pionír jellegű fajok esetén ezért feltűnő összefüggéseket kaphatunk, viszont hosszabb életű populációkat fenntartó (és természetvédelmi szempontból általában jelentősebb) özönfajok esetében a növény sikere szempontjából zavarás szerepe vagy kisebb, vagy a mostanihoz hasonló vizsgálatok számára rejtve marad.

Az elterjedés kapcsán azt a kérdést is érdemes megvizsgálni, hogy vajon az egyes özönfajok biológiai sajátosságai összefüggenek-e az elterjedési mintázattal. Mint a 4.2. fejezetben ismertetett irodalmi adatokból kiderül, az egyes fajok egészen változatos rendszertani csoportokat, életformatípusokat, szaporodási és terjedési stratégiákat képviselnek. Megállapítható, hogy mindegyik faj a maga módján a megfelelő körülmények között sikeres invázió, tehát az özöngyom-jelleg (általában véve) ezen a léptéken nem köthető egyszerűen egyes stratégiákhoz. Sőt, ha összevetjük a két leghasonlóbb elterjedésű fajt, a *Cenchrus incertus* és az *Ambrosia artemisiifoliát*, azt találjuk, hogy nagyon sok tekintetben különböznek: A *Cenchrus* a pázsitfűvekhez tartozik, nem mikorrhizált, magvai sötétben csíráznak, mérsékelt, termésszáma

alacsonyabb, magbankja viszonylag rövidtávú. Az *Ambrosia* fészkesvirágzatú, mikorrhizált, magvai csírázásához fény kell, kissé mészkerülő, termésszáma magasabb, magbankja hosszú életű (vö. 4.2. fejezet). Közös tulajdonságuk viszont, hogy mindketten nyári egyévesek, szélmegporzásúak, melegkedvelők, terméseik epizoochorok. Kérdéses, hogy ezek (vagy más, nem ismert) tulajdonságok közül melyik felelős a hasonló elterjedési mintázatért, és hogy más élőhelyen, vagy más léptékeken vizsgálva mennyire esne egybe a két faj inváziós elterjedése. A jelen vizsgálat tapasztalatai alapján is indokoltnak tűnik WILLIAMSON (2001) pesszimizmusa azzal kapcsolatban, hogy a fajok biológiai tulajdonságainak összehasonlításával mennyire leszünk képesek predikálni egy-egy faj inváziós sikerét.

6.3. Cönológiai sajátosságok az egyes inváziós fajok állományjaiban

A felvételezett állományok a homoki gyepek szukcessziójának, leromlásának különböző állapotait képviselik. Néhány kivételtől eltekintve a *Festucion vaginatae* vagy a *Bromion tectorum* karakterfajok a leggyakoribbak (ettől eltérő képet csak azok az állományok mutatnak, ahol a *Festuco-Brometea* karakterfajnak besorolt *Cynodon dactylon* illetve a *Poa bulbosa* szaporodik el). A nyílt homoki társulásoktól idegen fajok (eltekintve az özöngyomoktól) egyáltalán nem jellemzőek, tehát nyilvánvaló társulásátalakulási folyamatról ebben az értelemben nem beszélhetünk. A felvételek sokváltozós összehasonlításának különböző módszerei meglehetősen jól elkülönítik a felhagyott szántókon kialakult és az egyéves állományokat az évelő nyílt gyepek jellegű felvételektől. Az utóbbi csoportban mindegyik használt módszer meglehetősen jól elkülöníti a *Cleistogenes serotina* állományait, ami arra utal, hogy ennek a fajnak a környezetében az évelő homoki gyepek fajai sajátos, egyedi kombinációban jelennek meg. A sokváltozós módszerek ebben az elemzésben nem tesznek különbséget a *Cleistogenes* cönológiai szempontból előzetesen megkülönböztetett típusai között, de korábbi vizsgálatok, amelyekben ugyanezeket a felvételeket a *Cenchrus* és az *Asclepias* állományai nélkül vetettük alá ordinációnak, illetve klaszteranalízisnek, egyértelműen elkülönítették a CLFP, CLCL, CLSB, CLFV, és CLSS típusokat (SZIGETVÁRI 2002b). Az alkalmazott módszertől függően a *Cenchrus* és az *Asclepias* évelő gyepek típusú felvételei is többé-kevésbé kompakt csoportként jelennek meg. Érdekes módon az egyévesek dominálta CISE állomány a sokváltozós módszerek alapján inkább az évelő gyepekhez áll közel, amit talán az magyaráz, hogy ez az állomány évelő homokgyep

degradálódásával jött létre, és fajkészletében még nagyobb számban megtalálhatók a *Festucion vaginatae* karakterfajok. Ugyancsak megjegyzendő, hogy a CICI állomány pionír volta ellenére nem a felhagyott szántón kialakult típusokhoz áll közel, hanem az évelő gyepekhez.

Összességében megállapítható, hogy a különféle szukcessziós állapotú homokgyepek a vizsgált özőnfajok jelenlétében jól felismerhetők, de a sokváltozós módszerek által kimutathatóan bizonyos – a jelen dolgozat keretei között részleteiben nem vizsgált – egyedi vonásokkal is rendelkeznek.

6.4. Társulásszerveződési sajátosságok

A felvételezett társulások szerveződési sajátosságainak elemzése során egyrészt a szünkrétikus függvények abszolút értékét, másrészt azoknak a véletlenszerűtől való eltérését (szignifikanciavizsgálat) vettem figyelembe.

Amennyiben az alkalmazott random nullmodell előállításához teljes randomizációt alkalmazunk, minden állomány esetében szignifikánsan eltér a kapott asszociátum és florális diverzitás a véletlenszerűtől, azaz a kimutatott szerveződési és diverzitási mintázat egyik esetben sem csupán texturális kényszerek eredménye. A vizsgált problémánk szempontjából érdekesebb kérdésnek tűnik, hogy vajon az interspecifikus kölcsönhatások mintázatképző hatásának szignifikanciavizsgálatára alkalmazott random eltolás használatával milyen képet mutatnak az állományok. Eredményeink alapján a kisebb léptéktartományokban (40 cm-es lineahosszig) a *Cenchrus* állományaiban volt a legkevésbé jellemző a szignifikáns Ass értékek előfordulása. Az *Asclepias* állományaiban több szignifikáns érték is előfordult ebben a tartományban (kivételt a *Cenchrussal* közös CIAS állomány képez). A *Cleistogenes serotina* esetében az állományok változatos képet mutatnak. Tekintettel arra, hogy a megadott szignifikanciaszintek önkényesek, a fenti eredmények csak óvatos következtetés levonására alkalmasak. Mindenesetre úgy tűnik, hogy a *Cenchrus* állományaiban az egyedi szomszédság tartományában nem jellemző az interspecifikus kölcsönhatások mintázatszervező ereje. Ez összhangban van azzal, hogy az átoktüske kifejezetten olyan gyepekre jellemző, amelyeket recens zavarás ért, s amelyek szerkezete a bolygatás miatt szétzilált. Az *Asclepias* állományaiban a szignifikáns interspecifikus kölcsönhatások nagyobb száma azzal magyarázható, hogy a faj jelenléte nem okvetlenül a recens zavarást jelzi, hosszú életű klónjai környezetében a gyp saját

szabályai szerint szerveződhet. A *Cleistogenes* esetében hasonlóan meggyőzően hangzó magyarázat nem adható a kapott eredményekre.

Az asszociátum és a florális diverzitás maximumértékeinek alakulása az *Asclepias* és a *Cenchrus* esetében igazolja előzetes várakozásainkat. A pionír állományoktól a fajgazdagabb, természetesebb gyepek felé haladva mindkét érték növekszik (ez különösen az Ass maximumának tekintetében egyértelmű). A *Cleistogenes* esetében nem különböztettünk meg előzetesen pionír és érettebb állományokat. Az elemzésből viszont kiderül, hogy a késeiperje felvételeinek maximális asszociátuma és florális diverzitása általában alacsonyabb, mint a két másik özőnfaj évelő gyepekben mért értéke, sőt, a számértékek a pionír állományokéhoz állnak közelebb. Ez alól a maximális Ass tekintetében a CLCL1 és CLCL2 állományok jelentenek kivételt, tehát azok a felvételek, ahol a késeiperje a fő állományalkotó, és az évelő homokgyep jellemző domináns fajai ritkák. Az előző gondolatmenet következetesen folytatva ez azt jelenti, hogy a *Cleistogenes* állományainak többsége pionír jellegű, és azok a felvételek, amelyekben a *Cleistogenes* az egyedüli domináns, esetleg egy érettebb (későbbi?) stádiumot képviselnek. A késeiperjés állományok előzetesen megállapított vegetációtípusa és szünkrétikus értékek maximuma között nem találunk további összefüggést. Az állományok között más szempontból is különbséget tudunk tenni: az 1-es (sashegyi) terület felvételei a hasonló típusú 3-as (déli) terület hasonló állományai magasabb maximális Ass és FD értékekkel rendelkeznek. Ez azt jelentheti, hogy az utóbbi terület *Cleistogenes* által előzőnlött növényzete pionírabban jellegű.

Az asszociátum és a florális diverzitás maximumaihoz kapcsolódó karakterisztikus skálaértékek (aAss, aFD) esetén előzetes várakozásunk az lenne, hogy a pionír állományokhoz képest az „érettebb” gyepekben a fajok együttes előfordulásának térléptéke (a foltosság mértéke) csökken. Ez a jelenség egyik esetben sem rajzolódik ki, sőt, az *Asclepias* állományainak esetében ezzel kifejezetten ellentétes tendenciát tapasztalunk. A *Cleistogenes* esetében az azonos vegetációtípusú párok (CLFP, CLFV, CLSS) esetében a FD karakterisztikus skálaértékének csökkenését tapasztaljuk az 1-es és a 3-as területet összehasonlítva. Amennyiben az előző bekezdésben levont következtetést követve a 3-as terület állományait pionírabbnak tekintjük, szintén az előzetes elvárásokkal ellenkező következtetéshez jutunk. A nem várt eredményben rejlő ellentmondás esetleg azzal oldható fel, hogy a pionír állományok viszonylag fajszegény, homogén együtteseinek viszonylag könnyen ki tudják meríteni a lehetséges kombinációs

lehetőségeket, mint a fajokban gazdagabb gyeptípusok, de sajnos ez a magyarázat sem alkalmazható az összes esetre. A késeiperjés állományok előzetesen megállapított vegetációtípusa és szünkrétikus értékek karakterisztikus skálaértékei között nem találtunk összefüggést.

6.5. Az özönfajok viszonya a társulásszerkezethez

Az özönfajok teljes asszociáltsága kapcsán előzetes feltételezésünk, hogy a kevésbé kedvező cönológiai közegben az illető fajra vonatkozó TAss érték magasabb, mint kedvező közegben. Ez a tendencia meggyőzően kirajzolódik a *Cenchrus* esetében, ahol a pionír állományok (ahol a faj igen gyakori) maximális TAss értékei határozottan alacsonyabbak, mint az élő gyeptípusban vagy az egyéves állományban tapasztaltak (ahol a faj már lényegesen ritkább). Ezzel szemben az *Asclepias* esetén a hipotézist nem támasztják alá az eredmények. A *Cleistogenes* állományait összehasonlítva nem találunk összefüggést sem az egyes vegetációtípusok, sem az egyes területek értékei között.

Az özönfajok közvetlen környezetében tapasztalható términtázati meghatározottság (az 5 cm-es léptéken mért TAss és az entrópia hányadosa) vizsgálata egyik esetben sem támasztja alá, hogy a kevésbé kedvező cönológiai közegben magasabb lenne a faj teljes asszociáltsága.

Az özönnövények asszociáltsági viszonyainak elemzése kissé eltérő viselkedést tárt fel a három faj esetében. A *Cleistogenes serotina* alakított ki legnagyobb arányban szignifikáns negatív kapcsolatokat a többi száraz növényvel, az *Asclepias syriaca* pedig a legkevésbé. A pozitív kapcsolatok tekintetében éppen ellenkező a helyzet. A *Cenchrus* köztes helyzetet foglal el. Ha az előzetes hipotézist fenntartjuk, akkor koncepciónk alapján az átoktüskének a legkisebb a potenciális átalakító hatása a fajkészlet tekintetében az általa előzőnlött állományokban (a vizsgált 5-40 cm-es léptéktartományt tekintve), és a késeiperjéé a legnagyobb.

6.6. A társulásszerveződéssel kapcsolatos hipotézisek és módszertan általános értékelése

Mint az előző értékelés mutatja, a társulásszerveződés és az invázió összefüggésével kapcsolatos hipotéziseink jelentős részét a vizsgálat nem igazolta, és a

várakozástól való eltérést utólagos magyarázatokkal sem sikerült kielégítően megmagyarázni. Ez az „eredmény” felveti azt a kérdést is, hogy az „igazolt” hipotézisek mennyiben jelentenek tényleges megerősítést, vagy mennyiben jelentenek pusztán véletlen egybeesést.

Ez a kudarc több tényezőtől is adódhat. Egyrészt lehetséges, hogy maguk a hipotézisek sem kellően átgondoltak, és az intuitíven levont elvi következtetések túlságosan leegyszerűsítőek. Másrészt módszertani kérdések is felvetődnek: Az első ilyen probléma, hogy a jelen esetben – jobb híján – egyszeri szünfenobiológiai mintázatokat elemeztünk, jóllehet az ilyen következtetések esetében régóta létező, jól ismert tény, hogy csak nagyon korlátozottan lehet pillanatnyi mintázatokból háttér folyamatokra következtetni (LEPŠ 1990). A megoldás erre a problémára nem egyszerű: egyrészt kontrollált, kísérletes vizsgálatokra van szükség, másrészt a megfigyelések tér- és időskáláját kell tágítani (BLOSSEY 1999). A tér-idő helyettesítéses vizsgálatok helyett (amelyekben sokszor önkényes elemeket alkalmazó koncepciók alapján helyezünk valamilyen szempontból sorba állományokat) hosszú távú, ismétléses vizsgálatokat kell végezni (BARTHA 2004). A másik általános módszertani probléma, hogy a növényzet szerkezetvizsgálatára alkalmas, a jelen vizsgálatban is használt JNP-modellek a bennük rejlő lehetőségek és a folyamatos módszertani fejlesztés ellenére sem váltak részévé a társulástani kutatások mindennapi módszertanának (BARTHA 2001), ezért használatukkor sok a buktató. Ebből a szempontból csak remélhetjük, hogy a jelen elemzés, – annak ellenére, hogy a vizsgált özönfajok viselkedésének megértése szempontjából nem sokat nyújtott – mint módszertani kísérlet kissé hozzájárul metodika alkalmazásának fejlődéséhez.

7. KÖVETKEZTETÉSEK

Az *Ambrosia artemisiifolia*, vizsgálataink alapján, viszonylag jelentéktelen szerepet játszik a nyílt homoki vegetációban. Jóllehet országos léptéken a legproblematisabb özöngyomnak tekintik, a vizsgált vegetációban egyértelműen a bolygatott foltokhoz kötődik. Nem egyértelmű, hogy az intakt gyepekben mennyiben magyarázza hiányát a propagulumlimitáltság, vagy a vegetáció ellenállása, de biológiai sajátosságai, elsősorban csírázási igénye (vö. 4.2. fejezet) eleve valószínűtlenné teszik, hogy a bolygatatlan gyepekben tartós dominanciára legyen képes. Tömegesen elsősorban a felhagyott szántókon számíthatunk rá, de a kezdeti stádiumok után innen is gyorsan eltűnik (CSECSERITS – RÉDEI 2001). Esetleges veszélyt a lokálisan felszaporodó, hosszú életű magbank jelenthet. A parlagfű inváziójának megelőzése nem igényel különösebb természetvédelmi kezelést ezen az élőhelyen.

A *Cenchrus incertus* ugyancsak azokban a foltokban jellemző, amelyeket recens bolygatás ért. Viszonylag nagyobb állományai is szemlátomást néhány év alatt eltűnnek a természetközeli gyepekből. Terjedését feltehetőleg limitálja a propagulumok epizoochor terjedési módja, speciális csírázási igénye (vö. 4.2. fejezet), és valószínűleg a természetes vegetáció nagyobb ellenállása is, amit az évelő gyepekben detektálható magas términtázati meghatározottsága jelez. Tömeges megjelenése a felhagyott szántók mellett az erősebben legeltetett, vagy emberek (pl. turisták) által taposott gyepekben várható. Visszaszorítása, amennyiben a talajbolygatással és termésterjesztéssel járó tevékenységeket kizárjuk, különösebb természetvédelmi kezelést nem igényel, viszont a homoki kultúrtíjakon állandósulásával kell számolnunk.

A *Conyza canadensis* – 1999-es elterjedése alapján – a legelterjedtebb özönfaj a természetközeli homokgyepekben. Ennek ellenére, mivel elterjedési területe csak bizonyos években ilyen nagy, és elsősorban a természeti értékekben szegényebb egyéves gyepekben gyakori, nem érdemes különösebb jelentőséget tulajdonítani neki. Jó terjedőképessége miatt a betyárkóró mint degradációjelző faj lehet jelentős a természetközeli területeken. Valószínűleg ezt a szerepet jelzi, hogy az amúgy nagy ellenállóképességű buckamélyi gyepeknek a más vegetációval érintkező, a kiszáradás miatt degradálódó peremein is felszaporodik. Természetvédelmi kezelésekkal a *Conyza* inváziója valószínűleg csak kis mértékben befolyásolható.

Az *Asclepias syriaca* országos léptékben az egyik legjelentősebb természetvédelmi gyom homokterületeinken (BAGI 1999, 2004). A jelen tanulmány a

faj veszélyes voltáról alkotott képet a természetközeli gyepekre vonatkozóan egyrésztől alátámasztja, másrésztől árnyalja. Kimutatható volt, hogy a viszonylag intakt területeken is folyamatos az állományok számának és populációméretének növekedése, viszont nem találtunk arra bizonyítékot, hogy a selyemkóró jelenléte megakadályozná a fajgazdag évelő gyepek regenerációját. A selyemkóró átalakító természete tehát inkább táji, mint állományléptéken jelentős. Magjainak jó terjedőképessége miatt a propagulumnyomás mérséklése egy selyemkóróval fertőzött tájban nem kivitelezhető. Inváziójával szemben a zavarást okozó tényezők kizárása, illetve egyes esetekben (ahol a bolygatás nem kizárható, vagy a növény még táji léptékben is viszonylag ritka) az állományok célzott irtása lehet a megfelelő kezelés.

A *Cleistogenes serotina* szerepe tűnik a legkevésbé tisztázottnak. Inváziója leginkább a természetes vegetációtípusokat érinti. Az állományok elemzése arra utal, hogy a természetvédelmi szempontból értékes fajok nem tűnnek el a késeiperje uralta foltokból, viszont a faj által a közvetlen szomszédságban kialakított nagyszámú negatív asszociáltságból arra lehet következtetni, hogy a gyepek szerveződése hosszabb távon átalakulhat. A késeiperje állományai a szerveződési mutatók alapján viszonylag pionír jellegűeknek tűnnek. Hogy ez a jelleg az inváziós faj jelenlétében egyfajta végállapotnak tekinthető, vagy pedig később jelentős átalakulások várhatók még, csak hosszabb távú vizsgálatokkal lehet megválaszolni. Célzott természetvédelmi kezelés a faj inváziójával szemben a jelenlegi eszköztárat ismerve kilátástalannak tűnik, valószínűleg meg kell szoknunk a növényvel való tartós együttélést.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönettel mindenk előtt Bagi Istvánnak tartozom, aki szakvezetőként és témavezetőként is iránymutatással és maximális segítséggel szolgált munkámhoz. A homokgyepi invázióval kapcsolatos kutatásaim mind Bagi István korábbi ilyen irányú munkásságán alapulnak. Gallé Lászlónak azért tartozom köszönettel, mert programvezetőként minden lehetőséget megadott az eredményes tudományos munkához.

A Szegedi Tudományegyetem Ökológiai Tanszékének munkatársai közül ki kell emelnem Horváth Andrást, aki általános botanikai kérdésekben, valamint a vegetáció szerveződését érintő problémákkal kapcsolatban meghatározó tanácsokkal szolgált, és mellette Pénzes Zsoltot, aki a tudományos kutatás módszertanával kapcsolatban mind általános, mind konkrét kérdésekben alapvető iránymutatást adott. Kovács Gábornak azért tartozom köszönettel, mert közös munkánk kapcsán rendkívüli módon hozzájárult doktori kutatásaimhoz. Bartha Sándornak azért mondok köszönetet, mert a vegetáció szerkezetelemzésével kapcsolatban mindig igen készségesen segített a felvetődött problémák megoldásában.

Köszönetet mondok ezen kívül a Szegedi Tudományegyetem Ökológiai Tanszéke minden munkatársának, amiért sokrétű segítségükkel előmozdították a munkámat. A Kiskunsági Nemzeti Parknak azért tartozom köszönettel, mert nem csupán a kutatásokhoz szükséges alapvető feltételeket biztosították, hanem lehetőség szerint mindenben igyekeztek hozzájárulni az eredményes kutatásokhoz. Végül, de nem utolsósorban köszönöm az E-misszió Egyesület összes munkatársának, kollégáimnak, hogy megértő, segítő, és baráti légkört biztosítottak a disszertáció elkészítéséhez.

FELHASZNÁLT IRODALOM

- ALPERT, P. – BONE, E. – HOLZAPPEL, C. (2000): Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**: 52–66.
- BAGI, I. (1990): The vegetation map of the Szappan-szék Unesco Biosphere Reserve Core Area, Kiskunság National Park, Hungary. – *Acta Biologica Szegediensis* **36**: 27–42.
- BAGI, I. (1997a): Átalakuló homoki vegetáció a Duna-Tisza közén. – *Kitaibelia* **2**: 253–264.
- BAGI, I. (1997b): Másodlagos egyéves homoki gyepek. In: FEKETE, G. – MOLNÁR, ZS., –HORVÁTH, F. (szerk.): *Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer II. A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzet Élőhely-osztályozási Rendszer.* – MTM Budapest és MTA ÖBKI Vácrátót. pp.: 181–182.
- BAGI, I. (1999): A selyemkóró (*Asclepias syriaca* L.) – Egy invazív faj biológiája, a védekezés lehetőségei. – *Kitaibelia* **4**: 289–295.
- BAGI, I. (2000): *A Cleistogenes serotina* inváziójának dokumentumai a Kiskunsági Nemzeti Park „Fülöpházi homokbuckák” UNESCO bioszféra-rezervátum magterületein, 1975-1999. In: VIRÁGH, K. – KUN, A. (szerk.): *Vegetáció és dinamizmus.* – MTA ÖBKI, Vácrátót. pp.: 147–156.
- BAGI, I. (2004): Selyemkóró. In: MIHÁLY, B. – BOTTA-DUKÁT, Z. (szerk.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények.* – TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest. pp.: 315–331.
- BAGI, I. – SZILÁGYI, Z. (1995): Az *Asclepias syriaca* L. cönológiai viszonyai a Kiskunsági Nemzeti Park fokozottan védett homokterületein. – *Botanikai Közlemények* **82**: 147–147.
- BAGI, I. – SZILÁGYI, Z. (1996): *Asclepias syriaca* klónok strukturális vizsgálata a Kiskunsági Nemzeti Park fülöpházi homokterületein. – *Botanikai Közlemények* **83**: 170–171.
- BAKER, H. G. (1974): The evolution of weeds. – *Annual Review of Ecology and Systematics*. **5**: 1–24.
- BALOGH, L. – BOTTA-DUKÁT, Z. – DANCZA, I. (2003): What kind of plants are invasive in Hungary. In: CHILD, L. E. – BROCK, J. H. – BRUNDU, G. – PRACH, K. – PYŠEK, P. – WADE, P. M. – WILLIAMSON, M. (szerk.): *Plant Invasions: Ecological Threats*

- and Management Solutions*. – Backhuys Publishers, Leiden. pp.: 131–146.
- BARTHA, S. (2000): In vivo társuláselmélet. In: VIRÁGH K. – KUN A. (szerk.): *Vegetáció és dinamizmus*. – MTA ÖBKI, Vácrátót. pp.: 101–140.
- BARTHA, S. (2001): Életre keltett mintázatok. A JNP modellekről. In: OBORNY B. (szerk.): *Teremtő sokféleség*. – MTA ÖBKI, Vácrátót. pp.: 61–95.
- BARTHA, S. (2004): Paradigmaváltás és módszertani forradalom a vegetáció vizsgálatában. – Magyar Tudomány **90**: 12–26.
- BARTHA, S. – CZÁRÁN, T. – PODANI, J. (1998): Exploring plant community dynamics in abstract coenostate spaces. – *Abstracta Botanica* **22**: 49–66.
- BARTHA, S. – KERTÉSZ, M. (1998): The importance of neutral-models in detecting interspecific spatial associations from 'trainsect' data. – *Tiscia* **31**: 85–98.
- BARTHA, S. – RÉDEI, T. – SZOLLÁT, GY. – BÓDIS, J. – MUCINA, L. (1998): Északi és déli kitettségű dolomitsziklagyepek térbeli mintázatainak összehasonlítása. In: CSONTOS P. (szerk.): *Sziklagyepek szünbotanikai kutatása*. – Scientia Kiadó, Budapest. pp.: 159–182.
- BARTHA, S. – KERTÉSZ, M. – MOLNÁR, ZS. – CSECSEKITS, A. – HENEKRY, G. – KOVÁCS-LÁNG, E. (1999–2000): Homoki gyepek dinamikájának rekonstrukciója felhagyott szántóföldek és zavart „ösgyepek” mintázataiból. – *Botanikai Közlemények* **86–87**: 248–249.
- BASKIN, J. M. – BASKIN, C. C. (1977): Dormancy and germination in seeds of common ragweed with reference to Beal's buried seed experiment. – *American Journal of Botany* **64**: 1174–1176.
- BASKIN, J. M. – BASKIN, C. C. (1980): Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. – *Ecology* **61**: 475–480.
- BASSETT, I. J. – CROMPTON C. W. (1975): The biology of Canadian weeds. 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. – *Canadian Journal of Plant Science* **55**: 463–476.
- BASTL, M. – KOCÁR, P. – PRACH, K. – PYŠEK, P. (1997): The effect of successional age and disturbance on the establishment of alien plants in man made-sites: an experimental approach. In: BROCK, J. H. – WADE, M. – PYŠEK, P. – GREEN, D. (szerk.): *Plant Invasions: Studies from North America and Europe*. – Backhuys Publishers, Leiden. pp.: 191–201.
- BAZZAZ, F. A. (1970): Secondary dormancy in the seeds of the common ragweed *Ambrosia artemisiifolia*. – *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **97**: 302–305.

- BENKŐ, ZS. (1998): *A közönséges parlagfűn (Ambrosia elatior L.) előforduló rovarregyűttes vizsgálata*. Diplomamunka, (kézirat). – József Attila Tudományegyetem, Ökológiai Tanszék, Szeged.
- BÉRES, I. (1981): A parlagfű (*Ambrosia elatior* L.) magvak csírázása a talajban. – *Növényvédelem* **18**: 66–69.
- BÉRES, I. (2003): Az ürömlevelű parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) elterjedése, jelentősége és biológiája. – *Növényvédelem* **39**: 293–302.
- BÉRES, I. – BÍRÓ, K. (1993): A parlagfű (*Ambrosia elatior* L.) élelciklusa és fenofázisainak időtartama. – *Növényvédelem* **29**: 148–151.
- BÉRES, I. – HUNYADI, K. (1980): A parlagfű (*Ambrosia elatior* L.) biológiája. – *Növényvédelem* **16**: 109–116.
- BÉRES, I. – HUNYADI, K. (1984): Dormancy and germination of common ragweed (*Ambrosia elatior* L.) seeds in the field in Hungary. – *Acta Agronomica Academiae Scientiarum Hungaricae* **33**: 383–387.
- BÉRES, I. – HUNYADI, K. (1991): Az *Ambrosia elatior* elterjedése Magyarországon. *Növényvédelem* **27**: 405–410.
- BINGGELLI, P. (1996): A taxonomic, biogeographical and ecological overview of invasive woody plants. – *Journal of Vegetation Science* **7**: 121–124.
- BLOSSEY, B. (1999): Before, during and after: the need for long-term monitoring in invasive plant species management. – *Biological Invasions* **1**: 301–311.
- BORHIDI, A. (1993a): Characteristics of the climate of the Danube-Tisza mid region. In: SZUJKÓ-LACZA, J. – KOVÁTS, D. (szerk.): *The Flora of the Kiskunság National Park*. – Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest. pp. 9–20.
- BORHIDI, A. (1993b): *A magyar flóra szociális magatartás típusai, természetességi és relatív ökológiai értékszámai*. – JPTE, Pécs.
- BORHIDI, A. – SÁNTA, A. (szerk.) (1999): *Vörös könyv Magyarország növénytársulásairól*. – TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest.
- BOROS, Á. (1924): Újonnan bevándorolt amerikai gyom hazánkban. – *Természettudományi Közlöny* **56**: 96–97.
- BOTTA-DUKÁT, Z. – BALOGH, L. – SZIGETVÁRI, CS. – BAGI, I. – DANCZA, I. – UDVARDY, L. (2004): A növényi invázióhoz kapcsolódó fogalmak áttekintése, egyben javaslat a jövőben használandó fogalmakra és definíciókra. In: MIHÁLY, B. – BOTTA-DUKÁT, Z. (szerk.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények*. – TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest. pp.: 31–55.

- BOYDSTON, R. A. (1989): Germination and emergence of longspine sandbur (*Cenchrus longispinus*). – *Weed Science* **37**: 63–67.
- BOYDSTON, R. A. (1990): Time of emergence and seed production of longspine sandbur (*Cenchrus longispinus*) and puncturevine (*Tribulus terrestris*). – *Weed Science* **38**: 16–21.
- BROWN, R. L. – PEET, R. K. (2003): Diversity and invasibility of Southern Appalachian plant communities. – *Ecology* **84**: 32–39.
- BRÜCKNER, D. (1998): A parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) allelopátiás hatása a kultúrnövények csírázására. – *Növénytermelés* **47**: 635–644.
- BRÜCKNER, D. – LEPOSSA, A. – HERPAI, Z. (2001): Parlagfű-allelopátia: közvetett kölcsönhatások. – *Növénytermelés* **50**: 231–236.
- BUHLER, D. D. – OWEN, M. D. K. (1997): Emergence and survival of horseweed (*Conyza canadensis*). – *Weed Science* **45**: 98–101.
- BURKE, M. J. W. – GRIME, J. P. (1996): An experimental study of plant community invasibility. – *Ecology* **77**: 776–790.
- CAHILL, J. F. (2003): Neighbourhood-scale diversity, composition and root crowding do not alter competition during drought in a native grassland. – *Ecology Letters* **6**: 599–603.
- CALLAWAY, R. M. – ASCHEHOUG, E. T. (2000): Invasive plants versus their new and old neighbors: mechanism for exotic invasion. – *Science* **290**: 521–523.
- CASE, T. J. (1990): Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **87**: 9610–9614.
- COOK, G. D. – SETTERFIELD, S. A. (1996): Shrub invasion of a tropical wetland: implications for weed management. – *Ecological Applications* **6**: 531–537.
- CRAWLEY, M. J. – BROWN, S. L. – HEARD, M. S. – EDWARDS, G. R. (1999): Invasion resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity. – *Ecology Letters* **2**: 140–148.
- CRAWLEY, M. J. (1989): Chance and timing in biological invasions. In: DRAKE, J. – DI CASTRI, F., GROVES, R. – KRUGER, F. – MOONEY, H. A. – REJMANEK, M. – WILLIAMSON, M. (szerk.): *Biological invasions: a global perspective*. – Wiley, New York. pp.: 407–423.
- CRONK, Q. C. B. – FULLER, J., L. (1995): *Plant invaders. The threat to natural ecosystems*. – Chapman and Hall, London.

- CROOKS, J. A. (2002): Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. – *Oikos* **97**: 153–166.
- CSECSERITS, A. – RÉDEI, T. (2001): Secondary succession on sandy old-fields in Hungary. – *Applied Vegetation Science* **4**: 63–74.
- CSONTOS, P. (2001): *A természetes magbank kutatásának módszerei*. – Scientia Kiadó, Budapest.
- DANCZA, I. – CSIKY, J. – PÁL, R. (2001): Vasúti sínek menti gyomközösségek társulástani vizsgálata és néhány érdekesebb faj elterjedése vasúti területeken. – *Botanikai Közlemények* **88**: 198–198.
- DAVIS, M. A. – PELSOR, M. (2001): Experimental support for a resource-based mechanistic model of invasibility. – *Ecology Letters* **4**: 421–428.
- DAVIS, M. A. – THOMPSON, K. – GRIME, J. P. (2001): Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. – *Diversity and Distributions* **7**: 97–102.
- DELISLE, D. G. (1963): Taxonomy and distribution of the genus *Cenchrus*. – *Iowa State Journal of Science* **37**: 259–351.
- DICKERSON, C. T. – SWEET, R. D. (1971): Common ragweed ecotypes. – *Weed Science* **19**: 64–66.
- DI CASTRI, F. (1989): History of biological invasions with emphasis on the Old World.
In: DRAKE, J. – DI CASTRI, F. – GROVES, R. – KRUGER, F. – MOONEY, H. A. – REJMANEK, M. – WILLIAMSON, M. (szerk.): *Biological invasions: a global perspective*. – Wiley, New York. pp.: 1–30.
- EDWARDS, K. R. (1998): A critique of the general approach to invasive plant species. In: STARFINGER, U. – EDWARDS, K. – KOWARIK, I. – WILLIAMSON, M. (szerk.): *Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses*. – Backhuys Publishers, Leiden. pp.: 85–92.
- ELTON, C. S. (1958): *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. – Methuen, London.
- FALIŃSKI, J. B. (1986): *Vegetation dynamics in temperate lowland forests*. – Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- FALIŃSKI, J. B. (1998b): Invasive alien plants, vegetation dynamics and neophytism. – *Phytocoenosis* **10**: 163–187.
- FALIŃSKI, J. B. (1998a): Invasive alien plants and vegetation dynamics. In: STARFINGER, U. – EDWARDS, K. – KOWARIK, I. – WILLIAMSON, M. (szerk.): *Plant*

- Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses*. – Backhuys Publishers, Leiden. pp.: 3–21.
- FEKETE, G. (1992): The holistic view of succession reconsidered. – *Coenoses* **7**: 21–29.
- FEKETE, G. (1995): Tudománytörténeti áttekintések. Fitocönológia és vegetációtan: hazai aspektusok. – *Botanikai Közlemények* **82**: 107–127.
- FEKETE, G. – TUBA, Z. – MELKÓ, E. (1988): Background processes at the population level during succession in grasslands on sand. – *Vegetatio* **77**: 33–41.
- FOX, M. D. – FOX, B. J. (1986): The susceptibility of natural communities to invasion. In: GROVES, J. H. – BURDON, J. J. (szerk.): *Ecology of Biological Invasions*. – Cambridge University Press, Cambridge. pp.: 57–66.
- GOODWIN, B. J. – MCALLISTER, A. J. – FAHRIG, L. (1998): Predicting invasiveness of plant species based on biological information. – *Conservation Biology* **13**: 422–426.
- GORDON, D. R. (1998): Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: Lessons from Florida. – *Ecological applications* **8**: 975–989.
- HARGITAI, Z. (1940): Nagykőrös növényvilága II. A homoki növényközvetkezetek. – *Botanikai közlemények* **37**: 205–240.
- HEGI, G. (1979): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. VI/3. – Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- HOBBS, R. J. (1989): The nature and effects of disturbance relative to invasions. In: DRAKE, J. – DI CASTRI, F. – GROVES, R. – KRUGER, F. – MOONEY, H. A. – REJMÁNEK, M. – WILLIAMSON, M. (szerk.): *Biological Invasions: a Global Perspective*. – Wiley, New York, pp.: 389–405.
- HOBBS, R. J. – HUMPHRIES, S. E. (1994): An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. – *Conservation Biology* **9**: 761–770.
- HOOD, W. G. – NAIMAN, R. J. (2000): Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. – *Plant Ecology* **148**: 105–114.
- HOLM, L. G. – PANCHO, J. V. – HERBERGER, J. P. – PLUCKNETT, D. L. (1979): *A Geographical Atlas of World Weeds*. – John Wiley and Sons, New York.
- HORVÁTH, Z. (1984): Adatok az *Asclepias syriaca* L. (Asclepiadaceae) Magprodukciójának és csírázásbiológiájának komplex ismeretéhez. – *Növényvédelem* **20**: 158–166.
- HORVÁTH, A. (1998): INFOTHEM program: new possibilities of spatial series analysis based on information theory methods. – *Tiscia* **31**: 71–84.

- HUNYADI, K. – BÉRES, I. – KAZINCZI, G. (2000): *Gyomnövények, gyomirtás, gyombiológia*. – Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- HUSTON, M. A. (1997): Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function on biodiversity. – *Oecologia* **110**: 449–460.
- HUTCHINSON, G. E. (1961): The Paradox of the plankton. – *American Naturalist* **95**: 137–145.
- IVÁNYOSI SZABÓ, A. (1979): Éghajlatának néhány jellemzője. In: Tóth, K. (ed.): *Nemzeti Park a Kiskunságban*. – Natura, Budapest. pp. 90–92.
- IVÁNYOSI SZABÓ, A. (1994): A Duna–Tisza közti hátságon bekövetkezett talajvízszintsüllyedés hatása természetvédelmi területeinkre. In PÁLFAI, I. (szerk.): *A Duna–Tisza közti Hátság vízgazdálkodási problémái*. – Nagyalföld Alapítvány, Budapest. pp. 77–87.
- IVÁNYOSI SZABÓ, A. (2003): Az elmúlt harminc év természetvédelmi eredményei a kiskunsági homokságokon. In: MOLNÁR, ZS. (szerk.): *A Kiskunság száraz homoki növényzete*. – TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest. pp. 105–107.
- JÁVORKA, S. (1943): Az *Ambrosia artemisiifolia* L. mint takarmánynövény. – Pótfüzetek a Természettudományok Közleményéhez **75**: 37–38.
- JUHÁSZ-NAGY P. (1980): *A cönológia koegzisztenciális szerkezeteinek modellezése*. – Akadémiai doktori értekezés, Budapest.
- JUHÁSZ-NAGY P. (1984): Spatial dependence of plant populations. Part 2. A family of new models – *Acta Botanica Hungarica* **30**: 363–402.
- JUHÁSZ-NAGY P. – PODANI J. (1983): Information theory methods for the study of spatial processes and succession. – *Vegetatio* **51**: 129–140.
- KALÁPOS, T. (1991): C3 and C4 grasses in Hungary: environmental requirements, phenology and role in vegetation. – *Abstracta Botanica* **15**: 83–88.
- KÁRPÁTI, Z. (1954): Kiegészítés Soó-Jávorka: „A magyar növényvilág kézikönyve” c. munkájához. – *Botanikai Közlemények* **44**: 71–76.
- KENNEDY, T. A. – NAEEM, S. – HOWE, K. M. – KNOPS, J. M. H. – TILMAN, D. – REICH, P. (2002): Biodiversity as a barrier to ecological invasion. – *Nature* **417**: 636–638.
- KISS, L. – VAJNA, L. – BOHÁR, GY. (2003): A parlagfű (*Ambrosia artemisiifolia* L.) elleni biológiai védekezés lehetőségei. – *Növényvédelem* **39**: 319–331.
- KLIRONOMOS, J. N. (2002): Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. – *Nature* **417**: 67–70.
- KNOPS, J. M. H. – TILMAN, D. – HADDAD, N. M. – NAEEM, S. – MITCHELL, C. E. –

- HAARSTAD, J. – RITCHIE, M. E. – HOWE, K. M. – REICH, P. B. – SIEMANN, E. – GROTH, J. (1999): Effect of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances, and diversity. – *Ecology Letters* **2**: 286–293.
- KOVÁCS, M. G. – SZIGETVÁRI, CS. (2002): Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the Great Hungarian Plain. – *Phyton. Annales Rei Botanicae* **42**: 211–223.
- KOLAR, C. S. – LODGE, D. M. (2002): Progress in invasion biology: predicting invaders. – *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 199–204.
- KÖRMÖCZI, L. (1991): Drought induced changes in a sandy grassland complex in the Great Hungarian Plain. – *Acta Biologica Szegediensis* **37**: 63–74.
- LÁJER, K. (1997): Vázlatok a *Carex hartmanii* Cajander magyarországi elterjedéséről, ökológiai viszonyairól. – *Kitaibelia* **2**: 103–122.
- LAKATOS, I. (1997): A kritika és a tudományos kutatási programok metodológiája. In: MIKLÓS, T. (szerk.): *Lakatos Imre tudományfilozófiai írásai*. – Atlantisz, Budapest. pp.: 19–63.
- LAVOREL, S. – PRIEUR-RICHARD, A. -H. – GRIGULIS, K. (1999): Invasibility and diversity of plant communities: from patterns to processes. – *Diversity and Distributions* **5**: 41–49.
- LEPŠ, J. (1990): Can underlying mechanism be deduced from observed patterns? In: Krahulec, F., Agnew, A. D. Q., Agnew, S., Willems, J. H. (szerk.): *Spatial processes in plant communities*. – Academic, Prague, pp.: 1–11.
- LEVINE, J. M. (2000): Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. – *Science* **288**: 852–854.
- LEVINE, J. M. (2001): Local interactions, dispersal, and native and exotic plant diversity along a California stream. – *Oikos* **95**: 397–408.
- LEVINE, J. M. – D'ANTONIO C. M. (1999): Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. – *Oikos* **87**: 15–26.
- LONSDALE, W. M. (1999): Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. – *Ecology* **80**: 1522–1536.
- LUKEN, J. O. (1999): Management of plant invasions: implicating ecological succession. In: LUKEN, J. O. – THIERET, J. W. (szerk.): *Assessment and Management of Plant Invasions*. – Springer-Verlag, New York. pp.: 133–144.
- LYONS, K. G. – SCHWARTZ, M. W. (2001): Rare species loss alters ecosystem function – invasion resistance. – *Ecology Letters* **4**: 358–365.

- MACK, R. N. (1996): Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. – *Biological Conservation* **78**: 107–121.
- MACDONALD, I. A.W. – LLOYD, L. L. – USHER, M. B. – HAMANN, O. (1989): Wildlife conservation and the invasion of nature reserves by introduced species: a global perspective. In: DRAKE, J. – DI CASTRI, F. – GROVES, R. – KRUGER, F. – MOONEY, H. A. – REJMÁNEK, M. – WILLIAMSON, M. (szerk.): *Biological invasions: a global perspective*. – Wiley, New York. pp.: 215–255.
- MACK, M. C. – D'ANTONIO, C. M. (1998): Impacts of biological invasions on disturbance regimes. – *Trends in Ecology and Evolution* **13**: 195–198.
- MACK, R. N. (2000a): Cultivation fosters plant naturalization by reducing environmental stochasticity. – *Biological Invasions* **2**: 111–122.
- MACK, R. N. (2000b): Assessing the extent, status and dynamism of plant invasions: current and emerging approaches. In: MOONEY, H. A. – HOBBS, R. J. (szerk.): *Invasive Species in a Changing World*. – Island Press, Washington. pp.: 141–168.
- MACK, R. N. – SIMBERLOFF, D. – LONSDALE, W. N. – HARRY, E. – CLOUT, M. – BAZZAZ, F. A. (2000): Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. – *Ecological Applications* **10**: 689–710.
- MAGYAR, P. (1933): A homokfásítás és növényyszociológiai alapjai. – *Erdészeti Kísérletek* **35**: 1–89.
- MAGYAR, P. (1961): *Alföldfásítás*. – Akadémiai Kiadó, Budapest.
- MANLY, B. F. J. (1997): *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology* [2nd ed.] – Chapman and Hall, London.
- MARYUSHKINA, V. YA. (1991): Peculiarities of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) strategy. – *Agriculture, Ecosystems and Environment* **36**: 207–216.
- MCKINNEY, K. K. – FOWLER, N. L. (1991): Genetic adaptations to grazing and mowing in the unpalatable grass *Cenchrus incertus*. – *Oecologia* **88**: 238–242.
- MIKOLÁŠ, V. (1996): *Ambrosia artemisiifolia* L. na východnym Slovensku. – *Natura Carpatica* **37**: 85–108.
- MILLER, T. E. – WERNER, P. A. (1987): Competitive effects and responses between plant species in a first-year old-field community. – *Ecology* **68**: 1201–1210.
- MITCHELL, C. E. – POWER, A. G. (2003): Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. – *Nature* **421**: 625–627.
- MOLNÁR, E. (2000a): Egy őshonos növényfajunk Duna–Tisza közti elterjedése. In:

- VIRÁGH, K. – KUN, A. (szerk.): *Vegetáció és dinamizmus*. – MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 141–146.
- MOLNÁR, E. (témafelelős) (2000b): *Növényi adaptív stratégiák szerepe az invázióban*. OTKA zárójelentés, (kézirat). – Vácrátót.
- MOLNÁR, E. – BAGI, I. – CSINTALAN, ZS. – NYAKAS A. (2000): The invasion success of a native grassland species in the Great Hungarian Plain. In: FERENCIKOVÁ, D. – GÁBORCIK, N. – ONDRÁSEK, L'. – UHLIAROVÁ, E. – ZIMKOVÁ, M. (szerk.): *Grassland ecology V. Proceedings of the 5th Ecological Conference Banská Bystrica, Slovakia 23–25 November 1999*. – Grassland and Mountain Agricultural Research Institute, Banská Bystrica. pp.: 423–433.
- MOLNÁR, ZS. (2003): *A Kiskunság száraz homoki növényzete*. – TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest.
- MOORE, J. L. – MOUQUET N. – LAWTON, J. H. – LOREAU, M. (2001): Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages. – *Oikos* **94**: 303–314.
- NAEEM, S. – KNOPS, J. M. H. – TILMAN, D. – HOWE, K. M. – KENNEDY, T. – GALE, S. (2000): Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. – *Oikos* **91**: 97–108.
- NEWSOME, A. E. – NOBLE, I. R. (1986): Ecological and physiological characters of invading species. In: GROVES, J. H. – BURDON, J. J. (szerk.): *Ecology of Biological Invasions*. – Cambridge University Press, Cambridge. pp.: 1–20.
- NOBLE, I. R. (1989): Attributes of Invaders and the Invading Process: Terrestrial and Vascular Plants. In: DRAKE, J. – DI CASTRI, F. – GROVES, R. – KRUGER, F. – MOONEY, H. A. – REJMÁNEK, M. – WILLIAMSON, M. (szerk.): *Biological Invasions: a Global Perspective*. – Wiley, New York, pp.:301–313.
- PALMER, M. W. – MAURER, T. A. (1997): Does diversity beget diversity? A case study of crops and weeds. – *Journal of Vegetation Science* **8**: 235–240.
- PALMER, M. W. - VAN DER MAAREL, E. (1995): Variance in species richness, species association, and niche limitation. – *Oikos* **73**: 203–213.
- PARKER, I. M. – REICHARD, S. H. (1998): Critical issues in invasions for conservation science. In: FIEDLER, P. L. – KAREIVA, P. M. (szerk.): *Conservation Biology for the Coming Decade*. 2nd ed. – Chapman and Hall, New York. pp.: 283–305.
- PARKER, I. M. – SIMBERLOFF, D. – LONSDALE, W. M. – GOODELL, K. – WONHAM, M. – KAREIVA, P. M. – WILLIAMSON, M. H. – VON HOLLE, B. – MOYLE, P. B. –

- BYERS, J. E. – GOLDWASSER, L. (1999): Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. – *Biological Invasions* **1**: 3–19.
- PHELOUNG, P. C. – WILLIAMS, P. A. – HALLOY, S. R. (1999): A weed risk assesment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. – *Journal of Environmental Management* **57**: 239–251.
- PLANTY – TABACCHI, A. – PLANTY – TABACCHI, E. – NAIMAN, R. J. – DEFERRARI, C. – DÉCAMPS, H. (1996): Invasibility of species-rich communities in riparian zones. – *Conservation Biology* **10**: 598–607.
- PLATT, W. J. – WEISS, I. M. (1977): Resource partitioning and competition within guild of fugitive prairie plants. – *American Naturalist* **111**: 479–513.
- PODANI, J. (1997): *Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe.* – Scientia Kiadó, Budapest.
- PODANI, J. (2001): *SYN-TAX 2000. Computer Programs for Data Analysis in Ecology and Systematics. Users Manual.* – Scientia , Budapest.
- PODHAJSKÁ, Z. (1991): *Európa vadvirágai.* – Madách, Pozsony/Bratislava.
- PRIEUR-RICHARD, A. -H. – LAVOREL, S. – GRIGULIS, K – DOS SANTOS. (2000): Plant community dynamics and invasion by exotics: invasion of mediterranean old fields by *Conyza bonariensis* and *Conyza canadensis*. – *Ecology Letters* **2**: 412–422.
- PRISZTER, SZ. (1960): *Adventív gyomnövényeink terjedése.* – Keszthelyi Mezőgazdasági Akadémia Kiadványai, Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- PRISZTER, SZ. (1965): Megjegyzések adventív növényeinkhez.–. *Botanikai közlemények* **52**: 141–151.
- PRISZTER, SZ. (1997): A magyar adventív flóra kutatása. – *Botanikai közlemények* **84**: 25–32.
- PYŠEK, P. (1998): Is there a taxonomic pattern to plant invasions? – *Oikos* **82**: 282–294.
- PYŠEK, P. – JAROŠÍK, V. – KUCERA, T. (2002): Patterns of invasion in temperate nature reserves. – *Biological Conservation* **104**: 13–24.
- PARKER, K. F. (1972): *An Illustrated Guide to Arizona Weeds.* – The University of Arisona Press, Tucson.
- PYŠEK, P. – PRACH, K. – ŠMILAUER, P. (1995): Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech flora. In : PYŠEK, P. – PRACH, K. – REJMÁNEK, M. – WADE, M. (szerk.): *Plant invasions. General aspects and special problems.* – SPB Academic Publishing, Amsterdam. pp.: 39–60.
- PYŠEK, P. – SÁDLO, J. – MANDÁK, B. (2003): Alien flora of the Czech Republic, its

- composition, structure and history. In: : CHILD, L. E. – BROCK, J. H. – BRUNDU, G. – PRACH, K. – PYŠEK, P. – WADE, P. M. – WILLIAMSON, M. (szerk): *Plant Invasions: Ecological Threats and Management Solutions*. – Backhuys Publishers, Leiden. pp.: 113–130.
- RANDALL, J. M. (1997): Defining weeds in natural areas. In: LUKEN, J. O. – THIERET, J. W. (szerk.): *Assessment and Management of Plant Invasions*. – Springer-Verlag, New York. pp.: 18–25.
- RAYNAL, D. J. – BAZZAZ, F. A. (1975): Interference of winter annuals with *Ambrosia artemisiifolia* in early successional fields. – *Ecology* **56**: 35–49.
- RÉDEI, T. – LHOTSKY, B. – GARADNAI, J. – KRÖEL-DULAY, GY. – KOVÁCSNÉ LÁNG, E. (2002): Az élő füvek tömeges pusztulásának hatása homokpusztagyeppek tájléptékű mintázataira. In: HORVÁTH, A. (szerk.): *Aktuális flóra- és vegetációkutatás a Kárpát-medencében V. Összefoglalók. 2002 március 8–10.* – (kiadó megjelölése nélkül), Pécs. pp. 47–48.
- REGHER, D. L. – BAZZAZ, F. A. (1979): The population dynamics of *Erigeron canadensis*, a successional winter annual. – *Journal of Ecology* **67**: 923–933.
- REJMÁNEK, M. (1995): What makes a species invasive? In: PYŠEK, P. – PRACH, K. – REJMÁNEK, M. – WADE, M. (szerk.): *Plant invasions. General aspects and special problems*. – SPB Academic Publishing, Amsterdam. pp.: 3–14.
- REJMÁNEK, M. (1996): A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. – *Biological Conservation* **78**: 171–181.
- REJMÁNEK, M. (1999): Invasive plant species and invulnerable ecosystems. In: SANDLUND, O. T. – SCHEI, P. J. – VIKEN, L. (szerk.): *Invasive species and biodiversity management*. – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp.: 79–102.
- REJMÁNEK, M. (2000): Invasive plants: approaches and predictions. – *Austral Ecology* **77**: 497–706.
- REJMÁNEK, M. – RICHARDSON, D. M. (1996): What attributes make some plant species more invasive? – *Ecology* **77**: 1655–1660.
- RICHARDSON D. M. – PYŠEK, P. – REJMÁNEK, M. – BARBOUR, M. G. – PANETTA, F. D. – WEST, C. J. (2000): Naturalization and invasion of alien plants. – *Diversity and Distributions* **6**: 93–107.
- ROBINSON, G. R. – QUINN, J. F. – STANTON, M. L. (1995): Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. – *Ecology* **76**: 786–794.
- ROY, J. (1990): In Search of The Characteristics of Plant Invaders. In: DI CASTRI, F. –

- HANSEN, A. J. – DEBUSSCHE, M. (szerk.): *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp.: 335–352.
- RÓZSA, P. – NAGY, M. (1997): R. Pococke, XVIII. századi angol utazó magyarországi florisztikai adatai. – *Kitaibelia* **2**: 160–163.
- RYBNÍČEK, O. – JÄGER, S. (2001): Ambrosia (ragweed) in Europe. *ACI International*, **13/2**: 60–66.
- SALISBURY, E. J. (1964): *Weeds and aliens*. 2nd Ed. – Collins, London.
- SÁROSPATAKY, GY. (1957): Az átoktüske (*Cenchrus tribuloides* L.) terjedése és csírázóképesége. – *A Növényvédelem Időszerű Kérdései* **1**: 8–12.
- SHEA, K. – CHESSON, P. (2002): Community ecology theory as a framework for biological invasions. – *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 170–176.
- SHIGESADA, N. – KAWASAKI, K. (1997): *Biological Invasions: Theory and Practice*. – Oxford University Press, Oxford.
- SHRADER-FRECHETTE, K. (2001): Non-indigenous species and ecological explanation. – *Biology and Philosophy* **16**: 507–519.
- SKELLAM, J. G. (1951): Random dispersal in theoretical populations. – *Biometrika* **38**: 196–218.
- SMITH, M. D. – KNAPP, A. K. (1999): Exotic plant species in a C₄-dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure. – *Oecologia* **120**: 605–612.
- SMITH, M. D. – KNAPP, A. K. (2001): Size of the local species pool determines invasibility of a C₄-dominated grassland. – *Oikos* **92**: 55–61.
- SOÓ, R. (1957): Cospectus des groupements végétaux dans les Baisins Carpathiques. – *Acta Botanica Hungarica* **3**: 43–64.
- SOÓ, R. (1964, 1966, 1968, 1970, 1973, 1980): *A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I–VI*. – Akadémiai Kiadó Budapest.
- STADLER, J. – TREFFLICH, A. – KLOTZ, S. – BRANDL, R. (2000): Exotic plant species invade diversity hot spots: the alien flora of northwestern Kenya. – *Ecography* **23**: 169–176.
- STAMPE, E. D. – DAEHLER, C. C. (2003): Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: a microcosm study. – *Oikos* **100**: 362–372.
- STOHLGREN, T. J. – CHONG, G. W. – SCHELL, L. D. – RIMAR, K. A. – OTSUKI, Y. – LEE, M. – KALKHAN, M. A. – VILLA, C. A. (2002): Assessing vulnerability to invasion by nonnative plant species at multiple spatial scales. – *Environmental Management* **29**: 566–577.

- SYMSTAD, A. J. (2000): A test of the effect of functional group richness and composition on grassland invasibility. – *Ecology* **81**: 99–109.
- SZABOLCS, I. (1979): A nemzeti park talajviszonyai. In: Tóth, K. (szerk.): *Nemzeti Park a Kiskunságban*. – Natura, Budapest. pp. 93–107.
- SZÉKELY, T. (1995): Nem-paraméteres próbák. In: ANONYMOUS (szerk.): *Alapvető kutatástervezési, statisztikai és projektértékelési módszerek a szupraindividuális biológiában*. – Viselkedésokológiai Kutatócsoport KLTE Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék, Debrecen.
- SZIGETVÁRI, CS. (1998): *A Cleistogenes serotina, késeiperje invazív sajátosságainak vizsgálata a Kiskunsági Nemzeti Park fülöpházi homokterületein*. Diplomadolgozat, (kézirat). – József Attila Tudományegyetem, Növénytani Tanszék, Szeged.
- SZIGETVÁRI, CS. (2000): Phytosociological and edaphic aspects of the invasion by *Cleistogenes serotina* (L.) Keng in the Kiskunság National Park. – *Tiscia* **32**: 9–17.
- SZIGETVÁRI, CS. (2002a): Distribution and phytosociological relations of two introduced plant species in an open sand grassland area in the Great Hungarian Plain. – *Acta Botanica Hungarica* **44**: 163–183.
- SZIGETVÁRI, CS. (2002b): Az invazív késeiperje, *Cleistogenes serotina* (L.) Keng. Szerepe nyílt homokgyepek társulásszerveződésében. – *Kitaibelia* **7**: 119–139.
- SZIGETVÁRI, CS. – BENKŐ, ZS. R. (2004): Ürömlevelű parlagfű. In: MIHÁLY, B. – BOTTA-DUKÁT, Z. (szerk.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények*. – TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest. pp.: 333–366.
- SZIGETVÁRI, CS. – BOTTA-DUKÁT, Z. (2002): Az özöngyomokkal szembeni védekezésre kidolgozandó hazai természetvédelmi stratégia legfontosabb irányvonalai. In: BOTTA-DUKÁT, Z. (témavezető): *Az inváziós növényfajok magyarországi terjedése és visszaszorításuk természetvédelmi stratégiája*. (kézirat) – Vácrátót. pp.: 320–363.
- SZILÁGYI, Z. (1996): *Az Asclepias syriaca L. cönológiai és ökológiai vizsgálata a Kiskunsági Nemzeti Park fokozottan védett homokterületein*. Diplomamunka, (kézirat). – József Attila Tudományegyetem, Növénytani Tanszék, Szeged.
- SZODFRIDT, I. (1974): Termőhelytípusok és vegetáció kapcsolata a Duna-Tisza közeli homokháton. – *Abstracta Botanica* **2**: 35–37.
- THOMPSON, K. – HODGSON, J. G. – RICH, C. G. (1995): Native and alien invasive

- plants: more of the same? – *Ecography* **18**: 390–402.
- THOMPSON, K. – HODGSON, J. G. – GRIME, P. – BURKE, M. J. W. (2001): Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species. – *Journal of Ecology* **89**: 1054–1060.
- TILMAN, D. (1997): Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. – *Ecology* **78**: 81–92.
- TÓTHMÉRÉSZ, B. – ERDEI, ZS. (1992): The effect of species dominance on information theory characteristics of plant communities. – *Abstracta Botanica* **16**: 43–47.
- TREMMELE, D. C. – PETERSON, K. M. (1983): Competitive subordination of a piedmont old field successional dominant by an introduced species. – *American Journal of Botany* **70**: 1125–1132.
- TWENTYMAN, J. D. (1972): Notes on two species of *Cenchrus* (Gramineae) in Australia. – *Muelleria* **2**: 164–168.
- TWENTYMAN, J. D. (1974): Environmental control of dormancy and germination in the seeds of *Cenchrus longispinus* (Hack.) Fern. – *Weed Research* **14**: 1–11.
- UJVÁROSI, M. (1973): *Gyomnövények*. – Mezőgazdasági Kiadó, Bp.
- VAN DER PUTTEN, W. H. (2003): Plant defense belowground and spatiotemporal processes in natural vegetation. – *Ecology* **84**: 2269–2280.
- VAN RUIJVEN – DE DEYN, G. B. – BERENDSE, F. (2003): Diversity reduces invasibility in experimental plant communities: the role of plant species. – *Ecology Letters* **6**: 910–918.
- VÁRALLYAI, Gy. (1993): Soils in the region between the rivers Danube and Tisza (Hungary). – In: SZUJKÓ-LACZA, J. – KOVÁTS, D. (szerk.). *The Flora of the Kiskunság National Park*. – Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest. pp. 21–42.
- VILA, M. – WEBER, E. – D'ANTONIO, C. M. (2000): Conservation implications of invasion by plant hybridization. – *Biological Invasions* **2**: 207–217.
- VITOUSEK, P. M. (1990): Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. – *Oikos* **57**: 7–13.
- WADSWORTH, R. A. – COLLINGHAM, Y. C. – WILLIS, S. G. – HUNTLEY, B. – HULME, P. E. (2000): Simulating the spread and management of alien riparian weeds: are they out of control? – *Journal of Applied Ecology* **37** (Suppl. 1.): 28–38.
- WALKER, K. D. – SMITH, S. D. (1997): Impacts of Invasive Plants on Community and Ecosystem Properties. In: LUKEN, J. O. – THIERET, J. W. (szerk.): *Assessment and*

- Management of Plant Invasions*. – Springer-Verlag, New York. pp.: 69–86.
- WALKER, B. H. – STEFFEN, W. (1997): An overview of the implications of global change for natural and managed terrestrial ecosystems. – *Conservation Ecology* **2**: online: (<http://www.consecol.org/vol1/iss2/art2>).
- WARDLE, D. A. (2001): Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility – evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect? – *Oikos* **95**: 161–170.
- WHITE, T. A. – CAMPBELL, B. D. – KEMP, P. D. (1997): Invasion of temperate grassland by a subtropical annual grass across an experimental matrix of water stress and disturbance. – *Journal of Vegetation Science* **8**: 847–854.
- WILLIAMSON, M. (1993): Invaders, weeds and the risk from genetically manipulated organisms. – *Experientia* **49**: 219–224.
- WILLIAMSON, M. (1996): *Biological invasions*. – Chapman and Hall, London.
- WILLIAMSON, M. (2001): Can the impacts of invasive plants be predicted? In: BRUNDU, G. – BROCK, J. – CAMARDA, I. – CHILD, I. – WADE, M. (szerk.): *Plant Invasions: Species Ecology and Ecosystem Management*. – Backhuys Publishers, Leiden. pp.: 11–20.
- WILLIAMSON, M. H. – FITTER, A. (1996): The characters of successful invaders. – *Biological conservation* **78**: 163–170.
- WISER, S. K. – ALLEN, R. B. – CLINTON, P. W. – PLATT, K. H. (1998): Community structure and forest invasion by an exotic herb over 23 years. – *Ecology* **76**: 2071–2081.
- WOODS, K. D. (1997): Community Response to Plant Invasion. In: LUKEN, J. O. – THIERET, J. W. (szerk.): *Assessment and Management of Plant Invasions*. – Springer-Verlag, New York. pp.: 56–68.
- ZAVALETA, E. S. – HOBBS, R. J. – MOONEY, H. A. (2001): Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. – *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 454–459.
- ZSOLT, J. (1943): *A Szent-Endrei sziget növénytakarója*. Bölcsészdoktori értekezés. – Pázmány Péter Tudományegyetem Növényrendszertani Intézet, Budapest.

ÖSSZEFOGLALÁS

A dolgozatban a kiskunsági nyílt homokgyepeket veszélyeztető legfontosabb inváziós növényfajok és a vegetáció kölcsönhatását vizsgálom. A téma jelentősége, hogy a fontosabb folyamatok feltárásával segítséget nyújthat az önnövényekkel szembeni gyakorlati védekezés megtervezéséhez, és ugyanakkor általánosabb szinten is hozzájárul a vegetáció társulásszerveződési-dinamikai folyamatainak megértéséhez.

Az inváziós jelenségek kutatása az utolsó két évtizedben igen nagy lendületet kapott. A növényi inváziókkal foglalkozó ökológiai kutatásoknak a CHARLES ELTON úttörő munkásságából eredeztethető, a nemzetközi tudományos életben uralkodó angolszász vonulatában az elmúlt időszakban világosan kirajzolódtak a fő irányok, amelyek a problémakör egy-egy komponensét igyekeznek megmagyarázni. A kutatások egyik csapása arra keres választ, hogy milyen tulajdonságok tesznek egy adott növényfajt sikeres invádorrá. Ezek a vizsgálatok a mai napig nem voltak képesek olyan átfogó, és mégis nagy prediktív erejű törvényszerűségeket megfogalmazni, amelyek alapján *a priori* eldönthető lenne egy adott növényfajról, hogy egy számára biogeográfiai szempontból idegen területen sikeres özönnövény válik-e belőle. Az egyre sűrűbben megfogalmazódó kritikák szerint ilyen általánosításokra nem is leszünk képesek, amennyiben az invázióra való hajlamot önmagában, az új környezetek sokféleségét és egyedi sajátosságait figyelembe nem véve vizsgáljuk. A kutatások másik fő iránya arra keres választ, hogy az egyes társulások invázióval szembeni ellenállásáért (előzőnölhetőség) milyen tényezők felelősek. A vizsgálatok elsősorban a társulások diverzitásával, zavartságával, termőhelyük abiotikus viszonyaival próbálják összefüggésbe hozni az előzőnölhetőséget. Noha a külső zavarásnak az inváziót elősegítő voltát viszonylag egyértelműen sikerült igazolni, a többi tényezőt illetően igen sok esetben ellentmondó eredmények születtek. Általános problémaként merül fel az előzőnölhetőség vizsgálatával kapcsolatban, hogy a kutatások figyelme igazából csak az invázió kolonizációs szakaszára irányul, továbbá az általános törvényszerűségek keresésének igénye miatt nem veszik figyelembe a társulás (élőhely) – özönnövény kapcsolat specificitását. A kutatások harmadik fő iránya az özönnövényeknek a megtámadott életközösségekre való hatását vizsgálja. A téma erősen gyakorlat-orientált, és általában a már megtelepedett, nagy hatású fajok által a sikeres inváziót követően okozott egyedi jellegű változások állnak figyelme középpontjában. Az özönnövények hatásával foglalkozó esettanulmányok ezért nehezen kapcsolhatók az inkább

általánosításban gondolkodó előző két kutatási irányhoz. Az invázió problémakörének negyedik fő kutatási vonulata az özőngyomokkal szembeni védekezés lehetőségeivel és módszertanával foglalkozik. A gyomszabályozás hagyományaiból kinőtt, korábban technológia-orientált, kifejezetten gyakorlati megközelítésű terület kutatói részéről jelenik meg napjainkra leginkább az az igény, hogy az inváziót ne csak egyes fázisaiban, egyes aspektusaiból, hanem teljes folyamatában, a szélesebb táji és történeti kontextusban, a megtámadott társulások és az inváziós fajok specificitását, az emberi természetátalakító tevékenységet figyelembe véve kell vizsgálni a sikeres védekezés érdekében. A nyugati inváziós kutatások alternatívájaként régóta létező, mindmáig elhanyagolt, elsősorban JANUS BOGDAŃ FALIŃSKI munkásságában szintetizálódott kelet-európai irányzatban ez az igényelt, szintetikus és integrált szemlélet uralkodik. A lengyel kutató által képviselt iskola a társulások dinamikáját, történetét, tájhasználati vonatkozásait figyelembe véve, az invázió teljes folyamatát követve, az özőnfaj-társulás kölcsönhatást egységes szemléleti és fogalmi keretben tárgyalva vizsgálja a jelenséget. A jelenlegi trendeket és az egyre sürgetőbb gyakorlati igényeket figyelembe véve kívánatos és elvárható, hogy a növényi invázió vizsgálatában az integrált, átfogóbb megközelítésű, esettanulmányokból alulról építkező kutatások nagyobb teret nyerjenek.

A dolgozat általános célja, hogy a kiskunsági nyílt homokgyepek és az azt veszélyeztető fontosabb lágyszárú inváziós növényfajok kölcsönhatásának minél teljesebb, a gyakorlati természetvédelmi igényeknek is megfelelő szűnfenobiológiai leírását adja. A leginkább releváns kérdések a következők:

- a megtelepülés feltételei: milyen cönostátusokba (mely társulások mely állapotaiba), milyen folyamatok révén kerül be az özőnfaj
- az idegen faj perzisztenciájának feltételei és jellemzői: milyen (dinamikailag összekapcsolt) cönostátusokban hogyan, milyen körülmények között, mennyi ideig marad meg az idegen faj, miképpen tűnik el
- a dominancia feltételei és jellemzői: milyen cönostátusokban hogyan, milyen körülmények között, mennyi ideig lehet uralkodó az idegen faj
- az idegen faj viszonya a társulást alkotó fajokkal
- az idegen faj helyzete a társulásszerkezetben
- az idegen faj hatása a befogadó vegetációra, azaz milyen cönostátusok alakulnak ki a jelenlétében
- az invázió táji (vegetációmozaik) szintű mintázata térben és időben

- az idegen faj inváziójának az emberi tevékenységekkel való összefüggése
- természetvédelmi szerep, azaz milyen természeti értékeket veszélyeztet az idegen faj; milyen kezelésekre várhatóan hogyan reagál

Kutatásaimban az igen sokrétű probléma megközelítésének csupán egy módszertani kísérletére szorítkozhatok. A vizsgálatokhoz egy viszonylag változatos, a kiskunsági homokgyepek sok szempontból reprezentáló, mozaikos területet választottam ki, és az ott előforduló öt legfontosabb lágyszárú inváziós növényfaj viselkedését vizsgáltam egy öt éves időintervallumban. A fajok elterjedésének térképezésével, és egyes esetekben ismételt térképezésével igyekeztem meghatározni, hogy az egyes özönnövények milyen vegetációtípusokat hogyan preferálnak, illetve, hogy az öt év alatt a gyakoriságuk és elterjedési mintázatuk hogyan változik. A térképezéses vizsgálatok mellett a három, legjelentősebbnek tartott özönfaj esetében egyes konkrét, a legfontosabb előzőnlött vegetációtípusokat reprezentáló állományokat részletesebben is megvizsgáltam. Az állományok vizsgálatának során azt igyekeztem felderíteni, hogy kimutatható-e valamiféle, az eredeti homoki vegetációtípusokat alapjában érintő változás (pl. elszegényedés, a fajkészlet megváltozása, új, társulásidegen növények megjelenése), illetve, hogy vannak-e az egyes inváziós fajok állományainak egyedi sajátosságai.

A célok másik csoportja egyes, az inváziós fajoknak a társulásszerveződésben betöltött szerepére vonatkozó hipotézisek tesztelése. Megpróbálok ez által alternatívát nyújtani azokkal a vizsgálatokkal szemben, amelyek az özönfajok és a társulásszerkezet közti kapcsolat kérdését az előzőnlölhetőség – diverzitás összefüggésre szűkítik le. A társulásszerveződéssel kapcsolatos jellemzőket a JUHÁSZ-NAGY PÁL által kifejlesztett információstatistikai függvénycsalád segítségével elemeztem a három legjelentősebb inváziós faj állományaiban, a legfontosabb előzőnlött vegetációtípusokat reprezentálva. A hipotézisek a következők:

- Az özönfajok pionír állományainak términtázati szervezettsége és fajkombinációs diverzitása alacsonyabb mértékű, mint az érettebb vegetációjú állományoké.
- Az érettebb vegetációjú állományok kevésbé foltosak, a maximális diverzitás alacsonyabb térskálán valósul meg, mint a pionír állományokban.
- Kedvezőtlen cönológiai környezetben az inváziós faj lehetőségei az adott vegetációban korlátozottabbak. Ebből kifolyólag a faj términtázati

meghatározottsága kedvezőtlen cönológiai környezetben nagyobb, mint a számára kedvezőbb vegetációban.

- Egy, a fajkészlet tekintetében nagyobb potenciális társulásátalakító képességgel rendelkező özőnfaj a társulás több populációjával alakít ki szignifikáns asszociáltságokat, mint egy kisebb átalakító képességű faj.

A kutatásokat a Kiskunsági Nemzeti Park Fülöpháza mellett fekvő homokbuckás területén végeztem. A természetvédelmi szempontból rendkívül értékes terület botanikai, geológiai, történeti szempontból jól dokumentált, hosszú ideje védettséget élvez, és számos tudományos kutatás színhelye. A termőhelyet meghatározza a rendkívül rossz vízgazdálkodású folyami eredetű homoktalaj, és a száraz, kontinentális jelleget mutató klíma. A természetközeli területeken az évelő nyílt homoki gyepek (*Festucetum vaginatae*) különböző, jól karakterizálható és eltérő abiotikus viszonyokat jelző szubasszociációi, valamint a vele vegetációdinamikai kapcsolatban levő, degradációs hatásokra utaló egyéves homoki gyepek (*Brometum tectorum*) állományai uralkodnak. A gyepterületek közé ékelődve jelenleg is használt és hosszabb-rövidebb ideje felhagyott szántók, szőlők találhatók.

A területen számos adventív, inváziós sajátosságokat mutató növény behatolása figyelhető meg, a vizsgálatba azonban csak a lágyszárú fajokat vontam be. Az öt kiválasztott, legfontosabbnak ítélt lágyszárú özőnfaj legfontosabb biológiai, társulástani, és inváziótörténeti sajátosságait a szakirodalom alapján igyekeztem minél teljesebben összegyűjteni. A fajok mikorrhizáltságára vonatkozó adatokat a jelen kutatások keretében állapítottuk meg. A vizsgált fajok közül négy (*Conyza canadensis*, *Cenchrus incertus*, *Asclepias syriaca*, *Ambrosia artemisiifolia*) Magyarországon (és Európában) nem őshonos. Ezek a fajok eltérő reprodukív és térfoglalási stratégiákat, különböző életformatípusokat képviselnek, inváziós viselkedésüket általában a degradációval hozzák összefüggésbe, azaz a természetes élőhelyet érő zavarások segítik terjedésüket. Az ötödik vizsgált faj, a *Cleistogenes serotina* hazai középhegységeinkben őshonos, de az Alföldön csak néhány évtizede jelent meg, és intenzív terjedésnek indult a területen. Korábbi vizsgálatok alapján ez a növény a természetközeli zavarásmentes vegetációban mutatja a leggyorsabb inváziót.

A vizsgált fajok elterjedését és borítását a *Cleistogenes serotina* kivételével egy kb. 50 hektáros területen térképeztem fel 1999-ben. A borításadatokat terepi bejárás alapján egy kb. 12,5 m-es élhosszúságú szabályos négyzetekből álló rácshálóban értelmeztem. Az elkészült térkép 3489 darab cellából áll. A térképezést az *Asclepias syriaca* esetében

2003-ig minden évben megismételtem, és az összes állományban tőszámlálást végeztem. A *Cenchrus incertus* esetében 2003-ban végeztem újbóli térképezést. Az említett ismételt térképezések mellett 1999-től 2003-ig tartó időszakban mindegyik faj esetében nyomon kísértem, de kvantitatív módon nem dokumentáltam az elterjedés változásait.

Részletesebb vizsgálatra három faj, a *Cleistogenes serotina*, a *Cenchrus incertus*, és az *Asclepias syriaca* által előzőnlött jellegzetes, a vegetáció különböző típusait és dinamikai állapotait reprezentáló állományokból vettem mintát. A *Cleistogenes* esetében 10, az *Asclepias* esetében 7, a *Cenchrus* esetében 6 állományt felvételeztem (utóbbi két faj az egyik állományban együttesen fordult elő, ezért egyik felvételük közös). Az egyes állományokban egy 1030 darab, 5×5 cm-es mikrokvadrátokból álló, önmagába záródó körkörös lineát fektettem le, és minden egyes mikrokvadrátban detektáltam az előforduló növényfajokat.

A térképezéssel nyert adatok a *Conyza canadensis* és a *Cenchrus incertus* 1999-es felmérése esetén voltak alkalmasak részletes kvantitatív elemzésre. Az elterjedési térképeket összevettem a terület 1990-ben BAGI ISTVÁN által készített 1:5000 léptékű vegetációtérképével, amelyet a 12,5 m-es élhosszúságú celláknak megfelelően digitalizáltam. A fajok prezencia-abszencia adatait figyelembe véve függetlenségvizsgálatot végeztem annak eldöntésére, hogy a különféle vegetációtípusokat milyen mértékben preferálja a két faj. A *Conyza canadensis* esetében azt is elemeztem (a megfelelő statisztikai modell hiányában kvantitatív hipotézisvizsgálat végzése nélkül), hogy az özönfaj borítása hogyan függ össze a különféle vegetációtípusokkal, valamint azt, hogy az egyes vegetációtípusok különféle szomszédságai kölcsönösen hogyan befolyásolják a *Conyza* előfordulását és borítását. Kvalitatív eljárás használata nélkül értékeltem, hogyan változott az egyes fajok elterjedése az 1999-es és a 2003-as térképezés között, valamint azt, hogy az egyes növények elterjedése összefüggésbe hozható-e a területen átfutó utakkal.

Az állományok cönológiai karakterét és összefüggéseit a mikrocönológiai felvételekből nyert relatív frekvenciaadatok felhasználásával jellemeztem. Az egyes növényfajokat cönotaxonómiai karakterük szerint csoportosítottam, és a relatív frekvenciaadatok összegzésével elemeztem a csoportrészesedést. A felvételek egymáshoz való hasonlóságát és esetleges kapcsolatait sokváltozós módszerekkel elemeztem. A számítások során a triviális végeredményt elkerülendő nem vettem figyelembe a vizsgált három inváziós faj relatív frekvenciáját. A többi fajok

gyakoriságát figyelembe véve hierarchikus klasszifikációt végeztem euklidészi távolságfüggvény és WARD-féle fúziós algoritmus – eltérés-négyzetösszeg-növekedést minimalizáló módszer – alkalmazásával. A felvételek ordinációját – ugyancsak az inváziós fajok figyelembe vétele nélkül – kétféle módon végeztem el: Az első esetben csupán a fajok prezenciaviszonyait vettem figyelembe (azaz a tömegességet nem), ahasonlósági mátrixot a JACCARD-index használatával állítottam elő. Második esetben a relatív frekvenciaadatok arkusz-színusz transzformált értékeit használtam fel. Az alkalmazott távolságfüggvény az euklideszi távolság, az ordinációs eljárás a főkoordináta módszer (PCoA) volt.

Az állományok belső térbeli mintázatait a JUHÁSZ-NAGY PÁL által kifejlesztett függvénycsalád – JNP-függvények – felhasználásával elemeztem. A számításokban az 1,5%-nál nagyobb relatív gyakoriságú fajokat vontam be. A szünkrétikus függvényértékek közül az asszociátumot, a florális diverzitást, illetve az ezek maximumértékeihez tartozó skálapontokat használtam az állományok términtázati szerveződésének jellemzéséhez. Az egyes inváziós fajokra vonatkozó diakrétikus függvényértékek közül a teljes asszociáltság maximumát, valamint a teljes asszociáltság és az entrópia hányadosának 5×5 cm-en mért értékét alkalmaztam az özönfajok términtázati meghatározottságának jellemzéséhez. A függvényértékek szignifikanciájának vizsgálatokhoz a teljes randomizáció és a random eltolás módszerét használtam, a véletlenszerű szimulációk száma minden esetben 2000 volt.

Az özönfajok páros asszociáltsági viszonyait az egyedi környezet (5-40 cm) léptékén elemeztem. Az adott léptéken összeadtam azoknak a populációknak a számát, amelyekkel 0,05-ös illetve 0,01-es szignifikanciaszinten (random eltolás, mint nullmodell alkalmazásával) legalább egy térsorozati lépésben szignifikáns asszociáltságot detektáltam.

A vizsgálatok eredményei a következők: Kimutattam, hogy a *Conyza canadensis* leginkább a Brometum tectorum társuláshoz kötődik, és leginkább ellenálló vegetációs egység a Festucetum vaginatae fumanetosuma. A Festucetum vaginatae typicuma, stipetosuma és salicetosuma ugyancsak meglehetősen ellenálló, viszont a *Cleistogenes serotina* dominálta növényzetben a vártnál nagyobb a *Conyza* előfordulása. A különféle vegetációs egységek ellenállóképességét befolyásolja, hogy a környezetükben milyen növényzet van. Ez legfeltűnőbb módon a Festucetum vaginatae salicetosuma esetén mutatkozik meg: amennyiben csak azonos típusú növényzettel érintkezik, igen ellenálló

a *Conyza* inváziójával szemben, azonban ha bármilyen más típusú vegetáció van a szomszédságában, az inváziós faj megjelenésének valószínűsége igen erősen megnövekszik. A különböző években a *Conyza canadensis* gyakorisága igen erősen változik a területen. Jelenléte a földutakhoz nem köthető. A *Cenchrus incertus* elsősorban a földutak taposott növényzetéhez kötődik, az intakt gyepekben 1999-ben csak néhány folton volt jelen, amelyek 2003-ra szinte teljesen eltűntek (míg az utakon gyakorlatilag nem változott a mennyisége). Jelenléte és a különböző térképi vegetációtípusok között nem mutatkozik összefüggés. Az *Ambrosia artemisiifolia* előfordulása egyértelműen a taposott földutakhoz kötődik. Az *Asclepias syriaca* elsősorban a buckaközi mélyedések környezetében fordul elő. Állományainak száma és tömegessége 1999 és 2003 között folyamatosan emelkedett. A földutakon egyáltalán nem fordul elő.

Általánosságban elmondható, hogy a területen előforduló valamennyi vegetációtípus ki van téve az invázió veszélyének. A fajok biológiai sajátosságai (termésterjedés, csírázási igények, mikorrhizáltság, életforma, magbank típusa) és az elterjedés típusa között nem egyértelmű a viszony.

A felvételezett állományok a homoki gyepek szukcessziójának, leromlásának különböző állapotait képviselik. Néhány kivételtől eltekintve a *Festucion vaginatae* vagy a *Bromion tectorum* karakterfajok a leggyakoribbak. A nyílt homoki társulásoktól idegen fajok (eltekintve az özöngyomoktól) egyáltalán nem jellemzőek, tehát nyilvánvaló társulásátalakulási folyamatról nem beszélhetünk. A felvételek sokváltozós összehasonlításának különböző módszerei meglehetősen jól elkülönítik a felhagyott szántókon kialakult és az egyéves állományokat az évelő nyílt gyepek jellegű felvételektől. A *Cleistogenes* évelő állományai mindegyik alkalmazott módszer esetén egységes csoportként jelennek meg. Az alkalmazott módszertől függően a *Cenchrus*, illetve az *Asclepias* évelő gyepek típusú felvételei is többé-kevésbé kompakt csoportot alkotnak. Összességében megállapítható, hogy a különféle szukcessziós állapotú homokgyepek a vizsgált özőnfajok jelenlétében jól felismerhetők, de a sokváltozós módszerek által kimutathatóan bizonyos egyedi vonásokkal is rendelkeznek.

Az asszociátum és a florális diverzitás maximumértékeinek alakulása az *Asclepias* és a *Cenchrus* esetében igazolja előzetes várakozásainkat: a pionír állományoktól a fajgazdagabb, természetesebb gyepek felé haladva mindkét érték növekszik. A *Cleistogenes* felvételeinek maximális asszociátuma és florális diverzitása általában alacsonyabb, mint a két másik özőnfaj évelő gyepekben mért értéke, sőt, a

számértékek a pionír állományokéhoz állnak közelebb. A florális diverzitás maximumának térléptéke esetében várakozásunkkal ellentétben egyik faj esetében sem rajzolódik ki, hogy a pionír állományoktól az érettebb gyepek felé haladva csökkenne a karakterisztikus skálaérték.

A teljes asszociáltság maximuma a *Cenchrus* esetében növekvő tendenciát mutat a pionír állományoktól az érettebb gyepek felé haladva. A többi faj esetében ez a hipotézis nem igazolódott. A teljes asszociáltság és az entrópia hányadosa esetén semmiféle összefüggést nem kapunk az állományok státusa és a kapott érték között.

A páros asszociáltságok tekintetében a *Cleistogenes*-re jellemző a legtöbb negatív kapcsolat, az *Asclepias*-ra pedig a legkevesebb. Utóbbi faj viszont néhány állományában számos pozitív kapcsolatot alakít ki. A társulásszerveződéssel kapcsolatos ellentmondásos eredmények a hipotézisek és a módszertan alapos átgondolására intenek.

Az eredményekből arra következtethetünk, hogy a vizsgált özőnfajok viszonylag csekély átalakító jelleggel bírnak a nyílt növényzet alapvető szerkezeti és dinamikai viszonyaira. A *Cenchrus incertus* és az *Ambrosia artemisiifolia* kifejezetten a recens zavaráshoz kötődő növények, tömeges és hosszan tartó inváziójukra a bolygatatlan helyeken nem kell számítani. A *Conyza canadensis* ugyan egyes években tömegesen megjelenhet, de ekkor is inkább a degradált vegetációtípusokra jellemző. Az *Asclepias syriaca* további terjedése ezzel szemben még a természetközeli gyepekben is várható korlátozott mértékben, de jelenléte hosszabb távon nem gátolja a homokgyepek fennmaradását. A *Cleistogenes serotina* uralta állományokban ugyancsak biztosítottak látszik az értékes homoki fajok megmaradása, de hosszabb távú hatásainak vizsgálata okvetlenül szükséges.

SUMMARY

The phenomenon of biological invasions, as one of the components of the recently intensifying human-driven global change has become one of the most important economic and environmental problems. According to some calculations biological invasions play the second most important role—after the effects of direct habitat destruction—in mass species extinctions. The economical cost of invasions can be measured in billions of dollars. Although the deliberate or unintentional transport of non-indigenous organisms by man has been accelerating since the age of the great geographical discoveries, the problem of invasions has only been receiving attention by ecologists for the latest few decades. The Anglo-Saxon school of the research of biological invasions, which originate from CHARLES ELTON's seminal work has developed into four main separate branches, that study different aspects and components of the invasion problem. The first main branch tries to answer the question what biological traits enable a plant species to become a successful invader. Up to the present day, these studies have not been able to find principles general and powerful enough to give good predictions. The approach itself, that invasive characteristics can be predicted based only on plant characteristics and neglecting the diversity of the novel environments and communities is being more and more often criticised, and it seems that we will never be able to find straightforward and powerful answers. The second branch of invasion research studies what factors make a community invulnerable. The most popular hypotheses are that plant community diversity, disturbance, and different abiotic factors, first of all available nutrients substantially affect community resistance to invasions. Of these, disturbance seems to be proven to be a relevant factor, but as far as the other factors are concerned, the results are controversial. It seems to be a general problem with these studies that they mostly focus only on the colonisation phase of invasion, and that searching for general “laws” they ignore the specificity of the interaction between the invasive plant and the community. The third main branch studies the impacts of the invasive plants on the invaded community. The research of impacts is driven by practical considerations, and focuses on specific species with permanent success well beyond the colonisation phase and with large impacts. For these reasons the studies of impacts can hardly be connected to the studies of invulnerability. The fourth main branch of invasion research studies the opportunities of management and control of invasive plants. This field of studies is rooted in the traditions of the technology-

centered agricultural weed control. Today, this field seems to call for a more holistic and integrated approach which focuses not only on separate aspects of the invasion process, but demands the incorporation of the knowledge of the broad historical, landscape, human, community dynamics aspects, and a deeper research into the specificity of the interaction between the plant and the community. In the so far ignored East-European trend of invasion research, which is rooted in different traditions, an integrated and holistic approach has been synthesised in the works by JANUS BOGDAŃ FALIŃSKI. The research of the Polish scholar integrate the knowledge of community dynamics, historical aspects, human impacts, and the specificity of community-plant interactions, and views plant invasion as a process. He also developed a consistent conception and terminology which is able to connect the different aspects of the invasion with the broader fields of vegetation science. As the practical aspects of the invasion problem grow, it is desirable that the more integrated and holistic approaches building bottom-up from detailed case studies gain more emphasis in the research into plant invasions.

The general aim of the present study is to give as far as possible a general and complete synfenobiological description of the interaction between the most important non-woody invasive plants and the open sand grassland vegetation of the Kiskunság region, Hungary, with special regard to the nature conservation problems. The most relevant questions are the following:

- What conditions (in terms of community state and external factors) are favourable for the colonization of the invaders?
- What conditions enable the persistence of the invaders, in which (dynamically linked) coenostates, under what conditions, how long an invasive plant persists or disappears?
- What conditions enable an invader to become dominant?
- What kinds of relationships can be detected between the alien and native plants?
- What is the role of the alien species in the community structure?
- What is the impact of the alien species on the vegetation: what kinds of coenostates develop in the presence of the invader?
- What is the landscape pattern in space and time of the invader in the vegetation mosaic?
- How do human activities affect invasion?

- What kinds of nature conservation values are threatened by the alien species, how can the problems be managed?

Obviously, the above questions can be answered by long term observations and experiments carried on a variety of scales. In the recent study I will only try to present a methodological attempt to approach the problem. For the observations I choose a diverse sand grassland area that might represent the main types of the dry open sandy vegetation types of the Kiskunság region. The study focuses on the five most important non-woody invasive plants. With mapping, and in some cases with repeated mapping of the distribution of the species I attempted to explore the preferences of the invaders to the different vegetation types, and the dynamics of their distribution pattern and abundance. The stands of the three most important species representing the most characteristic invaded vegetation types were subject to more detailed examinations. With the examination of these stands my aim was to explore whether any substantial change (in terms of species loss or appearance of new species alien to the original vegetation) can be detected in the sand grassland vegetation.

The second, more specific aim was to test hypotheses regarding the role of the invasive species in community structure. I tried to pose an alternative approach to the wide-spread studies which simplify the question of the interaction between community structure and invasion to the effect of diversity to invasion success. I measured the community structure characteristics in terms of the information theory measures developed by PÁL JUHÁSZ-NAGY in the stands of the three most important invasive species. The hypotheses were the following:

- The measures of spatial organization are lower in the pioneer stands of the invaders than in stands with more mature vegetation.
- The stands with more mature vegetation are less patchy, the maximal diversity of species combinations manifest in finer spatial scales.
- In community types less favourable for the invader the measure of spatial determination of the alien species is higher (its appearance is more constrained to specific species-combinations) than in community types more favourable.
- The greater number of significant associations between the invader and the original species indicates higher transformer ability of the alien species.

The studies were conducted in a sand grassland area (part of the Kiskunság National Park) in the Kiskunság region, Hungary, near the village Fülöpháza. The area is of very high conservation value, its vegetation, geology, history has been subject to a lot of scientific investigations. The habitat is characterised by very poor soil conditions (sandy skeleton soil) and dry climate with continental characteristics. The vegetation is dominated by the different types of the Pannonian open perennial sand grassland (*Festucetum vaginatae*) with patches of the dynamically linked open annual grassland (*Brometum tectorum*) characteristic of degraded areas. Between the sand grassland areas ploughlands and old-fields (former ploughlands and vineyards) of different ages can be found.

Several alien plant species at different stages of invasion can be found in the area. For the recent study I choose the five most important non-woody species, which represent a wide variety of life forms, reproductive strategies and other biological traits. Four of the invasive species (*Conyza canadensis*, *Cenchrus incertus*, *Asclepias syriaca*, *Ambrosia artemisiifolia*) are alien to Hungary (and to Europe as well). Their invasion is considered to be linked to disturbance and the degradation of the original vegetation. The fifth invader, *Cleistogenes serotina* is native to the hilly regions of Hungary, but it appeared in the Kiskunság region in the middle of the 20th century. Its invasion started in the last few decades in the area. According to previous studies *Cleistogenes* preferably invades non-degraded semi-natural vegetation types.

The distribution and abundance of the species (with the exception of *Cleistogenes serotina*) was mapped in an area of cca. 50 hectares. The abundance of the species was mapped in the field and was documented in 12.5 m × 12.5 m units in a regular grid. The grid consists of 3489 cell units. Mapping of *Asclepias syriaca* was repeated every year until 2003, and its stems were counted in all stands. Distribution of *Cenchrus incertus* was re-mapped in 2003. Detailed mapping was not conducted after 1999 in the case of the other species, but I followed the change of their distribution and abundance with attention each year.

Stands representing the different dynamic states of the characteristic sand grassland vegetation types invaded by each of three invasive species (*Cleistogenes serotina*, *Cenchrus incertus*, *Asclepias syriaca*) were chosen for detailed study. 10 stands invaded by *Cleistogenes*, 7 stands invaded by *Asclepias*, and 6 stands invaded by *Cenchrus* were sampled (as one of the stands was invaded by both *Asclepias* and *Cenchrus*, the total number of them is 22). In each stand, a circular transect of 1030 5×5

cm microquadrats was placed. Presence data for each species found in the microquadrats was documented.

Only the 1999 data of *Conyza canadensis* and *Cenchrus incertus* were suitable for detailed qualitative analyses. The distribution maps were compared to the vegetation map (made by ISTVÁN BAGI in 1990) which was digitalized to the resolution of the grid of 12.5 m × 12.5 m units. Based on the presence-absence data of the two species I conducted test of independence in order to determine the preference of the invaders to the different vegetation types. In the case of *Conyza* I also examined how the abundance of the alien species is related to the different vegetation types, and also how the invasibility of the vegetation types is affected by the neighbourhood vegetation.

Without conducting qualitative analysis I also examined how the distribution of the invaders changed between 1999 and 2003, and also that whether the distribution of the species is related to the dirt roads crossing the mapped area.

The coenological character and relationships of the different stands were analysed using the relative frequency data detected in the transects. The different species were grouped on the basis of their coenotaxonomical characteristics (according to the classification in the Hungarian coenological literature). The stands were compared on the basis of the pooled relative frequencies of the different coenotaxonomical groups. The relationships of the different stands were analyzed by multivariate methods. In order to avoid trivial results, frequencies of the invasive species were not used in the calculations. Hierarchical classification was conducted using Euclidean distance and WARD's method. PCoA ordination was conducted using both JACCARD's index and Euclidean distance.

The community-structure characteristics were analysed using PÁL JUHÁSZ NAGY's information theory based methodology. Only species with more than 1.5 % were used in the analyses. Overall spatial organization in the community was measured by the maximum value of associatum, species combination diversity by the maximum value of florula diversity. The spatial scales at which the maximum values of the above two measures were detected were also used to characterize the organization of the communities. The overall spatial dependence of the invasive species was measured using the maximum value of complete association, and the quotient of complete associaton and entropy of the species at the smallest (5×5 cm) scale. The significance of the above measures was calculated using two randomization types, complete randomization and random shift. The number of random simulations was 2000 in all

cases. The pairwise association between the invaders and the other species was analysed in the 5–40 cm interval. The number of species with which significant association was detected at the 0.05 and 0.01 level, respectively was pooled. The p-values were calculated using 2000 randomisations (random shift).

I demonstrated, that the the annual sand grassland (*Brometum tectorum* community) is less resistant to the invasion by *Conyza canadensis*, and the *Fumana procumbens* type of the open perennial sand grassland (*Festucetum vaginatae fumanetosum*) is less invasible. The other three types (typicum, stipetosum, salicetosum) of the perennial sand grassland are also quite resistant, but in the vegetation type dominated by *Cleistogenes serotina* the occurrence of *Conyza* is higher than expected. The resistance of the different vegetation types seems to be modified by the neighbouring vegetation. This phenomenon is most remarkable in the case of the *Salix rosmariniifolia* type of the perennial grassland (*Festucetum vaginatae salicetosum*), which is very resistant when the neighbouring vegetation is of the same type, while in the case when any of the neighbouring cells is of a different kind of vegetation, the probability of the occurrence of the invader becomes much higher. The abundance and overall distribution of *Conyza* greatly varies from year to year. Its invasion seems not to be connected to dirt roads.

Cenchrus incertus preferably invades dirt roads. In 1999 it had several stands in the intact grasslands, but they have almost completely disappeared by 2003 (at the same time the road populations remained constant). The test of independence did not demonstrate any difference between the resistance of the different vegetation types. *Ambrosia artemisiifolia* was found almost exclusively on the dirt roads. *Asclepias syriaca* mainly occurs near or in the deeper depressions between the sand dunes. The number and size of its stands showed a continuous increase between 1999 and 2003. *Asclepias* does not occur in the dirt roads.

In general, it can be stated that each vegetation type in the area is susceptible to invasion by one or more of the species examined. There is no clear relation between the species' biological traits and the type of distribution and preference.

The sampled stands represent different types, successional and degradation states of the sand grassland vegetation. Most species are characteristic to the different kinds of open sandy vegetation. Species alien to the original vegetation (except the invaders) do not appear in the stands. The multivariate methods discriminate the pioneer vegetation types of the recently abandoned ploughlands and the annual grassland types

from the perennial sand grassland vegetation types. *Cleistogenes* stands with perennial vegetation form a compact group in each multivariate analysis. Perennial grassland type stands of *Asclepias* and *Cenchrus* form more or less consistent groups depending on the multivariate method. In general it can be stated, that the original sandy vegetation types are not substantially transformed and can well be recognized in the presence of the alien species, although the stands of the different invaders possess some individual features.

In accordance with our hypotheses, the maximal values of associatum and floral diversity in the stands of *Asclepias* and *Cenchrus* are higher in the more mature stands than in the pioneer ones. In the *Cleistogenes* stands the maxima are rather low with values similar to the pioneer stands of the other two species. The connection between stand pioneerness and the scale of maximal floral diversity does not show the expected pattern. The maximum value of total association shows an increasing trend from pioneer to mature stands only in the case of *Cenchrus incertus*. In the case of the quotient of total association and entropy none of the species showed the expected pattern.

The number of significant negative pairwise associations was greatest in the case of *Cleistogenes*, while *Asclepias* had the most positive associations and the less negative.

The controversial results concerning community structure call for the more careful rethinking of the hypotheses and methods.

The studied invasive plant species seem to not have substantial transformer impact on the essential dynamic processes and structural relations of the open sand grasslands. Invasion of *Cenchrus incertus* and *Ambrosia artemisiifolia* is strongly related to recent disturbances, they do not threaten undisturbed vegetation. *Conyza canadensis* might achieve great dominance in some years, but preferably in degraded vegetation types. In contrast, *Asclepias syriaca* has the ability to slowly spread and maintain permanent populations in seminatural grasslands, but its presence does not seem to hinder the regeneration of the seminatural grasslands on a longer run. The permanence of the species of high conservation value seems also not to be problematic in the stands of *Cleistogenes serotina*, but the possible longer effects should be monitored, because this species has the greatest ability to spread in the seminatural vegetation types.

MELLÉKLETEK

I. melléklet. Az egyes vegetációtípusok összes és *Conyza canadensis* tartalmazó kvadrátjai számának megoszlása a szomszédos kvadrátok minősége szerint.

Szomszéd kvadrát		Központi kvadrát						Összesen
		F.v. fum.	F.v.sti.	F.v. typ.	F.v. sal.	Clei.típus	Bro. tec.	
F.v. fumanetosum	Össz.	475	98	763	60	109	71	1576
	Conyza	115	31	263	23	61	60	553
F.v.stipetosum	Össz.	121	228	366	35	36	51	837
	Conyza	28	102	133	13	20	44	340
F.v. typicum	Össz.	437	183	1715	288	174	248	3045
	Conyza	111	70	684	134	105	215	1319
F.v. salicetosum	Össz.	68	32	355	410	25	131	1021
	Conyza	10	11	148	189	18	120	496
Cleistogenes-típus	Össz.	104	25	301	32	268	56	786
	Conyza	30	13	140	21	168	54	426
Brometum tectorum	Össz.	69	47	471	144	60	336	1127
	Conyza	29	29	275	104	45	301	783
Mind azonos a központival	Össz.	8	18	236	47	22	13	-
	Conyza	1	17	74	5	19	11	-

