

Szegedi Tudományegyetem
Ökológiai Tanszék
Természetvédelmi Ökológia Doktori Program

A MEZŐFÖLDI LÖSZVEGETÁCIÓ TÉRMINTÁZATI SZERVEZŐDÉSE

Ph.D. értekezés tézisei

Horváth András

Szeged, 2000

Bevezetés és problémafelvetés

Bár a tudományos problémák *holisztikus* megközelítésének szükségessége nem kérdőjelezhető meg sem általános, tudományfilozófiai nézőpont szerint (vö. POLÁNYI 1969), sem a vegetációökológia berkein belül (vö. WIEGLEB 1989; BRUELISAUER *et al.* 1996), a növénycönológiai kutatások zöme mégis redukcionista utat követ (pl. HARPER 1982; VAN DER MAAREL – SYKES 1993; LEPS *et al.* 1999). A növényközösség *emergens* attribútumait, a specifikus *kényszerfeltételeket* feltáró esettanulmányok száma korlátozott, viszont annál hiánypótlóbb (lásd pl. FEKETE 1992; BARTHA 1990; BARTHA *et al.* 1998). Az elmaradás oka egyrészt az, hogy az életközösségre vonatkozó ismereteink a *komponensek* szintjéről érkeznek, ezért a rendszer egészének szervezetségi állapotára jellemző adekvát paraméterek megtalálása nem evidens, másrészt a holisztikus tézisek megfogalmazása igen gyakran *inoperatív* és bizonytalan (JUHÁSZ-NAGY 1986; PICKETT – KOLASA 1989). Emiatt a holisztikus érveket gyakran támadják; a vita azonban sokszor öncélúvá fajul, mint ahogy az a *kontinuum vs. community-unit* elképzelés esetén is bekövetkezett (vö. WHITTAKER 1975; AUSTIN – SMITH 1989; SHIPLEY – KEDDY 1987; WILSON 1994). A megoldás: a növénytársulások állományaiban kialakuló koegzisztenciális struktúrák és mintázatok *adekvát* cönológiai állapotparamétereinek feltárása (JUHÁSZ-NAGY 1986; JUHÁSZ-NAGY – VIDA 1978; BARTHA 2000).

A növénycönológia helyzetét nehezíti, hogy vizsgálati objektumainak (az állományoknak) esetleg látható térbeli kiterjedése nem feltétlenül esik egybe a *szerveződési egység* határaival – ha egyáltalán ilyen egység létezik. A kutatások ezért nem vonatkozhatnak egyetlen térléptékre: a vizsgált paraméterek térbeli skálázása elkerülhetetlen (JUHÁSZ-NAGY 1976, 1984; PODANI 1984; KENKEL *et al.* 1989; PODANI *et al.* 1993; TÓTHMÉRÉSZ 1994; JONSSON – MOEN 1998; WILSON *et al.* 1999). A térskála-tartomány megfelelően széles kiterjesztésével lehetővé válhat a különféle mikro- és makrocönológiai, valamint növényföldrajzi jelenségek kölcsönös értelmezése is.

A növényközösségek térben skálázott holisztikus attribútumait az állományok koegzisztenciális mintázatainak elemzésével a *szünmorfológia* kutatja (vö. JUHÁSZ-NAGY 1986). Ennek ma legoperatívabb módszerét mikrocönológiai léptékben a következetes metodológiai alapozásra épülő *információstatisztikai modellcsalád* jelenti (JUHÁSZ-NAGY 1967, 1976, 1979, 1984; JUHÁSZ-NAGY – PODANI 1983). Ez az eljárás a términtázati szerveződés jellegzetességeit a *fajkombinációk* gyakoriságeloszlásában rejlő *információval*, a populációk térbeli elrendeződésének *többszörös dependenciájával* méri. A cönológia egyik fontos kérdése, hogy az e módszerrel kimutatható szervezetségbeli sajátosságok és a klasszikus társulástani jellegek milyen viszonyban vannak egymással (vö. FEKETE 1995; BARTHA *et al.* 1998).

A Mezőföldi löszflóra régóta kutatott (pl. KITAIBEL 1799; MENYHÁRT 1877; BOROS 1944, 1959; ZÓLYOMI 1958, 1967), de részletes feltárása csak az újabb időkben kezdődött el (pl. FARKAS 1990, 1994; LENDVAI – HORVÁTH 1994; HORVÁTH 1996; SZERÉNYI 2000). A flóra regionális mintázata a tájegység vegetációtörténeti (JÁRAI-KOMLÓDI 1966; MEDZIHRADESKY *et al.* 2000), makroklimabeli (PÉCZELI 1967; ZÓLYOMI *et al.* 1997; BORHIDI 1981; PÉCSI 1989) és geomorfológiai adottságai miatt (ÁDÁM *et al.* 1959) valószínűleg *heterogénebb*, mint ami az általános florisztikai kép alapján kibontakozik. Bár a potenciális vegetációtérkép (ZÓLYOMI 1989) utal a flórán belüli aszimmetriára, a Mezőföldön esetlegesen fennálló *flóragradiens* egzakt kimutatása eddig még nem történt meg. A flóragradiens létét a környező, részben hasonló geográfiai és klimatikus jellegeket mutató tájegységekben végzett vizsgálatok eredményei is valószínűsítik (ZÓLYOMI – FEKETE 1994; FEKETE *et al.* 1999).

A hazai löszvegetáció cönológiai kutatása hagyományokkal rendelkezik (pl. ZÓLYOMI 1957, 1958; FEKETE 1956; BOROS 1959; TÓTH 1988; MOLNÁR 1992; FEKETE 1992; VIRÁGH – FEKETE 1984), a Mezőföldre vonatkozó ilyen ismereteink azonban elég nagyvonalúak (ZÓLYOMI 1958). A Kárpát-medencei löszgyepek florisztikai, fiziognómiai és texturális elemzése számos – asszociáció szintű, vagy az alá rendelhető – *cönotaxon* létét igazolta (pl. VIRÁGH – FEKETE 1984; TÓTH 1988; FEKETE *et al.* 1998). A *cönotaxonok* makrocönológiai léptékű szüntaxonómiai és szüdinamikai vizsgálatai felfedték a természetes vagy antropogén hatások következtében végbemenő átalakulási lehetőségeket (ZÓLYOMI – FEKETE 1994). Így számos ismerettel rendelkezünk a löszgyepek *szukcessziós* és *degradációs* változásainak mind populációs szintű (pl. NAGY *et al.* 1994), mind holisztikus sajátosságairól (FEKETE 1992). Érdekes kérdés, hogy adott földrajzi–növényföldrajzi feltételek hogyan jutnak érvénybe egy tájegység határain belül, a különböző részekben tenyésző löszgyepek mintázatában. Ehhez a Mezőföld alkalmas vizsgálati objektumnak tűnik; ekképpen a vele kapcsolatos hiányos ismeretek is kiegészíthetők.

Feltárandó, hogy más régiókból leírt *cönotaxonok* (pl. VIRÁGH – FEKETE 1984; HOCHSTRASSER 1995) megjelennek-e a Mezőföldön, és ha igen, akkor milyen specifikumaik vannak. További elemzést kíván a löszgyepek *leromlása* (vö. ZÓLYOMI – FEKETE 1994). Kérdés, hogy az ország más tájain már kutatott *Brachypodium*-os *erdőssztyepp*rét (vö. SCHMOTZER – VOJTKÓ 1997; FEKETE – VIRÁGH 1997; HAYEK – VIRÁGH 1997; V. SIPOS – VARGA 1997, 1998; FEKETE *et al.* 1998; VARGA *et al.* 2000; FEKETE *et al.* 2000) milyen florisztikai és texturális jellegekkel rendelkezik a Mezőföldön, és miként kötődik a különböző mikroklimatikus feltételekhez. A *vegetációs kontinuum* vs. *diszkontinuitás* vita eldöntéséhez (?) szolgáltathat újabb tényeket, ha a lösz változatos geomorfológiájának eredményeként kialakuló *cönoklineket* vesszük elemzés alá (ZÓLYOMI – FEKETE 1994). Kevés adattal rendelkezünk a regionálisan azonosan viselkedő fajokból álló koalíciók makrocönológiai preferenciáit illetően is.

A löszgyepek *mikrocönológiai* léptékű vizsgálata (HOCHSTRASSER 1995; BARTHA *et al.* 1998) az *információstatistikai modellcsalád* „egyszerűbb” objektumokon – valamivel fajszegényebb gyepeken – való alkalmazását követően kezdődött el (JUHÁSZ-NAGY – PODANI 1983; BARTHA 1990, 1992; SZOLLÁT – BARTHA 1991; BARTHA *et al.* 1995, 1997, 1998). A metodológia széleskörű elterjedését *metodikai problémák* is késleltették (BARTHA – HORVÁTH 1987; PODANI *et al.* 1993; BARTHA – KERTÉSZ 1998; HORVÁTH 1998). Mindezek miatt a löszgyepek términtázati szervezetségére vonatkozóan kevés ismerettel rendelkezünk (BARTHA 2000). Csak tájékoztató jellegű a löszvegetáció primer szukcessziójának nyomon követése (HORVÁTH 1997), a leromlással kapcsolatos eredmények is csak egyetlen vizsgálatból származnak (HOCHSTRASSER 1995). Tisztázandó, hogy a makrocönológiaiailag elkülönített mezőföldi löszgyep-típusok mintázati szervezetségükben eltérnek-e egymástól. A lösz geomorfológiája által adott situációt, a kitétségi gradienst kihasználva, a *cönoklin-cönoton* elemzés az információstatistikai módszerek bevetésével újabb aspektussal bővíülhet, és várhatóan eredményesebb is (vö. KERTÉSZ – BARTHA *ap.* BARTHA 2000).

Célkitűzések

A dolgozat általános célja a mezőföldi löszflóra és vegetáció términtázatainak *szünmorfológiai* elemzése, a különböző léptékek mintázati jelenségeinek összekapcsolásával, lehetőség szerinti kölcsönös értelmezésével. A vizsgálatok kisebb részben a *szüntaxonómia*, és közvetetten a *szüdinamika* tárgykörébe tartoznak (JUHÁSZ-NAGY 1986). A nagyobb (földrajzi) léptékekben elsősorban *autofenetikus* (fajok elterjedése), a kisebb térskála-tartományokban pedig már nagyrészt *szünfenetikus* mintázatok analizésére került sor (JUHÁSZ-NAGY 1979, 1986). Utóbbi esetben a feladat az állományok texturális koordináltságának és mintázati szerveződésének vizsgálata volt.

A szünbiológia szubdiszciplináris tagolása szerint (JUHÁSZ-NAGY 1986; BARTHA 2000) három tudományterület, ezeknek megfelelően három alapvető térlepték nevezhető meg, amelyek feltételezhetően „létrehozzák” a maguk jelenségeit a mezőföldi lösnövényzet mintázatában. A *biogeográfiai* jelenségek léptéke a regionális preferenciák szintere; *makrocönológiai* léptékben a társulások önálló állományai, azok ismétlődései, átmenetei és mozaikjai figyelhetők meg; a *mikrocönológia* léptékében pedig a populációk koegzisztenciája, vagyis a mintázati szerveződés értelmezhető. Az értekezés fő témaköreit alapvetően e három szubdiszciplína alapján osztottam további részekre.

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

Regionális.(növényföldrajzi) léptékben:

1. Melyek a mezőföldi löszflóra fő vonásai és mintázati aszimmetriái?
 - A flóraelemek eloszlása tükrözi-e a klimatikus adottságokat? Az erdei és erdőssztyepp fajok arányából rekonstruálható-e az egykori erdőssztyepp?
 - Melyek a mezőföldi löszflóra jellemző, más régióktól elkülönítő vonásai?
 - Kimutatható-e flóragradiens a Mezőföld nyugati és keleti része között?
2. A növényfajok milyen regionális preferenciákat mutatnak?
 - Miként alakulnak az egyes növények táji léptékű gyakorisági viszonyai?
 - Hogyan csoportosíthatók a fajok preferenciális viselkedéseik alapján?
 - A lösztakaró tulajdonságai hogyan alakítják a növényföldrajzi mintázatot?

Makrocönológiai léptékben:

3. Milyen cönotaxonok különíthetők el, ezek hogyan jellemezhetők?
 - A különböző ordinációs analízisek, és a fajcsoportok abundanciái alapján kialakulnak-e nodumok? Ezek mely löszgyep-típusokkal azonosíthatók?
 - Milyen abiotikus feltételekhez kötődnek az egyes cönotaxonok?
 - Különböznek-e a típusok egymástól térbeli ismétlődésük állandóságában, koordinátságukban, és más texturális paramétereikben?
 - Az erősödő legelés miként módosítja a cönológiai attribútumokat?
 - Az invázió *Brachypodium pinnatum* hogyan hat a gyep mintázataira?
 - Kitétségi gradiens mentén miként alakulnak a releváns makrocönológiai állapotparaméterek? Kimutatható-e cönoton? Mely paraméterekkel?
4. Milyen a fajok differenciáló képessége a növényzeti típusok között? Hogyan viselkednek a legelési és a mikroklimatikus gradiens mentén?

Mikrocönológiai léptékben:

5. Milyen léptékben maximális és milyen mértékű a löszgyepek szervezettsége?
 - A primer szukcesszió során növekszik-e a términtázati szervezettség?
 - A cönotaxonok mutatnak-e különbséget mikrocönológiai jellegekben?
 - Kimutatható-e cönoton a kitétségi gradiens mentén?
 - A legelés hatása mely mikrocönológiai változókkal követhető nyomon?

A fajok különböző léptékekben megfigyelhető viselkedéseinek összefüggései:

6. A növényföldrajzi és makrocönológiai kapcsolatok:
 - A flóragradienst létrehozó fajok, valamint a geográfiailag gyakori és ritka növények mely cönotaxonokhoz kötődnek?
 - Adott gyep-típus eltérő régióbeli állományai között mekkora a florisztikai különbség?
 - A különböző geográfiai preferenciájú fajcsoportok aránya hogyan változik legelési gradiens mentén?
7. A mikrocönológiai viselkedés kapcsolatai:
 - Páros asszociációik alapján miként viselkednek a cönológiai csoportok?
 - A regionális preferenciában eltérő fajcsoportok különbözősége megmutatkozik-e a mintázati szervezettségben való részvételükben?

A térbeli skálázás csak diszkontinuus módon valósulhatott meg, mert elkülönült térskála tartományok álltak rendelkezésre. A földrajzi és tájtörténeti okok miatt kialakuló térintervallumok a Mezőföldön: T1: a Mezőföld kiterjedése (kb. 4400 km²); T2: alapvető természetföldrajzi vonásokban megegyező régiók mérete (100 és 1000 km² között); T3: az izolált völgyrendszerek, földvárak és szakadópartok kiterjedése (néhány hektár és néhány km² között); T4: meghatározott geomorfológiai és mikroklimatikus adottságokkal rendelkező völgyoldalak (0.1–1 ha). A növényföldrajzi jelenségek maximális kiterjedését T1, felbontását T2 limitálja, az ezekhez kapcsolódó mintavétel T3-ban valósulhatott meg. A cönológiai mintázatok nodumainak maximális mérete T3 lehet, adott típushoz tartozó állományok legfeljebb csak T4 területű egységekben létezhetnek.

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

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

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

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

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

(5) Legelési nyomás alól felszabadult löszvölgyoldal regenerálódó, viszont a *Brachypodium pinnatum* inváziójának kitett erdőössztyepprért állományában 20 cm × 20 cm-es kvadrátokból álló négyzetrácsos mintát vettem. A négyzetrács kiterjedése 10 m × 5 m, a cellák száma 1250. A cellákban a fajok borítási értékeit becsültem. A négyzetrács egységeinek szisztematikus összevonásával másodlagos mintákat is előállítottam, térsorozati elemzés céljára.

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

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

A florisztikai minták feldolgozásához a mintavételi helyeket távolsági, a fajokat pedig cönoszisztematikai, magassági elterjedés és flóraelem attribútumokkal láttam el (HORVÁTH *et al.* 1995; SIMON 1992). A távolságok és a biotikus változók közötti kapcsolatokat *nemparaméteres próbákkal* teszteltem.

A cönológiai felvételek csoportosítását nagyrészt *többszintű eljárásokkal* (PCA, PCoA, divizív és agglomeratív klasszifikáció) hajtottam végre (PODANI 1988, 1993), ezen kívül a hasonló cönológiai viselkedésű fajcsoportok borítási értékei segítségével *koalíciós rendezést* is megvalósítottam. A cönotaxonokat többféle *texturális attribútummal* (cönológiai koordináltság, cönológiai és florisztikai heterogenitás, Shannon-diverzitás, egyenletesség) jellemeztem, illetve *diverzitási rendezésüket* szintén elvégeztem (TÓTHMÉRÉSZ 1997). A cönológiai minták és a különböző háttértényezők, valamint florisztikai jellemzők közötti kapcsolatok feltárásához *nemparaméteres statisztikai próbákat* használtam.

A mikrocönológiai vizsgálatok 21 mintán alapulnak, amelyek összeadva 1.1 km hosszú, 11232 db cellából álló transzektet tesznek ki. Az *információstatisztikai analízisekhez* (beleértve a térsorozati mintavételt) a saját fejlesztésű INFOTHEM program állt rendelkezésre (HORVÁTH 1988). A ritka fajok negatív hatását elkerülendő a minták fajkészletét különböző arányokban redukáltam, így *szub-közösségeket* hoztam létre. *Random referenciaként* főként a teljes randomizáció, a random elcsúsztatás és a másodlagos randomizáció szolgált. A mintákat a szünkrétikus függvények karakterisztikus értékeivel és léptékeivel, egyes esetekben a fajok diakrétikus értékeivel jellemeztem.

A Mezőföldi löszflóra regionális léptékű mintázatainak sajátosságai

(1) A Mezőföld löszvidékeiről összesen 331 natív (őshonos, nem gyom jellegű) löszsziyepp, erdőssziyepp és löszerdei növény jelenlétét bizonyítottam. Közülük kilenc faj jellegzetesen különböző előfordulási mintázatát a 47 mintavételi hely alapján térképen ábrázoltam.

(2) Faji attribútumok spektrumai alapján jellemeztem, és a többi löszös tájegységtől elkülönítettem a Mezőföld löszflóráját. Jellegzetességei: jelentős a szubmediterrán jellegű és a kontinentális fajok aránya (24%, illetve 27%); a taxonoknak kb. negyede erdei és erdőssziyepp elem, jelentős (összesen 60) a lágyszárú erdei-erdőssziyepp fajok száma; 29 növényfaj vertikális elterjedése a kollin vagy montán régióknál kezdődik.

(3) Az erdei és erdőssziyepp elemek aránya, valamint a kollin–montán fajok aránya tekintetében flóragradiens mutatható ki. Említett fajok száma a Mezőföld ÉNy–DNy-i peremei felől keleti irányba csökken. Ugyanakkor sem a szubmediterrán, sem a kontinentális fajok arányában nem áll fenn szignifikáns térbeli trend. Valószínű, hogy a legmarkánsabb aszimmetriájú kollin–montán fajok számára a szomszédos Dunántúli-középhegység és a Dunántúli-dombvidék hegyi flórája folyamatos utánpótlási bázisként szolgált.

(4) A mezőföldi löszflóra ritka és közepesen gyakori fajai jelentős részben elterjedésbeli aszimmetriával rendelkeznek. A nyugatias elterjedésű fajok száma többszöröse a keleties elterjedésűekének, ezért a flóragradiens kialakításában a nyugatias elterjedésűek eltűnése az elsődleges tényező. Ebből közvetett módon a legutóbbi flóravándorlás forráshelyére is következtethetünk.

(5) Összefoglaltam a mezőföldi löszflóra florisztikai sajátosságainak különböző jelentőségű kiváltó okait, példákkal illusztrálva a hatások eredményeit. A legerősebb hatású makroklimatikus és geomorfológiai tényezők mellett fontos szerep jut a tájhasználatnak, de a löszrétegek között meghúzódó homoksávok, és a néhol előbukkanó harmadkori homokkő padok módosító hatásával is számolni kell.

Mezőföldi löszgyepek makrocönológiai tulajdonságai

(1) Koalíciós szintű attribútumok állapotterében a cönológiai minták kompozíciós kontinuitása megszakad, viszont a populációk borítása alapján történő ordinációs módszerek csak bizonytalanabb elkülönülést eredményeznek. Ez az eredmény kiemeli a koalíciók szerepét a vegetáció nodumainak kialakulásában, és rámutat a vegetációs kontinuitás viszonylagosságára.

(2) Többváltozós módszerekkel és a koalíciós rendezéssel a mezőföldi löszgyepek 2 fő cönotaxonját és a hozzájuk tartozó 11 altípust különítettem el. Az erdőssztyeppréthez sorolható a *Brachypodium*-os gyepek (amely asszociációként való elkülönítése is indokolt: *Euphorbio pannonicum* – *Brachypodietum*), a *Festuca rupicola* uralta erdőssztyeppré, a kettő közötti átmeneti gyepek, illetve az erősen leromlott, *Agropyron intermedium* dominálta erdőssztyeppré. A rövidfűvű, xerofil löszgyepek közül a *Festuca pseudovina*–, a *Bothriochloa*–, a *Salvia nemorosá*-s átmeneti, a völgyperemi, a *Bromus inermis* uralta, a *Stipa capillata*– és a *Chrysopogon*-gyeptípust mutattam ki. A cönotaxonokat fiziognómiai attribútumokkal, illetve a domináns és fideles fajakkal jellemeztem. Ehhez a fajokat a cönotaxon-párok közötti differenciálási képességeik alapján sorrendbe állítottam.

(3) A két fő cönotaxon erősen differenciál az égtáji kitettségek között. Míg a *Brachypodium pinnatum* dominálta erdőssztyeppré előfordulása az É–ÉK-i kitettségekben a lejtőszög 15–40° közötti tartományában várható, a DNy–Ny-i kitettséghez a rövidfűvű, xerofil gyeptípus kötődik.

(4) A *Brachypodium*-os gyepek rendelkeznek a nagyobb fajszámmal (kvadrátonként átlagosan 27–30 vs. 19–26) és az erősebb koordináltsággal (0.8–0.9 vs. 0.4–0.8). A legkiegyenlítettebb dominancia viszonyokkal, a legmagasabb diverzitási értékekkel viszont az átmeneti jellegű gyeptípusok bírnak.

(5) A cönotaxonokban a kontinentális flóraelemek közel egyenlő arányban képviseltetik magukat, a fajkészlet egyharmadát teszik ki. A két fő gyeptípus különbözik abban, hogy az erdőssztyepprében jellemzőbbek a kollin-montán elterjedésű fajok (4–6% vs. 0–3%), míg a szubmediterrán flóraelemek kisebb számban jelentkeznek a sztyepprétekhez viszonyítva (9–12% vs. 13–19%). Az erdei és erdőssztyepp fajok (a vártnak megfelelően) közel kétszeres mennyiségben vannak jelen a *Brachypodium*-os gyepekben a többi típushoz képest.

(6) A kétféle (ÉK-i és DNy-i) kitettség növényzetében tapasztalt nagyfokú cönológiai különbözőség hátterében a lecsupaszított talaj átlaghőmérsékletének 1°C-os különbsége rejlik. Pozitív visszacsatolási kör játszhat szerepet abban, hogy a mikroklimatikus különbségek jobban kiéleződjenek. Ebben fontos szerep jut az eltérő nagyságú biomaszából képződő eltérő humuszmenyiségnek, a talajkötöttség, és azon keresztül a talajnedvesség alakításán keresztül.

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

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

(9) A délies lejtőkhöz képest az északias kitétségekben általában nagyobb a minták fajsza, függetlenül attól, hogy van e bennük *Brachypodium*, vagy nincs. A *Brachypodium pinnatum* megjelenésével együtt megnő a fajsza, ha borítása nem haladja meg a 20%-ot, 20%-nál nagyobb borítási értéke esetén azonban csökken a fajok száma.

(10) A térbeli skálázás fontosságára hívja fel a figyelmet az a megállapítás, hogy a *Brachypodium* inváziója léptéktől függően befolyásolja az állomány szintű lokális mintázatok fajszaát és diverzitását. Kisebb léptékben ($0.04 \text{ m}^2 - 1 \text{ m}^2$) a hatás szignifikánsan negatív, nagyobb léptékben (4 m^2) viszont már nem szignifikáns a korreláció.

(11) Erdőssztyepprért állomány mintavételi gridjére a növényközösség hasonlósági mintázatának topográfiai allokációját végeztem el. A hasonlósági mintázat sajátossága, hogy adott csoporthoz tartozó cellák nem véletlenszerűen, hanem aggregátumokat alkotva helyezkednek el a négyzetrácon, ugyanakkor elkülönülten is előfordulnak. Az ugyancsak visszaallokált diverzitási mintázat jó egyezést mutatott a *Brachypodium* borítási értékeinek mintázatával.

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

(13) A vizsgált kitétségi (valójában mikroklímabeli) gradiens a hagyományos cönológiai (4 m^2 -es) térléptékben hatékonyan megmutatkozik cönoklin formájában.

(14) A kitétségi cönoklin erdőssztyepprért és rövidfüvű sztyepprért közötti átmeneti zónájában a várt monoton csökkenéssel szemben (vö. 4. eredmény) emelkedő értékű fajsza cönoton létre utal. Az átmenet ezen kívül kisebb fajborítás egyenletességgel és kisebb koordináltsággal rendelkezik. Mindezek a megfigyelések az adott növénytársulásokban fennálló makrocönológiai léptékű szerveződést igazolják.

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

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

A löszgyepek mikrocönológiai léptékű szerveződése

(1) A *tér mintázat szerveződése* a vizsgált löszgyep állományok mindegyikében kialakul. Ez a szerveződés túlmutat a texturális kényszereken; főként a populációk nem-random (aggregált) diszpergáltságából, kisebb részben az egyes populációs mintázatok nem-random térbeli kapcsolatából ered.

(2) Az állományok meghatározott számú domináns fajt tartalmazó szub-közösségei az eredetitől esetenként olyannyira eltérő mintázati szervezettséggel rendelkeznek, hogy a különböző állományok asszociátum–relációja is megfordulhat. Ez a domináns fajok jelentősen eltérő mintázatképző szerepére utal.

(3) További tények támasztják alá azt a törvényszerűséget, miszerint a *szukcesszió* során fokozódik a növénytársulások szerveződése (asszociátuma), komplexitása (florális diverzitása) és heterogenitása (lokális disztingváltsága), és mindezek egyre kisebb térléptékben valósulnak meg. A kisebb léptékek felé történő eltolódás a kis fajszámú szub-közösségek esetén is fennáll.

(4) A kiegyenlítettebb, humidabb mikroklimatikus körülmények között előforduló erdőssztyepprért strukturális paraméterei, pl. foltossága és mintázati szerveződése *kisebb térléptékben* valósul meg, mint a szárazabb körülmények között tenyésző rövidfűvű sztyepprérté.

(5) ÉK–Ny-i kitétségi gradiens mentén a löszgyep mintázatának szervezettsége *cönotonra* utal. Ez a térbeli dependenciának (az asszociátumnak) a két – texturálisan is elkülönülő – cönotaxon átmeneti zónájában való egyértelmű, a várt monoton trenddel ellentétes megemelkedésében jut érvényre.

(6) A *degradálódásra* az északias és délies kitétségű lejtők növényzetének mintázata eltérő módon reagál. Az erdőssztyepprértben a relatíve kisebb zavarás a szerveződés és a florális diverzitás növekedéséhez vezet, míg az erőteljes legeltetés a mintázati függőségek lazulását eredményezi. A rövidfűvű, xerofil sztyepprért ezzel szemben a leromlás során csökkenő mintázati szervezettséget mutat. Mindemellett, a kevés fajból álló szub-közösségek esetén a legdegradáltabb állapotban tapasztalható a legnagyobb fokú szerveződés; a leromlás során tehát a domináns fajok relatív mintázatképző szerepe megnő.

A mezőföldi löszvegetáció mintázatainak térléptékbeli kapcsolatai

(1) Azok a fajok, amelyek regionális elterjedése aszimmetrikus, vagyis differenciálnak a Mezőföld egyes régiói (Ny-i és K-i pereme) között, cönológiai preferenciájukat tekintve is differenciáló képességgel rendelkeznek.

(2) A mezőföldi löszgyepekre kimutatható, hogy az állományok fajkészletének kialakulásában a gyeptípushoz (egy adott cönotaxonhoz) tartozás kisebb jelentőségű, mert a növényföldrajzi helyzet által létrehozott florisztikai szituáció válik meghatározóvá.

(3) Megállapítottam, hogy a degradálódás során a gyepek hasonló mértékben „válogatnak” fajokat a regionálisan is gyakori elemek közül, viszont egyre kevesebbé válik a Mezőföldi löszflórában közepesen gyakorinak és ritkának tekinthető fajok száma.

(4) A tájegységben gradiens jelleggel változó gyakoriságú fajok a legelési leromlás során, és a kitétségi gradiens mentén is trend szerint viselkednek. Mindebből azt a következtetést vontam le, hogy a degradálódás során kisebb (mikroklimatikus) léptékben ugyanaz játszódik le, mint nagyobb (makroklimatikus) léptékben a Mezőföldön keleti irányban haladva.

(5) A két fő cönotaxon elkülönítéséért felelős kétféle koalíció tagjainak jelentősen eltérő makro- illetve mikroökológiai, vagyis állományok közötti – állományon belüli mintázati viselkedését tapasztaltam.

(6) A regionális és a makrocönológiai léptéknek a mikroökológiaival való egybevetése a fajok eltérő léptékbeli viselkedésének koherenciáját nem erősítette meg. A különböző, regionális és makrocönológiai preferencia alapján elkülönített fajcsoport-párok (erdőssztyepp–erdei vs. sztyepp, nyugatias vs. általános elterjedtség, regionálisan gyakori vs. nem gyakori, valamint az egyes koalíciók) tagjaihoz tartozó fajoknak a términtázati szervezettségben való részvétele között összességében nincs különbség.

Következtetések

Makrocönológiai szerveződés a gyeptípusok alapján

A hazai fátlan löszvegetáció makrocönológiai léptékben nem egységes, hanem többé-kevésbé jól meghatározott típusok jelölhetők ki benne. Ezek a cönotaxonok fiziognómiai alapon, domináns és fidélis fajaik szerint, sokváltozós módszerekkel és a koalíciós rendezéssel különíthetők el egymástól. A gyepek differenciálódásának hátterében általában szukcessziós folyamat (FEKETE 1992) vagy degradálódás áll (vö. VIRÁGH – FEKETE 1984; TÓTH 1988; ZÓLYOMI – FEKETE 1994), de az így kialakult típusok az égtáji kitétség szerint tovább differenciálódnak. A gyeptípusok különböző háttértényezőkkel (mikroklimatikus adottságokkal, a talaj vízgazdálkodási jellemével) általában megfelelően kapcsolatba hozhatók. Ezen kívül a főbb cönotaxonok többnyire határozott makrocönológiai karakterrel, a releváns texturális attribútumok (fajszám, koordináltság, diverzitás) eltérő értékeivel rendelkeznek. Mindezek alapján kijelenthető, hogy a löszvegetáció cönotaxonjai makrocönológiai léptékben *szerveződnek*. Fentiek alapján a „társulás-elképzelés” (community-unit concept) további megerősítést nyert, természetesen nem a Zürrich-Montpellier-i értelemben.

A többféle szempontból (borítási viszonyok, fiziognómia, makrocönológiai attribútumok alapján) jól elkülönülő gyeptípusokhoz tartozó konkrét gyeppállományok *flórája* erősebben függ attól, hogy a Mezőföld mely régiójában helyezkedik el, mint attól, hogy mely típushoz tartozik. Úgy tűnik, hogy a típusok meghatározott geomorfológiai és mikro-mezoklimatikus viszonyok között törvényszerűen kialakulnak, függetlenül a regionális helyzettől, azonban fajukat a biogeográfiailag rendelkezésre álló lokális flórából válogatják ki, így az azonos típushoz tartozó állományok florisztikailag jelentősen eltérnek egymástól. Az állítás megfordítva még izgalmasabban emeli ki a lényegét: mivel egy-egy állomány fajkészlete a környéken rendelkezésre álló fajokból tevődik össze, ez lesz a fajkészlet legerősebb, egyben legnagyobb léptékű meghatározó faktora, ugyanakkor a közösségek az adott lokális flóra „felhasználásával” bármely biogeográfiai szituációban törvényszerűen bizonyos cönotaxonok állományaivá alakulnak, amelyeket a kisebb tér- és időléptékű tényezők határoznak meg.

A fajkészlet és a cönológiai szerveződés összefüggései

A társulások szerveződésének alapproblémája megfogalmazható úgy, hogy a *nagyobb skálán kínálat* ⇔ *kisebb skálán aktuális fajkészlet* folyamat közben bekövetkező válogatás az, ami túlmutat az egyes populációk önálló létén (vö. OBORNY 2000). Ha az abiotikus kényszereken kívül a közösség maga is válogat, az a koegzisztenciális törvények léteére utal. Arra a kérdésre, hogy *mi válogat?*, a mezőföldi löszvegetáció viszonylatában, részben a saját eredmények alapján felvethető néhány lehetőség. A lehetséges faktorokat úgy mutatom be, mint amelyek a különböző típusú potenciális fajkészleteket a nagyobb alaphalmazokból leszűkítik (KELT *et al.* 1995; BELYEA – LANCASTER 1999).

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

A *geographical species pool* létrejöttét meghatározó lehetséges flóravándorlási mozzanatok egyik megnyilvánulása az a feltárt *flóragradiens*, amely az erdei és erdőssztyepp elemekre, valamint a kollin–montán fajokra áll fenn. A makroklimatikus gradiensek mellett a propagulumforrások távolsága az, ami az adott regionális mintázatot kialakíthatja. A *geographical species pool* megítélésében a fajoknak nemcsak a terjedési, hanem az adott élőhelyen való fennmaradási képességeit is figyelembe kell venni (*maradvány* típusú regionális dinamika a *metapopulációs* és a *source-sink* dinamika mellett, vö. ERIKSSON 1996; LEVINS 1970; HANSKI – GILPIN 1991; GOTELLI – KELLY 1993; PULLIAM 1988).

A *habitat species pool* létrejöttét eredményező tényezők közül említhető a lösz alapközet némely sajátossága, így a rétegvastagság, a szemcseméret-összetétel. A lösz geomorfológiája jelentős mértékben befolyásolja a mikro-klimatikus és edafikus paramétereket, ekképpen a potenciális fajkészletet is. A szakadópartok félsivatagi-sivatagi körülményeket teremtenek (PÓCS 1999), de az északias vagy délies égtáji kitettség is differenciáló erejű. Az északias lejtőkön tenyésző állományok jóval humidabb körülményeinek létrejöttében *pozitív visszacsatolási folyamatok* is feltételezhetők. A völgyaljhoz (így talajvízszinthez) való közelség több mezofil növény számára nyújt életlehetőséget. A legelésben, taposásban vagy égetésben megnyilvánuló diszturbáció a populációk kompetíciós viszonyainak átalakításán kívül a talaj vízgazdálkodásának leromlását okozza (ZÓLYOMI – FEKETE 1994). A zavarás erősödése az erdei-erdőssztyepp, a regionálisan ritka és a nyugatias elterjedésű fajok arányát csökkenti.

A *geographical species pool* és a *habitat species pool* részhalmaza az *ecological species pool* (KELT *et al.* 1995; BELYEA – LANCASTER 1999). Az adott állományban aktuálisan megfigyelhető fajok halmaza az „*ökológiai*” alaphalmazból a közösségen belüli dinamikák, populációs interakciók következtében szelektálódik ki (ZOBEL 1992). Ennek a kiválogatódásnak egyik látható eredménye az, hogy az erdőssztyepprép állományban a *Brachypodium pinnatum* terjedésével együtt kis (1 m² vagy annál kisebb) térléptékben szignifikánsan csökken a fajok száma, és csökken a vizsgált gyeptípusra egyébként jellemző erdei és erdőssztyepp fajok aránya is. A fajkészletre ható kényszer a mikrocönológia léptékében kiegészül a fajkombinációk szelekciójával (JUHÁSZ-NAGY 1972, 1979). Az *aktuális fajkészleten* belül a florulák kiválogatódását előidéző társulásszervező mechanizmusok, belső közösségi dinamikák meglétére közvetten utalnak a kisléptékű termintázatban megfigyelhető dependenciák.

Mikroklíma gradiens – cönoklin – cönoton – ökoton

A kimutatott cönotonban megemelkedő *fajsám* megfelel annak az elvárásnak, miszerint a különböző közösségek érintkező zónájában mindkét fajkészletre jellemző elemek jelen lehetnek, sőt, rajtuk kívül újabb fajok tűnhetnek fel (vö. ZÓLYOMI 1987; BRUNET *et al.* 2000).

A sztyeppesedésre érzékeny erdei és erdőssztyepp fajok számának és arányának monoton változása jelzi, hogy a mikroklímában folyamatos átmenet áll fenn. Számuk azonban az átmenet után hirtelen csökken le, összefüggésben a textúrák éles elkülönülésével. Ezek a hirtelen váltások arra utalnak, hogy a kitettségi gradiens mentén növényzet nélkül egyenletesen változó mikroklíma a növényzetben abrupttá válik. Ennek háttérében *pozitív visszacsatolási folyamatok* állhatnak, amelyek a mikro-klimatikus paraméterek és a növényzet bifurkációjához vezethetnek.

A cönoton háttérében álló ökoton jelen esetben azzal a „feszültséggel” is kifejezhető, amely egy releváns mikroklimatikus paraméterben (pl. napi átlaghőmérsékletben) mért különbségként a csupasz talajfelszín és a növényzettel borított talaj között a kitétségi gradiens mentén fennáll. Az ökoton ennél valószínűleg több, de a mikroklimában való kifejeződése szemléletessé teheti.

A cönotonban megemelkedő *términtázati szervezettség* a vizsgált szubközösségek mindegyikére fennáll. Érvényes a terepi és a relatív asszociátum értékekre egyaránt, de a random referenciákra vonatkoztatott eltérésre is. Eszerint a közösségi mintázat térbeli dependenciái minden vonatkozásban erősödnek. Ebből arra következtethetünk, hogy a kétféle, egymással „összeszokott” fajokból álló közösség találkozási („ütközési”) zónájában, ahol a populációk jelentős része (így az állományalkotó és jellemző fajok többsége) szuboptimális helyzetben van, a populációk közötti – akár pozitív, akár negatív – interakciók intenzívebbé válnak. Az ekképp felerősödött, közösségi ökológiai értelemben vett egyfajta *populációs aktivitást* tükrözi a términtázat szervezettebbé válása.

Az értekezés eredményei azt sugallják, hogy a vegetáció kontinuitásával kapcsolatos vita jelentős részben ál-vita, eldöntése pusztán a megfigyelt jelenségek alapján nem lehetséges (vö. AUSTIN 1985; SHIPLEY – KEDDY 1987; AUSTIN – SMITH 1989; WILSON 1994). A mechanikusan szemlélve ellentmondónak tűnő sajátosságok valójában egységes keretek közé illeszkednek, csak éppen a vegetációs átmenet különböző aspektusait írják le. A gradiens-elemzés céljának ezért sohasem a diszkontinuitás öncélú elvetésének vagy megerősítésének, hanem a jelenségek minél sokoldalúbb értelmezésének kellene lenni.

Primer szukcesszió

A makrocönológiai eredmények alapján a lösz *szeriesz determináltsága* tűnik ki. Ez az irányítottság részben a stádiumok kompozíciós elkülönülésének, valamint a talaj és a vegetáció koevolúciós fejlődésének köszönhető (vö. FEKETE 1992). Az értekezés az ismereteket a mikrocönológiai lépték jellegzetességeivel egészíti ki: a szukcesszió során a fátlan társulások egyre erősebb términtázati szervezettséget mutatnak – a löszgyep strukturálisan is fejlődik. A *szervezettség* terepi értékén kívül a randomizált mintázatokra vonatkozó eltérése is egyre nő, ami a legtöbb esetben szignifikáns. A términtázati szerveződés tehát a texturális kényszereken kívül is létrejön, és a löszvegetáció fejlődésével egyre nagyobb értékeket ér el. A fokozódó mintázati szervezettséget elsősorban a populációk nem-random (legtöbbször aggregált) mintázatai okozzák, ehhez képest az egyes populációs mintázatok egymáshoz képest nem-random elrendeződése relative egyre kisebb jelentőségű. A primer és szekunder szukcesszió során bekövetkező strukturális szerveződés – más esettanulmányok eredményeit is figyelembe véve – általános szabálynak tűnik (vö. BARTHA 1990, 1998, BARTHA *et al.* 1997).

A mintázati szervezettség egyre kisebb térléptékben éri el maximumát. Ez a trend nemcsak a terepi mintázatokra igaz (ez pusztán a fajszámbeli eltérésekből is fakadhatna), de fennáll a terepi és a random értékek közötti különbségekre is. Kisebb léptékben már a populációs interakciók jelentősebb mértékével is számolhatunk (vö. SZOLLÁT – BARTHA 1991), így közvetetten megerősíthető az a hipotézis, miszerint a pionír stádiumok főként abiotikusan stresszeltek (ez a szukcesszió allogén szakasza), míg a későbbi, autogén szakasz során a biotikus meghatározottság erősödik (vö. FEKETE 1985, 1992).

A leírt állapot-transzformációk egyfajta általánosítására szolgálhat a szukcesszió *termodinamikai értelmezése* (BRUELISAUER *et al.* 1996). Bár az élő rendszerekben a fejlődés során – a zárt rendszertől eltérően – fokozódik a rendezettség, ez még sincs ellentétben az entrópia szükségszerű növekedésével (a termodinamika II. törvényével). Az élővilágban is növekszik a *potenciális* rendezetlenséget leíró H_{max} , vagyis az az érték, amelyet az egyre több komponens (pl. populáció) véletlenszerű elrendeződése esetén maximálisan elérhetne. A fokozódó szervezettség a H_{max} , és a rendszerben *aktuálisan megvalósuló* entrópia, a H_{real} közti különbség növelésével kapcsolatos, azaz „rend” = $H_{max} - H_{real}$ (LANDSBERG 1984; BROOKS – WILEY 1984). Mint az eredmények mutatják, a szukcesszió során nő a H_{max} (a lokális disztिंगváltság), és a H_{real} is (a florális diverzitás), de a kettő közötti különbség szintén nő; s ez a különbség éppen a términtázat szervezettségét mutatja meg. A növénytársulások szukcessziója ezek szerint lényegében ugyanaz a folyamat (más biológiai fejlődési folyamatokkal együtt), mint a magukon energiát átáramoltató disszipatív struktúrák *önszerveződése* (vö. PRIGOGINE 1980). A szervezettség szükségszerű növekedése jelenti azt a holisztikus keretet, amelybe a redukcionista alapon vizsgálható populációs mechanizmusoknak be kell illeszkedni (vö. BRUELISAUER *et al.* 1996).

A löszgyepek degradálódása

A leromlás során a vizsgált *florisztikai* paraméterek a két fő cönotaxonban nagyrészt megegyező trend szerint (bár részben eltérő mértékben) változnak: a gyomjellegű és társulásközömbös fajok aránya növekszik, az erdei és erdőssztyepp elemek, valamint a regionálisan ritka és nyugatias elterjedésű fajok aránya csökken. A *texturális* és *strukturális* attribútumokban a kétféle cönotaxon (eredendő különbségeiken kívül) nagyrészt eltér, mégpedig a degradálódás során a következők szerint: az erdőssztyeppréltben az összborítás, a sztyeppréltben a fajszám csökken szignifikánsan; a cönológiai koordináltság a sztyepprélt esetén fokozatosan csökken, míg az erdőssztyeppréltben ilyen trend nem mutatható ki; mind a faj–borítás (texturális) diverzitás, mind pedig a florális (kombinációs) diverzitás a sztyepprélt esetén folyamatosan csökken, az erdőssztyeppréltben viszont maximumon megy át.

A talajtani paraméterekkel kvalitatíve kimutatott legelési gradiens intenzitásának változását konkrét értékekkel nem lehetett megadni. A diszturbáció erőssége *abszolút* mértékkel pusztán ezért sem fejezhető ki; másrészt azért sem (lásd a diszturbáció kvantifikálásával kapcsolatos általános probléma, PICKETT – WHITE 1985; WILSON 1990; VIRÁGH 1991; PADISÁK 1994; 1998; BARTHA 2000), mert a kétféle kitétségekben különbözőképpen jelentkezik. A diszturbáció intenzitásának abszolút kalibrálása helyett azonban adódik egy lehetőség: a két cönotaxon sajátosságainak megváltozását egymásra vonatkoztatva *relatív* mérjük. A *közepes diszturbancia elmélet* (CONNELL 1978) alapján várható unimodalitás jól megfigyelhető az északi kitétségsű gyeptípus esetén. Ettől eltérően, a délies kitétségsű völgyoldalak növényzetének diverzitása (a texturális és a florális) a legelési gradiens vizsgált tartományán belül csökkenő tendenciát mutat. A kétféle gyepp eltérő viselkedése jól értelmezhető, ha a délies lejtők erősebben felmelegedő talajainak az északiakhoz képest rosszabb vízgazdálkodását a legelés okozta talajszárazodást felerősítő hatásként tekintjük.

Általánosságban érvényes, hogy a löszvegetáció degradálódása során a mintázati szerveződésben *ellentétes* jellegű folyamatok játszódnak le a *primer szukcesszióhoz képest*. Az állítás egészében csak a délies kitétségsű löszlejtők gyeppjére igaz, az erdőssztyeppre esetén csak a „közepesnél” intenzívebb legel-tetést követően áll fenn. A términtázat *karakterisztikus értékeit* tekintve a degradálódás felfogható úgy, mint „fordított irányú” – abnormális – szukcesszió (JUHÁSZ-NAGY 1986), de a *lépték szempontjából* a megfelelés csak részleges.

A fajok különböző léptékű viselkedéseinek összehasonlítása

Mivel a fajok különböző léptékű viselkedési formái az alkalmazkodás eltérő szintjeit jelentik, ezért a preferencia-típusok között csak akkor várható el érdemben vizsgálható (releváns) összefüggés, ha az alkalmazkodás is egymással kapcsolatban álló tényezők miatt jön létre. A regionális és a makrocönológiai preferencia bizonyos hasonlósága mutatkozik meg abban, hogy az erdei-erdőssztyepp fajok tekintetében flóragradiens áll fenn. Másrészt e fajok aránya a legelési és a kitétségi gradienssel is szignifikáns korrelációt mutat. A fő hatás mindhárom gradiens esetén az lehet, hogy a *makroklima*, illetve a kitétség, vagy a legelés és a taposás miatt (vö. ZÓLYOMI – FEKETE 1994) a *mikroklima* egyre sztyeppesebb jelleget ölt. Hasonló okokra vezethető vissza az is, hogy a nyugatias elterjedésű (a domb- és hegyvidékek felől lehúzódnó) fajok a fokozódó intenzitású legelés során egyre kisebb arányban képviseltetik magukat.

A fajok regionális és a makrocönológiai preferenciái a *mikrocönológiai* léptékű viselkedéssel nem koherensek. Ez arra utal, hogy kisebb térléptékben a társulás mintázatát *nem* a nagyobb léptékekben elsődleges abiotikus kényszerek (pl. szárazodás), hanem a *populációs interakciók* szabják meg

Természetvédelmi megfontolások

A mezőföldi löszvegetáció egykori és aktuális állapotában sem egységes: az északi és déli kitétségű völgyoldalak eltérő növénytakarásainak állományai a táji léptékű diverzitást növelik. A gyeptípusok többnyire jól meghatározott, egymástól eltérő háttértényezők esetén jönnek létre. Diverzitásuk és jellemző fajkészletük fenntartása végett ezért a *feltételek megfelelő sokféleségét* kell elsősorban megteremteni. Biztosítani kell a különböző biogeográfiai helyzetet, tekintettel kell lenni többek között a lösztakaró vastagságára és összetételére, a völgyoldal kitétségére és lejtőszögére, az antropogén hatás intenzitására. A *kezelési tervek* kidolgozásakor figyelembe kell venni, hogy egy kezelés adott intenzitása eltérő hatású a különböző gyeptípusokra. Másrészt adott gyeptípuson belül a különböző sajátosságokban is eltérően jelentkezhet. Például az erdőssztyeppre esetén a „nem túl erős” legeltetés növelheti a faj-borítás és a florális diverzitást, sőt a szervezethez, ugyanakkor bizonyos erdőssztyepp elemek, vagy regionálisan ritka fajok eltűnéséhez vezet. Az erdőssztyeppre leromlása a vegetáció *uniformizálódását* eredményezi.

A Mezőföld más löszterségeiktől elkülönülő flórája *egyéni mintázattal – flóragradienssel* – rendelkezik. Ez önmagában ugyanúgy védendő érték, mint a tájegység átlagos flórája és vegetációja. Megőrzése azonban csak a Mezőföldre egységes terv alapján lehet eredményes, amit jelenleg adminisztratív akadályok gátolnak (a tájegység három nemzeti park igazgatóság területére esik). Mivel a Mezőföld különböző részein eltérő a flóra és a vegetáció, a kisebb-nagyobb völgyekre korlátozódó védett területek regionális megoszlás szerint nem reprezentatívak, és ösztérületük is eléggé korlátozott. Ezért jelenleg nagy szükség van az „*extenzív*” természetvédelemre. A növényfajok regionális és cönológiai ritkaságának, a leromlás során mutatott viselkedésének, ezen keresztül *veszélyeztetettségének* megítélése *regionális* léptékben lényegesen más lehet, mint országos viszonylatban. Ezért az egyes fajok – valójában a fajkészlet és a cönológiai diverzitás – megőrzéséhez a nemzeti prioritásoktól eltérő természetvédelmi stratégiai lépések válhatnak szükségessé. Fokozottan érvényes ez a középhegységi és dombvidéki régiókban egyáltalán nem ritka, a Mezőföldön viszont egyre korlátozottabb elterjedésű *erdei és erdőssztyepp* fajokra, amelyek több háttértényező megváltozására is érzékenyen reagálnak.

A flóragradiens jellegéből *flóravándorlási útvonalra*, a nyugati peremvidékek fajutánpótlási szerepére következtethetünk, amelyek főleg a ma ritka fajok szempontjából lehetnek döntő jelentőségűek. Nem lehet azonban abban gondolkodni hogy minden régió kivül van egy „*species pool*”, ami lehetőséget ad kivesző fajok betelepülésére. A „*species pool*” aktuálisan az adott helyen, az egyes állományok fajkészletében létezik. A Mezőföld is tekinthető fajforrásnak, nemcsak az egyes völgyrendszerek közötti utánpótlásban, de akár a szomszédos középhegységek vagy a dombvidékek sztyeppi fajai tekintetében is.

Az értekezés témaköréből készült publikációk és előadások

Tudományos közlemények és poszterek:

- HORVÁTH A.** 1991: A tátorján (*Crambe tataria* SEBEÓK) magyarországi védelmének cönológiai és ökológiai alapjai. – *Természetvéd. Közl.* 1: 23-38.
- LENDVAI G. – **HORVÁTH A.** 1994: Adatok a Mezőföld löszflórájához. – *Botanikai Közl.* 81: 9-12.
- HORVÁTH A.** 1998: A mezőföldi fátlan löszvegetáció florisztikai és cönológiai jellemzése. – *Kitaibelia* 3: 91-94.
- HORVÁTH, A.** 1998: INFOTHEM program: new possibilities of spatial series analysis based on information theory methods. – *Tiscia* 31: 71-84.
- HORVÁTH, A.** – MAKRAI, L. 2000: Variability of spatial dependence within a pioneer plant community. – *Tiscia* 32: megjelenés alatt.
- HORVÁTH A.** – BAGI I. 1991: A *Crambe tataria* helye a lösz-szukcesszió-sorban. – II. Magyar Ökológus Kongresszus. *Poszterek összefoglalói*: 59.
- HORVÁTH A.** 1997: Löszgyep-típusok términtázatának információstatisztikai vizsgálata. – IV. Magyar Ökológus Kongr. *Poszterek összefoglalói*: 85.

Könyvfejezetek és természetvédelmi jellegű állapotfelmérések:

- HORVÁTH A.** 1997: Löszfelnövényzet. – In: *Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer II.* (szerk.: FEKETE G. – MOLNÁR ZS. – HORVÁTH F.). Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest. pp. 114-115.
- BÖLÖNI J. – **HORVÁTH A.** 1999: Törpe mandula (*Amygdalus nana*). – In: *Magyarország ritka fa- és cserjefajai I.* (szerk.: BARTHA D. – BÖLÖNI J. – KIRÁLY G.). Tilia 7. Soproni Egyetem Növénytan Tanszék. pp. 243-253.
- HORVÁTH A.** 1999: Tátorján. – In: *Magyarország védett növényei* (szerk.: FARKAS S.). Mezőgazda Kiadó, Budapest. p. 207.
- MOLNÁR ZS. – PAPP L. – MOLNÁR A. – **HORVÁTH A.** – KEVEY B. – SCHMOTZER A. – VIDRA T. – KIRÁLY G. – BÖLÖNI J. – VIRÁGH K.. 2000: Az alföldi erdőssztyepek mai helyzete Magyarországon: a fennmaradt állományok adatbázisa. – In: *Alföldi erdőssztyepp-maradványok Magyarországon* (szerk.: MOLNÁR ZS. – KUN A.). WWF füzetek 15. pp. 42-48.
- HORVÁTH A.** 1996: *Löszgyep maradványok botanikai állapotfelmérése Fejér megyében.* – A Budapesti Természetvédelmi Ig. részére. Kézirat.
- HORVÁTH A.** 1997: *Az Adonyi Természetvédelmi Terület botanikai állapotának felmérése.* – A Budapesti Természetvédelmi Ig. részére. Kézirat.

Egyéb publikációk és előadások

Tudományos közlemények, előadások és poszterek:

- BÁRÁNY-KEVEI, I. – HORVÁTH, A. 1996: Survey of the interaction between soil and vegetation in a karstecological system (at Aggtelek, Hungary). – *Acta Geographica Szegediensis* 35: 81-87.
- BAGI I. – HORVÁTH A. – KOVÁCS T. – MAKRAI L. – VARGA Cs. 1991: Lápok és mocsarak Közép- és Kelet Lengyelországban. – *Előadás az MBT Botanikai Szakosztálya 1269. ülésén*, Budapest
- BAGI I. – HORVÁTH A. – BOZÓ Cs. 1992: Összefüggések a sziki sásrétek növényzetének diverzitás és egyenletesség viszonyai, valamint a terület-hasznosítási módok között. – *Előadás az MBT Botanikai Szakosztálya 1270. ülésén*, Budapest
- BAGI, I. – HORVÁTH, A. – BOZÓ, Cs. 1992: Changes of diversity parameters of halophilic sedge meadows under different anthropogenic impacts. – 49th Congress of the Polish Botanical Soc., Kielce. *Abstracts*: 107-108.
- KÖRMÖCZI L. – KELEMEN J. – MARGÓCZI K. – HORVÁTH A. 1994: A legelő állatok hatása homokbuckás területek vegetációjának szukcessziójára. – III. Magyar Ökológus Kongresszus, Szeged. *Poszterek összefoglalói*: 94.
- SZALKAI, T. – DOMBOS, M. – HORVÁTH, A. 1997: Structural analysis of play behavior of Chimpanzees. – *Proceedings of the 25th Internat. Ethological Conference*, Vienna.
- KOVÁCS É. – HORVÁTH A. 1998: Maggyűjtő hangyafajok napi táplálkozási aktivitását meghatározó környezeti paraméterek. – Szegedi Ökológiai Napok. *Poszterek összefoglalói*: 31.
- DOMBOS M. – HORVÁTH A. 2000: A legeltetés hatása az ugróvillások (Collembola) és a növényzet lebonthatósága közötti térbeli kapcsolatokra. – V. Magyar Ökológus Kongr., Debrecen. *Előadások és poszterek kivonatai*: *Acta Biol. Debr. Suppl. Oecol. Hung.* 11/1: 52.

Természetvédelmi jellegű állapotfelmérések:

- HORVÁTH A. 1997: A Kiskunsági Nemzeti Park Miklapusztai területének botanikai állapotfelmérése és vegetációtérképezése. – A Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatósága részére. Kézirat.
- HORVÁTH A. 1999: Az Akasztó, Erdőtelek, Réms-Nemesnádudvar és Forráskút mintaterület élőhelytérképezése és leírása. – A Duna-Tisza köze aktuális élőhelytérképezése program 11., 13., 15. és 34. sz. területe. Kézirat.
- HORVÁTH A. 1999: A Bordány – Forráskút 5x5 km-es mintaterület élőhelytérképezése. – A Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Program O5x5_006 mintaterülete. Kézirat.