

„Hol az a táj szab az életnek teret,  
Mit az Isten csak jókedvében teremt”

Válogatás az első tizenhárom MÉTA-túrafüzetből  
2003 – 2009

A KÖTETET SZERKESZTETTE:  
Molnár Csaba – Molnár Zsolt – Varga Anna



MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete  
Vácrátót

2010

## A természetvédelmi kezeléseket megalapozó vegetációkutatásokról

BARTHA SÁNDOR

### Bevezetés, problémafelvetés

A botanikai, vegetációtani kutatások tradicionálisan és rutinszerűen segítik a természetvédelem munkáját. A kutatás feladata a legtöbb esetben a florisztikai, cönológiai értékek felismerése, felmérése révén a védelem előkészítése, ill. később az állapotok ismételt dokumentálása. Ezek a feladatok a klasszikus taxonómiai, szüntaxonómiai, ill. a klasszikus flóra-, és vegetációtérképezési ismeretek segítségével jól megoldhatók. Bár a florisztikai-cönológiai leírás, rendszerezés és térképezés alaptudományos módszerei azóta is állandóan továbbfejlődnek, a felismerés, az elnevezés és a minősítés gyakorlati feladataihoz már évtizedek óta rendelkezésre állnak a megfelelően kidolgozott eljárások. Ebben az esetben az alapozó kutatások kielégítően szolgálják a gyakorlat igényeit.

A természetvédelmi kezelések bevezetése kapcsán most a gyakorlat újfajta kérdésekkel és igényekkel fordul az alaptudományok felé. A vegetáció természetvédelmi kezelésének célja vegetációs átalakulások indukálása, ill. nem kívánt átalakulások meggátlása. Ezek a feladatok nem oldhatók meg az identifikációkhoz, állapotfelmérésekhez bevált módszerekkel, hanem újfajta módszerek alkalmazását kívánják meg. Ezzel együtt a vegetációtan más részterületeinek az alkalmazása kerül előtérbe, és a korábban alkalmazott leíró, rendszerező tudományágak helyett a dinamikai és funkcionális szemléletű, tehát a vegetációs változások folyamatát és azok okait vizsgáló alap kutatások válnak fontossá. Mivel ezzel a témakörrel a vegetációdinamika foglalkozik, célszerű megvizsgálni ennek a tudományágnak a helyzetét, történetét azzal a céllal, hogy áttekintsük a gyakorlati alkalmazás számára hozzáférhető ismeretanyagot.

## A vegetációdinamikai kutatások rövid története

A tájékozódást segítő áttekintjük a tudományterület főbb fejlődési vonalait. Mivel a vonatkozó szakirodalomról részletes hazai szemlék állnak rendelkezésre (Fekete 1985, 1995 és Virágh 2000) most elegendő a legfontosabb fejlődési irányok kiemelése. A hazai irodalmat kissé részletesebben (bár nem kimerítően) tárgyaljuk. A legfontosabbnak szánt mondanivalót konkrét példákkal fogjuk illusztrálni.

### Fejlődési szakaszok:

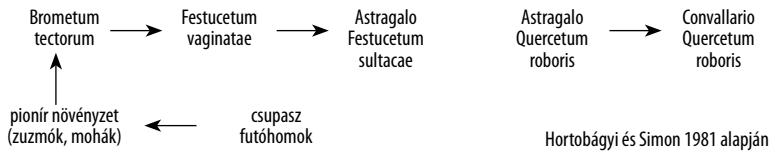
#### 1, Korai holista periódus (XIX sz. második fele, XX. sz. első fele)

A vegetáció leírásával, rendszerezésével együtt születik meg a talált egységek közötti kapcsolatok keresése is. A kor (XIX. sz. második fele, XX. sz. eleje) a nagy rendszerezések és enciklopédikus igényű szintézisek kora. A kutatókat erősen motiválják az evolúciós elméletek és a bioszociológiai tanok. Ez vezet a társulás, mint önálló szerveződési egység kitüntetéséhez és a szukcessziót az egyedfejlődés analógiájára szemlélő elmélethez. A cél a szüntaxonok fejlődési sorainak összeállítása volt (Clements 1916). A módszer kvalitatív, intuitív és spekulatív. A fejlődési vonalak összeállítása erős idealizációkon, ellenőrizetlen előfeltevéseken alapultak. A társulások állományait zárt rendszernek tekintették, amely belső erők által, egyensúlyhoz közeli folyamatok formájában fejlődik a makroklimatikusan determinált zárótársulás irányába, azaz az adott viszonyok közötti maximálisan szervezett egyensúlyi állapot felé. Az elmélet szerint a társulások állapotát a lokális termőhelyi paraméterek (talaj és klíma) határozzák meg. Más trofikus szintek, pl. a növényevők hatása elhanyagolható. Az ember (ill. a tájhasználat) szerepe csak kivételesen, mint zavaró hatás jelentkezik.

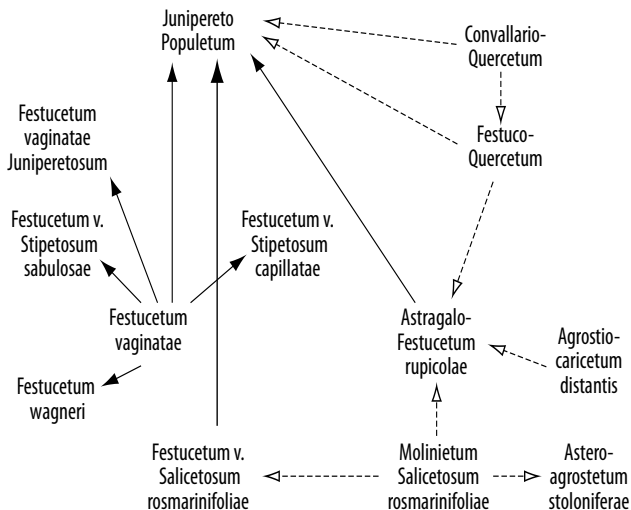
Ha abból indulunk ki, hogy a természetvédelmi kezelések egyik alapfeltétele a táji léptékű, teljes régiókra kiterjedő tudás a vegetáció dinamikai állapotairól, a várható átmenetekről, valamint az azokat mozgató erőkről, akkor elmondható, hogy ebben a témában eddig a legteljesebb tárgyi anyagot éppen ez a korai holista irányzat produkálta. Ráadásul a XX. század közepére a dinamikus rendszer kiegészült a teljes ökoszisztémára kiterjedő funkcionális aspektusokkal is (vö. Margalef 1968, Odum 1969). Az irányzat hibájul legfeljebb egyfajta türelmetlenség róható fel, az általánosítások spekulatív és elszórt volt, ami azóta is táplálja az ellenfelek támadásait. Ezt az irányzatot évtizedek óta rengeteg támadás éri. Ugyanakkor hasonlóan átfogó, nagyszabású szintézis azóta sem született. Az utóbbi 20 évben ebben a tárgyban született összefoglaló munkák (pl. Miles 1979, Gray et al. 1987, Glenn-Lewin et al. 1992) nem a különböző vegetációtípusok szukcessziós útjairól szóló tárgyi tudást gyűjtötték össze, hanem általános törvényszerűségeket, elméleti, módszertani kérdéseket tárgyaltak. A modern kvantitatív módszerek birtokában a klasszikus holista elmélettel szembeni kritikák nem alaptalanok. De az igazsághoz hozzátartozik, hogy a XX. sz. elejének módszertani lehetőségeihez képest az elvégzett munka és az elért eredmények nagyon is elismerésre méltók. Az elméletet kidolgozó Clements több alkalommal keresztül-kasul beutazta az egész észak-amerikai kontinentst. Meglátásai, általánosításai óriási tárgyi tudáson, átfogó terepi tapasztalatokon alapultak. (Box 1: példák szukcessziós összefüggések intuitív holista módszerrel történő kialakítására.)

### BOX.1. Szukcessziós gráfok a klasszikus cönológia szellemében

A felső gráfon a homoki szukcesszió legkorábbi elképzelése látható (Kerner 1863, Rapaics 1925), ami megfelel az amerikai Clements féle szemléletnek. A futóhomokon először a kriptogámok jelennek meg, őket egyévesek váltják fel, majd az élő fajok egyre gazdagabb és szervezettebb közösségei következnek. A folyamat egyirányú, nincsenek benne elágazások és nincsenek kapcsolatok a táj szomszédos közösségeivel. A folyamat egy zárt fejlődési sorozat, ahol egy adott stádium társulása a talaj és a mikroklima javításával rendre előkészíti a környezetet a következő, nálánál fejlettebb közösség számára. A szukcessziós folyamat egy klímazonális zárótársulás (mint szuperorganizmus) determinisztikus egyedfejlődését írja le. A gráf ugyan a terepen megfigyelt vegetációtípusokról állít valamit, a sorbarendezés és összekapcsolás azonban már csak spekuláció.



Az alsó gráf, amely a XX.sz. második felének cönológiai szemléletét tükrözi már bonyolultabb és lényegesen több terepi információt használ fel. Vegyük észre, hogy a gráf iránya lényeges pontokon „megfordult”, nem a homoki tölgyessel végződik, hanem egyes esetekben éppen azzal kezdődik. Közben kiderült, hogy a nyílt homokpusztagyepekben nem képes anynyi humusz felhalmozódni, ami a zártabb, fejlettebb erdőtársulások irányába vinné tovább a folyamatot. A tölgyesekből induló nyíl viszont lehetséges és az emberi hatást, az erdőirtást jeleníti meg. A gráfon kapcsolatokat találunk a tájmozaik nedvesebb és szárazabb komponensei között is, ami a talajvízszint csökkenés és a táj általános szárazodása miatti átalakulásokat tükrözi. A borókás és árvalányhajas társulásokban végződő nyilak degradációs hatásokat: túllegettetés majd felhagyás következményeit mutatják. A gráf már nem determinisztikus, számos ponton elágazhat. Fontos azonban kimondani, hogy nem zárható ki néhány további itt nem jelölt átmenet léte. A berajzolt nyilak esetében pedig gyakran hiányoznak a pontos mérések, kísérletek vagy az állandó kvadrátos adatsorok. Bár ez a kép gazdagabb és valószínűbb, szigorúan nézve konkrét adatok hiányában mégsem tekinthető bizonyított ténynek.



## 2, Populációközpontú, redukcionista megközelítések

A holista módszer az alapos terepbejáráson és a szabad szemmel is felismerhető jelenségek (ún. fiziognómiai mintázatok) rendszerezésén alapult. Ezzel nagyjából egyidőben kezdődött el a vegetációs állapotok és változások közvetlen kvantitatív regisztrálása is állandó kvadrátok és újratérképezések segítségével. Kevesen tudják, hogy az állandó kvadrátok módszerét is Clements vezette be az 1890-es években (Pound és Clements 1900, Clements 1905). Az általa javasolt módszerek használata az 1920-as évekre már elterjedt gyakorlattá vált. Az amerikai legelők összehasonlító vizsgálatára pl. 1 m<sup>2</sup>-es állandó kvadrátokra alapozott szabványosított mintavételt dolgoztak ki. A préri régió összes fontosabb gyeptársulására kiterjedően közel 200 kvadrátban, évtizedeken át vizsgálták a vegetáció változásait a talaj, a klíma és a gyephasználat függvényében. A táji léptékű, holista vegetációjellemzéshez képest, a kvadrátmódszer szükségszerűen redukcionista, mert nem magukat a fiziognómiai egységeket detektálja közvetlenül, hanem azokat egy alsóbb szerveződési szint, a populációk becsült abundanciái alapján, a minták feldolgozása révén utólag hozza létre. A redukció a lépték tekintetében is megvalósul. Amíg a holista módszerű természetjáró ember tekintetével az egész táj mintázatát befogadja és feldolgozza, addig a lényegesen munkaigényesebb kvadrátmódszerrel általában a területnek csak igen kicsi (gyakran alig néhány milliomod részét) regisztrálják, és abból, mint mintából következtetnek a szerkezet egészére. Hiába kiváló a vegetációs mintázatok holista módon rögzítő emberi agy képfeldolgozó és mintázatfelismerő képessége, ahhoz érzékelésünk túlzottan szubjektív, hogy időben megismételt vizsgálatok esetén finom vegetációs változásokat, trendeket megbízhatóan felismerjünk. A redukcionista kvadrátmódszer előnye, hogy segítségével az időbeli változások viszonylag objektíven kimutathatók.

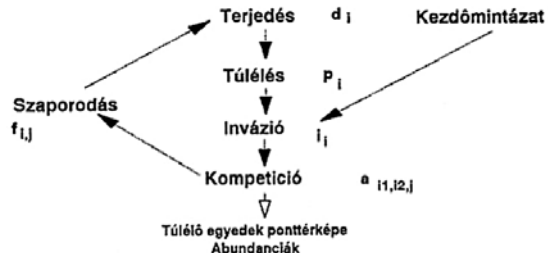
A redukcionista megközelítés módszerelméleti posztulátuma, hogy a természet komplex és változatos mintázatai egyszerű modellekre és törvényszerűségekre vezethetők vissza. Ennek kapcsán feltételezzük, hogy a populációk számunkra fontos tulajdonságai (pl. a szaporodó- és versenyképességet a talajnedvesség függvényében leíró összefüggés paraméterei) viszonylag állandók és ezek a paraméterek kísérletesen meghatározhatók (vö. Harper 1977, Grime 1979, Grime et al. 1988). Ha ismerjük az alkotó populációk tulajdonságait (azaz fajonként kb. 10-20 paraméter értékét), akkor bármely fajkombinációra és bármely környezeti feltétel esetére (sok százezer, de akár sok milliárd esetre is) megjósolható a közösség viselkedése. A populációcentrikus megközelítést az 1970-es években sikerrel alkalmazták számos vegetációtípusban pl. erdők felújulásának, félsivatagok tűz utáni regenerációjának vagy felhagyott szántóföldek szukcessziós folyamatainak értelmezésére (Drury és Nisbet 1973, Bazzaz 1979, Noble és Slatyer 1980, Parrish és Bazzaz 1982, Pickett 1982, Shmida és Ellner 1984, Shugart 1984, Tilman 1988, 1990, Pacala et al. 1993). A populációcentrikus megközelítés koncepcióját foglalta össze Connel és Slatyer (1977) egyszerű tesztelhető alternatív modellek (facilitációs-, inhibíciós-, és toleranciamodell) formájában. Connel és Slatyer munkája leíró és kísérletes esettanulmányok újabb tömeget indukálta. (Box 2: példa a szukcesszió modellezésére vitális populációs attributumokkal.)

A szukcessziós folyamatok mechanizmusainak feltárása és a vegetációdinamikai folyamatokban fontos fajok tulajdonságainak ismerete elvben nagyban megkönnyíti a folyamatokba való beavatkozást, és alapul szolgálhat a természetvédelmi kezelési tervek kidolgozásához. Ha például ismerjük az egyes fajok tápanyagigényét és terjedési tulajdonságait, akkor megjósolható, mi történik egy eutrofizáció során, ill. módszerek dolgozhatók ki a degradált növényzet restaurálására (Bakker 1989, Willems 1990). Hollandiában a nagy mennyiségű légköri eredetű nitrogén hatására az értékes fenyérek és sztyepprétek (pontosabban félszáraz irtásrétek) eutrofizálódtak, és fajszegény *Brachypodium pinnatum* gyepekké alakultak. A felső, tápanyagban dús talajréteg fizikai eltávolításával (talajtani szempontból) lehetőséget teremtettek ugyan a korábbi értékes vegetációtípusok regenerációjára, kiderült azonban, hogy a természetes vegetációfoltokban szegény kultúrtájban, propagulumforrások hiányában, már nem következik be a várt spontán helyreállítás. Ezért további kutatásokat kezdtek a növényfajok terjedési módjainak megismerésére. Bizonyos esetekben birka legeltetés segítségével a legelő állatok szőrén és ürülékében sikerült bejuttatni a vegetáció regenerációjához fontos propagulumokat a helyreállítandó területre.

## BOX.2. Szukcessziós folyamatok modellezése populációs attribútumokkal

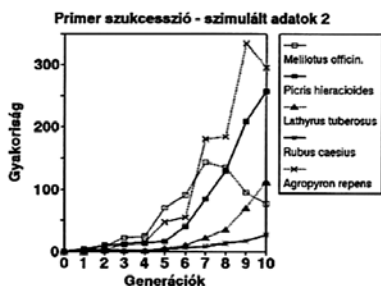
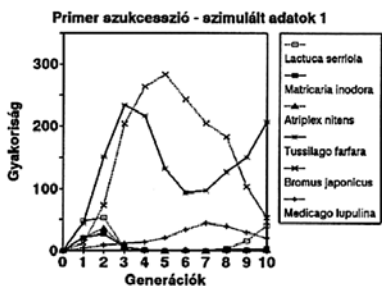
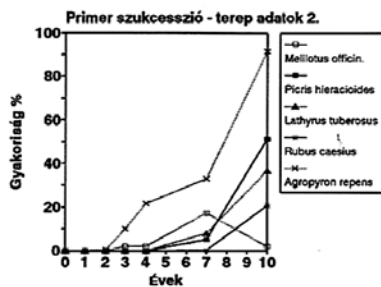
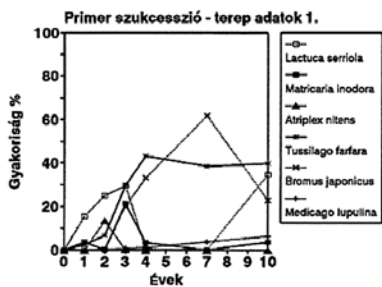
A populációközpontú megközelítést Czárán Tamás PATPRO modellje segítségével mutatjuk be. A PATPRO modell egy térben explicit egyedalapú Monte-Carlo szimulációs modell, amely időben változó kétdimenziós pontmintázatok formájában jeleníti meg a növény-társulást. A modell folyamatábrája (Czárán 1984) az alábbi ábrán látható:

A szimulált síkon (a fajokra jellemző inváziós ráták szerint) random pozíciókban telepednek meg a potenciális flóra propagulumai és fejlődésnek indulnak. De a modell az egyedek terepen rögzített térképei alapján konkrét kezdőmintázattal is indítható. Az egyedekhez faj-, és életkor-specifikus kompetíciós-, túlélési-, szaporodási-, és terjedési- paraméterek tartoznak. A magszórás az anyaegyed körül egy adott paraméterű Gauss eloszlás szerint történik. Az újonnan csírázó egyedekre távolságuk és életkoruk (méretük) függvényében hatnak a szomszédos már ott élő egyedek. A modell továbbfejlesztett változatában a paraméterek további állításaival a környezet térbeli és időbeli variabilitása (pl. talaj heterogenitás vagy aszályos évek) és zavarások (pl. tűz vagy herbivoria) is megjeleníthetők (Bartha et al. 1997, 1998). A modellt elsőként a visontai külszíni szénbányák meddőhányóin megfigyelhető primer szukcesszió 11 domináns fájára paramétereztük. A fontos populációs tulajdonságok táblázata (leegyszerűsítve) az alábbi volt (Czárán és Bartha 1989 alapján):



Abundáns fajok	Életmódot stratégia	Megtalpedési képesség	Terjedési képesség	Propagulum termelő képesség	Túlélés	kompetitív erő	regeneráció potenciál kiszemlé savarú (tűrés) után
<i>Lactuca serriola</i>	egy éves	jó	jó	nagy	közepes	nagyon győnge	jó
<i>Matricaria inodora</i>	egy éves	jó	jó	nagy	közepes	nagyon győnge	jó
<i>Atriplex nitens</i>	egy éves	jó	jó	közepes	közepes	nagyon győnge	jó
<i>Tussilago farfara</i>	évelő	jó	jó (mag)	közepes	közepes	győnge-közepes	közepes
<i>Bromus japonicus</i>	téli egy éves	közepes	közepes	közepes	közepes	közepes	győnge-közepes
<i>Medicago lupulina</i>	rövid-életű évelő	közepes	közepes	közepes	közepes	győnge-közepes (egy éves alak)	győnge-közepes
<i>Melilotus officinalis</i>	két éves	közepes	közepes	kicsi	közepes	győnge-közepes (egy éves alak) erős (két éves alak)	győnge
<i>Picris hieracifolius</i>	két éves	közepes	közepes	közepes	közepes	győnge-közepes (egy éves alak) közepes (két éves alak)	győnge-közepes
<i>Agropyron repens</i>	évelő	győnge	győnge	győnge (mag)	győnge (risóma)	erős	közepes
<i>Lathyrus tuberosus</i>	évelő	győnge	győnge	győnge	győnge	erős	győnge
<i>Rubus caesius</i>	évelő	győnge	győnge	győnge	győnge	erős	jó

A paraméterek számszerű értékei egy jóval nagyobb input file formáját öltik, hiszen azokat külön meg kell adni minden korcsoportra, a kompetíciós együtthatókat pedig valamilyeni fajpárra. A paraméterek becslései egy kutató 8 évnyi terepmunkáján (évente 100-150 terepnappal) valamint szakirodalmi adatokon alapulnak. A becslések forrása a terepbejárásuktól, az egyedek ismételt térképezésein át, fenológiai, magvetési, egyed-eltávolítási és átültetési kísérletekig terjedt. A legtöbb és legérdekesebb megfigyelésre a meddőhányókon spontán kialakuló természetes kísérletek, pl. csíranövény denzitás-gradiensek és változatos iniciális fajkombinációk sorsának követése adott lehetőséget a változó időjárás függvényében. Az így paraméterezett modell segítségével, mint az alábbi ábra is mutatja, elég pontosan sikerült szimulálni a domináns fajok terepen megfigyelt abundancia-változásait.



A paraméterezés fáradságos munkája ezután bőségesen megtérül, mert a modell segítségével változatos kezelési módok próbálhatók ki (pl. adott faj beültetések, vagy egy másik kiirtásának hatásai). Szimulálhatók időjárás extrémumok vagy különböző gyakoriságú zavarások (vö. Bartha et al. 1997, 1998), az inváziós ráták változtatásával pedig a propagulum forrás táji léptékű variációinak hatásai.

A redukcionista korszak eredeti célja egy, a korábbinál egyszerűbb, elegánsabb szintézis és a holisztikus eredmények bizonyítása, kiegészítése, pontosítása volt. A sokasodó kvantitatív eredmények azonban bizonyítékok helyett inkább megkérdőjelezték a korábbi determinisztikus koncepciót, mivel az állandó kvadrátokon alapuló mérések a vártól jóval komplikáltabb és variábilisabb képet mutattak (Drury és Nisbet 1973, Peet és Christensen 1980, Glenn-Lewin 1980, Pickett 1982, Miles 1987, Pickett et al. 1987, Walker és Chapin 1987). A talált, mérésekkel bizonyított szukcessziós utak eltértek a korábbi holisztikus módszerrel jósolt utaktól, ugyanakkor hasonló tájban, hasonló kiindulási körülmények között is olyan mértékben változtak helyről helyre, hogy sokan megkérdőjelezték a szukcesszió törvényszerű voltát, és a folyamatok megismételhetetlen egységisége mellett érveltek (Glenn-Lewin 1980, Pickett 1982). Az egységiség azonban nem szükségképpen jelent megjósolhatatlanságot, hiszen a redukcionista nézet szerint a környezeti feltételek és a populációk tulajdonságok ismeretéből elvben bármelyik egyedi jelenség értelmezhető, csak éppen az átmenetek sokasága miatt sokkal többféle szukcessziós út és sokkal többféle fajkombináció valósulhat meg, mint amit a holisztikus megközelítés eredetileg megkülönböztetett és fontosnak tartott.

Az idő- és munkaigényes állandókvadrátos (kísérletes) kutatások csak kis területen, kevés helyszínen és kevés vegetációtípusban készültek. Ez eleve nem tette lehetővé a táji léptékű, valamennyi vegetációtípusra kiterjedően reprezentatív vizsgálatokat. Az egységes átfogó kép kialakításának az esélyeit tovább rontotta, hogy azonos objektumon belül is erősen variáltak a mérési eredmények. Az állandó kvadrátokkal detektált, tehát bizonyítottan megvalósult vegetációdinamikai mintázatok, szukcesszió-

ős utak szintézise ezért elmaradt. Pozitívumnak tekinthető azonban a sokféle kísérletes módszer kidolgozása és elterjedése, a kvantitatív és a statisztikai módszerek rutin eljárásokká válása. A korszak eredményeiből elegendő elméleti cikkek (Pickett et al. 1987, Glenn-Lewin et al. 1992) készültek, amelyek elmagyarázzák a vegetáció dinamikájának elméletét, alapelveit, alapvető mechanizmusait és a mechanizmusok rendszerét. A redukcionista módszertanra alapozott alkalmazott ökológiai tankönyvek (pl. Luken 1990) a gyakorlati emberek számára sok ötlettel, tanulságos esettanulmányokkal és operatív módszerekkel szolgálnak, amelyek segítségével a gyakorlati szakember saját konkrét mintaterületén is elkezdhet kísérletezni, és fokozatosan kidolgozhatja a tennivalókat. Problémát jelent azonban, hogy a tankönyvek csak általános információkkal szolgálnak, tehát hiányoznak az adott objektumra (adott tájra és adott vegetációtípusra) vonatkozó, már kidolgozott előzetes alapkutatói eredmények. Pedig a gyakorlatnak nem általános módszerekre, hanem konkrét alapkutatói tapasztalatokra és kész kezelési receptekre van szüksége. Ahol a megfelelő alapkutatói tapasztalat rendelkezésre áll, ott az számos (esetenként több tucat) kutató sok (10-20) éves munkája során gyűlt össze. Nagy kutatócsoportok sokéves munkáján alapulnak azok az erdő- és gyepszukcessziós modellek, amelyek segítségével egy adott konkrét objektum vonatkozásában a mechanisztikus dinamikai szintézis és az azon alapuló kezelési eljárások is kidolgozhatóak (pl. Shugart 1984, Coffin and Lauenroth 1990, DeAngelis és Gross 1992, Pacala et al. 1993). A példák azt mutatják, hogy a szükséges tárgyi tudás csak ott gyűlt össze, ahol ennek megvoltak a tárgyi-, szakmai- és politikai feltételei. Tehát adott volt egy nagy kiterjedésű és a társadalom által fontosnak ítélt vegetációtípus, megvolt a megfelelő méretű és megfelelő kutatási hagyományokkal rendelkező kutatócsoport, és mindezek felül létrejött az a politikai akarat, ami a lehetőségeket valósággá formálta.

### **3, A modern paradigma kialakulása: kontextusfüggő dinamikák; mintázatok, folyamatok és skálák összefüggése**

Mivel magyarázható, hogy a kísérletes és állandó kvadrátos vegetációdinamikai vizsgálatok nem igazolták a korábbi nagy léptékű terepbejárások során alkotott képet? Mi az oka annak, hogy a kvantitatív, a korábbiaknál sokkal több időt és munkát igénylő vizsgálatok csak arra voltak elegendőek, hogy cáfolják vagy megkérdőjelezzék a korábbi eredményeket, de nem voltak képesek egy új szintézist alkotni? Vajon igaz-e a redukcionista magyarázat, hogy azért nem lehetséges egy új szintézis a vegetációs folyamatok rendjéről, mert ez a rend a valóságban nem is létezik, a törvényszerűségek hiányának oka maga a vegetáció, annak áttekinthetetlenül sztochasztikus és individualisztikus természete? Tényleg olyan meglepő, hogy a holista és a redukcionista időszakok eredményei nem illeszkednek? Mi lenne az összeegyeztethetőség feltétele?

Valójában a két időszak vizsgálati módszerei és szemlélete olyan mértékben különböztek, hogy szembenállásuk nem meglepő. Fontosabb kérdés, hogy melyik irányzat ad jobb, megbízhatóbb és a gyakorlat számára használhatóbb képet a vegetáció viselkedéséről.

Egy adott tájegység vegetációjának fenntartása, kezelése érdekében az ott található vegetáció egészéről kell megfelelő információkkal rendelkezniünk. A holista szemléletű kutatók a megfelelő táji léptékben dolgoztak, és viszonylag gyorsan és olcsón elkészítették a kívánt szintéziseket. Vegyük észre azonban, hogy a vegetáció egészére vonatkozó reprezentativitási követelmény náluk is csak részben teljesült. A klasszikus holista módszer ugyanis kiválogatta a legszebb, legtermészetesebb, a termőhelyi egyensúlyi állapotban lévőnek gondolt vegetációs foltokat (vö. nódumok), és az azokra levont következtetéseket önkényesen kiterjesztette a táj egészére. Az egyensúlyi állapot feltételezése módszertanilag igen kényelmes egyszerűsítő feltevés, mert kimondható, hogy egyensúly esetén a vegetáció csak az állomány belső, pillanatnyi állapotától és a szorosan hozzá tartozó környezettől függ. Elhanyagolható a múlt és a szomszédos vegetáció. Stabil egyensúly esetén minden nyugalmi állapotból kilendített állomány a zavaró hatás elmúltával az egyensúlyi (klimax) állapot felé tart. Erre alapozva gondolhatjuk, hogy a jelenlegi átmeneti állapotok is idővel visszaalakulnak majd a nekik megfelelő egyensúlyi állapotokba. Mivel a vegetációs átmenetek levezethetők az ideális állapotokból, velük nem kell külön foglalkozni. Az idealizáció és az egyensúlyi feltételezés szükséges és fontos egyszerűsítés volt, amelyek nélkül rövid idő alatt (5-20 év) nem lett volna lehetséges nagy területek vegetációjának feltárása. A klasszikus holista módszer a jelenlegi sérült, degradált táj helyére képzeletben



egy ideális, egyensúlyhoz közeli táj képét helyezte, és az általa alkotott elmélet és szintézis ennek az ideális tájnak a viselkedését rekonstruálta. A rekonstrukció itt azt jelenti, hogy nem vizsgáljuk közvetlenül a minket érdeklő jelenségeket (azaz nem követjük végig az egyik vegetációtípusnak a másikkal alakulását), hanem azokra csupán következtetünk bizonyos statikus (folyamatok helyett csupán állapotokat reprezentáló) adatokból (pl. a térbeliségből az időbeliségre). Sajnos az egyszerűsítő feltételek teljesülését a módszer alkalmazói nem ellenőrizték (sőt, sok esetben meg sem fogalmazták). A holista szintézis állításai elsősorban azokban az esetekben bizonyultak tévesnek, amikor a vegetáció állapota már annyira eltért az ideálistól, hogy a leírt állapotok és állapotátmenetek helyett már más jelenségek realizálódtak.

Az állandó kvadrátokon alapuló kvantitatív módszerek a reális vegetáció képét rögzítették. Mivel a kísérletes, redukcionista módszerek rendkívül munkaigényesek, a konkrét adatgyűjtés kis területen, lokalizáltan folyt. A módszertani igényességre és korrektségre való törekvés közben tehát önkényesen eltolódtak a vizsgálati skálák (azaz a vizsgált területek mérete és a vizsgált folyamatok hossza) a finomabb léptéktartományok felé. A kvadrátok méretét és a vizsgálatok hosszát nem a vizsgált jelenség biológiailag releváns léptéke (méretei) hanem a pénzügyi, infrastrukturális és személyi feltételek határozták meg. A túl kicsi területen (néhány m<sup>2</sup>) és túl rövid ideig (2-3 év) folytatott adatgyűjtés a releváns biológiai jelenségnek gyakran csupán egy töredékét rögzíthette. Nem meglepő hát, hogy az eredmények is csak töredékes, nehezen értelmezhető, véletlenszerűnek tűnő képet mutattak. A precíz, munkaigényes vizsgálatokat végző kutatók természetes módon hittek módszereik és adataik megbízhatóságában, és eredményeikből messzemenő, gyakran a vegetáció egészére érvényesnek gondolt következtetéseket vontak le. A redukcionista vizsgálatokban is alkalmazták tehát azt a feltételezést, hogy egy adott vizsgálat eredménye nem függ a vizsgálat konkrét és esetleges kontextusaitól (azaz nem függ attól, hogy mikor és hol, milyen pillanatnyi állapotú és milyen történetű objektumon végezték a méréseket, nem számít, hogy mi van az objektum szomszédságában ... stb). Ez volt az oka annak, hogy amikor a párhuzamosan folyó vagy a megismételt vizsgálatok eredményei nem egyeztek, rögtön a vegetációs szervezetség alacsony voltára és a törvényszerűségek hiányára következtettek, ahelyett, hogy ellenőrizték volna, hogy mi áll a talált variabilitás hátterében. A redukcionista vizsgálat a reális vegetáció vizsgálatát tűzte ki célul, ezért nem hanyagolta el a vegetációs átmeneteket sem. Ekkor alakult ki a mintavételi egységek random kihelyezésének a követelménye. De az objektumra vonatkozó tárgyi ismeretek hiánya és a random objektumválasztás sokszor oda vezetett, hogy a választott objektum nem volt alkalmas a feltett biológiai kérdés megválaszolására.

A klasszikus holista és a redukcionista szukcessziós elméletek egyaránt zárt rendszerként kezelték a társulást, amelynek dinamikája döntően a belső mechanizmusok működésén múlik. Ezzel szemben egyre több esettanulmány bizonyította, hogy a lokális vegetációdinamikák sokféleségének egyik fontos oka a társuláson kívül keresendő, mégpedig a környező propagulumforrások jellemzőiben. Kimutatták, hogy bizonyos esetekben a propagulumforrás távolsága jobb prediktora a vegetáció állapotának, mint a terület szukcessziós kora (McClanahan 1986). Az eredetihez hasonló vegetáció gyors és sikeres visszaállítását tapasztalták pl. olyan, erősen sérült vegetációjú területeken, mint a külszíni szénbányák meddőhányói, ha a természetes vegetáció maradványfoltjai elegendően nagy mennyiségben és elegendően közel rendelkezésre álltak (Sindelar és Plantenberg 1978). Máshol, ahol a környező tájban a mezőgazdasági területek domináltak, ott őshonos fajok propagulumainak hiányában a kedvezőbb talajtani és klimatikus adottságok ellenére is lassú volt a szukcesszió, és megrekedt a ruderalis stádiumokban (Bartha 1990). A kolonizáló propagulumokat biztosító környező vegetáció és a benépesedő terület határának az alakja is meghatározó lehet a szukcesszió sebességére (Wiens et al. 1985, Hardt és Forman 1989). A legújabb elméletek szerint a környező táj hatása a társulás koegzisztenciális mintázataira és dinamikáira az állományon belüli erőkkel egyenrangú lehet, sőt azokat esetenként felülmúlja (Ricklefs 1987, Eriksson 1993, Zobel 1997).

A táji léptékű vegetációdinamikai kényszerek szerepének a felismerése mellett az egyensúlyi paradigmának ellentmondott az a megfigyelés is, hogy a védelem alá került területek állapota gyakran tovább romlott a szigorú védelem, a további zavarások teljes kizárása ellenére is. A várthoz képest a megfigyelt dinamikákban egyes megjósolt stádiumok kimaradtak, máskor új, váratlan stádiumok jelentkeztek. Előfordult, hogy a valós folyamat iránya eltért a megjósolttól, ritka esetben meg is fordulhatott (Pickett et al. 1987, 2001). Kiderült, hogy a védelem által funkcionálisan valóban zárt rendszerre alakított terület gyakran nem tud a normális módon működni és fennmaradni. Felismer-

ték továbbá, hogy a vegetációt érő természetes zavarások (pl. a növényevők, a tűz, a viharok) részét képezik a természetes rendszernek, és az általuk okozott vegetációs dinamika szükséges a társulás diverzitásának a fennmaradásához (White 1979, Pickett és Thompson 1978, Pickett és White 1985). A sokféle vegetációs átmenet pedig ennek, a diverzitás fennmaradása szempontjából fontos belső vegetációs dinamikának képezi egy-egy állomását (Watt 1947, Borman és Likens 1979, Remmert 1991, van der Maarel 1996), tehát az átmenetek jelenléte és szerepe egyáltalán nem elhanyagolható. Az új eredményekből születő szemlélet, amely az ún. nem-egyensúlyi paradigma formájában nyert megfogalmazást (Pickett et al. 1992), az állapotok helyett a folyamatok vizsgálatára helyezte a hangsúlyt. A nem-egyensúlyi paradigma szerint a lokális folyamatok nem függetlenek egymástól, azaz egy adott objektum viselkedését (időbeli állapotváltozásait) a szomszédos objektumok és azok változásai nagy mértékben befolyásolják. Az új szemlélet az ökológiai kontextusokra, azaz a térbeli és időbeli szomszédsági kapcsolatokra, valamint az anyag- és energiaforgalmi kapcsolatokra (pl. a tápláléklánc-beli kapcsolatokra) helyezte a hangsúlyt. Problémát jelentett azonban a kezdetben csak verbálisan kifejtett koncepció (Pickett és McDonnell 1989, Pickett et al. 1992) operativizálása, azaz mérhetővé, modellezhetővé tétele.

Áttörést a skálázási törvényszerűségek megismerése hozott (Podani 1982, Wiens 1989, Schneider 1994, Peterson és Parker 1998). Korán kiderült, hogy a populációs és társulásszintű jellemzőknek, így pl. a fajok gyakoriságának vagy a társulás diverzitásának a mért értékei változnak a mintavételi egység méretének vagy a mintavételi egységek számának függvényében. Ennek, az eleinte csak módszertani kérdésként kezelt jelenségnek (Greig-Smith 1964, 1979) a biológiai értelmezése akkor vált lehetségessé, amikor a mintázati jellemzőket folyamatokkal és funkciókkal kötötték össze. Így pl. kiderült, hogy egy társuláson belül a finom térléptékben (pl. 5x5cm-es mikrokvadrátokban) észlelt kaotikus fajcsereék durvább tér- és időléptékben léptékben kiegyenlíthetik egymást, sőt, hozzájárulhatnak a társulás állományszintű stabilitáshoz (Chesson és Huntly 1989, van der Maarel és Sykes 1993, Herben et al. 1993). Más esetekben a domináns kompetitor fajok aggregátumokban lokalizált mintázata teszi lehetővé, hogy a kevésbé versenyképes fajok az állományon belül refúgiumokba húzódva elkerüljék a domináns fajokat, ezáltal tartósan fennmaradjanak (Czárán és Bartha 1989, Silvertown et al. 1992). A léptékfüggés szisztematikus vizsgálatával (pl. térsorozatokkal való letapo-gatásával) kimutatható, hogy a vegetáció gyakran hierarchikus foltmozaikok formájában szerveződik (Collins et al. 1993, Wu és Loucks 1995). A léptékfüggés módja a szerveződés módjától függ, az ún. karakterisztikus skálák (a növekvő kvadrátméreték függvényében vizsgált változók minimumai és maximumai) jellemzik az adott vegetációtípust, ill. annak dinamikai (szukcessziós-degradációs) állapotát (Juhász-Nagy 1967, 1980, Juhász-Nagy és Podani 1983). A léptékfüggésre vonatkozó tapasztalatok és az azokból általánosított hierarchia elmélet (O'Neill et al. 1986, 1989, Allen és Hoekstra 1992, Ahl és Allen 1996) lehetővé tette, hogy korábban izolált kutatási irányzatok összekapcsolódjanak, és a holista és a redukcionista irányzat közötti ellentét feloldódjon (Virágh 2000). Az általunk kitüntetett, a mintavételi egységek léptékében detektált lokális jelenséget a szerveződési hierarchia alsóbb szintjén detektálható mintázatokkal, így pl. populációbiológiai vagy ökofiziológiai mintázatokkal magyarázhatunk (Bazzaz 1979, Tilman 1988, 1990, Leps et al. 1999). Ha egyszerre több hasonló lokalitást vizsgálunk, a köztük talált eltéréseket a szerveződési hierarchia eggyel magasabb szintjén található különbségek okozzák. Az alacsonyabb szinten működő folyamatok tekinthetők a vizsgált jelenség mechanizmusának, míg ugyanezre a jelenségre nagyobb skálán ható folyamatok, mint kényszerek hatnak.

Valójában arról van szó, hogy a redukcionista irányzat eredményei akkor nyernek értelmet, ha azokat a szupraindividuális szerveződés ismeretében, tehát a holista irányzat eredményeit felhasználva értelmezzük. Már említettük, hogy a diverzitás vagy a produkció szukcessziós változásai esetében az ismételt lokális kvantitatív vizsgálatok kiábrándító variációt, a trendek, törvényszerűségek látszólagos hiányát mutatták. Ha azonban az egyes adatokat nem egy átlaghoz próbáljuk hasonlítani, hanem rendezzük őket egy környezeti gradiens mentén, a kép kitisztul. Például az extrém tápanyag-limitált (oligotróf) élőhelyeken a diverzitás és a produkció a szukcesszió során lassan monoton nő. Ezzel szemben a szukcessziós trendek eutróf élőhelyeken erős fluktuációkat mutatnak és maximális értékeiket a szukcesszió közepén érik el (Prach 1986, Osbornová et al. 1990). Egy másik példa a közepes zavarás hipotézisének tesztelése a hosszűfűvű prérin. A zavarást a préri kora tavaszi leégetése jelenti, a kezeléseket pedig az égetés gyakorisága. Egyes állományokat évente, másokat kettő-, négy-,

tíz-, ill. húszévente égetnek. Korábbi tapasztalatok (és a józan ész) szerint égetés hiányában (mivel ebben a zónában a csapadék meghaladja az évi 800 mm-t, tehát erdő lehetne a klímazonális növényzet) a préri becserjésedik, ami a diverzitás csökkenéséhez vezet. A túl gyakori (évente való) égetés szintén csökkenti a diverzitást, mert a domináns fű (az *Andropogon gerardii*) monodominanciájához vezet. Kérdés, hogy hány évente kell égetni a prérít, hogy a prérifajok diverzitása maximális legyen. A kísérletet több, mint 30 éve kezdték, azóta folyamatosan monitorozzák (évente két alkalommal, tavasszal és ősszel, több száz állandó kvadrátban becülik a fajok abundanciáit), valamint mérik a produktiót és a talajtulajdonságokat (Knapp et al. 1998). Nagyon tanulságos, hogy harminc év kezelés után az eredmények még azt mutatják, hogy az égetetlen (ill. ritkán, 20 évente égetett) prérin a legnagyobb a diverzitás (Collins 1992). Ha tartjuk magunkat az itt vázolt kísérlet „objektív” (redukcionista) eredményeihez, akkor az optimális kezelés: a tűz megakadályozása lenne. Ugyanakkor a táji léptékű holista vizsgálatok, a helyi tájhasználati hagyományok (és a józan ész) a préri égetése mellett szólnak. A megoldás az, hogy a préri beerdősülésének (a fákban szegény tájban) az időléptéke nagyobb (valószínűleg 50-100 év), mint a kísérlet eddigi hossza. Miközben elmondható, hogy az idézett kísérlet a világon az egyik leghosszabb és legjobban szervezett kezelési kísérlet, azt is világossá kell tenni, hogy eredménye majd csak akkor lesz érdemben kiértékelhető, amikor a kísérlet időléptéke már összemérhető lesz a biológiai jelenség saját természetes léptékével. Harminc év borzasztóan hosszúnak tűnik a kutatás és management türelmetlen emberi szempontjai számára. Ha azonban a cél a természetes vegetáció fennmaradásának elősegítése, nincs más választásunk, mint hogy a kutatás és a védelem szervezésében is alkalmazkodjunk a természetes folyamatok saját, biológiailag releváns léptékeihez.

Bár ez a kísérlet 30 év után sem adott még végleges választ arra a kérdésre, hogy milyen gyakoriságú prérítűz mellett lesz maximális a diverzitás, ez nem jelenti azt, hogy a kutatás semmilyen eredményt nem tudott felmutatni. Más (5-10-20 éves léptékű) kérdésekre ezalatt érdekes válaszok születtek. Ilyen volt pl. az a kérdés, hogy a gyakori égetés befolyásolja-e a talaj tápanyagkészletét és a legelő fenntarthatóságát? A préri gyakori (évente való) tavaszi égetése 1-2-4 év távlatában (ameddig a hagyományos kutatási projektek általában tartanak) egyértelműen pozitív beavatkozásnak mutatkozott. Az égetés hatására visszaszorultak a gyomok (itt pl. a *Bromus tectorum*), megerősödött a domináns őshonos fűfaj és nőtt a produktó. Ahhoz viszont legalább 10-15 évig kellett folytatni a kísérleteket, hogy a hosszú távú káros hatások első jelei megmutatkozzanak. 10 év után a talaj C és N tartalma csökkenni kezdett, a gyepek érzékenyebbé váltak a szárazságra, felnyílt, beindult az erózió, és csökkenni kezdett a produktó is. Tehát egy kezelés, ami 1-5 év távlatában kedvezőnek bizonyul, még nem biztos, hogy hosszabb időtávon is alkalmazható, fenntartható. Mivel a természetvédelem lényegénél fogva hosszú távú feladat, az ilyen típusú összefüggésekkel nagyon óvatosan kell bánni. Ott, ahol rövid távú tapasztalatok birtokában tervezik meg egy terület hosszú távú kezelését, a kezelés hatásának léptékfüggése (a kezdetben pozitív hatás későbbi esetleges elmaradása vagy negatívba fordulása) igen komoly probléma, potenciális veszélyforrás.

A táji léptékű általánosíthatóság és a biológiailag releváns léptékekhez való alkalmazkodás igénye hívta életre a hosszú távú ökológiai kutatásokat (vö. Risser 1991). Az Egyesült Államokban az 1970-es évek közepére kiderült, hogy az IBP és a MAB programok által feltett kérdések a programok eredetileg tervezett időkeretében nem válaszolhatók meg (Kovács-Láng és Fekete 1995). Világossá vált, hogy az eddigi mérési eredmények térben túl lokálisak, időben pedig túlzottan rövidek és esetlegesek, amiatt nem terjeszthetők ki a gyakorlat és a társadalom számára releváns regionális léptékekre. A probléma megoldására olyan kutatásfinanszírozási rendszert hoztak létre, amely túlmutatott a korábbi 1-3 éves kutatási időszakokon, valamint létrehozták azt az infrastruktúrát, amely egy-egy biomon belül egy-egy tipikus (sok ezer ha-os) nagy területen biztosította a hosszú távú, tervezetten több évtizedes munka biztonságos feltételeit. A területeken belül folyamatosan és automatikusan regisztrálják a környezeti paramétereiket, és szervezett módon, táji léptékben és időben hosszú távon kezelési kísérleteket folytatnak. A kezeléseket az adott biomra jellemző természetes zavarás vizsgálati figyelembevételével alakították ki. A hosszúívű préri (Konza Préri LTER site, vö. Knapp et al. 1998) esetében pl. a kezelések a különböző gyakoriságú égetések, amit marhákkal vagy bölényekkel való legeltetéssel kombinálnak. A kezelések egysége egy-egy völgyrendszer (több száz ha), azaz a táj egy természetes funkcionális egysége, elegendően nagy terület ahhoz, hogy az eredmény a gyakorlat számára is közvetlenül használható legyen. A kezelések folyamatos végrehajtását és a terület őrzését a technikai személyzet végzi. A területen a kutatók számára szálláslehetőség és egyes gyorsan elvégzendő méré-

sekhez, ill. számításokhoz laboratórium áll rendelkezésre. Az így kiépített területen sokféle szakirányú kutató dolgozik és végzi saját „redukcionista” vizsgálatait, amelyeket azonban összekapcsol a közös terület és a közösen vizsgált kezelési kísérlet. A konkrét kutatások különböző léptékekben folynak (a távérzékeléssel reprezentált táji léptéktől az egyetlen levélen végzett ökofiziológiai mérésekig), és abban különböző (szub)diszciplínák kutatói (ökoszisztéma-, társulás- és populációökológusok, talajtanosok etc...), ill. különböző élőlénycsoportok szakértői (botanikusok, zoológusok, mikrobiológusok) vesznek részt. Az egyes kutatási eredmények összekapcsolását segítik a területre kidolgozott szimulációs modellek, amelyek optimális esetben hierarchikusan szervezettek (a GIS modellektől az egyed alapú vagy az ökofiziológiai modellekig).

Az itt vázolt kutatási módszertan az Egyesült Államokban szervezeten 20 éve folyik, de az elmúlt tíz évben az egész világon elterjedt, és lassan szabvánnyá válik. Fontos leszögezni, hogy a vegetációdinamikai kutatások jelenlegi felépítését az ökológiai rendszerek tulajdonságainak fokozatos megismerése tette szükségessé, azaz a komplexitásokról, hierarchikus szerveződésükről, a környezeti és a toleranciamintázatok jellemző léptékeiről, és az állatok, valamint az ember szerepéről megismert tényekhez való kényszerű alkalmazkodás. Tehát nem arról van szó csupán, hogy a gazdagabb országok megengedhetik, hogy komplexebb és modernebb megközelítéseket alkalmazzanak, míg a szegényebb országok beérhetik a egyszerűbb, 50-100 éves megoldásokkal. Mint a bevezetőben említettük, nem mindegy, hogy mi a gyakorlati feladat. Egy társulás értékének jellemzése merőben más feladat és megközelítést kíván, mint működéskének ismerete és befolyásolása. Egy fajgazdag, koordinált szerkezetű löszgyepet pl. mind a holista, mind a redukcionista szemléletű vizsgálat értékesnek fog minősíteni. Ezen belül maga a természetvédelmi érték sokféle konkrét módszerrel dokumentálható. A módszerválasztás nagyban befolyásolja, hogy milyen konkrét adatok, milyen ábrák és táblázatok kerülnek a dokumentációba. A lényeg azonban, hogy a szóban forgó löszgyep értékes és védendő, eközben nem változik. Teljesen más a helyzet a kezelési terveket megalapozó vegetációdinamikai kutatások esetében. Ott (mint láttuk) a különböző módszertannal való megközelítés lényegi különbségekhez vezethet. Az egyik esetben pl. az eredmény az lehet, hogy a gyept nem szabad égetni, a szomszédos szántóföld közelsége pedig nem jelent veszélyt (klasszikus holista megközelítés). Míg a modernebb módszerekkel készült vizsgálatok ugyanerről az állományról ennek éppen az ellenkezőjét állíthatják. Más esetben egy florisztikai alapú vizsgálat kiváló állapotúnak minősíthet egy fajgazdag, gyommentes, de enyhén mozaikos löszgyep állományt, és szükségtelenné ítélné a kezelést. Ugyanebben a gyeptben egy mikrocönológiai mintázatvizsgálat esetleg már felfedezné az alomfelhalmozódás és a kezdődő degradáció első jeleit, és ezért az extenzív legeltetés vagy a több évenkénti égetés mellett érvelne. A modern vegetációdinamikai módszerek éppen a gyakorlati elvárások, a táji léptékben is releváns, a kezelési tervekbe is beépíthető eredmények iránti igények hozták létre.

Láttuk, hogy a redukcionista irányzat korai (a nem megfelelő lépték használata miatt hibás) mérési eredményei alapján tagadta a vegetációdinamikai folyamatok törvényszerű, megjósolható voltát. A vegetációs mintázatok és folyamatok saját karakterisztikus léptékeinek felismerésével a rendteremtés lehetősége helyreállt. Kiderült, ha a korábbi méréseket megismételjük, de ezúttal azokat a biológiai-lag releváns léptékben végezzük, és a lokális jelenségeket történeti és táji összefüggéseikkel együtt értelmezzük, kimutathatók a törvényszerűségek, és áttekinthető a mintázatok és folyamatok rendje. A kapott törvényszerűségek elegendő információt nyújtanak, és alapul szolgálhatnak a vegetáció dinamikáját befolyásoló természetvédelmi kezeléseknél. A fenti tudománytörténeti szemle legfontosabb tanulsága, hogy a korábbi irányzatok által tett egyszerűsítő feltételek (az egyensúly feltételezése, a történet, a táji szomszédságok és a térbeli mintázatok elhanyagolása, vagy az időben túl rövid, csak önkényesen kiragadott vegetácótípusokra kiterjedő vizsgálatok) alábecsülték a vegetáció komplexitását és variabilitását, és ezzel jelentősen alábecsülték magának a kutatási feladatnak a nagyságát. Ez vezetett az egyes irányzatok sikertelenségéhez: a holista irányzat esetében az elcsúsztatott általánosításokról, a túlzottan sematizált rendhez, míg a redukcionista irányzat esetében a töredékekben regisztrált, valószínűleg összefüggéseiből kiragadott, ezért áttekinthetetlenül sztochasztikusnak értékelt jelenségekhez.

Az új nem-egyensúlyi paradigma a szupraindividuális folyamatokról egy realisabb, ezért a gyakorlatban jobban alkalmazható tudás megszerzésére ad elméleti és módszertani lehetőséget. A korábbi túlegyszerűsített irányzatokkal szemben egy komplexebb, érdekesebb világ képét ígéri. De a realitásokhoz, azaz a szupraindividuális rendszerek komplexitásához és léptékeihez való alkalmazkodás azal a következménnyel is jár, hogy a dinamikai folyamatokba való beavatkozáshoz szükséges tudás

megszerzése nagyobb szervezést, több munkát és komolyabb infrastrukturális beruházásokat kíván annál, mint azt korábban gondoltuk. A komplexebb vizsgálatok nem zárják ki az eredményeknek a gyakorlat számára szükséges egyszerűsítését. A szükséges egyszerűsítést azonban csak utólag, a megszerzett szükséges tudás birtokában szabad megtenni. Ha türelmetlenségből vagy az alázat hiánya miatt már előre, az alap kutatás színjén egyszerűsítünk, sematizálunk, akkor (mint azt a korai holista és redukcionista megközelítések példái mutatják) félrevezető képet kapunk. Az alap kutatás történeti fejlődésébe beleféreknek a tévutak, zsákutcák. A tévedések kockázatát a gyakorlat kevésbé engedheti meg, mert annak következménye a maradék értékeink további pusztulása lehet.

## A hazai vegetációdinamikai kutatások a nemzetközi trendek függvényében.

Kialakulása óta a vegetációtan Európában és hazánkban is inkább leíró, rendszerező jellegű. Például a hazai klasszikus növénycönológia virágkorában (1950-es, 1960-as évek) az egyes növényzeti típusokról, ill. tájakról, tájrészletekről születő monografikus feldolgozásokban a szüntaxonomiai és szünmorfológiai szintézisek mellett a dinamikai összefüggések mindössze a cönológiai kutatások melléktermékeként jelentkeztek (vö. Fekete 1985, 1995). Bár kivételek is akadnak szép számmal (pl. Kerner 1886, Rapaics 1925, Polgár 1937, Ujvárosi 1940, Felföldy 1943, Ubrizsy 1949, 1955, 1958, Timár 1950ab, 1957, Ferenczy 1957, Baráth 1963, Zólyomi 1964, Kárpáti 1985, Fekete 1992) mégis jellemző, hogy a mértékadó hazai tankönyvek (Hortobágyi és Simon 1981, Borhidi 2003) nem tartalmaznak szukcessziós gráfokat, nem tárgyalják a vegetációs egységek dinamikus összefüggéseit. A Vörös Könyv (Borhidi és Sánta 1999) ebben a vonatkozásban is előremutató szemléleti áttörést jelent, mégis egyfajta átmeneti helyzetet tükröz, mert a védelemmel, kezeléssel kapcsolatos feladatokat a klasszikus cönológia keretében igyekszik megoldani, és nem sikerült teljesen beépítenie a hazai vegetációdinamikai kutatások legutóbbi 25 évének eredményeit. A klasszikus holista vegetációtan hazánkban erős tradíciókkal rendelkezik, és eredményei meghatározó jelentőségűek. Ennek ellenére mindmáig adós maradt a hazai vegetációs egységek dinamikai összefüggéseinek a saját klasszikus módszereivel való leírásával és rendszerezésével.

Hazánkban a modern vegetációtan szinte valamennyi rész- és szubdiszciplínája meghonosodott (vö. Fekete 1995, Virágh 2000). A magyar kutatók Európában az elsők között vették át, és fejlesztették tovább az angolszász kísérletes-, mechanisztikus-, ill. kvantitatív vegetációtan irányzatait is. Ebben a tekintetben Précsényi István, Juhász-Nagy Pál és Fekete Gábor iskolateremtő munkássága meghatározó. Mindhárman sikerrel kombinálták a modern irányzatokat a hazai cönológiai tradíciókkal, és korukat megelőzve léptek túl az akkor divatos redukcionista megközelítésen. Számos eredményük ma, negyedszázaddal megszületésük után is forradalmian újnak számít. Iдетartoznak pl. a homoki gyepek szerveződésével kapcsolatos niche-elméleti, populációbiológiai és ökofiziológiai tanulmányok (Précsényi et al. 1977, 1979, 1980, Fekete et al. 1976, 1988, 1995) és a társulások belső szerkezetváltozásainak a térbeli skálázással összekötött információelméleti modellezése (Juhász-Nagy 1967, 1976, 1980, Juhász-Nagy és Podani 1983). Az újabb eredmények közül kiemelendő a társulások szukcessziójának, degradációjának és koordináltságának operatív megközelítése és a modern tájökológia összekapcsolása a társulástannal (Virágh és Fekete 1984, Fekete 1992, Fekete és Fekete 1998, Fekete et al. 1998, 1999).

1980 körül több hosszú távú vegetációdinamikai projekt kezdődött az országban. így pl. a legeltes felhagyását követő szukcesszió vizsgálata Bugacon, homoki gyepekben (Körmöczy 1989), herbicidekkel indukált vegetációdinamikai kísérletek Tardon, löszgyepekben (Virágh 1991), valamint erdők tarvárgása után meginduló szekunder szukcessziós folyamatok detektálása bükkösben (Rejtek projekt) (Tóthmérész 1987) és cseres tölgyesben (Papp 1987). E projektek során értékes tapasztalatok gyűltek össze egyes cönológiai állapotváltozók (biomassa, fajszám, különböző típusú faj/abundancia diverzitások) szukcessziós trendjeiről (Papp 1984, 1987, Katona és Tóthmérész 1985, Tóthmérész 1987, Virágh 1987, 1991) és az egyes numerikus módszerek alkalmazhatóságáról e trendek s a folyamat szakaszainak detektálásában (Virágh 1986, Tóthmérész 1989).

Korszakalkotó jelentőségű volt az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézetében Fekete Gábor szervezésében 1982-ben megrendezett szukcessziós szimpózium, amely áttekintette az akkor virágkorát élő mechanisztikus-kísérletes irányzatokat, és számos hazai követőre talált az akkori fiatalok

körében. Ezt legjobban talán a következő években megjelenő, a vegetációdinamika tárgykörébe eső disszertációk sorozata mutatja (Tóthmérész 1987, Czárán 1990, Virágh 1991, Bartha 1993, Csontos 1994, Körmöczi 1994, Matus 1996, Tamás 2001).

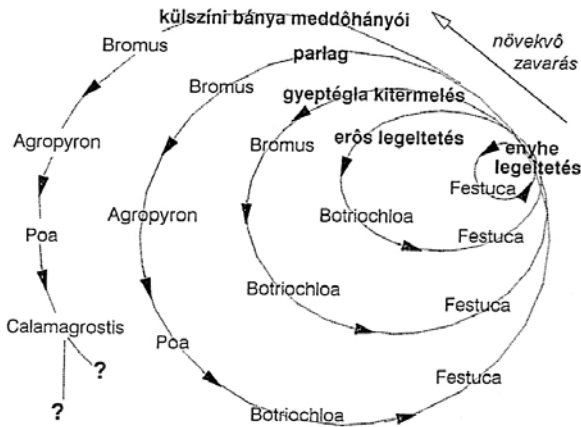
A legsokoldalúbb elemzések Virágh Klára társulásdinamikai kísérleteiről készültek (Fekete és Virágh 1982, Virágh 1986, 1987, 1989 a,b, 1991). A Tard közelében lévő fajgazdag löszgyepben kísérletes zavarásokkal (szelektív fajeltávolítással, a talaj tápanyagellátottságának változtatásával és talajsterilizálással egybekötött komplett kiirtással) arra kerestek választ, hogy a generált dinamikákat hogyan befolyásolja a zavarás módja és a kezdeti körülmények. Bár a regeneráció sebessége különbözött az egyes kezelések hatására, a löszgyep minden esetben helyreállt kb. 10 év alatt (Virágh 1989a). Mindez rendkívül gyors és gazdag belső dinamika révén valósult meg (Virágh 1989b). A kísérletek másik fontos konklúziója, hogy a zavarásra adott válasz, tehát a regenerációs képesség függ a társulás dinamikai állapotától, degradáltságától. Azt tapasztalták, hogy egy enyhén degradált gyeptől a birkalegelés kizárása után három évvel már drasztikusan megváltozott, diverzitása és produktója is lecsökkent, valószínűleg a felhalmozódott, lebomlatlan fűavár gátló hatása miatt. Ugyanakkor egy szomszédos, fajgazdag gyeppel még tíz évvel a legelés kizárása után is megtartotta szép, természetes állapotát (Virágh és Bartha 1996). A vegetációs változások követésére kidolgozott módszerek lényegéhez tartozik az állandó kvadrátok alkalmazása és a finom felbontású (pl. 5x5 cm-es) rácsokban történő mikrocönológiai mintavétel. Ezzel válik lehetővé az egyedek mérettartományába eső fajhelyettesítések detektálása. Megállapították, hogy a lokális fajcserék a véletlentől eltérő mintázatot mutatnak, ami döntően a domináns fűfajok által irányított (Virágh és Bartha 2000). Az 1980-as évek közepétől Fekete Gábor és munkacsoportja a lösz degradációs folyamatait és a degradációt jelző *Bothriochloa ischaemum* elszaporodásának populációs hátterét vizsgálta Albertirsa közelében. Ezt követően a munkacsoport Pécel és Isaszeg környékén vizsgálta a löszgyeppek szekunder szukcessziós folyamatait. A munkacsoport eredményeinek felhasználásával bemutatjuk a vizsgált löszgyepet alkotó legfontosabb fűfajok dinamikus relációit a növekvő méretű zavarás függvényében. Az ábrán feltüntetett fajok meghatározásuk a többi szubordinált faj és ezzel a löszgyep állapotát, azaz önálló vegetációs folt típusokat (cönostátusokat) alkotnak. (Box 3: Regenerációs folt dinamikák összefüggései löszgyepekben.) A vizsgálat azt mutatja, hogy a szukcesszió során a fajhelyettesítések törvényszerűen, rendezetten történnek. A különböző méretű zavarásoknál megfigyelt sorozatok között összefüggés van: egyes fajok (folt típusok) valamennyi szukcessziós folyamatban részt vesznek, mások csak speciális esetben, nagy zavarások esetén kapcsolódnak be. Ez valószínűsíti, hogy bizonyos szukcessziós lépések regionális léptékben, más száraz gyepben is megvalósulnak, így az itt talált összefüggések remélhetően más gyep kezelései során is hasznosíthatók.

### **BOX.3. Regenerációs folt dinamikák összefüggései löszgyepben**

Hazai löszgyepeink evolúciójuk során adaptálódtak az ismétlődő természetes zavarásokhoz pl. a legeléshez, túrázáshoz, taposáshoz és a tüzek hatásaihoz. Sőt az ismétlődő zavarások hozzájárulnak egyes szubordinált fajok fennmaradásához, mert a domináns kompetitor fajokat jobban érintik, azokat időlegesen visszaszorítják, a szubordináltakat pedig előnyhöz juttatják. A zavarások azért juttatják előnyhöz a szubordinált fajokat, mert a szubordináltak általában gyorsabban szaporodnak és terjednek, mint az erősebb kompetitorok, ezért azokat megelőzve tudnak megtelepedni a zavarás okozta hiányfoltokban. A vegetáció regenerációs folyamatok segítségével pótolja a zavarás okozta biomassza veszteségeket, ill. a regeneráció során záródik a vegetáció szövetén keletkezett sebési felület, időszakos hiányfolt. A regenerációs képesség akkor maximális, ha a hiányfoltba minden faj egyforma eséllyel telepedhet be, a betelepülés gyors, és a lokális véletlenszerű változások sokasága ellenére a vegetáció állomány szintű összetétele állandó marad. Ez kis mértékű zavarások esetén következik be, amikor a zavarás csak néhány levelet vagy rametet érint és a közvetlen környék épen marad. A zavarás erősségének és kiterjedésének a növekedtével a regeneráció egyre több lépésben és egyre lassabban megy végbe. Intenzív antropogén zavarás után a regeneráció gyakran sikertelen, valamely lépésnél megreked és a természetes vegetáció helyét valami más, általában ruderalis gymnovényzet veszi át. Az alábbi ábrán a hazai erdőssztyepp

övezet löszgyep komponensében növekvő méretű zavarások után végbemenő regenerációs folyamatok összefüggéseit foglaljuk össze Fekete Gábor és munkatársainak munkái nyomán (Virágh 1987, Oborny 1988, Virágh 1991, Bartha 1993, Zólyomi és Fekete 1994, Virágh et al. 1994, 1995, Virágh és Bartha 2000).

Az áttekinthetőség érdekében csak a legfontosabb, önálló cönostátust alkotó fűfajokat és azok dinamikai relációit ábrázoljuk. Egy a gyepek feljavítását, állapotának regenerálását úgy valósíthatjuk meg a legbiztonságosabban, ha kihasználjuk (esetleg felgyorsítjuk) a társulás saját, belső, spontán regenerációs folyamatait. A mikroökológiai relációk, azaz a társuláson belüli foltok és azok természetes átmenetinek ismerete ezért fontos a természetvédelmi kezelések számára.



Az intenzív legelés hatására a gyepek felnyílnak, szárazodik, a társulás domináns fűfaja a *Festuca rupicola* visszaszorul, helyén a korábban szubordinált *Botriochloa ischaemum* szaporodik fel. Legelés hiányában a gyepek spontán záródnak és a *Festuca* dominálta állapot helyreáll. Ha a zavarás néhány négyzetméteren lecsupaszítja a felszínt, mint pl. gyéptéglák kitermelése esetén, akkor eleinte egyéves fűfajok szaporodnak el, ezeket követi a *Botriochloa*, majd a *Festuca*. Hasonló sorozat figyelhető meg kisebb szántóföldi

parcellák felhagyása esetén, feltéve, hogy a közelben még maradtak propagulum-forrásként funkcionáló löszgyepek. Itt az előbbi sorozatba még beékelődik az *Agropyron repens* és a *Poa angustifolia*. Ezek a fajok azt az időszakot használják ki, amíg a lassabban terjedő *Botriochloa* és *Festuca* odaér. Sok km<sup>2</sup>-es tájbekek esetén (ilyen pl. a visontai külszíni szénbánya területe) vagy ha a táj propagulum forrásai kimerültek, a regenerációs folyamat blokkolódik, és megreked valamely ruderális átmeneti stádiumban. Ebben az esetben már a regenerációs képesség elveszéséről kell beszélni, amit gyakran az invazív fajok térnyerése kísér. A vonatkozó vizsgálatok a Gödöllői dombság területén (Isaszeg környékén), ill. Albertírsa, Tard (Bükkalja) és Visonta (Mátra alja) térségében készültek. Az országos léptékre való kiterjesztés a jövő feladata.

A vegetációs változások konkrét dokumentálásában, az egyes típusok közötti átmenetek bizonyításában és az átmeneti valószínűségek becsülésében fontos szerepet tölt be a vegetáció újratérképezése (pl. Borhidi 1991, Horváth és Csontos 1992, Bagi és Bagi 1995, Bagi 1997). Részletesebb, állandó kvadrátokat is alkalmazó vizsgálatokkal Körmöczy és Bagi (homokbuckák ill. benépesedő folyómeder esetében) megállapították, hogy vegetációs mozaikok esetében a különböző folt típusokon belüli texturális (azaz a fajok átlagos gyakoriságaiban megnyilvánuló) átrendeződések iránya és sebessége eltérő lehet (Körmöczy 1989, Bagi 1987 a,b), s a szukcesszió során a foltok belüli, ill. foltok közötti differenciáltság, valamint a folthatárok tulajdonságai is változnak (Körmöczy 1989, Körmöczy és Balogh 1990). A térképezésben sok, a klasszikus ökológiai tradíciót meghaladó és a dinamikus szemlélet irányába mutató újdonságot vezetett be Seregélyes Tibor (Seregélyes és Csomós 1995a,b), aki számos, a vegetáció védelmével és kezelésével kapcsolatos konkrét információt (pl. társulás alatti egyégeket, folt típusokat, ezek degradáltságát, értékes populációk előfordulási helyeit) kezdte térképezni. Dinamikus szemlélettel készültek Morschhausernek az állományon belüli degradáció fokát ábrázoló térképei is (Morschhauser 1990, 1998).

Mivel az állandósított mintavételi egységekben végzett kísérletek és megfigyelések eredményeire minimum 10-20 évet kell várni, nem nélkülözhetőek a rekonstrukciós technikák sem. Ilyenkor mély korú vagy felismerhetően különböző dinamikai állapotú területek sorba rendezésével próbálunk következtetni az eredeti folyamatra vagy a várható változásokra (Bartha 1993, Molnár és Botta-Dukát 1998, Kovács-Láng et al. 2000). Vannak esetek, amikor egyszerű a kor meghatározás. Például a meddőhányók korát a legtöbb bánya nyilvántartja. Más tájrészek esetében a kor meghatározás sokkal nehezebb, valóságos nyomozást kíván. Az egyes vegetációtípusok korának, történetének kikutatása számos érdekes felfedezéshez vezetett. A tájtörténeti vizsgálatokat kezdeményező Molnár Zsolt egyik legfontosabb felfedezése, hogy számos, a hazai botanikusok által állandónak, ősinek és természetnek tartott állomány valójában másodlagos, és jelenlegi állapota a múltbéli emberi tájhasználat függvénye (Molnár 1996). Tájtörténeti kutatásokkal megtudható vagy megbecsülhető pl. a felhagyott szántóföldek kora, majd a kronoszekvenciákba rendezett állományok összehasonlításával következtethetünk a regenerációs folyamatra. Ezzel a módszerrel sikerült rekonstruálni egyes felhagyott szántók másodlagos szukcessziójának vegetációfejlődési trendjeit lösz és homok alapközeten (Molnár 1997a, Molnár és Botta-Dukát 1998, Csecserits 1999, Csecserits és Rédei 2001). A felhagyott mezőgazdasági területek regenerációs dinamikáinak a kutatása a közelmúltban és jelenleg is számos szakdolgozat és PhD kutatás témája (Máté 1994, Molnár 1997ab, Molnár és Botta-Dukát 1998, Csecserits 1999, Prech 2000, Házi 2000, Szabó 2001, Halassy 2001, Ruprecht 2000, 2002).

A kronoszekvenciák alapján kapott trendek, összefüggések azonban gyakran meglepően gyengék, sztochasztikusak (Csecserits 1999, Csecserits és Rédei 2001). A gyenge trendek oka a regenerációs folyamatok jelentős térbeli és időbeli variációja. A kapcsolódó oknyomozó vizsgálatokból megállapítható, hogy a fenti variáció számos tényező függvénye. Függ pl. a regenerálódó területek méretétől (vö. Box 3.), a szomszédságban lévő és propagulumforrásként működő vegetációtípusoktól (Molnár 1997ab, Molnár és Botta-Dukát 1998, Ruprecht 2000, Prech 2000, Pickett et al. 2001), a kismélységi zavarástól és a felhalmozódó fűavartól (Bartha 2001), a magbank összetételétől (Virágh és Gerencsér 1988, Halassy 2001), ill. a talajtulajdonságoktól (Török et al. 2000). De azt sem szabad elfelejtenünk, hogy a térből az időbeliségre való következtetés és a kronoszekvenciák felállítása során olyan állapotokat illesztünk össze önkényesen, amelyek különböző kezdőfeltételekkel induló és történetük során különböző időjárási fluktuációkat és különböző zavarásokat átélt folyamatokból származnak (Pickett et al. 2001). Az ebből eredő legfontosabb potenciális hiba, hogy olyan vegetációs átalakulásokat is lehetségesnek tarthatunk, amelyek a valóságban nem következhetnek be. Ez a veszéllyel jár, hogy téves vegetációdinamikai koncepcióra alapozott és megvalósíthatatlan célok kitűző kezelési tervet készítünk. Ezért a kronoszekvenciákon alapuló rekonstrukciós módszer alkalmazása nagy óvatosságot és tapasztalatot kíván. Kizárólagos alkalmazása csak átmenetileg (jobb híján) fogadható el, míg össze nem gyűlnek a konkrét vegetációtörténeti bizonyítékok, ill. a vegetáció újratérképezésén, valamint állandó kvadrátok ismételt felvételezésén alapuló direkt vizsgálatok eredményei.

A magyar kutatók, Kovács-Láng Edit vezetésével a környező országok közül elsőként ismerték fel a modern nem-egyensúlyi paradigma módszertani koncepcióit, és már több, mint tíz évvel ezelőtt csatlakoztak a hosszú távú ökológiai kutatások nemzetközi szervezetéhez (ILTER). Hazánkban eddig három helyen sikerült megszervezni a hosszú távú ökológiai kutatások nemzetközi szabványának megfelelően a kutatásokat (Balaton Projekt, Síkfőkút Projekt, Kiskunság LTER Projekt). Ezek közül a Kiskunságban a természetvédelemmel szorosan együttműködve a tájképi mozaik hierarchikus jellegét és sokféleségét is reprezentálva több kutatóhely (esetenként 15 is) közreműködésével és számos diszciplína együttműködésével folynak komplex kutatások (Kovács-Láng és Fekete 1995, Kovács-Láng et al. 1998, 1999). Jelenleg egy Széchenyi Pályázat keretében konkrétan a természetvédelmi kezelési tervek ökológiai megalapozása a kutatás egyik célkitűzése. A projekt keretében ugyan lokálisan (Fülöpháza és Ágasegyháza térségében), de a táji léptéket reprezentáló nagy területen (több 100 ha-on) eszékféle aspektusból (populáció és társulásdinamika, tájökológia, restaurációs ökológia, produktív ökológia) folynak intenzív, terepkísérletekre alapozott kutatások. Az itt alkalmazott modern módszerek lehetővé teszik, hogy a helyben végzett kutatások más hasonló európai és amerikai kutatóhelyek kutatásaival összekapcsolódva (ILTER Network) a globális (éghajlati és tájhasználati) változásokból adódó kérdésekre is válaszoljanak.

A kezelése során, belátható időn belül (5-10 év) ritkán történnek olyan nagy mértékű változások, amikor egyik társulás teljesen átalakul egy másikba. Gyakoribb feladat, hogy ugyanazon

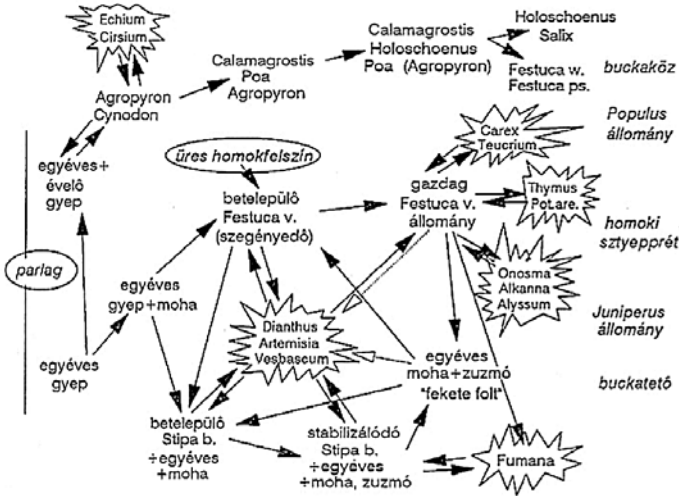


szüntaxonómiai kategórián belül az állomány állapotát igyekszünk javítani, ill. további leromlását meggátolni. Ilyenkor a társuláson belüli mikroökológiai változatosság, a társuláson belüli egységek, folttípusok, fajkombinációk ismeretében azok összetételének a megváltoztatása, egyik altípusból (mintázati állapotból) a másikba való átalakítás a cél. Ennek elengedhetetlen feltétele, hogy ismerjük a társuláson belüli mikroökológiai állapotokat és azok dinamikai relációit. Példaképpen egy, a homoki gyepek foltdinamikáját (a kutatások jelenlegi állása szerint) összefoglaló ábrát mutatunk be (Box. 4.). A mikroökológiai állapotok átmeneteiről készíthető - egy adott tájegységre és időszakra jellemző - szintézis, egy ún. folyamat-gráf. Azonban a konkrét esetekben ennek általában csak egy része realizálódik, és lokalitásonként változhatnak az átmenetek valószínűségei is, valamint az azokat mozgó ökológiai hatások (pl. szárazság, legelés, kisméltós túsás, fajok közötti kompetíció) relatív súlya. Ahogyan korábban egy konkrét értékleltárhoz florisztikai és klasszikus ökológiai vizsgálatokra volt szükség, úgy most egy konkrét vegetációdinamikai eset megértéséhez (egy konkrét állományra vonatkozó kezelési terv elkészítéséhez), helyi mikroökológiai vizsgálatok kellenek. Miről is? A jelenleg megtalálható mikroállapotokról és a valószínűsíthető átmenetéről. Hiszen a kezelés segítségével a társuláson belüli foltmozaikba kívánunk beavatkozni, hogy megváltoztassuk az egyes típusok arányát. Ezt tájökölógiai vizsgálatokkal kell kiegészíteni, hogy a térbeli és időbeli szomszédságok ismeretében megtudjuk, milyen ökológiai hatások érhetik a területet és milyen fajforrások állnak rendelkezésre a szomszédságban. Tudnunk kell, honnan települhetnek be újabb fajok, megváltoztatva az állományon belüli jelenlegi mikroökológiai összetételt. A hazánk természetes növényzeti örökségét felmérő MÉTA projekt számos olyan új módszertani megoldással állt elő, amely egyszerűsített formában, de extenzíven, az egész országra kiterjedően gyűjt adatokat egyes tájképi szintű dinamikai kényszerekről (pl. egy vegetációs egységnek a tájon belüli elszigeteltségéről, veszélyeztetettségéről, a szomszédos vegetációtípusokról, azok pozitív vagy negatív hatásairól, és az inváziós fertőzöttségről).

Mivel a gyakorlatban nincsenek tiszta, egyszerű tankönyvi esetek, az átmenetekkel és általában a társuláson belüli változatossággal foglalkozó mikroökológiai gondolkodásmód már régóta megjelent a természetvédelmi munkában. Ezt jól tükrözi a Németh Ferenc és Seregélyes Tibor által kidolgozott természetességi kategória rendszer és a regenerációs potenciál fogalma (részletesen lásd később). Az, hogy egy konkrét állomány mennyire képes tolerálni a környezet változásait, mennyire képes saját állapotát (változó körülmények között is) megőrizni, vagy képes-e kijavítani a keletkező hibákat, spontán helyreállni valamilyen változás, sérülés után, ez belső összetételétől és táji kontextusától függ. Az 1980-as években kidolgozott természetességi értékszámok még az egyensúlyi paradigmajegyében születtek, és valamilyen ideális (egyensúlyi) állapothoz képest minősítik a vegetációs objektum (állományfolt) állapotát. Ez inkább statikus megközelítésnek tekinthető. A regenerációs potenciál fogalma már a nem-egyensúlyi paradigma szerinti gondolkodást tükrözi, és folyamatában, kontextusaiban jellemzi az állományt (dinamikus természetesség). Mindkét esetben arról van szó, hogy egyszerű módon (3-5 kategória segítségével) kell egy szintetikus minősítést adni az adott állományfolt (vagy táji egység) egészének (dinamikai) állapotáról. Ez a legtöbb esetben fizionómiai minősítés, azaz a terepbejárások, szemrevételezések során látottak összegzése. Említettük, hogy a vegetáció finom időbeli változásai, átmenetei sokszor szemre nehezen követhetők. Ilyenkor mintavételekre és az adatok kvantitatív analíziseire van szükség. Juhász-Nagy Pál munkássága révén hazánk a nemzetközi élvonalba tartozik a vegetáció mintázati állapotainak és állapotváltozásainak a leírásában (Juhász-Nagy 1967, 1976, 1980, 1993, Podani 1982, Juhász-Nagy és Podani 1983, Bartha és Horváth 1987, Czárán 1990, Szollát és Bartha 1991, Tóthmérész és Erdei 1992, Podani et al. 1993, Tóthmérész 1994, Oborny 1994, Margóczy 1995, Bartha és Kertész 1998, Bartha et al. 1998, Horváth 2000, Bartha 2001). Erre a feladatra a negyed százada kidolgozott JNP modelleknél jobb módszer azóta sem született. Lassan ugyan, de használata külföldön is terjed a monitoring vizsgálatokban (Campetella 1999, Campetella et al. 1999, Campetella és Canullo 2001, Campetella et al. 2003). A közelmúlt vizsgálataiból kiderült, hogy a JNP modellekkel megragadható ökológiai mintázati állapotjellemzők és a társulás regenerációs potenciálja között közvetlen összefüggés van (Box. 5.), tehát a JNP modellekkel a regenerációs potenciál bizonyos (mikroökológiai) sajátosságai közvetlenül mérhetők.

#### BOX.4. Regenerációs foltdinamikák összefüggései homoki gyepekben

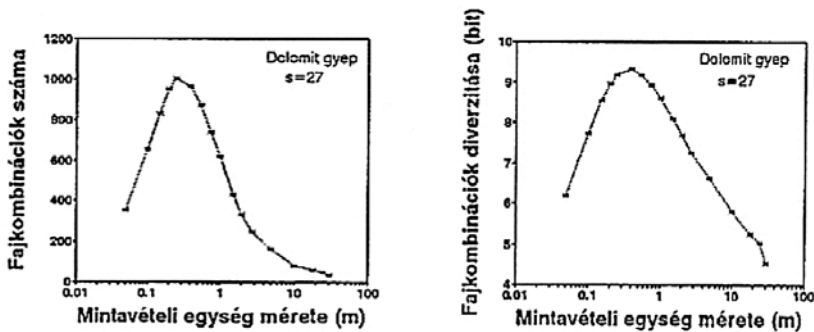
Az itt bemutatott gráf csupasz homokfelszínre betelepülő gyepekről, valamint különböző korú felhagyott szántóföldekről és legelőkről szerzett ismereteinket foglalja össze Fülöpháza és Orgovány térségében. A társulásokon belüli folttípusokat és azok dinamikai relációit megismélt vegetációtérképek elemzésével, cönológiai felvételek klasszifikációjával, és a domináns fajok demográfiai állapotainak figyelembe vételével határoztuk meg. Az eredményeket táji léptékű, de szintén Fülöpháza és Orgovány térségére vonatkozó terepi megfigyelésekkel ellenőriztük és egészítettük ki (Csecserits 1999, Csecserits és Rédei 2001, Bartha 2000, Bartha et al. 1999, 2000).



Az ábrán csak a legfontosabb állapotokat tüntettük fel. A buckaközök nedvesebb, jobb tápanyagellátottságú termőhelyein a szukcesszió egy lineáris sorozat: egyévesek, gerilla füvek, falanx füvek, bokrok követik egymást. Szárazabb termőhelyeken a primer szukcesszió fő átalakulásai a domináns fajok (*Festuca vaginata*, *Stipa borysthenica*) cönopulációs dinamikája, regenerációs ciklusa által vezéreltek. A cönostátus-transzformációk során a domináns faj mátrixa, klonális architektúrája jellegzetesen változik, meghatározva a szubordinált fajok (egyévesek, kriptogámok, évelők) élethelehetőségeit. A szekunder szukcesszió száraz termőhelyeken is egyéves gyeppel indul, majd ebbe kritogámok telepednek, és ez az állapot 'becsatlakozik' a primer szukcesszió grájfjába. A zavarások (legelés, taposás, túrás) és az időjárás szélsőségei (szárazság, fagy, erózió) a domináns füveket visszaszorítva és egyes szubordinált fajok lokális elszaporodását lehetővé téve további állapotokat generálnak, más esetekben a szukcessziót visszafordítják, ill. a domináns fajok ciklusait összekötik. Az egyes állapotok gazdagságát erősen befolyásolják a szomszédos faj-források. Általában a mélyebb, jobb termőhelyű térszínek sztyeppjellegű gyepei és a nyáras facsoportok a gazdagabb fajforrások. Az állományszintű állapotok és dinamikák az itt leírt mikroökológiai állapotok, azok átmenetei, valamint egymásra halmozódásai során alakulnak ki. Ezért a homoki vegetáció, ill. szukcesszió hektáros léptékben, azaz átlagolva, az itt vizsgált finomabb léptékű foltmintázatokra bontás nélkül nehezen értelmezhető. Megállapítható, hogy a primer és a szekunder szukcesszió egymásba ágyazódik. A szekunder szukcesszió, amely itt állapotokban és átmenetekben gazdagabb, magában foglalja a primer szukcessziót. Látható az is, hogy a „zavartalan”, szép gyepek dinamikája nem választható el a rongtott területekétől. A változatosabb és differenciáltabb dinamikájú zavart területek vizsgálata a 'természetesebb' gyepek viselkedésének megértéséhez is nélkülözhetetlen.

## BOX.5. Cönológia állapotok és változások mérése a JNP modellekkel

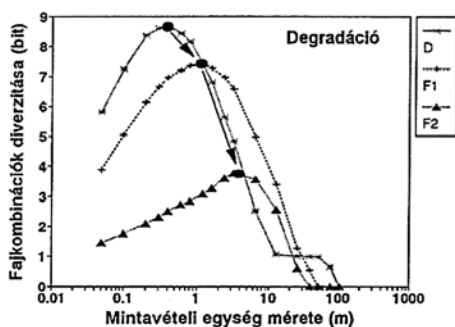
A vegetációdinamikai folyamatok lépéseit általában úgy képzeljük el, amint egy-egy konkrét, leírható, néven nevezhető cönológiai állapot (egy társulás vagy egy vegetációs folt) átalakul valamely másikba. Ennek során eleve feltételezzük, hogy az egyes cönológiai állapotok (cönostátusok) jól definiálhatók, szabad szemmel is felismerhetők, de legalábbis kvadrátmódszerrel történő mintavételekkel, majd az adatok klasszifikációs vagy ordinációs feldolgozásával kimutathatók. Az utóbbi bonyolultabb esetben sokváltozós analízisekhez folyamodunk, és azok segítségével különítjük el a keresett cönológiai egységeket. Érdekes, hogy az ilyen műveletek során, hasonlóan a vegetációtérképezéshez, a megkülönböztetett egységek száma (ismétlődő módon, a feladattól, és a vegetációtípusoktól jórészt függetlenül) úgy 20 és 40 megkülönböztetett állapot körül mozog, azaz egy olyan nagyságrendben, ami számunkra könnyen felfogható és könnyen kezelhető. Kimutatható, hogy ilyenkor önkényesen járunk el, és a vegetáció természetes komplexitását önkényes módon egyszerűsítjük egy számunkra kényelmes nagyságrendre. Anélkül, hogy ezt a sokszor rendkívül hasznos egyszerűsítő megközelítést elvetnénk, érdemes feltenni a kérdést, hogy megmérhető-e közvetlenül, önkényes leegyszerűsítések nélkül, hogy mennyire komplex és sokféle egy növényzeti állomány, azaz összesen hányféle (mikro)cönológiai állapotból áll. Ezt a mérést Juhász-Nagy Pál dolgozta ki, aki ebben az esetben egységnek nem a teljes állományt tekintette, hanem a lokális fajkombinációt (azaz a lokálisan ténylegesen együtt élő fajokat). Mivel az együtt előforduló fajok száma függ attól, hogy mekkora területegységet jelölünk ki, ugyanakkor nincs előzetes biológiai érvünk arra vonatkozóan, hogy ez a térbeli méret mekkora is legyen, ezért a növekvő kvadrátméretetek egy egész sorozatában vizsgáljuk meg az együttélő fajkombinációkat. Mivel nagyon sok fajkombináció lehetséges, ezért nagyon sok (sok ezer) mintavételi egységre van szükségünk a pontos becsléshez. A módszer ugyan idő- és munkaigényes, de azzal az óriási előnnyel jár, hogy az állományon belüli együttélési módokról (az ún. koegzisztenciális relációkról) teljes képet kaphatunk. Ez különösen akkor fontos, amikor a vegetáció éppen a változás állapotában van, az egyensúlytól távol, és benne a fajok, fajkombinációk viszonylag differenciálatlanul, zavaros módon keverednek. A kezelések folyamán, a vegetációt átalakulásra készítetve, éppen ilyen zűrzavaros átmeneti állapotokat gerjesztünk, amelyeket ráadásul (pl. a beavatkozás esetleges korrigálása érdekében) monitorozni is akarunk. A tapasztalatok szerint ezekben az esetekben különösen hasznos a Juhász-Nagy féle módszer alkalmazása, ami lehetővé teszi, hogy igen finom, szabad szemmel felismerhetetlen változásokat is biztonsággal nyomon kövessünk. A változások pontos mérése (monitorozása) segítségével eldönthetjük, hogy jó irányba változik-e a kezelt rendszer, szükség van-e a továbbiakban a kezelés valamilyen módosítására.



Ha a fajkombinációk diverzitását a növekvő kvadrátnagyság függvényében ábrázoljuk, egy olyan görbét kapunk, amely maximumon megy át. A nagyon kicsi kvadrátokban kevés

fajkombináció található, mert a kvadrátok gyakran üresek vagy csak 1-2 fajt tartalmaznak. Nagyon nagy kvadrátméretnél, ha már elértük a társulás minimum areáját, arra számíthatunk, hogy minden kvadrát a teljes fajlistát tartalmazza. Ez, ha sok fajból áll is, ugyanakkor csak egyetlen fajkombináció, tehát a fajkombinációk diverzitása ismét kicsi lesz. A maximum görbe úgy jön létre, hogy kicsi és nagy kvadrátméreteknél kevés fajkombinációt találunk, közepes méreteknél pedig sokat.

A fajkombinációk száma, diverzitása, és a kvadrátméretek, ahol ezeknek a függvényének a maximuma van, jellemző a társulás belső szerkezetére, a fajok együttélésének módjára (Juhász-Nagy 1967, 1972, 1980, 1993, Juhász-Nagy és Podani 1983, Tóthmérész 1994, Bartha et al. 1998, Horváth 2000, Bartha 2001). Képzeljünk el egy társulást, ami 10 fajból áll. Ez a 10 faj előfordulhat úgy is, hogy az állományon belül monodomináns (egyfajú) foltokat alkotnak, azaz ugyanazon az élőhelyen fordulnak elő, de valójában egymással nem képesek finom léptékben együtt élni. A ruderalis gyomtársulások gyakran ilyenek. Az ellenkező példa lehet egy löszsziepprét, ahol a fajok egy közös hosszú társulásevolúciós folyamatban fejlődtek, és bármilyen kombinációban képesek együtt élni. A ruderalis állományban a 10 faj csak 10 fajkombinációt alkot, míg a sztiepprétben ugyanennyi faj már  $2^{10}$  azaz 1024 fajkombinációt alkot. Ez óriási különbség, amit a csak állományszintű elemzés nem tud kimutatni, de a társuláson belüli mikrocönológiai elemzés igen. A továbbiakban bemutatunk két konkrét példát a társulás finomszerkezetének a jellemzésére. Az első példa egy dolomit gyepp degradációját írja le Bódis Judit munkája alapján (Bódis 1993, Bódis és Bartha 1997). Egy déli kitérségű szép dolomit gyepp (Sesleio leucospermi-Festucetum pallentis) a referencia állomány (az ábrán „D”-vel jelölve). Ehhez képest vizsgáljuk két különböző idős, dolomitra telepített feketefenyves aljnövényzetét. A fiatalabb állomány (az ábrán „F1”), 3-4 m-es fenyők még nem záródott állománya. Az idősebb állomány („F2”) 10 m-es fákból áll, teljesen zárt, és a fenyőtű avar mennyisége is tekintélyes. Az eredeti dolomitgyeppből vett mintában 27 faj volt, a két feketefenyves állományban 38 (F1) és 34 (F2). Hasonlóan alakul a teljes állományt jellemző Shannon diverzitás is: az eredeti gyeppben 2.37, a két feketefenyves pedig 2.56 (F1) és 2.43 (F2). A számok azt mutatják, hogy a feketefenyő telepítés megnövelte a fajszámot is és a diverzitást is az eredeti gyepphez képest. Ráadásul a jelen esetben a fajszámnövekedés nem jelent gyomosodást, mert jó fajok települtek be a szomszédos cserjésekbe és erdőszegélyekbe. Az következne ebből, hogy a feketefenyő telepítés egy hasznos kezelés? Nézzük meg ugyanezen folyamatot a JNP modellek segítségével.

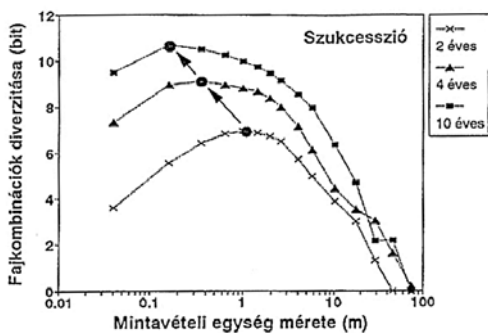


Annak ellenére, hogy több faj található a feketefenyvesek aljnövényzetében, a fajkombinációk diverzitását jellemző függvény maximuma az eredeti gyepphez képest a fenyőültetés hatására csökkent, az idősebb fenyves állományban már drasztikusan. Ugyanakkor az a kvadrátméret, ahol ez a maximum kialakul, eltolódott a nagyobb méretek felé. Ez azt jelenti, hogy bár több faj fordul elő, de ezek mégis kevésbé tudnak együtt élni. A degradáció során, a társuláson belüli mintázatok (az együttélés térbeli viszonyai) változnak. A

szép dolomit gyepp inkább a korábbi 10 fajos példa löszsziepprétéjére hasonlít, míg a feketefenyő ültetvény aljnövényzete a ruderalis társulások szerkezetével rokon. A példa mutatja a florisztikai jellegű értékelés és a mikrocönológiai értékelés közötti különbséget. Látható az is, hogy egy kezelés (itt a fenyőültetés) hatása jobban követhető a mikrocönológiai módszerrel. A hagyományos állományszintű értékelés viszont akár téves következtetésekre is ve-

zethet. Annak ellenére, hogy a feketefenyves állományokban nagyobb volt a fajlétszám és a diverzitás, a JNP modellek érzékenyen és egyértelműen jelezték a kezelés káros jellegét, az okozott degradációt.

A degradáció során felbomlik a fajok finom léptékű, társuláson belüli együttélési mintázata. A szukcesszió (regeneráció) során viszont ennek az ellenkezője következik be. A szukcessziós példa egy külszíni bánya meddőhányóinak spontán primer szukcesszióját mutatja. (Az objektum már korábban is szerepelt példaként egy szimulációs vizsgálat kapcsán (Box.2.)). A példa érdekessége, hogy az összes fontos faj nagyon hamar (gyakran már az első évben) megjelenik a területen. Ami változik, az a mennyiségük és a térbeli mintázatuk. A szukcesszió során bekövetkező mikrocönológiai változásokat különösen idős állományok szerkezetének az összehasonlításával mutatjuk be.



A szukcesszió során éppen az ellenkezője történik annak, amit az előbb a degradáció esetében láthattunk. A fajkombinációk diverzitása a szukcesszió során nő, a maximumhoz tartozó lépték (kvadrátméret) pedig csökken. Azaz a fajok térben egyre jobban összekeverednek, egyre többféle kombinációban, egyre kisebb területeken képesek együtt élni.

Az itt megfigyelt szerkezetváltozások az enyhe zavarásokat követő regenerációs folyamatokban is fontosak. A túlzott zavarások, mint pl. az erős legeltetés vagy a túl gyakori tűz, csökkentik a fajkombinációk számát. A változások először lokálisan (néhány cm<sup>2</sup>-en belül) következnek be. Ennek az lesz a következménye, hogy a regeneráció lelassul, mivel a lokális elszegényedések miatt finom léptékben propagulum limitáció lép fel, azaz lokálisan hiányozni fognak egyes fajok. Ezek olyan kicsi, rejtett változások, amelyek szabad szemmel ritkán felismerhetők és hagyományos cönológiai módszerekkel nem számszerűsíthetők. A JNP modellekkel azonban mérhetővé tehetőek. A finom, rejtett szerkezetváltozások jelentősége azért nagy, mert ezekben az apró különbségeken múlik, hogy egy regenerációs folyamat 5 évig vagy 20-30 évig tart-e.

Albertirsa közelében különböző degradált löszgyep állományokat vizsgáltunk. Az egyes állományok szemre nagyon különbözőek voltak, a növekvő degradáltság szerint sorba tudtuk rendezni őket. A fajok borítása alapján kiszámolva a Simon Tibor féle természetességi értékszámok is jól jellemezték a különbségeket (Oborny 1988). Ezekből az állományokból vett mintákat Oborny Beáta, hogy a degradációt a JNP modellekkel is jellemezze. Az eredmények szerint azonban nem voltak érdemi különbségek az egyes degradációs stádiumok között (Oborny et al. publikálatlan). A gyep legeltetését kérésünkre felhagyták. A vegetáció változásait Virágh Klára követte állandó kvadrátos mintavétellel. Vizsgálatai azt mutatták, hogy a gyep nagyon gyorsan (5-10 év alatt) regenerálódott (Virágh et al. 1995). A regeneráció során eltűntek az egyes állományfoltok közötti különbségek, és a terület szemre is egységessé vált. Ez a példa azt mutatja, hogy a degradáció pusztá szemrevételezése, fiziognómiai értékelése nem volt elegendő. Szemre a valóságosnál rosszabbnak ítéltük a gyep állapotát és regenerációs kilátásait. A gyepben a túlzott legeltetés miatt eltolódtak a dominanciaviszonyok, felszaporodtak a jellegtelen és a gyomfajok. Ezek a változások szabad szemmel is jól követhetőek voltak. Nem észleltük azonban, hogy a jó fajok bár a méretük lecsökkent, de finom léptékben még mindenütt ott voltak a gyepben. Tehát nem kellett várni az odaérkezésükre. Ezért, amikor a zavarás megszűnt, a területen a regeneráció gyorsan végbemehetett.

A nemzetközi fejlődési trendek áttekintésekor láttuk, hogy a természetvédelmi kezelési gyakorlat kapcsolatos problémák megoldása a vegetációs átmenetek, a társuláson belüli mintázatok és mechanizmusok, valamint a táji- és tájtörténeti kontextusok operatív, kvantitatív, lehetőleg kísérletes megközelítését kívánják. A hazai kutatások áttekintése alapján megállapíthatjuk, hogy a modern kihívásoknak megfelelő szemléletű kutatások itthon is elkezdődtek, sőt, bizonyos módszerekben egyedi, a nemzetközi kutatások frontvonalába tartozó úttörő megoldások születtek. Ugyanakkor azt is látni kell, hogy a vonatkozó tudományterület nagyon fiatal, szemlélete (paradigmája) éppen csak megszületett, módszertana még kialakulóban van. Ezért a konkrét tárgyi tudás tekintetében, objektumokra, vegetációtípusokra lebontva, egyelőre nem rendelkezünk kész, részletes válaszokkal a kezelési gyakorlat által felvetett kérdésekre.

Tudománytörténeti léptékben az az egészséges, ha előbb kialakul egy irányzat, kicsiszolódnak a módszerek, összegyűlik a tárgyi tudás, majd kialakul egy szintézis, egy elmélet. Az így letisztult ismeretek aztán kellően egyszerűsíthetők, rutin eljárásokká alakíthatók, és biztonsággal alkalmazhatók a gyakorlatban. Véleményünk szerint ez így történt a klasszikus taxonómia és szüntaxonómia, ill. a vegetációértékelés gyakorlati, természetvédelmi alkalmazása esetében. Most azonban egy olyan érdekes helyzet állt elő, hogy az információk gyors áramlása, a rendelkezésre álló kitűnő tankönyvek (Margóczy 1998, Standovár és Primack 2001), az új törvényi szabályozás, de sajnos természeti környezetünk romló állapota miatt is előbb jelentkezett a gyakorlati alkalmazás iránti igény, mintsem a szükséges tárgyi tudás létrejöhetett volna. A közeljövő nagy kihívása, hogy hogyan oldjuk meg ezt a problémát.

## Konklúziók és tennivalók

A tudománytörténeti trendek áttekintése fontos tanulságokkal szolgál. Láttuk, hogy az 1960 és 1990 közötti időszak állandó kvadrátokra alapozott vegetációdinamikai mérései sorra megcáfolták a korábbi időszak elsiegett spekulációkra alapozott általánosításait. A korszak végére pedig kialakult az új ökológiai paradigma, általánosan elfogadott új módszertani szabványokkal.

Bebizonyosodott, hogy a vegetáció változásai mögött egységes mechanizmusok (mint pl. a facilitáció vagy az inhibíció) és általános törvényszerűségek (pl. a diverzitás és a koordináltság szukcessziós növekedésének a törvénye) állnak. Az alapmechanizmusok általános érvénye miatt a kezelések megtervezésekor is ugyanazon alapkezelések közül válogathatunk (pl. a propagulumkészlet- vagy a tápanyagszint befolyásolása, legeltetés vagy égetés alkalmazása, a károsnak ítélt fajok irtása stb.). A beavatkozás sikere azonban a lokális feltételeken múlik, amelyek az egyes kezelések hatékonyságát, a kezelések interakcióit, és főleg az általuk kiváltott dinamikát meghatározzák.

Egy konkrét objektumra vonatkozó kutatásnak tehát ezeket a lokális jellegzetességeket kell megismerni, és ezekre szabni a helyi kezelési megoldásokat. Ebből következik, hogy nem lehet általános, országos érvényű recepteket készíteni, ami társulástani egységekre (szüntaxonokra) lebontva meghatározná a tennivalókat. Például egy hegylábi löszgyep (*Salvio- Festucetum rupicolae*) esetén egy általános recept talán cserjeirtást írna elő, miközben bizonyos időszakokban a cserjék közelsége éppen lokális refúgiumként szolgálhat, és segítheti az értékes sztyeppfajok fennmaradását. Ezért a kezelési tervnek azt is tartalmaznia kell, hogy milyen állapotú gyepek esetén, milyen egyéb környezeti feltételek (aszály vagy legeltetés) mellett, mikor, mennyire, és milyen módon kell a cserjék mennyiségét mesterségesen befolyásolni.

A bevezetőben azzal indítottunk, hogy a kezelési tervek tudományos megalapozása nem oldható meg a hagyományosan használt botanikai tudással, hanem másfajta szemléletű és módszerű tudományágak alkalmazására van szükség. Nem elegendő egy értéklistát készíteni, hanem a minket érdeklő növényzeti állományok időbeli viselkedését kell ismerni és megérteni. A viselkedés az állatok esetében, valamilyen környezeti ingerre adott válaszreakciót, állapotváltozást, többnyire valamilyen mozgást jelent. A vegetáció esetében a viselkedés szintén a külső környezet megváltozására, mint ingerre adott válaszreakció, szintén egy állapotváltozás. A növényzeti állomány a külső ingerekre belső összetételének a megváltozásával válaszol. A mikroökológiai módszerekre azért van szükség, hogy segítségükkel megismerjük a viselkedési válasz során az állományon belül megváltozó mintázatokat (vö. növényzeti foltosság, foltdinamika). Az előbbi példát folytatva, ahogyan egy állat viselkedési reakcióját befolyásolja a környezete, úgy a vegetáció állapotváltozásait is meghatározza a környező táj állapota és dinamikája. Ezért elengedhetetlenül fontos a tájökológiai módszerek alkalmazása is.

A botanikusok segítségét igénybevevő gyakorlati szakemberek megszokhatták, hogy a gyakorlott kutató már néhány terepbejárás után, egyetlen terepszegzen ismeretében határozott véleményt képes mondani az adott terület botanikai értékeiről. A kezelési terveket megalapozó kutatások kapcsán azonban tudomásul kell venni, hogy a vegetáció dinamikája, viselkedésökológiája nem ismerhető meg egyetlen szemrevételezéssel. Ahogyan lehetetlen valakinek a viselkedését egyetlen fénykép alapján jellemezni, ugyanúgy lehetetlen szakvéleményt mondani a kezelésekre adott válaszokról a vegetáció időbeli változásainak és válaszreakcióinak az ismerete nélkül.

A vegetációdinamika eddig feltárt tényei azt bizonyítják, hogy a vegetáció minket érdeklő viselkedése csak több évtizedes, terepkísérletekre alapozott, más (pl. zoológiai, anyag- és energiaforgalmi) vizsgálatokkal is kiegészített, jól szervezett kutatómunka során ismerhető meg.

A hazai kutatások áttekintésekor láttuk, hogy a nemzetközi fejlődéssel párhuzamosan nálunk is elkezdődtek a vegetációdinamikai kísérletek, ahol kutatóink megszerezték a megfelelő módszertani tapasztalatokat. Az igazsághoz hozzátartozik azonban, hogy más országoktól eltérően, nálunk csak kevés, hiányosan és kevés helyen épült ki a vizsgálatokhoz szükséges infrastruktúra. Abban az időszakban, amikor pl. Csehszlovákiában és Lengyelországban a környezetvédelem prioritássá vált, és terepökológiai laboratóriumok épültek, nálunk - egyoldalúan - a molekuláris biológiát támogatták. Meglehető lehet, de a kutatómunka elvégzéséhez szükséges beruházásokkal 30-40 éves lemaradásban vagyunk. A következők ma jelennek meg, amikor kiderül, hogy hiányos az a szaktárgyi ismeretanyag, ami az egyes objektumok kezelési terveinek az elkészítéséhez szükséges. Ezt a hiányzó tudást (annak lokális jellege miatt) külföldi tankönyvek vagy külföldi szakemberek nem pótolhatják.

A hosszútávú ökológiai kutatások fontos konklúziója, hogy objektumaink dinamikai viselkedése csak elegendően hosszú, az objektumok biológiai tulajdonságaihoz (pl. a domináns faj generációinak hosszához) mérhető idő alatt ismerhető meg. A 30-40 év lemaradás konkrétan azt jelenti, hogy más országokban már 30-40 éve regisztrálják folyamatosan a növényzet állapotváltozásait, tehát saját kezelési terveik elkészítésénél már erre a tudásra támaszkodhatnak. Ez a lemaradásunk nem pótolható lelkes túlmunkával, valamiféle „tűzoltással”. Ha hazánkban megszületne a politikai akarat, és a megfelelő tereplaboratóriumokat még az idén kiépítenék, akkor is, még további 30-40 évig kellene várni, amíg a jelenlegi külföldi tapasztalatoknak megfelelő mennyiségű terepadat összegyűlne a hazai társulásoktól.

De várhatunk-e ilyen sokáig? Tudjuk, hogy sok élőhely állapota a legszigorúbb védelem ellenére is romlik. Becsléseink szerint, ha a degradáció a jelenlegi ütemben folytatódik, akkor a következő 50 évben az értékes élőhelyek 25%-át elveszítjük a védett területeken belül is. A nem védett területeken pedig az értékes élőhelyek 77%-ának a pusztulása várható (Molnár és Révész publikálatlan adatok).

A kezelésekre éppen azért van szükség, mert az emberi tevékenység, ill. annak elmaradása következtében az egyes élőhelyek ökológiai viszonyai olyan mértékben változtak, hogy ahhoz a társulás már nem képes adaptálódni. A megoldás nyilván csak az lehet, ha a kezeléseket a meglévő szakmai tudásra építjük, de ezzel párhuzamosan, mivel tisztában vagyunk a hiányosságokkal, megkezdjük a hiányok pótlására irányuló kutatásokat is.

Láttuk, hogy az eddigi kutatások egyik fontos konklúziója, hogy társulásokra nem adhatók meg általános kezelési megoldások, mert ezek a megoldások változni fognak az állomány táji-, tájtörténeti összefüggéseinek a függvényében. Ugyanakkor tapasztalataink azt is mutatják, hogy a táji kontextusok ismétlődnek, tipizálhatók, tehát egy magasabb hierarchia szinten, táji szinten, már lehetséges az általánosítás, és készíthetők miniszintézisek a vegetációmozaik viselkedéséről. Az egyes régiók tipikus tájainak vegetációmozaikja tehát az az egység, amire a kezelési tervek alaptípusai kidolgozandók.

A feladat megoldását iteratív módon képzeljük el. Ennek megfelelően a kezelési terveket (5, 10, 15, stb.) évre előretételezve kell elkészíteni, úgy, hogy a hosszabb távú tervek egyre nagyobb mértékben építsék be a közben összegyűlt, újabb kutatási és monitorozási tapasztalatokat.

A meglévő ismeretek összegyűjtésénél tekintettel kell lenni arra, hogy az egyes adatokat, megfigyeléseket különböző szemléletű és érdeklődésű kutatók, eltérő feltételek között gyűjtötték. Ezért nem egy kérdőíves adatgyűjtést javaslunk (aminek a kötött formájához nehéz idomulni), hanem egy 3-4 napos szakmai rendezvény (munkaértekezlet) összehívását, ahol a résztvevők közösen alakíthatják ki azt a szempontrendszerrel, amivel meglévő ismereteik a leghatékonyabban rögzíthetők. Fontos, hogy ebben a munkában a területkezelők, természetvédelmi örök minél nagyobb számban bekapcsolódjanak. Mivel a kezeléseket a helyi tapasztalatokra, helyi feltételekre építjük, ezért a helyi szakemberek

tudása, tapasztalata pótolhatatlan és megkerülhetetlen. Ezen a rendezvényen munkacsoportok alakulnának, amelyek vállalnák, hogy elkészítik először kb. 15-25 tájtípusra az összegyűlt adatok szintézisét és értékelését. Egy következő rendezvény feladata a kezelési tervek alaptípusainak a szintézisek alapján való elkészítése. Ezekből a „keret-kezelési tervek”-ből kiindulva, a helyi adottságoknak megfelelően, már specifikálhatók a tervek az egyes konkrét kezelési egységekre.

Az új ökológiai paradigma az ökológiai alap kutatások számára igen magasra teszi a mércét. Az elvárás az, hogy nagy területen, több évtizedes távlatban tervezhetően és többféle tudományág munkáját operatívan integrálva történjen magas szintű kísérletes munka. A kísérlet szorosan kapcsolódik a kezelés alapkérdéséhez, mert arra keresi a választ, hogy melyek azok a legfontosabb ökológiai mechanizmusok, amelyek az adott rendszer hosszú távú fennmaradását, adaptációját és normális működését (pl. az ökológiai szolgáltatásait, a bioszféra egészével fenntartott anyag- és energiaforgalmát) biztosítják. A kísérletek kialakítása során az adott vegetációtípusokat jellemző természetes zavarásokat és a hagyományos emberi tájhasználat hatását igyekeznek utánózni, ill. kicsit átszabni, a megváltozott környezeti feltételeknek megfelelően. Egy olyan tudománytörténeti korszakban vagyunk tehát, amikor szerencsés módon találkozunk az alaptudományos érdeklődés a természetvédelmi gyakorlat igényével. A természetvédelmi gyakorlatnak is érdeke tehát, hogy támogassa a modern szemléletű hosszú távú ökológiai kísérleteket. (Ilyen jól működő kollaboráció alakult ki pl. a KISKUN LTER projekt és a Kiskunsági Nemzeti Park között egy most folyó Széchenyi Pályázat keretében.)

A gyakorlat objektumcentrikus és az egész tájra, valamennyi vegetációtípusra kiterjedő kutatásokat kíván. A hosszú távú ökológiai kutatóbázisok kialakítása azonban csak néhány helyen, az ország szempontjából legfontosabb, legtipikusabb tájakban lehetséges. Megoldást kell találni olyan, egyszerűbb módszerekkel végzett adatgyűjtésekre is, ami az intenzív, hosszú távú kutatások eredményeit kiegészíti, és térben kiterjeszhetővé teszi. Erre a cseh kutatók szolgálnak jó példával. Csehországban (az ottani kiépített terepi kutatóállomások mellett) állandó kvadrátok országos hálózatát hozták létre, oly módon, hogy a kijelölt területek az ország összes fontos régióját, térszintjét, klíma- és talajtípusát stb.. képviselik. Az egyes helyszíneken a mintavételi egységeket igen egyszerű jelöléseket használva állandósították, és egyszerű, gyors mintavételekkel regisztrálják. A munka 20 éve kezdődött, és mára lehetővé tette egy országos szakértői rendszer létrehozását, ami a felhasználóknak az ország bármely pontjára becslést ad az ott várható spontán szukcessziós dinamika jellegzetességeiről (Prach et al. 1999). Egy hasonló hazai megfigyelői hálózatnak (amely a kiterjedtsége folytán az ökológiai hatástanulmányoknál is nagyon jó szolgálatot tehet) a kialakítása igen fontos feladat.

Az egyes kezelt állományok (közülük akár több 100 is) közvetlenül is felhasználhatók, mint kísérletek, de csak akkor, ha már a kezelés tervezésekor tekintettel vagyunk az ökológiai kísérlettervezés szabályaira. Tehát gondoskodnunk kell a független ismétlésekről, kontrollról és a vegetációdinamikai folyamatok megfelelő monitorozásáról (tehát egyrészt az állomány belsejében zajló mikroökológiai jelenségek, másrészt a táji kontextusok regisztrálásáról). Mivel a kezelési tervek általában egy nagyobb, sok élőhelytípus, sok állományt tartalmazó területre készülnek, ezért sok állomány közül választhatunk, és így lehetőség van a fenti kritériumok teljesítésére.

Az említett módszerek lényege, hogy állandósított kvadrátok ismételt mintavételezésével vagy a növénytársulás szintjénél finomabb kategóriarendszerrel tipizált vegetációs foltok újratérképezésével közvetlenül regisztráljuk a vegetáció változásának folyamatát. Tudnunk kell azonban, hogy a jelenleg folyó leghosszabb távú megfigyelés is csak kb. 150 éve kezdődött. Az ennél is hosszabb időléptékű eseményekre csak a tájtörténeti kutatások szolgáltathatnak adatokat. A dinamikus tájökológiai módszerekkel a természet vagy az emberi tájalakítás szolgáltatja spontán kísérleteket tanulmányozzuk, úgy, hogy a változatos módon gyűjtött bizonyítékokat, mint töredékeket utólag összeillesztjük, és segítségükkel rekonstruáljuk a történeteket. Fontos kiemelni, hogy ez a rekonstrukciós módszer nem azonos a holista megközelítés 100 évvel ezelőtti spekulatív módszerével. A régi holista módszer prekonceptiókkal dolgozott (pl. egy előre elképzelt talajfejlődési sorozat szerint rendezte sorba a társulásokat). A tájtörténet ezzel szemben régi iratok, térképek, eltemetett talajrétegek, helyi adatközlők stb... segítségével gyűjtött tényanyag segítségével nyomozza ki a valós folyamatokat. A különbség legjobban bizonyítéka, hogy a tájtörténeti kutatások sok esetben éppen a klasszikus ökológia spekulatív eredményeit cáfolják meg.

A természetvédelmi kezelések megalapozásához tehát sokféle tér- és időléptékben és sokféle módszerrel gyűjtött adat szintézise szükséges. Ha a szintézissel a vegetáció viselkedéséről kialakított kon-



cepció helyes, a kezelés sikeres lesz, és segíteni fog természeti értékeink megőrzésében. A kezelés tehát „orvosolja” a bajt. Olyan esetekre is számítanunk kell azonban, amikor a kezelés sikertelen, és az állapot tovább romlik. A hibázó orvosnak annyival könnyebb a helyzete, hogy a gyermekek mindig tiszta lappal, egészségesen indulnak neki az életnek. A szülők generációján „kísérletező” orvosnak tehát lehetősége van arra, hogy tapasztalatai alapján az új nemzedéket már sikeresebben gyógyítsa. Sajnos az elpusztult vegetáció-egyedeket nem követik tiszta, egészséges szervezettel születő utódok. A téves kezelés következménye hosszú távra szóló, végleges és visszafordíthatatlan. A felelőségünk tehát óriási. Az orvosi diagnosztikát és terápiát mára a dinamikus és funkcionális szemléletű tudományágak sokasága (pl. fiziológia, genetika, molekuláris biológia stb.) segíti. Hasonlóan, a vegetáció kezelését és gyógyítását is (a hagyományos leíró és rendszerező tudományágakon túl) dinamikus és funkcionális szemléletű tudományágak eredményeire kellene alapozni. Bízunk benne, hogy a dinamikus és funkcionális szemléletű ökológiai tudományágak hazai műveléséhez és gyakorlati alkalmazásához szükséges befektetések megvalósulnak, mert ehhez a politikai akarat, a szükséges szervezési erőfeszítésekkel együtt, még időben megszületik.

### Irodalomjegyzék

- Ahl, V. és Allen, T.F.H. (1996): *Hierarchy theory*. – Columbia Univ. Press., NY.
- Allen, T.F.H. és Hoekstra, T. (1992): *Toward a unified ecology*. – Columbia Univ. Press., NY.
- Bagi I. (1987): Studies on the vegetation dynamics of Nanocyperion communities III. Zonation and succession. – *Tiscia* (Szeged) **22**: 31–45.
- Bagi I. (1987): Studies on the vegetation dynamics of Nanocyperion communities IV. Diversity and Succession. – *Tiscia* (Szeged) **22**: 47–54.
- Bagi I. (1997): *A vegetációtérképezés elméleti kérdései*. – Kandidátusi Értekezés, JATE, Szeged
- Bagi I. és Bagi B. (1995): Vegetációátalakulási folyamatok a Kiskunsági Nemzeti Park Szappanszéki területén, 1987–1994. – *Bot. Közlem.* **82**: 142.
- Bakker, J.P. (1989): *Nature Management by Grazing and Cutting*. – Kluwer Acad. Publs., Dordrecht.
- Baráth Z. (1963): Növénytakaró-vizsgálatok felhagyott szőlőkben. – *Földr. Értesítő* **12**: 341–356.
- Bartha S. (1990): Spatial processes in developing plant communities: pattern formation detected using information theory. – In: Krahulec, F., Agnew, A.D.Q., Agnew, S. és Willems, J.H. (szerk.): *Spatial processes in plant communities*. – Academia, Prague and SPB Academic Publishing, The Hague, pp: 31–47.
- Bartha S. (1993): *Gyomnövényközösségek szünmorfogenezise külszíni szénbánya meddőhányóin*. – Kandidátusi Értekezés, MTA ÖBKI, Vácrátót.
- Bartha S. (2000): In vivo vegetation theory. – In: Virágh K. és Kun A. (szerk.): *Vegetation and dynamics*. – MTA-ÖBKI, Vácrátót, pp: 101–141. (In Hungarian)
- Bartha S. (2001): Életre keltett mintázatok. – Néhány szó a JNP modellekről. – In: Oborny B. (szerk.): *Teremtő sokféleség. Emlékezések Juhász-Nagy Pálra*. – MTA ÖBKI Vácrátót, pp: 61–95.
- Bartha S. (2001): Spatial relationships between plant litter, gopher disturbance, and vegetation at different stages of old-field succession. – *Applied Vegetation Science* **4**: 53–62.
- Bartha S. és Horváth F. (1987): Application of long transects and information theoretical functions to pattern detection. I. Transects versus isodanetric sampling units. – *Abstr. Bot.* **11**: 9–26.
- Bartha S., Czárán T. és Scheuring I. (1997): Spatio-temporal scales of non-equilibrium community dynamics: a methodological challenge. – *New Zealand Journal of Ecology* **21**(2): 199–206.
- Bartha S. és Kertész M. (1998): The importance of neutral-models in detecting interspecific spatial associations from 'trainsect' data. – *Tiscia* **31**: 85–98.
- Bartha S., Czárán T. és Podani J. (1998): Exploring plant community dynamics in abstract coenostate spaces. – *Abstracta Botanica* **22**: 49–66.
- Bartha S., Kertész M., Molnár Zs., Csecserits A., Henebry G., Kovács-Láng E. (1999-2000): Homoki gyepek dinamikájának rekonstrukciója felhagyott szántóföldek és zavart „ösgyepek” mintázataiból. – *Bot. Közlem.* **86-87**: 248–249.
- Bartha S., Kertész M., Molnár Zs., Csecserits A., Henebry G., Kovács-Láng E. (2000): A primer és a szekunder szukcesszió összefüggései homoki gyepekben. – V. Magyar Ökol. Kong. Debrecen, 2000. október 25-27., *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.* **11/1**: 190.
- Bazzaz, F. A. (1979): The physiological ecology of plant succession. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 351–371.
- Bódis J. (1993): A feketefenyő hatása nyílt dolomit sziklagyepre. I. Texturális változások. – *Bot. Közlem.* **80**: 129–139.
- Bódis J., Bartha S. (1997): A feketefenyő hatása dolomitgyepek kompozicionális diverzitására. – In: Uherkovich Á. (szerk.): Előadások és poszterek összefoglalói, IV. Magyar Ökol. Kong. Pécs, 1997. június 26–29., p: 38.
- Borhidi A. (1991): *Termőhely- és vegetációváltozások a Baláta-tó természetvédelmi területén*. – G-10 projekt jelentés. Janus Pannonius Egyetem, Pécs.
- Borhidi A. (2003): *Magyarország növényársulásai*. – Akadémiai Kiadó, Budapest
- Borhidi A. és Sánta A. (szerk. 1999): *Vörös könyv. Magyarország Növényársulásairól 1-2*. – TermészerBúvár Alapítvány Kiadó, Budapest.

- Bormann, F. H. és Likens, G. E. (1979): *Pattern and process in a forested ecosystem*. – Springer-Verlag, New York.
- Camptella, G. (1999): *Struttura spaziale e scala del sottobosco in aree permanenti di studio*. – PhD thesis, University of Camerino, Camerino, Italy
- Camptella, G. és Canullo, R. (2001): Struttura e scala spaziale nello studio della vegetazione forestale in aree permanenti proprietà determinante del monitoraggio. – ISAFSA Comunicazioni di ricerca. 2001/2: 101–111.
- Camptella, G., Canullo, R. és Bartha S. (1999): Fine-scale spatial pattern analysis of the herb layer of woodland vegetation using information theory. – *Plant Biosyst.* **133**: 277–288.
- Camptella, G., Canullo, R. és Bartha S. (2003): The monitoring of non-equilibrium dynamics and assembly rules of vegetation: sampling scale dependence and relative coenostate descriptors by using information theory. – In: „*State of the art in vegetation monitoring approach*” symposium, 24–26 March, Birmensdorf, Switzerland.
- Chesson, P. és Huntly, N. (1989): Short-term instabilities and long-term community dynamics. – *Trends in Ecology and Evolution* **4**: 293–298.
- Clements, F.E. (1905): *Research methods in plant ecology*. – Linkoln, Nebraska, University Publishing Co.
- Clements, F. E. (1916): Plant succession: an analysis of the development of vegetation. – *Carnegie Inst. Washington Publ.* **242**: 1–512.
- Coffin, D.P. és Lauenroth, W.K. (1990): A gap dynamics simulation model of succession in a semiarid grassland. – *Ecological Modelling* **49**: 229–266.
- Collins, S.L. (1992): Fire frequency and community heterogeneity in tallgrass prairie vegetation. – *Ecology* **73**: 2001–2006.
- Collins, S.L., Glenn, S.M. és Roberts, D.W. (1993): The hierarchical continuum concept. – *JVS.* **4**: 149–156.
- Connell, J. H. és Slatyer, R. O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. – *Amer. Nat.* **111**: 1119–1144.
- Csécserits A. (1999): *A felhagyott szőlők és szántók tájtörténete és másodlagos szukcessziójuk vizsgálata*. – Szakdolgozat, ELTE, Budapest
- Csécserits A. és Rédei T. (2001): Secondary succession on sandy old-fields in Hungary. – *Appl. Veg. Sci.* **4**: 63–74.
- Csontos P. (1994): *Az aljnövényzet állapotváltozásai cseres-tölgyes erdők vágást követő szukcessziója során, a Visegrádi hegységben*. – Kandidátusi Értekezés Tézisei, Budapest.
- Czárán T. (1984): A simulation model for generating patterns of sessile populations. – *Abstr. Bot.* **8**: 1–13.
- Czárán T. (1990): *Topográfiai kényszerek a növényi kompetíciós dinamikában; szimulációs tanulmányok*. – Kandidátusi Értekezés Tézisei, Budapest.
- Czárán T. és Bartha S. (1989): The effect of spatial pattern on community dynamics: a comparison of simulated and field data. – *Vegetatio* **83**: 229–239.
- DeAngelis, D.L. és Gross, L.J. (szerk. 1992): *Individual-based models and approaches in ecology*. – Chapman & Hall, N.Y.
- Drury, W.H. és Nisbet, I. C. T. (1973): Succession. – *J. Arnold Arboretum Harvard Univ.* **54**: 331–368. (FG)
- Eriksson, O. (1993). The species-pool hypothesis and plant community diversity. – *Oikos* **68**: 371–374.
- Fekete G. (szerk. 1985): *A cönológiai szukcesszió kérdései*. – Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Fekete G. (1992): The holistic view of succession reconsidered. – *Coenoses* **7**: 21–29.
- Fekete G. (1995): Fitocönológia és vegetációtan: hazai aspektusok. Tudományterületi áttekintések. – *Bot. Közlem.* **82**: 107–127.
- Fekete G., Précsényi I., Molnár E. és Melkó E. (1976): Niche studies on some plant species of a grassland community I. Comparison of various measurements. – *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **22**: 321–354.
- Fekete G. és Virágh K. (1982): Vegetációdinamikai kutatások és a gyepek degradációja. – *MTA Biol. Tud. Közl.* **25**: 415–420.
- Fekete G., Tuba Z. és Melkó, E. (1988): Background processes at the population level during succession in grasslands on sand. – *Vegetatio* **77**: 33–42.
- Fekete G., Tuba Z. és Précsényi I. (1995): Application of three approaches to evaluate abundance and rarity in a sand grassland community. – *Coenoses* **10**: 29–38.
- Fekete G. és Fekete Z. (1998): Patch-to patch distance: a new method to analyse community mosaics. – *Abstracta Botanica* **22**: 29–35.
- Fekete G., Virágh K., Aszalós R. és Orlóci L. (1998): Landscape and coenological differentiation in *Brachypodium pinnatum* grassland. – *Coenoses* **13**: 39–53.
- Fekete G., Kun A. és Molnár Zs. (1999): Chorológiai gradiensek a Duna-Tisza közti erdei flórában. – *Kitaibelia* **4**: 343–346.
- Felföldy L. (1943): Vegetációtanulmányok a tihanyi félsziget északi partvonalán. – *A Magyar Biol. Kut. Int. Munkái* **15**: 42–74.
- Ferenczy L. (1957): Növénytársulástani megfigyelések sportpályákon. – *Bot. Közlem.* **47**: 123–134.
- Glenn-Lewin, D. C. (1980): The individualistic nature of plant community development. – *Vegetatio* **43**: 141–146.
- Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. és Veblen, T.T. (szerk. 1992): *Plant succession: theory and prediction*. – Chapman and Hall, N.Y.
- Gray, A.J., Crawley, M.J. és Edwards, P.J. (1987): *Colonization, Succession and Stability*. – Blackwell, Sci. Publ., Oxford
- Greig-Smith, P. (1964): *Quantitative plant ecology*. – 2<sup>nd</sup>. ed. Butterworth, London.
- Greig-Smith, P. (1979): Pattern in vegetation: presidential address to the British Ecological Society. – *J. Ecol.* **67**: 755–779.
- Grime, J. P. (1979): *Plant strategies and vegetation processes*. – Wiley, Chichester

- Grime, J. P., Hodgson, J.G. és Hunt, R. (1988): *Comparative Plant Ecology: a functional approach to common British species*. – Unwin Hyman, London
- Halassy M. (2001): Possible role of the seed bank in the restoration of open sand grassland in old fields. – *Community Ecology* **2**: 101–108.
- Hardt, R.A. és Forman, R.T.T. (1989): Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. – *Ecology* **70**: 1252–1260.
- Harper, J.L. (1977): *Population biology of plants*. – Academic Press, N.Y., 892 pp.
- Házi J. (2000): Vegetációdinamikai vizsgálatok felhagyott szőlőkben. – *Acta Biol. Debrecina* 11/1 p: 67.
- Herben T., Krahulec, F., Hadincová, F. és Kovárová, M. (1993): Small-scale variability as a mechanism for large-scale stability in mountain grasslands. – *J. Veg. Sci.* **4**: 163–170.
- Horváth A. (2000): *A mezőföldi löszvegetáció termintázati szerveződése*. – Ph.D. Értekezés, Szeged.
- Horváth F. és Csontos P. (1992): Thirty-year-changes in some forest communities of Visegrádi Mts., Hungary. – In: Teller A. és mtsai. (szerk.): *Responses of forest communities to environmental changes*. – NY, pp: 481–488.
- Hortobágyi T. és Simon T. (szerk. 1981): *Növényföldrajz, társulástan és ökológia*. – Tankönyvkiadó, Budapest
- Juhász-Nagy P. (1967): On some 'characteristic area' of plant community stands. – Proc. Colloq. Inf. Theory, Bolyai Math. Soc., Debrecen pp. 269–282.
- Juhász-Nagy P. (1972): *Elemi preferenciális folyamatok információ-elméleti modellezése szünbotanikai objektumokon*. – Kandidátusi Értekezés, Budapest 152 pp.
- Juhász-Nagy P. (1976): Spatial dependence of plant populations. Part 1. Equivalence analysis (An outline of a new model). – *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **22**: 61–78.
- Juhász-Nagy P. (1980): *A cönológia koegzisztenciális szerkezeteinek modellezése*. – Doctoral Thesis, Budapest (Mscr).
- Juhász-Nagy P. (1993): Notes on compositional diversity. – *Hydrobiologia* **249**: 173–182.
- Juhász-Nagy P. és Podani J. (1983): Information theory methods for the study of spatial processes and succession. – *Vegetatio* **51**: 129–140.
- Katona É. és Tóthmérész B. (1985): Szubmontán erdők lágyszárú növényzetének változása tarvágás után. – *Bot. Közlem.* **72**: 17–25.
- Kárpáti I. (1985): Az ártéri szintek geomorfológiai- és vegetáció-szukcessziójának kapcsolata. – In: Fekete G. (szerk.): *A cönológiai szukcesszió kérdései*. – Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 73–82.
- Kerner, A.M. (1863): *Pflanzenleben der Donauländer*. – Innsbruck
- Knapp, A.K., Briggs, J.M., Hartnett, D.C. és Collins, D.L. (szerk. 1998): *Grassland dynamics. Long-term ecological research in tallgrass prairie*. – Oxford Univ. Press, N.Y.
- Kovács-Láng E. és Fekete, G. (1995): Miért kellene hosszú távú ökológiai kutatások? – *Magyar Tudomány* **102**: 377–392.
- Kovács-Láng E., Fekete G. és Molnár Zs. (1998): Mintázat, folyamat, skála: hosszú távú ökológiai kutatások a Kiskunságban. – In: Fekete G. (szerk.): *A közösségi ökológia frontonálai*. – Scientia Kiadó, Budapest, pp: 209–224.
- Kovács-Láng E., Molnár E., Kröel-Dulay Gy. és Barabás S. (szerk. 1999): *Long Term Ecological Research in the Kiskunság, Hungary*. – KISKUN LTER, MTA-ÖBKI. Vácrátót, Institute of Ecology and Botany, H.A.S. 64. pp.
- Kovács-Láng E., Kröel-Dulay Gy., Kertész M., Fekete G., Mika, J., Rédei T., Rajkai K., Hahn I. és Bartha S. (2000): Changes in the composition of sand grasslands along a climatic gradient in Hungary and implications for climate change. – *Phytocoenologia* **30**: 385–407.
- Körmöczy L. (1989): Short term structural changes in sandy grassland communities. – *Acta Bot. Hung.* **35**: 145–160.
- Körmöczy L. és Balogh A. (1990): The analysis of pattern change in a Hungarian sandy grassland. – In: Krahulec, F. Agnew, A.D.Q., Agnew, S. és Willems, J.H. (szerk.): *Spatial processes in plant communities*. – SPB Acad. Publ. Netherlands, pp: 49–58.
- Körmöczy L. (1994): *Tér-idő mintázatok és mintázatranszformációk homokpusztai gyep-társulásokban*. – Kandidátusi Értekezés Tézisei, Szeged
- Leps, J., Goldberg, D.E., Herben, T. és Palmer, M. (1999): Mechanistic explanations of community structure: Introduction. – *JVS* **10**: 147–150.
- Luken, J.O. (1990): *Directing ecological succession*. – Chapman & Hall, N.Y.
- Margalef, R. (1968): *Perspectives in ecological theory*. – Univ. Chicago Press, Chicago 112 pp.
- Margóczy K. (1995): Interspecific associations in different successional stages of the vegetation in a Hungarian sandy area. – *TISCIÁ* **29**: 19–26.
- Margóczy K. (1998): *Természetvédelmi biológia*. – JATE Press, Szeged
- Matus G. (1996): *Pionír szekunder szukcessziók elemzése kelet-magyarországi homok- és lösztalajok gyomközösségein*. – Kandidátusi Értekezés Tézisei, Debrecen.
- Máté S. (1994): *Másodlagos szukcesszió kialakulása nem művelt szántóföldön*. – Kutatási Jelentés, Pannon Agrártudományi Egyetem, Kaposvár.
- McClanahan, T. R. (1986): The effect of a seed source on primary succession in a forest ecosystem. – *Vegetatio* **65**: 175–178.
- Miles, J. (1979): *Vegetation Dynamics*. – Wiley, N.Y.
- Miles, J. (1987): Vegetation succession: past and present perceptions. – In: Gray, A.J., Crawley, M.J. és Edwards P.J. (szerk.): *Colonization, Succession, and Stability*. – Blackwell Sci. Publ. Oxford, pp: 1–30.
- Molnár Zs. (1996): Pitvarosi-puszták és környékük vegetáció- és tájtörténete a középkortól napjainkig. – *Natura Bekesiensis* **2**: 65–97.

- Molnár Zs. (1997a): Másodlagos löszpusztagyepek fejlődése dél-tiszántúli felhagyott szántókon I. Trendek és variációk. – *A Puszta* 1/14: 80–95.
- Molnár Zs. (1997b): Másodlagos löszpusztagyepek fejlődése dél-tiszántúli felhagyott szántókon II. A fajkészlet. – *Crisicum* 1: 84–99.
- Molnár Zs. és Botta-Dukát Z. (1998): Improved space-for-time substitution for hypothesis generation: secondary grasslands with documented site history in SE-Hungary. – *Phytocoenologia* 28: 1–29.
- Morschhauser T. (1990): *A Remete-szurdok flórája, vegetációjája és degradáltsági állapotainak felmérése*. – Egyetemi Szakdolgozat, ELTE, Budapest
- Morschhauser T. (1998): Application of isodegradational curves in nature conservation. – *Acta Bot. Hung.* 39: 393–405.
- Noble, I. R. és Slatyer, R.O. (1980): The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbance. – *Vegetatio* 43: 5–21.
- Oborny B. (1988): *Természetes társulások rezisztenciája idegen fajok ellen (az allelopátia szerepe)*. – Szakdolgozat, MTA ÖBKI, Vácraátót
- Oborny B. (1994): Growth rules in clonal plants and predictability of the environment: A simulation study. – *Journal of Ecology* 82: 341–351.
- Odum, E. P. (1969): The strategy of ecosystem development. – *Science* 164: 262–270.
- O'Neill, R. V., DeAngelis, D. L., Waide, J. B. és Allen, T.F.H. (1986): *A hierarchical concept of ecosystems*. – Princeton Univ. Press, Princeton.
- O'Neill, R.V., Johnston, A.R. és King, A.W. (1989): A hierarchical framework for the analysis of scale. – *Landscape Ecology* 3: 193–205.
- Osbornová, J., Kovářová, M., Lepš, J. és Prach, K. (szerk. 1990): *Succession in abandoned fields. Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia*. – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Pacala, S.W., Chanhm, C.D. és Silander, J.A. jr. (1993): Forest models defined by field measurements: 1. The design of a northeastern forest simulator. – *Can.J. For. Res.* 23: 1980–1988.
- Papp M. (1984): Secondary succession in a herbaceous vegetation after deforestation. – *Acta Bot. Hung.* 30: 139–154.
- Papp M. (1987): A six year study of a secondary succession after deforestation in North Hungary. – *Folia Geobot. et Phytotax.* 22: 405–413.
- Parrish, J. A. D. és Bazzaz, F. A. (1982): Responses of plants from three successional communities to a nutrient gradient. – *J. Ecol.* 70: 233–248.
- Peet, R. K. és Christensen, N. L. (1980): Succession: a population process – *Vegetatio* 43: 131–140.
- Peterson, D.L. és Parker V.T. (1998): *Ecological scale*. – Columbia Univ. Press, NY
- Pickett, S. T. A. (1982): Population patterns through twenty years of oldfield succession. – *Vegetatio* 49: 45–59.
- Pickett, S. T. A. és Thompson, J. N. (1978): Patch dynamics and design of nature reserves. – *Biological Conservation* 13: 27–37.
- Pickett, S. T. A. és White, P. S. (szerk. 1985): *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. – Acad. Press, New York.
- Pickett, S. T. A., Collins, S. L. és Armesto, J. J. (1987): Models, Mechanisms and Pathways of Succession. – *The Botanical Review* 53: 335–371.
- Pickett, S.T.A. és McDonnell, M.J. (1989): Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. – *Trends Ecol. Evol.* 4: 241–245
- Pickett, S.T.A., V.T. Parker és Fiedler, P. (1992): The new paradigm in ecology. Implications for conservation biology above the species level. – In: Fiedler, P. és Jain, S. (szerk.): *Conservation biology. The theory and practice of nature conservation, preservation, and management*. – Chapman and Hall, London, pp: 65–88.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L. és Bartha S. (2001): Implications from the Buell-Small Succession Study for vegetation restoration. – *Appl. Veg. Sci.* 4: 41–52.
- Podani J. (1982): *Spatial Processes in the Analysis of Vegetation*. – Ph. D. Thesis; Univ. of Western Ontario, London, 337 pp.
- Podani J., Czárán T. és Bartha S. (1993): Pattern, area and diversity: the importance of spatial scale in species assemblages. – *Abstr. Bot.* 17: 37–51.
- Polgár S. (1937): Új talaj befűvesedésének érdekes esete. – *Bot. Közlem.* 34: 15–26.
- Pound, R. és Clements, F.E. (1990): *The phytogeography of Nebraska*. 2<sup>nd</sup> ed. – Lincoln, Nebraska: Published by the Seminar
- Prach, K. (1986): Succession across an environmental gradient. – *Ecology (CSSR)* 5: 425–430.
- Prach, K., Pysek, P. és Smilauer, P. (1999): Prediction of vegetation succession in human-disturbed habitats using an expert system. – *Restoration Ecology* 7: 15–23.
- Prech N. (2000): *Felhagyott szőlők vegetációjának összehasonlító vizsgálata*. – Diplomadolgozat, ELTE, Budapest
- Précsényi I., Fekete G., Melkó E. és Molnár, E. (1977): Niche studies on some plant species of a grassland community III. Overlap investigations by cluster analysis. – *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 23: 367–374.
- Précsényi I., Fekete G., Molnár E., Melkó, E. és Virágh, K. (1979): Niche studies on some plant species of a grassland community V. The position of the species in the three-dimensional niche space. – *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 25: 131–138.

- Précseyi I., Fekete G., Molnár E., Melkó E. és Virágh K. (1980): Niche studies on some plant species of a grassland community VI. The problem of ecological specialism and generalism: new approaches. – *Acta Bot. Sci. Hung.* **22**: 321–354.
- Rapais R. (1925): *A növények társadalma. Bevezetés a növényzozológiába.* – Atheneum, Budapest.
- Remmert, H. (szerk. 1991): *The mosaic cycle concept of ecosystems.* – Springer Verlag, Berlin
- Ricklefs, R. E. (1987): Community diversity: Relative roles of local and regional processes. – *Science* **235**: 167–171.
- Risser, P.R. (szerk. 1991): *Long-term ecological research. An international perspective.* – SCOPE 47, John Wiley & Sons, NY
- Ruprecht E. (2000): A propagulum-limitáció szerepe a szukcesszióban. – *Acta Biol. Debrecina* **11/1** p: 298.
- Ruprecht E. (2002): Előzetes megfigyelések az Erdélyi-Mezőség felhagyott szántói táji léptékű vegetációdinamikájának főbb trendjeiről. – *Crisicum* (in press)
- Schneider, D.C. (1994): *Quantitative ecology. Spatial and temporal scaling.* – Academic Press, Inc., London
- Seregélyes, T. és S. Csomós Á. (1995a): A Sásdi-rétek (Káli-medence) botanikai értékei és élőhely- rekonstrukciója. – *Kanitzia* **3**: 33–50.
- Seregélyes T. és S. Csomós Á. (1995b). Hogyan készítsünk vegetációtérképeket? – *Tilia* **1**: 158–169.
- Shmida, A. és Ellner, S. (1984): Coexistence of plant species with similar niches. – *Vegetatio* **58**: 29–55.
- Shugart, H. H. (1984): *A theory of forest dynamics: The ecological implications of forest succession models.* – Springer-Verlag, New York
- Silvertown J., S. Holtier, J. Johnson és Dale, P. (1992): Cellular automaton models of interspecific competition for space – the effect of pattern on process. – *J. of Ecology* **80**: 527–534.
- Sindelar, B.W. és Planterberg, P.L. (1978): *Establishment, succession and stability of vegetation on surface mined in eastern Montana.* – Annual Progress Report, Montana Agr. Exp. Stn.
- Standovár T. és Primack, R. (2001): *A természetvédelmi biológia alapjai.* – Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest
- Szabó R. (2001): *Restaurációs kísérletek nyílt homokpusztagyep másodlagos szukcessójának felgyorsítására.* – Szakdolgozat, ELTE, Budapest
- Szollát Gy. és Bartha S. (1991): Pattern analyses of dolomite grassland communities using information theory models. – *Abstr. Bot.* **15**: 47–60.
- Tamás J. (2001): *Tűz utáni szukcesszió vizsgálata feketeefenyvesekben.* – PhD. Értekezés Tézisei, ELTE, Budapest
- Tilman, D. (1988): *Plant strategies and the structure and dynamics of plant communities.* – Princeton Univ. Press, Princeton.
- Tilman, D. (1990): Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. – *Oikos* **58**: 3–15.
- Tímár L. (1950a): A Marosmeder növényzete. – *Annales Biol. Univ. Szegediensis* **1**: 117–136.
- Tímár L. (1950b): A Tiszameder növényzete Szolnok és Szeged között. – *Annales Biol. Univ. Debr.* **1**: 72–145.
- Tímár L. (1957): Zonációtanulmányok szikes vizek partján. – *Bot. Közlem.* **47**: 157–163.
- Tóthmérész B. (1987): *Niche-elméleti modellek és szekunder szukcessziós folyamatok.* – Kandidátusi Értekezés Tézisei, KLTE, Növénytan és Ökológiai Tanszék, Debrecen
- Tóthmérész B. (1989): Szekunder szukcessziós folyamatok elemzése cluster-analízissel. – *Bot. Közlem.* **76**: 35–49.
- Tóthmérész B. (1994): *Diverzitási rendezések és térsorozatok.* – Doktori értekezés Tézisei, Debrecen.
- Tóthmérész B. és Erdei Zs. (1992): The effect of dominance in information theory characteristics of plant communities. – *Abstr. Bot.* **16**: 43–47.
- Török K., Szili-Kovács T., Halassy M., Tóth T., Hayek Zs., Paschke, M.W. és Wardell, L.J. (2000): Immobilization of soil nitrogen as a possible method for the restoration of sandy grassland. – *Applied Vegetation Science* **3**: 7–14.
- Ubrizsy G. (1949): Magyarország ruderális gymmnövényzövetkezetei tekintettel a mezőgazdasági vonatkozásokra. I. Általános rész. – *Mezőgazd. Tud. Közlem.* **1**: 87–123.
- Ubrizsy G. (1955): Magyarország ruderális gymmnövénytársulásai II. Ökológiai és szukcesszió-tanulmányok. – *Növénytermelés* **4**: 109–126.
- Ubrizsy G. (1958): Cönológiai vizsgálatok ugarterületeken. – *Bot. Közlem.* **47**: 343–347.
- Ujvárosi M. (1940): Növényzozológiai tanulmányok a Tisza-mentén. – *Tisia* **4**: 30–42.
- van der Maarel, E. (1996): Pattern and process in the plant community: Fifty years after A.S. Watt. – *J. Veg. Sci.* **7**: 19–28.
- van der Maarel, E. és Sykes, M.T. (1993): Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. – *J. Veg. Sci.* **4**: 179–188.
- Virágh K. (1986): The effect of herbicides on vegetation dynamics: a multivariate study. – *Abstracta Bot.* **10**: 317–340.
- Virágh K. (1987): The effect of herbicides on vegetation dynamics. A 5 year study of temporal variation of species composition in permanent grassland plots. – *Folia Geobot. Phytotax., Praha* **22**: 385–405.
- Virágh K. (1989a): The effect of selective herbicides on temporal population patterns in an old perennial grassland community. – *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **35**: 127–143.
- Virágh K. (1989b): The effect of selective herbicides on structural changes of an old perennial grassland community; An experimental approach to the study of community stability: resilience and resistance. – *Acta Bot. Hung.* **35**: 99–125.
- Virágh K. (1991): *Disztribúciót követő vegetációdinamizmus egy sztyepteársulásban.* – Kandidátusi Értekezés Tézisei, Vácrátót.
- Virágh K. (2000): Vegetációdinamika és szukcessziókutatás az utóbbi 15 évben. – In: Virágh K. és Kun A. (szerk.): Vegetáció és dinamizmus. – MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, pp. 53–77.
- Virágh K. és Fekete, G. (1984): Degradation stages in a xeroseries: composition, similarity, grouping, coordination. – *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **30**: 427–459.

- Virágh K. és Gerencsér L. (1988): Seed bank in the soil and its role during secondary succession induced by some herbicides in a perennial grassland community. – *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **34**: 77–121.
- Virágh K., Bartha S., Fekete G., Molnár E. és Zólyomi B. (1994): The Pannonian loess steppe. – Összefoglaló tanulmány. Vácraót, 54 pp.
- Virágh K., Horváth F. és Bokros, Sz. (1995): Modelling the regeneration dynamics of a Hungarian loess steppe community. – In: Demeter A. és Peregovits L. (szerk.): „*Ecological processes: Current status and Perspectives*”, Abstracts of EURECO'95, 7th European Ecological Congress. – Budapest, August 20-25, 1995., Hungary, 214 pp.
- Virágh K. és Bartha S. (1996): The effect of current dynamical state of a loess steppe community on its responses to disturbances. – *Tiscia* **30**: 3–13.
- Virágh K. és Bartha S. (2000): Finomléptékű fajcserek téridő mintázata egy szukcessziós gradiens mentén. – V. Magyar Ökol. Kongr. Debrecen, 2000. 25-27. – *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.* **11/1**, 137 p.
- Walker, L. R. és Chapin, F. S. (1987): Interaction among processes controlling successional change. – *Oikos* **50**: 131–135.
- Watt, A. S. (1947): Pattern and process in the plant community. – *J. Ecol.* **35**: 1–22.
- White, P. S. (1979): Pattern, process and natural disturbance in vegetation. – *Bot. Rev.* **45**: 229–299.
- Wiens, J. A. (1989): Spatial scaling in ecology. – *Functional Ecology* **3**: 385–397.
- Wiens, J.A., Crawford, C.S. és Gosz, J.R. (1985): Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. – *Oikos* **45**: 421–427.
- Willems, J. (1990): Calcareous grasslands in continental Europe. – In: Hillier, S.H., Walton, D.W.H. és Wells, D.A. (szerk.): *Calcareous grasslands – ecology and management*. – Bluntisham Books, Bluntisham, Huntingdon, pp. 3–10.
- Wu, J. és Loucks O. (1995): From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. – *Quarterly Review of Biology* **70**: 439–466.
- Zobel, M. (1997): The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence. – *TREE* **12**: 266–269.
- Zólyomi B. (1964): New method for ecological comparison of vegetational units and of habitats. – *Acta Biologica* **14**: 333–338.
- Zólyomi B. és Fekete G. (1994) The Pannonian loess steppe: differentiation in space and time. – *Abstracta Botanica* **18**: 29–41.