

A vegetáció viselkedésökológiájáról (avagy milyen hosszú is legyen egy hosszú távú ökológiai vizsgálat)

BARTHA SÁNDOR

MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézet, 2163 Vácrátót, Alkotmány u. 2-4.

E-mail: sanyi@botanika.hu

Összefoglaló

A VEGETÁCIÓ A KÖRNYEZET VÁLTOZÁSAIRA (a legtöbb esetben) belső szerkezetének az átrendeződésével válaszol. Viselkedését (adaptív válaszait) a szerkezeti változások ismeretében tudjuk megfelelően értékelni, ill. erre alapozottan tervezhetők a természetvédelmi vagy restaurációs célú kezelések. A szerkezetváltozások időbeli követése (monitorozása) többféle módszer párhuzamos használatát kívánja (pl. megismételt térképezést, állandó kvadrátos felvételezést, megismételt mintázati felvételezést állandósított lineákkal). Az állapotváltozásokat jelsorozatokként, a cönológiai állapotjellemzők terében értelmezett trajektóriumokként vagy vegetációs földdinamikai folyamgráfok formájában ábrázolhatjuk, ill. elemezhetjük. A viselkedésökológiai szemlélet előnye, hogy a mintázatokról a folyamatokra tevődik át a hangsúly, ezáltal lehetővé válik a környezet-tolerancia viszony dinamikusabb (a vezérlési és szabályozási relációkra is kiterjedő) vizsgálata és értelmezése.

Kulcsszavak: dinamikus természetesség, földdinamika, folyamgráfok, kibernetikai gép, önszerveződő rendszerek, vegetációtérképezés

Viselkedik-e a vegetáció?

A viselkedésökológia fiatal tudományterülete jól megalapozott, sikeres tudományágként beépült a szünbiológiába, hazánkban is virágkorát éli (Barta *et al.* 2002). Ugyanakkor a viselkedésökológiai vizsgálatok köre viszonylag még szűk, csak bizonyos élőlénycsoportokra (pl. rovarok, halak, madarak) korlátozódik. Bár a növényegyedek (klonális modulok) viselkedésökológiájának perspektíváiról született egy kitűnő írás (Oborny 2002), a vegetációnak, mint egyedszint feletti szerveződési formának az ilyen irányú vizsgálatával még nem foglalkoztak.

Pedig a viselkedés jelensége a vegetációtanban sem kerülhető meg. A fogalmat önkéntelenül is használjuk, amikor például arról a jelenségről beszélünk, hogy az aszályra

a homokpusztagyepék típusai eltérően válaszolnak. Egy másik példa lehet az a megfigyelés, hogy a legelés felhagyását követően egyes löszszippeprét típusok hamar becserjésednek, míg mások meglepően sokáig ellenállnak. De a vegetáció viselkedéséről szóló tapasztalat az is, hogy egyes amerikai mezofil gyepekben a túllegeltetés hatására felszaporodó egyévesek visszaszoríthatók a gyepék gyakori égetésével. A példákat sorolhatnánk. Belátható, hogy a vegetációtani munka gyakorlatában széles körben használjuk a viselkedés fogalmát. Egy fogalom laza, intuitív, felületes használata azonban nem keverendő össze a diszciplináris (fegyelmezett) keretekben végzett kutatással, amelyet világos definíciók és célkitűzések, egységes szemlélet, és az ehhez kapcsolódó módszertan (ill. módszerelmélet) jellemez (Juhász-Nagy 1986). Kérdésünk tehát, hogy vizsgálható-e tudományos igénnyel, rendszerességgel és alapossággal a vegetáció viselkedése és az ezirányú vizsgálatok hogyan viszonyulnak a jelenlegi (egyedszintű) viselkedésökológiához.

A komplex rendszerekben megvalósuló vezérlés és szabályozás leírására született kibernetikában (Ashby 1972, Wiener 1961) általános értelemben a rendszer időbeli állapotainak sorozata jelenti a viselkedést. Az etológia az élőlények adaptációját megvalósító mozgások sorozatait tanulmányozza. Az utóbbi esetben hangsúlyozandó, hogy a vizsgálatok elemi egységei maguk is igen összetett, a szervezet szintjén megjelenő mozgásmintázatok. Azaz a szervezet egy makromolekulája térszerkezetének a változása vagy egy egyedi mozdulat nem tárgya az etológiának (Csányi 2002, Lorenz 2001). A vegetáció állapotainak időbeli sorozatai kapcsán szintén beszélhetünk viselkedésről. Itt is összetett mintázati állapotok a vizsgálatok egységei, és a leglényegesebb kérdések itt is az adaptációra vonatkoznak. Az etológiában, a behaviorizmussal szemben, a természetben végzett rendszeres megfigyeléseken és az összehasonlító jellegesen van a hangsúly. Ez a célkitűzés látszólag jól illeszkedik a vegetációtan hagyományaihoz. Alapvető eltérés azonban, hogy a jelenlegi vegetációtani evidenciáink többsége nem időbeli megfigyeléseken, hanem pillanatfelvételeken, terepbejáráson, egyszeri felmérésen alapul. Amit a szukcesszióról, társulás-evolúcióról, vegetációtörténeetről „tudunk”, az erősen spekulatív, mert forrása nem az időbeli jelenségről gyűjtött közvetlen mérési adat, hanem rekonstrukció. Módszereink sem „viselkedés-orientáltak”. A „független” mintákat feltételező és a mintaelemek közötti statisztikai összefüggéseket vizsgáló modellek (pl. egy sokváltozós regresszió vagy egy klasszifikáció) nem viselkedések, hanem mintázatok leírására születtek. Lényeges, hogy a viselkedés leírásához és megértéséhez időbeli vizsgálatokra van szükség. Kérdéseink: mit csinál, hogyan válaszol, hogyan, mivé változik? – feltételezik a „folytonos” (elegendően gyakori) és elegendően hosszú ideig tartó megfigyeléseket. Csak a valóban megtörténő állapotátmenetek sorozatai lehetnek a viselkedésökológia tárgyai. A spekulatív úton kialakított összefüggések, és a tőrből az időbeliségre való következtetés (Csecserits & Rédei 2001) legfeljebb a munka kiindulópontja lehet (Csecserits *et al.* 2007).

A témakör nem új. A vegetációs viselkedésökológiai kutatások programját meghirdető közlemény „Pattern and process in the plant community” (Watt 1947) több

mint 60 éve jelent meg. Az ökológia történetének egyik nagy ellentmondása, hogy miközben ez az írás a legtöbbet idézett ökológiai közlemények egyike lett, a benne meghirdetett program (legalábbis érdemben) mindmáig nem valósult meg. (Hasonlítsuk csak össze gondolatban az etológia – szintén fiatal – tudományágának bámulatra méltó evidenciakincsét a vegetációtanban jelenleg fellelhető folyamat-regisztrátumok ijesztően kicsi számával és az adatok gyér feldolgozottságával.)

A hosszú távú ökológiai kutatások (LTER) amerikai programja a túl lokális, túl rövid, a valóságból kiszakított, ezáltal túlzottan redukcionista vizsgálatok meghaladásának az igényével született (Franklin *et al.* 1990, Knapp *et al.* 1998, Kovácsné-Láng & Fekete 1995, Magnuson 1990). Abból a felismerésből tehát, hogy az ökológiai rendszerek (mint speciális szerveződési szint) viselkedését összehasonlító módon, természetes körülmények között és főleg természetes léptékeknél (ahol a viselkedés egyáltalán kibontakozhat, felismerhetővé válhat) lehet csak megérteni. A program keletkezése, motivációja és szemlélete sokban hasonlít ahhoz, ahogyan az etológia igyekezett meghaladni a behaviorizmust. Az USA LTER igazi jelentősége, hogy ezeknek a kutatásoknak megteremtette a szellemi, módszertani, intézményi és infrastrukturális feltételeit. A hazai LTER sikeresen megvalósította a releváns térbeli dimenziók irányába való terjeszkedést (Rédei *et al.* 2008). Az időbeli jelenségek kutatásában azonban az 1980-as évekhez viszonyítva sem történt érdemi előrelépés.

A vegetációs viselkedés vizsgálatának módszerei

Az állatokkal foglalkozó viselkedésökológia vizsgálati objektuma az egyed, fő kérdése pedig az, hogy adott környezetben milyen viselkedés mellett maximális az egyedi szaporodási siker (Barta *et al.* 2002). Bár a témakör elnevezése viselkedésökológia, a kérdés inkább az evolúcióbiológia és nem az ökológia tárgykörébe tartozik. A diffúz (részben diszkrét, részben folytonos), hierarchikusan szerveződő vegetáció esetében ugyanakkor probléma, hogy mit és milyen értelemben tekinthetünk evolúciós egységnek, egyáltalán mi lehet a vizsgálatok objektuma. A probléma kevésbé zavaró, ha az ökológia tárgykörén belül maradunk, és az egzisztenciális és koegzisztenciális szerkezetek leírása és értelmezése kapcsán (vö. Juhász-Nagy 1986) beszélünk viselkedésről. Amennyiben valamilyen filozófiai érvelés alapján kizárnánk a vegetációt a viselkedésökológia tárgyköréből, azzal lemondanánk az egyedszint feletti adaptáció, működés, funkció vizsgálatáról. A gyakorlati igények miatt azonban ezek a kérdések nem kerülhetők meg.

A szomszédos egyedek funkcionális válaszainak összehangolódása (Fóti *et al.* 2007), az állományoknak az egyedek viselkedéséből le nem vezethető funkcionális sajátosságai (Tuba *et al.* 1998), a vegetáció spontán térbeli önszerveződése (Bartha 1993, Kauffman 1993), a kialakuló hierarchikus szerkezetek (Biró 2006, Kovács-Láng *et al.* 1998, Wu & Loucks 1995) mérhető, dokumentált tények. Az egyedszint feletti szerveződési formák – a környezetét (jelenlegi kultúránkban) egyedként megélt és egyéni sikeré-

nek maximálására törekvő ember számára – nehezen felfoghatóak. Különösen nehéz az éppen átszerveződő (lebomló vagy regenerálódó, átalakuló) növényzet jellemzése. A feladatnak persze létezik (több évtizede kidolgozott) megoldása (Juhász-Nagy 1972, 1980). Ha a vegetáció állapotát a Juhász-Nagy féle cönológiai állapotjellemzőkkel írjuk le, a viselkedést a cönológiai állapotjellemzők terében értelmezett trajektóriumok jelenítik meg. Ezzel az operatív (a terepi mintavételtől az analízis összes lehetséges részletére kiterjedően kidolgozott) módszerrel a legnehezebb átmeneti esetek is kezelhetők és a legfinomabb változások is kimérhetőek (Bartha *et al.* 1998).

Ahhoz azonban, hogy viselkedéscönológiai törvényszerűségekről egyáltalán beszélhessünk, előbb összehasonlítható mérési adatokra, azaz valódi időbeli jelenségeket (folyamatokat) reprezentáló terepi adatok tömegére van szükség. Egyszerűbb, kevesebb terepi munkát igénylő – de kevésbé pontos, kevésbé elegáns, és csak félig kvantitatív – megoldás a megismételt vegetációtérképeken alapuló módszer (pl. Bartha 1993, Bartha *et al.* 2008, Horváth & Csontos 1992, Scanlan 1994, Somodi *et al.* 2004). Az idősorba rendezett térképekből meghatározhatók a vegetációs egységek között megvalósuló átmenetek, azok gyakoriságai, ill. elkészíthető a rendszer működését modellező vegetációdinamikai folyamgráf (Mayeda 1976). A térképezésen alapuló módszer előnye a (viszonylagos) gyorsaság és egyszerűség, hátránya a vegetációtérképezés szubjektív hibákkal terhes jellege (Bagi 1997). Mivel nem hagyományos szüntaxonokat, hanem azoknál finomabb felbontásban állományon belüli vegetációfoltokat térképezünk, a foltok lehatárolásából és az átmenetek téves besorolásából adódó hiba igen nagy lehet. De a legnagyobb nehézség az, hogy úgy kell döntéseket hozni, egyszerűsíteni, összevonni, hogy nem látható át az egész mintázat, nem láthatunk a jövőbe. Nem tudható, hogy később milyen (éppen elhanyagolt) részlet válik majd fontossá. A nehézségek ellenére ez a módszer terepen jól alkalmazható, és előnye, hogy a gyakorlati szakemberek számára is érthető, szemléletes eredményekkel jár. A módszer pontossága növelhető, ha a térképezést állandó kvadrátos cönológiai felvételezés egészíti ki (pl. Bartha 1993, Somodi *et al.* 2004). Egy konkrét helyen a megfigyelt átalakulások sorozata egy „vegetációs szöveggként” is felfogható, amelynek kereshetők a „nyelvtani” szabályai. A témakörben Mike Dale dolgozott ki módszereket (Dale & Barson 1989). Történeti térképek sorozatai alapján Biró Mariann vizsgált ilyen jelsorozatokat (Biró 2006) és talált (sok száz jelsorozat alapján) jellegzetes élőhely átalakulási sorozatokat (habitat sorstörténet típusokat). Ha szabályosan (például rácsban) elrendezett állandó kvadrátokban készül hosszú időtávú felvételezés, akkor a foltdinamikáról ún. téridőtérkép is rajzolható (Hogeweg *et al.* 1985, Pickett *et al.* 2001). A téridőtérképből egyszerűbb önszerveződési jellemzők (például térbeli és időbeli autokorrelációk) is számolhatók.

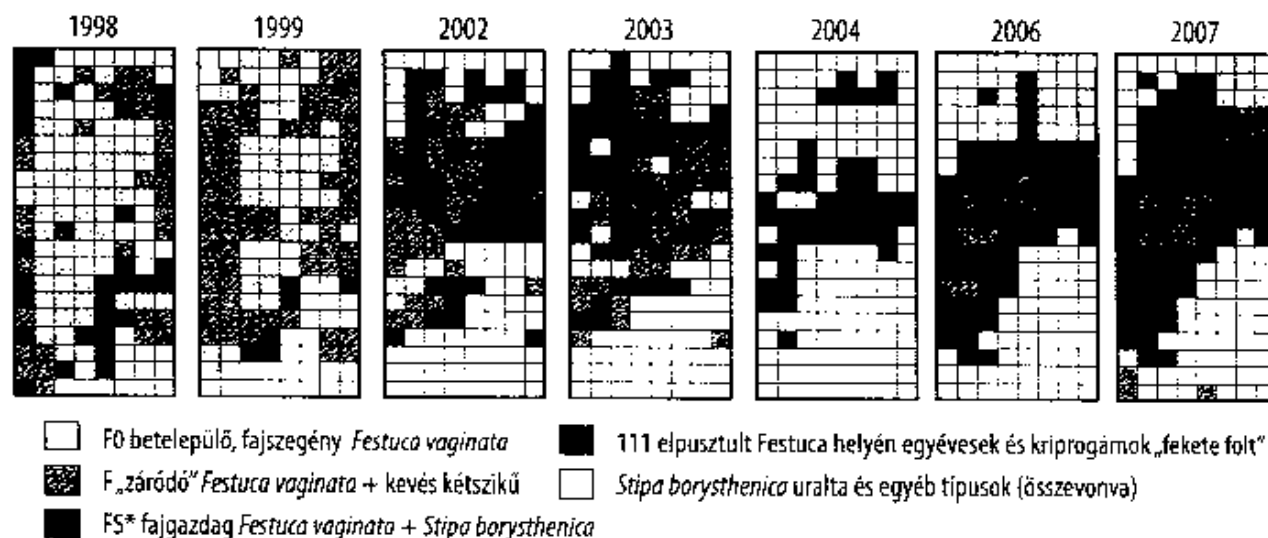
A vegetációtérképezésen és a Juhász-Nagy Pál (JNP) féle módszereken alapuló viselkedésvizsgálatok között lényeges különbség van. A térképezésnél rögtön terepen, „ránézésre” definiáljuk a növényzeti foltokat, míg JNP módszereit alkalmazva csak utólag, a mintában talált összes fajkombináció sokféle elemzése alapján. A térképezéssel általában alulbecsüljük a szerkezeti sokféleséget (általában 20-30 folttypust kü-

lönítünk el). A JNP függvények alkalmazásánál nem vesszük figyelembe, hogy egyes fajkombinációk funkcionálisan ekvivalensek lehetnek, ezért a szerkezeti sokféleséget gyakran túlbecsüljük (sok száz, sok ezer folttal dolgozunk). A fenti mintavételi, becslési kérdések azonban csak akkor válaszolhatók meg, ha a szerkezeti jellemzők jelsozozatai mellett valamilyen (pl. stabilitási vagy szűnfiziológiai) funkcionális jellemzőt is vizsgálunk (azaz a viselkedéshez adaptív funkciót rendelünk).

Az alábbiakban mindkét megközelítésre, a megismételt vegetációtérképezésen és a cönológiai állapotjellemzők időbeli változásain alapuló (és a funkcionalitással is összekötött) viselkedésvizsgálatra is láthatunk majd példát.

A vegetáció viselkedésökológiája homokpusztagyepekben

Az évelő nyílt homokpusztagyep ideális objektum a viselkedésökológiai vizsgálatok szempontjából. Kevés fajból áll, foltos, mozaikos megjelenésű, kontrasztos típusokkal, szervezettségében jelentős eltérésekkel (Fekete *et al.* 1988, Gosz *et al.* 2000, Kovács-Láng *et al.* 2000, 2002, 2008). Fekete Gábor ismerte fel a rokonságot más, szélsőséges környezeti feltételekkel jellemezhető élőhelyek (pl. a félsivatagok vagy a tundra) és a *Festucetum vaginatae* társulás dinamikája között (Fekete 1985, 1992). Ezekben az esetekben a vegetáció dinamikáját egy-egy domináns, ún. vezérfaj irányítja, amelynek populációs viselkedése, ún. regenerációs ciklusa meghatározó a közösségre (Fekete 1985, Kovács-Láng *et al.* 1998, Watt 1947).

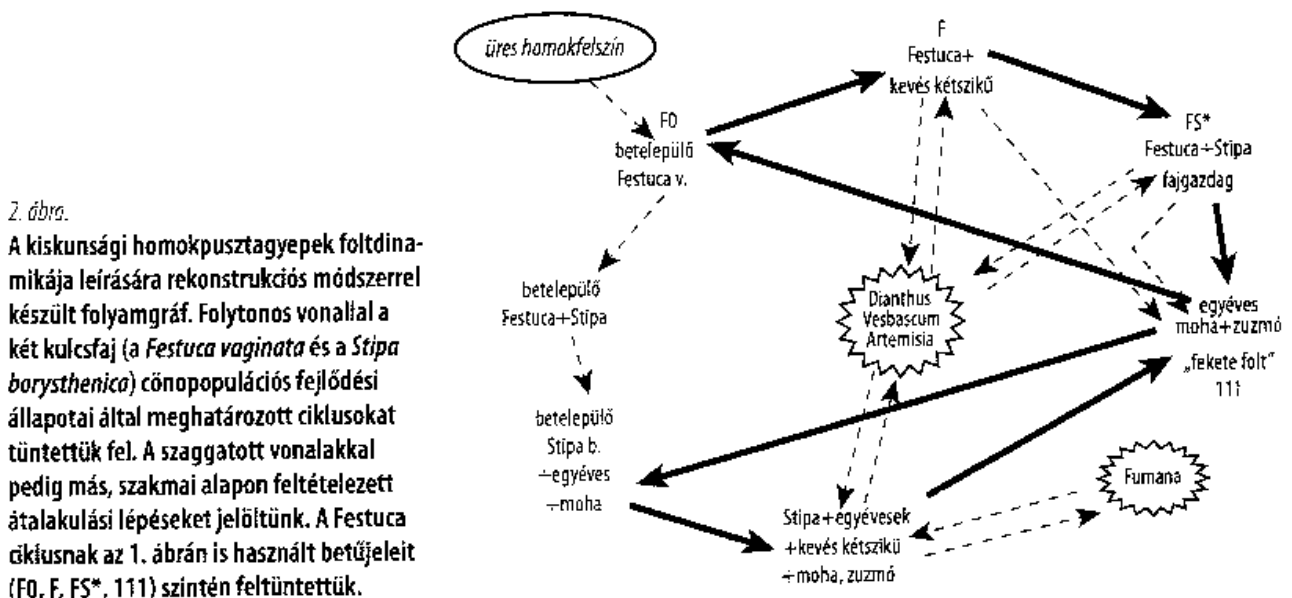


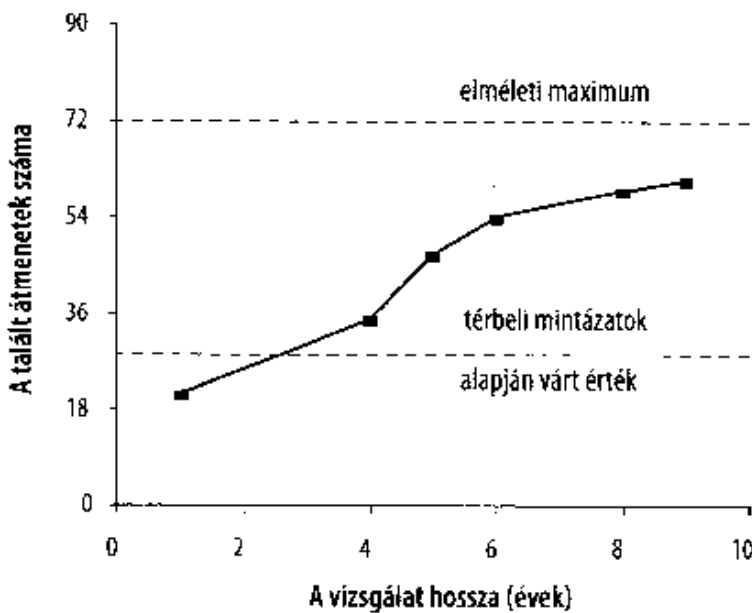
1. ábra A *Festuca vaginata* regenerációs ciklusán alapuló cönológiai állapotok (fázisok) téridődinamikája 40×100 m-es terület megismételt térképezésével rögzítve a fülöpházi homokbuckásban. Egy cella 5×5 m. Azért, hogy a *Festuca* regenerációs foltdinamikáját kiemeljük, ill. jobban láthatóvá tegyük, a többi vegetációs folttypust az ábrán egyetlen kategóriába (ld. *Stipa borysthenea* uralta típus és egyéb típusok) vontuk össze.

A *Festuca vaginata* cönopulációja (vö. Rabotnov 1985, Symonides 1985) a homoki szukcesszió fázisaiban jellegzetes átalakulásokon megy át, eközben változik a társulás többi fajához való viszonya is. Hangsúlyozandó, hogy nem csak a cönológiai állapot-

jellemzőkben (pl. a térbeli asszociáltságokban vagy a fajkombinációk diverzitásában) mutatkoznak meg a különbségek (Ruprecht *et al.* 2007), hanem funkcionális ökológiai sajátosságokban is (Fekete *et al.* 1988).

A továbbiakban bemutatott vizsgálatunk a fülöpházi LTER mintaterület (Kovács-Láng *et al.* 1999, 2008) közepén lévő „fehérhegyen” készült, amely a vizsgálatok kezdete előtt 25 évvel (légifotók tanúsága alapján) még szabad homokfelszíneket tartalmazott. E terület vegetációjának időbeli változásait egy 40×100 m kiterjedésű, 5×5 m felbontású állandósított rácsban 1998 óta térképezzük (Bartha *et al.* 2008). A *Festuca vaginata* (a továbbiakban röviden *Festuca*) regenerációs ciklusának fázisai szabad szemmel is jól felismerhetők. Az első, ún. megtelepedési fázist (F0) egymástól viszonylag távol, elszórtan álló, óriás, bőven virágzó *Festuca* tövek jellemzik, nagy maghozammal (Fekete *et al.* 1988). A vegetációfolt évelő fajokban szegény. A következő, záródó fázisban (F) a maghozam csökken, és a sűrűn álló, „zsombékos” *Festuca* állományban már néhány más évelő faj is felismerhető. A kifejlett, érett fázisban a vezérfaj egyedei kisebbek, lazán állnak, sok más fajjal keverednek. Gyakori eset, hogy az érett fázisban a *Festuca* mellett a *Stipa borysthénica* (a továbbiakban röviden *Stipa*) egyedei is jelen vannak (FS*). Jellegzetes (és erre a félsivatagi társulás-szerveződési formára jellemző), hogy a vezérfaj egyedei bizonyos hatásokra szinkron, tömegesen elpusztulnak és helyükön egyévesek és kriptogámok uralta folt jelenik meg (111). A megismételt térképek sorozatán látható (1. ábra), hogy a *Festuca vaginata*, mint vezérfaj regenerációs ciklusának különböző fázisai egyszerre is jelen lehetnek, és hosszabb időtávon a fázisok alkotta foltok elmozdulnak. Átrendeződéseik, a *Festuca vaginata* regenerációs fázisai és az erre épülő vegetációs állományfolt dinamikák jól térképezhetők. Különösen nagyok voltak a változások a 2003-as aszályt követően. Az első térképen (1998-ban) még meglepően sokat találtunk a betelepülő (F0) állapotból. 2007-ben viszont a fajgazdag FS* állapot került túlsúlyba. Az aszályt követően az elpusztult *Festuca* egyedek helyén egyévesekből és kriptogámokból álló (a kiszáradó kriptogámok, főként a *Syntrichia ruralis* színe miatt „fekete folt”-nak elnevezett) fázis vált tömegessé.





3. ábra. A rekonstrukciós módszerrel készült folyamgráf hitelességének tesztelése időbeli vizsgálattal. A térbeli mintázatok alapján rajzolt gráf (2. ábra) éleinek a számához és az élek lehetséges maximális számához viszonyítjuk az évek során a terepen megfigyelt átalakulások számát.

ábrán az újratérképezés vizsgálatunk során talált, tehát a közvetlen megfigyelés által bebizonyított, vegetációs folttypus-átmenetek számának alakulását láthatjuk az idő függvényében. Megfigyelhetjük, hogy a talált átmenetek száma a térből az időbeliségre való következtetés alapján várt értéket már a vizsgálatok 4. évében meghaladta, tíz év után pedig már kétszer annyi átmenetet detektáltunk. Feltűnően sok tehát a meglepő, a váratlan irányban megvalósult átalakulás (vö. Bartha *et al.* 2008). A kibernetikai terminológia szerint a szukcessziós gráf egy kibernetikai gép, ami leírja a vegetáció válaszát a külső környezet változásaira. Példánkban elsősorban a csapadék mennyiségének éves, ill. évszaksos variációja az, ami a kibernetikai gép „bemeneteit” jelenti, míg a „kimenetek” a vegetációs átalakulásokat leíró jelsorozatok („vegetációs szövegek”). Az adott térképi pozícióban talált folttypusokat időben sorba rendezve jutunk az állományfolt léptékű vegetációs viselkedést leíró jelsorozatokhoz. Néhány kiragadott példát az 1. táblázatban mutatunk be. Az első két jelsorozat a *Festuca vaginata* regenerációs ciklusának részleteit mutatja, míg a második kettő a *Stipa borysthena*

Példák elméletileg várt sorozatokra

- | | | |
|----|----------|--|
| 1. | 122 3333 | A <i>Festuca</i> regenerációs ciklusa |
| 2. | 112 3922 | A <i>Festuca</i> regenerációs ciklusa |
| 3. | 554 4445 | A <i>Stipa</i> regenerációs ciklusa |
| 4. | 559 5455 | A <i>Stipa</i> regenerációs ciklusa |
| 5. | 135 4444 | <i>Festuca</i> ciklus -> <i>Stipa</i> ciklus |
| 6. | 123 5445 | <i>Festuca</i> ciklus -> <i>Stipa</i> ciklus |
| 7. | 745 5533 | <i>Stipa</i> ciklus -> <i>Festuca</i> ciklus |

* Megjegyzés: az utóbbi, az ún. nemvárt sorozatból volt a legutóbbi.

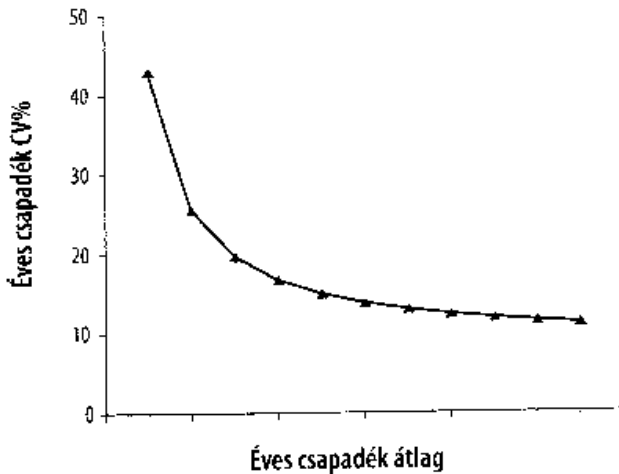
1. táblázat: Példák cönológiai állapotátmenetek időbeli sorozataira

- 1 = F0 betelepülő fajszegény *Festuca*; 2 = F záródó *Festuca* + kevés kétszikő; 3 = FS* fajgazdag érett, kifejlett fázis;
 4 = S0 betelepülő fajszegény *Stipa*; 5 = S* éret, kifejlett *Stipa* fázis;
 7 = SOFO együtt betelepülő *Stipa*+*Festuca*;
 9 = 111 egyévesek – kriptogámok

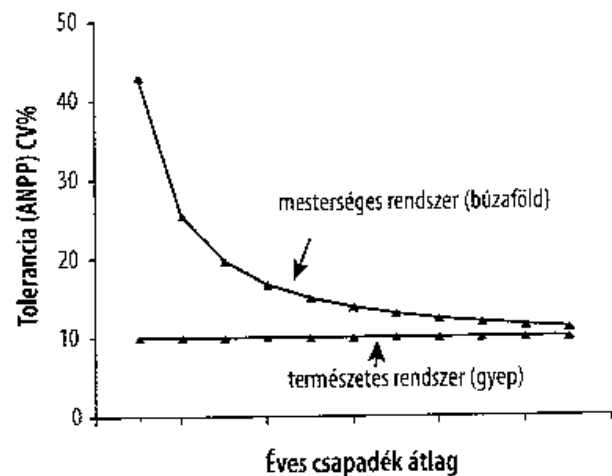
regenerációs ciklusát. A jelsorozatok egyben arról is informálnak, hogy mennyi ideig marad fenn egy-egy állapot a továbbalakulás előtt. Az 5. és 6. jelsorozat példa a két faj regenerációs ciklusai közötti csatolásra: a megfigyelt állományfoltok a *Festuca* ciklusból az aszály hatására átváltak a *Stipa* ciklusba. De bőven akad példa meglepetésre is. A 7. jelsorozat a *Stipa* ciklus szukcessziós állapotait járja végig, majd ennek fajgazdag „kifejlett, érett” állapotába váratlanul a *Festuca vaginata* telepedik be. Gyanítható, hogy az elmúlt 35 évben a nyílt homokfelszínen kezdődő szukcesszió nem lineáris módon zajlott. Valószínű, hogy a növényzetnek az aszályokat követő pusztulása többször megismétlődött és a dinamikát erős fluktuáció jellemezte.

Funkcionális aspektusok: variabilitás, reziliencia, homeosztázis

A vegetáció állományfolt-léptékű funkcionális ökológiai sajátosságai a mindenkori cönológiai szerkezet függvényei (Csillag *et al.* 2001, Fóti *et al.* 2005, 2007, Kertész *et al.* 2001, Kovács-Láng 1974, 1975, Kovács-Láng *et al.* 1995, Tuba *et al.* 1998). A globális változások egyik első, gyakran lokálisan nehezen azonosítható következménye az anyag- és energiaforgalom mérlegének az eltolódása, amely táji léptékben, mint az ökológiai szolgáltatások sérülése (pl. elsivatagosodás) jelentkezik (Schlesinger *et al.* 1990, Vida 2001). Az antropogén globális változások helyi következményeként a Kiskunságban az



4. ábra Egy környezeti tényező (pl. az éves csapadék) átlaga és időbeli variációja közötti általános összefüggés (MacMahon 1981 nyomán). Az összehasonlíthatóság kedvéért a variációt a variációs koefficienciával (CV%) fejeztük ki.

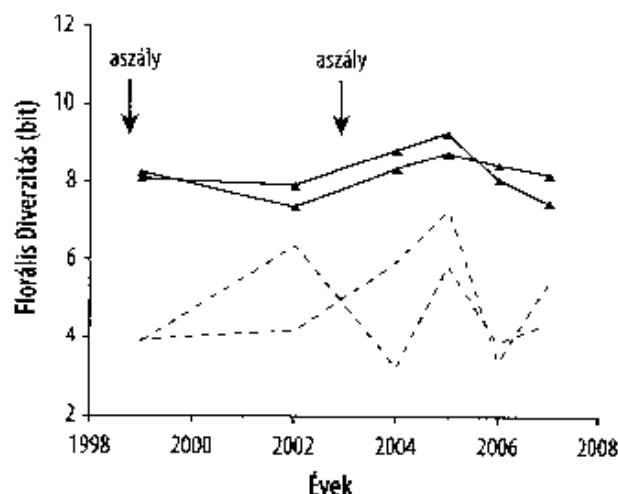


5. ábra Egy környezeti tényező (pl. az éves csapadék) átlaga és a vegetáció teljesítményének (pl. az éves nettó primer produkciónak, ANPP) az időbeli variációja közötti általános összefüggés (Veron 2002 nyomán).

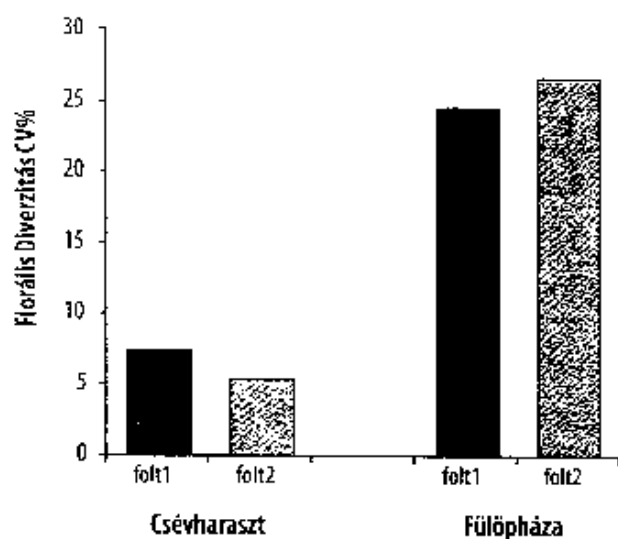
ariditás növekedésével (és ezzel együtt a meleg, száraz időszakok, ill. a környezeti szélsőségek erősödésével) kell számolnunk (Kovács-Láng *et al.* 2000). Ahhoz, hogy felkészüljünk a várható változásokra, ismernünk kell az ariditási gradiens mentén jelentkező szünfenobiológiai és ökológiai összefüggéseket (Kovács-Láng *et al.* 2000, 2002, 2005). Ezek közül különösen fontosak a szünfenobiológiai rendszer homeosztázisát kifejező stabilitási sajátosságok. A stabilitási jellemzők közül talán leglényegesebb a reziliencia (Virágh

1987, 1991, Walker *et al.* 1981), amely legegyszerűbben az adott állapotváltozó időbeli variációjával, a megfelelő variációs koefficienssel becsülhető. Régóta ismert, hogy a csapadék éves átlagos mennyiségének a csökkenésével a csapadék időbeli variációjának jelentős növekedése jár együtt (MacMahon 1981) (4. ábra). A természetes állományok (pl. természetes erdők, ösgyepek) a csapadék variációjának növekedését a környezeti gradiens széles tartományában kompenzálni képesek (5. ábra). Ez abban is megmutatkozik, hogy a megfelelő tolerancia-változó, pl. az éves nettó primer produkció (ANPP) variációs koefficiense nem vagy csak kis mértékben nő az ariditással (Paruelo *et al.* 2000, Veron *et al.* 2002). Egy mesterséges rendszer, pl. egy búzaföld erre már nem képes, ott az éves nettó primer produkció (ANPP) variációs koefficiense követi a környezet ingadozásának növekedését (tehát az ariditás növekedésével bizonytalanná és kiszámíthatatlanná válik a termés) (Veron *et al.* 2002) (5. ábra).

A fitomassza-produkció mintázata mellett lényeges kérdés a cönológiai állapotjellemzők (florális diverzitás és asszociátum) változása az ökológiai gradiens mentén. Az erre vonatkozó első (úttörő jellegű) vizsgálatok a KISKUN LTER keretében készültek (Gosz *et al.* 2000, Kovács-Láng *et al.* 2000). Az eredetileg a térből az időbeliségre való következtetés módszerét alkalmazó vizsgálatokat később kibővítettük a cönológiai állapotjellemzők időbeli variációjának a gradiens mentén történő megfigyelésével (6. és 7. ábra). Egy ariditási gradiens két pontján (Csévharaszton és Fülöpházán) végeztünk ismételt méréseket (monitoroztuk a vegetáció viselkedését). Mindkét területen két-két állományfoltot vizsgáltunk. A monitorozást állandósított 52 m hosszú 5×5 cm-es egységekből álló JNP-lineák ismételt felvételezésével valósítottuk meg. A viselkedést a JNP-lineákból számolt florális diverzitás maximumának időbeli változásával jellemeztük (Bartha *et al.*



6. ábra A *Festucetum vaginatae* társulás cönológiai állapotának monitorozása egy ariditási gradiens két pontján Csévharaszton (folytonos vonal) és Fülöpházán (szaggatott vonal). Mindkét területen két-két állományfoltot vizsgáltunk. A viselkedést a JNP-lineákból számolt florális diverzitás maximumának időbeli változásával jellemeztük.



7. ábra A cönológiai állapotjellemző értékének időbeli variációja a 6. ábrán bemutatott vizsgálatban. A florális diverzitás maximumának variációját a variációs koefficienssel (CV%) fejeztük ki.

1998, Juhász-Nagy 1980). Az elmúlt 9 év alatt jelentkező aszályok hatásai jól kimutathatók az egyedszám és a produkció időszakos visszaesésében (Kovács-Láng *et al.* 2005, Kröel-Dulay *et al.* 2008). Az állományfoltok cönológiai jellemzőinek általunk mért időbeli mintázatai ugyanakkor nem igazodtak az aszályokhoz (6. ábra). Lényegesen kisebb időbeli variációs koefficienset találtunk azonban Csévharaszton, mint a szárazabb, szélsőségesebb klímájú fülöpházi állományban (7. ábra). Rezilienciáról akkor és addig beszélhetünk, amíg a közösség (a növényzeti állományfolt) megfelelő viselkedéssel (belső kompozíciós állapotának átrendeződésével, vö. 1. ábra) a környezet változásait tolerálni képes. Méréseink szerint az időjárás ingadozásai Fülöpházán a homokpusztagyeppek nagyobb cönológiai változásaival járnak, mint Csévharaszton. A fülöpházi gyepnek kisebb az időbeli koordináltsága (vö. Fekete 1992, Virágh & Fekete 1984), de eközben a rendszer integritását (rendszer-azonosságát) még megőrzi. Olyan fázisátmenetek, katasztrófák, mint amelyeket más szemiarid rendszerekből jeleztek (Rietkerk *et al.* 2004, Schlesinger *et al.* 1990) nálunk (még) nem történtek. Ugyanakkor a cönológiai állapotok nagyobb időbeli variációja nagyobb sérülékenységet jelenthet, ezért a fülöpházi állományt a várható környezeti változások valószínűleg jobban veszélyeztetik.

Kitekintés

A szupraindividuális rendszerek tulajdonságairól érdemben csak az időbeli állapotváltozások és a kapcsolódó szabályozási és vezérlési relációk ismeretében beszélhetünk (Meszéna *et al.* 2006, Szabó & Meszéna 2007, Walker *et al.* 1981). Ehhez a kibernetikai szemlélet jó metodológiai keretet jelent (Patten & Odum 1981). A keret tartalommal való megtöltéséhez hosszú távú és időben folyamatos terepvizsgálatokra van szükség.

A viselkedésökológia keretében tárgyalható a növényzet működése. Arra vagyunk kíváncsiak, hogy „mit csinál”, hogyan reagál a vegetáció egy-egy környezeti változásra. Ismernünk kellene, hogy mi a változások iránya, sebessége, hogy milyen hatásokat, milyen körülmények között képes tolerálni a növényzet, hol és mikor léphet fel degradáció. A vegetáció működésének szabályozottsága és vezérelhetősége (például restaurációs ökológiai vagy természetvédelmi kezelésekkkel) elsősorban nem elméleti, hanem gyakorlati kérdés (Horváth & Szitár 2007, Kay *et al.* 2003, McCarthy & Possingham 2007, Naveh 2004). A viselkedésökológiában időbeli folyamatokat vizsgálunk. A terepen viszonylag egyszerűen kivitelezhető módszerekkel dolgozhatunk (Horváth & Szitár 2007). Azonban a méréseket (monitorozást) évtizedekig kell folytatni ahhoz, hogy egy objektum viselkedéséről elegendő információnk legyen (Bartha 2003, Horváth & Szitár 2007). Sajnos jelenleg ijesztően kevés terepi evidencia áll rendelkezésre. Viselkedésökológiai ismeretek hiányában megalapozott kezelési tervek és hatástanulmányok nem készíthetők. A hazai LTER keretében folyó egyre jobb és egyre szervezettebb térbeli vizsgálatokat tehát mielőbb ki kell egészíteni hasonlóan szervezett és perspektivikus időbeli vizsgálatokkal.

Köszönetnyilvánítás

A jelen tanulmányt Láng Editnek, a hazai hosszú távú ökológiai kutatások elindítójának és meghatározó egyéniségének ajánlom tanítványi szeretettel és tisztelettel 70. születésnapja alkalmából. A kézirat gondos átolvasásáért Molnár Editnek és Fekete Gábornak tartozom köszönettel. Az itt idézett, több mint egy évtizede tartó és szándékunk szerint hosszú távú kutatásokat a „Spatio-temporal dynamics of land cover in the Kiskunság of Hungary” NATO Linkage Grant, NATO#LG.960897, az OTKA T-021166, T-032630, K-72561, az NKFP 3B/0008/2002 és az NKFP6-0013/2005 programok támogatták.

Irodalom

- Ashby, W.R. (1972): *Bevezetés a kibernetikába*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Bagi I. (1997): *A vegetációtérképezés elméleti kérdései*. Kandidátusi értekezés, JATE, Szeged.
- Barta Z., Liker A. & Székely T. (szerk.) (2002): *Viselkedésökológia*. Osiris Kiadó, Budapest.
- Bartha S. (1993): *Szünmorfogenezis külszíni szénbánya meddőhányóin*. Kandidátusi értekezés, Vácrátót.
- Bartha S. (2000): In vivo társuláselmélet. In: Virágh K. & Kun A. (szerk.): *Vegetáció és dinamizmus. A 70 éves Fekete Gábort köszöntik barátai és munkatársai*. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 101-140.
- Bartha S. (2002): Az ökológiai restaurációt megalapozó vegetációdinamikai kutatások. In: Fekete G. (szerk.): *Az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete 50 éve (1952-2002)*. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 182-198.
- Bartha S. (2003): A természetvédelmi kezeléseket megalapozó vegetációkutatásokról. In: Bartha S. & Molnár Zs. (szerk.): *A természetvédelmi kezelési tervek készítéséhez szükséges vegetációdinamikai, természetességi és regenerációs kérdésekről*. Tanulmány a Természetvédelmi Hivatal számára. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 4-48.
- Bartha, S., Czárán, T. & Podani, J. (1998): Exploring plant community dynamics in abstract coenostate spaces. *Abstracta Botanica* 22: 49-66.
- Bartha, S., Molnár, Zs. & Fekete, G. (2008): Patch dynamics in sand grasslands: connecting primary and secondary succession. In: Kovács-Láng, E., Molnár, E., Kröel-Dulay, Gy. & Barabás, S. (eds.) (2008): *The KISKUN LTER: Long-term ecological research in the Kiskunság, Hungary*. Institute of Ecology and Botany, H.A.S., Vácrátót, pp. 37-40.
- Biró M. (2006): *A történeti térképekre alapuló vegetációrekonstrukció és alkalmazásai a Duna-Tisza közén*. PhD értekezés, Pécs.
- Csányi V. (2002): *Kis Etológia*. Kossuth Kiadó, Budapest.
- Csecserits, A. & Rédei, T. (2001): Secondary succession on sandy old-fields in Hungary. *Appl. Veg. Sci.* 4: 63-74.
- Csecserits, A., Szabó, R., Halassy, M. & Rédei, T. (2007): Testing the validity of successional predictions on an old-field chronosequence in Hungary. *Com. Ecol.* 8: 195-207.
- Csillag, F., Kertész, M., Davidson, A. & Mitchell, S. (2001): On the measurement of diversity-productivity relationships in a northern mixed grass prairie (Grassland National Park, Saskatchewan, Canada). *Com. Ecol.* 2: 145-159.
- Dale, M.B. & Barson, M.M. (1989): On the use of grammars in vegetation analysis. *Vegetatio* 81: 79-94.

- Fekete G. (1985): A tereszetris vegetáció szukcessziója: elméletek, modellek, valóság.
In: Fekete G. (szerk.): *A cönológiai szukcesszió kérdései*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 31-63.
- Fekete, G. (1992): The holistic view of succession reconsidered. *Coenoses* 7: 21-29.
- Fekete, G., Tuba, Z. & Melkó, E. (1988): Background processes at the population level during succession in grassland on sand. *Vegetatio* 77: 33-41.
- Fóti, Sz., Czóbel, Sz., Balogh, J., Nagy, J., Juhász, A., Nagy, Z., Bartha, S. & Tuba, Z. (2005): Correlation between stand photosynthesis and composition at micro-scale in loess grassland. *Cereal Res. Commun.* 33: 197-199.
- Fóti Sz., Balogh J., Nagy Z., Czóbel Sz., Bartha S. & Tuba Z. (2007): Mérsékelt övi gyepközösségek CO₂-gázcserejének kisléptékű térbeli variabilitása és mintázata. *Magyar Tudomány* 2007/10: 1266-1272.
- Franklin, J.F., Bledsoe, C.S. & Callahan, J.T. (1990): Contributions of the Long-Term Ecological Research Program. *BioScience* 40: 509-523.
- Gosz, J., Peters, D., Kertész, M., Kovács-Láng, E., Kröel-Dulay, Gy. & Bartha, S. (2000): Organization of grasslands along ecological gradients: US-Hungarian LTER Grassland cooperation. In: Lajtha, K. & Vanderbilt, K. (eds.): *Cooperation in Long Term Ecological Research in Central and Eastern Europe: Proceedings of the ILTER Regional Workshop, 22-25 June, 1999*. Budapest, Hungary. Oregon State University, Corvallis. OR., pp. 67-76.
- Hogeweg, P., Hesper, B., van Schaik, C.P. & Beeftink, W.G. (1985): Patterns in vegetation succession, an ecomorphological study. In: White, J. (ed.): *The population structure of vegetation*. Dr. W. Junk Publ., Dordrecht, pp. 637-666.
- Horváth A. & Szitár K. (szerk.) (2007): *Agrártájak monitorozása. A hatás-monitorozás elméleti alapjai és gyakorlati lehetőségei*. MTA ÖBKI, Vácrátót.
- Horváth, F. & Csontos, P. (1992): Thirty-year-changes in some forest communities of Visegrádi Mts., Hungary. In: Teller, A., Mathy, P. & Jeffers, J.N.R. (eds.): *Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes*. Elsevier, London, pp. 481-488.
- Juhász-Nagy P. (1972): *Elemi preferenciális folyamatok információelméleti modellezése szünbotanikai objektumokon*. Kandidátusi értekezés, Budapest.
- Juhász-Nagy P. (1980): *A cönológia koegzisztenciális szerkezeteinek modellezése*. Akadémiai doktori értekezés, Budapest.
- Juhász-Nagy P. (1986): *Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Kauffman, S.A. (1993): *The origin of order. Self-organization and selection in evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Kay, R., Alder, J., Brown, D. & Houghton, P. (2003): Management cybernetics: a new institutional framework for coastal management. *Coast. Manage.* 31: 213-227.
- Kertész, M., Lhotsky, B. & Hahn, I. (2001): Detection of fine-scale relations between species composition and biomass in grassland. *Com. Ecol.* 2: 221-230.
- Knapp, A.K., Briggs, J.M., Hartnett, D.C. & Collins, S.L. (eds.) (1998): *Grassland dynamics. Long-term ecological research in tallgrass prairie*. Oxford Univ. Press, N.Y.
- Kovács-Láng, E. (1974): Examination of dynamics of organic matter in a perennial open sandy steppe-meadow /*Festucetum vaginatae danubiale*/ at the Csévharaszt IBP sample area /Hungary/. *Acta Bot. Hung.* 20: 309-326.
- Kovács-Láng E. (1975): A fitomassza produkció és feltételeinek vizsgálata a csévharaszi IBP mintaterületen. *Abstracta Botanica* 3: 89-103.
- Kovácsné-Láng E. & Fekete G. (1995): Miért kellene hosszú távú ökológiai kutatások? *Magyar Tudomány* 1995/4: 377-392.
- Kovács-Láng, E., Jabbour, A., Hahn, I. & Kalapos, T. (1995): Effects of environmental factors on the CO₂ fixation in three grass species of a sandy grassland under field conditions. *Acta Bot. Hung.* 39: 303-320.

- Kovács-Láng E., Fekete G. & Molnár Zs. (1998): Mintázat, folyamat, skála: hosszú távú ökológiai kutatások a Kiskunságban. In: Fekete G. (szerk.): *A közösségi ökológia frontvonalai*. Scientia Kiadó, Budapest, pp. 209-224.
- Kovács-Láng, E., Molnár, E., Kröel-Dulay, Gy. & Barabás, S. (eds.) (1999): *Long Term Ecological Research in the Kiskunság, Hungary*. Institute of Ecology and Botany, H.A.S., Vácrátót.
- Kovács-Láng, E., Kröel-Dulay, Gy., Kertész, M., Fekete, G., Mika, J., Rédei, T., Rajkai, K., Hahn, I. & 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.
- Kovács-Láng E., Kröel-Dulay Gy., Lhotsky B. & Garadnai J. (2002): A klímaváltozás ökológiai hatásainak vizsgálata a magyarországi erdőssztyepp biomban. In: Salamon-Albert É. (szerk.): *Magyar Botanikai Kutatások az Ezredfordulón*. Pécsi Tudományegyetem, Pécs, pp. 571-580.
- Kovács-Láng E., Kröel-Dulay Gy. & Rédei T. (2005): A klímaváltozás hatása a természetközeli erdőssztyepp ökoszisztémákra. *Magyar Tudomány* **2005/7**: 812-817.
- Kovács-Láng, E., Molnár, E., Kröel-Dulay, Gy. & Barabás, S. (eds.) (2008): *The KISKUN LTER: Long-term ecological research in the Kiskunság, Hungary*. Institute of Ecology and Botany, H.A.S., Vácrátót.
- Kröel-Dulay, Gy., Garadnai, J., Lhotsky, B. & Kovács-Láng, E. (2008): The role of disturbances in sand grassland dynamics. In: Kovács-Láng, E., Molnár, E., Kröel-Dulay, Gy. & Barabás, S. (eds.): *The KISKUN LTER: Long-term ecological research in the Kiskunság, Hungary*. Institute of Ecology and Botany, H.A.S., Vácrátót.
- Lorenz K. (2001): *Az állati és az emberi viselkedésről*. Összegyűjtött tanulmányok I-II. Totem Kiadó, Budapest.
- MacMahon, J. (1981): 10. Introduction. In: Goodall, D.W. & Perry, R.A. (eds.): *Arid land ecosystems: structure, functioning and management*. Vol.2. IBP 17. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK., pp. 263-269.
- Magnuson, J.J. (1990): Long-term ecological research and the invisible present. *BioScience* **40**: 495-501.
- Mayeda, W. (1976): *Alkalmazott gráfelmélet*. Műszaki Könyvkiadó, Budapest.
- McCarthy, M.A. & Possingham, H.P. (2007): Active adaptive management for conservation. *Conserv. Biol.* **21**: 956-963.
- Meszéna, G., Gyllenberg, M., Pásztor, L. & Metz, J.A.J. (2006): Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory. *Theor. Populat. Biol.* **69**: 68-87.
- Naveh, Z. (2004): Multifunctional, self-organizing biosphere landscapes and future of our total human ecosystem. *World Futures* **60**: 469-503.
- Oborny B. (2002): A növények térfoglaló és táplálékkereső viselkedése. In: Bartha Z., Liker A. & Székely T. (szerk.): *Viselkedésökológia*. Osiris Kiadó, Budapest, pp. 51-70.
- Paruelo, J.M., Sala, O.E. & Beltrán, A.B. (2000): Long-term dynamics of water and carbon in semi-arid ecosystems: a gradient analysis in the Patagonian steppe. *Plant Ecol.* **150**: 133-143.
- Patten, B.C. & Odum, E.P. (1981): The cybernetic nature of ecosystems. *Amer. Natur.* **118**: 886-895.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L. & Bartha, S. (2001): Implications from the Buell-Small Succession Study for vegetation restoration. *Appl. Veg. Sci.* **4**: 41-52.
- Rabotnov, T.A. (1985): Dynamics of plant coenotic populations. In: White, J. (ed.): *The population structure of vegetation*. Dr. W. Junk Publ., Dordrecht, pp. 121-142.
- Rédei, T., Kröel-Dulay, Gy., Barabás, S., Lellei-Kovács, E., Szabó, R. & Török, K. (2008): A network of long-term ecological and socio-economic research sites to study the effects of land use change. In: Kovács-Láng, E., Molnár, E., Kröel-Dulay, Gy. & Barabás,

- S. (eds.): *The KISKUN LTER: Long-term ecological research in the Kiskunság, Hungary*. Institute of Ecology and Botany, H.A.S., Vácrátót, pp. 15-19.
- Rietkerk, M., Dekker, S.C., de Ruiter, P.C. & van de Koppel, J. (2004): Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science* **305**: 1926-1929.
- Ruprecht, E., Bartha, S., Botta-Dukát, Z. & Szabó, A. (2007): Assembly rules during old-field succession in two contrasting environments. *Com. Ecol.* **8**: 31-40.
- Scanlan, J.C. (1994): State and transition models for rangelands. 5. The use of state and transition models for predicting vegetation change in rangelands. *Trop. Grasslands* **28**: 229-240.
- Schlesinger, W.H., Reynolds, J.F., Cunningham, G.L., Huenneke, L.F., Jarrell, W.M., Virginia, R.A. & Whitford, W.G. (1990): Biological feedbacks in global desertification. *Science* **247**: 1043-1048.
- Somodi, I., Virágh, K. & Aszalós, R. (2004): The effect of the abandonment of grazing on the mosaic of vegetation patches in a temperate grassland area in Hungary. *Ecol. Compl.* **1**: 177-189.
- Symonides, E. (1985): Population structure of psammophyte vegetation. In: White, J. (ed.): *The population structure of vegetation*. Dr. W. Junk Publ., Dordrecht, pp. 265-191.
- Szabó, P. & Meszéna, G. (2007): Multi-scale regulated plant community dynamics: mechanisms and implications. *Oikos* **116**: 233-240.
- Tuba Z., Csintalan Zs., Nagy Z., Szenté K., Kemény G., Takács Z., Koch J., Badacsonyi A., Murakeözy P., Palicz G., Kóbor Sz., Ötvös E. & Bartha S. (1998): Szünfiziológia: alapozó gondolatok és exploratív vizsgálatok egy születő növényökológiai tudományterülethez. In: Fekete G. (szerk.): *A közösségi ökológia frontvonalai*. Scientia Kiadó. Budapest, pp. 171-196.
- Veron, S.R., Paruelo, J.M., Sala O.E. & Lauenroth, W.K. (2002): Environmental controls of primary production in agricultural systems of the Argentine Pampas. *Ecosystems* **5**: 625-635.
- Virágh, K. (1987): The effects 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. (1991): Diversity and resilience after herbicide disturbances in a Hungarian perennial grassland community. In: Pineda, F.D., Casado, M.A., de Miguel, J.M. & Montalvo, J. (eds.): *Biological Diversity*. Fundación Ramon Aceres, Madrid, pp. 223-227.
- Virágh, K. & Fekete, G. (1984): Degradation stages in a xeroseries: composition, similarity, grouping, coordination. *Acta Bot. Hung.* **30**: 427-459.
- Vida G. (2001): *Helyünk a bioszférában*. Typotex, Budapest.
- Walker, B.H., Ludwig, D., Holling, C.S. & Peterman, R.M. (1981): Stability of semi-arid savanna grazing systems. *J. Ecol.* **69**: 473-498.
- Watt, A.S. (1947): Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* **35**: 1-22.
- Wiener, N. (1961): *Cybernetics*. 2nd. ed. MIT Press & Wiley, New York.
- Wu, J. & Loucks, O.L. (1995): From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly Rev. Biol.* **70**: 439-466.