

## A társulások szerveződése

### *A társulás fogalma, koncepciói*

A társulásról alkotott elképzelések tárgyalásakor koncepcióról azért kell beszélni, mert a szigorú értelemben vett elméletekkel szembeni kívánalmaknak (bizonyíthatóság, cáfolhatóság, formalizált modellek) nem mindenben felelnek meg az alábbiak.

A társulás mint szakmai fogalom köznyelvi szóból ered, amely kettős jelentéstartalmú:

- együvé tartozás állapota;
- egyedek társasága, “gyülekezete”.

A szünbiológiában használt társulás fogalom elsősorban ez utóbbit (az egyedeket fajok populációival behelyettesítve) tartalmazza. A társulás (biocönózis) fogalmát Möbius használta először 1877-ben tengeri sziklák teljes életközösségének leírására. Ez jól jelzi számunkra, hogy a társulást csak praktikus megfontolásokból szokták pl. növény-, állat- és mikroba társulásokra bontva vizsgálni. Ugyanakkor nem következik ebből, hogy egy teljes életközösséget (pl. egy erdőt) azonosíthatnánk valamelyik részkomponensével (pl. a fák társulásával).

A társulás általánosan használható meghatározásaként a következő adható meg:

**A társulás (biocönózis) egy adott helyen, adott pillanatban koegzisztáló (együtt létező) populációk közössége.** Ez az általános meghatározás azért fogadható el kiindulásképp, mert semmilyen megszorítást nem tartalmaz a társulás szervezettségére, önálló biológiai objektum voltára vonatkozóan.

Az egyes társulás-koncepciók döntően abban különböznek egymástól, hogy az **szevezettség** (organizáltság) és **egy helyen létezés** szempontjai egymáshoz képest mekkora hangsúllyal szerepelnek. E koncepciókat döntően szárazföldi növényzetre alapozva fogalmazták meg. A növénytársulások “természetéről” való felfogás alapján több, egymástól döntően eltérő társulás-koncepció létezik. Tekintsük a két, szinte szimultán kifejlődő és egymással azóta is vitatkozó szélsőséget.

## **“Szuperorganizmus” koncepció**

Egyik végletként az a felfogás említhető, ahol meghatározóként a populációk kölcsönös kapcsoltsága (fajok közötti kölcsönhatások) kap hangsúlyt. Szárazföldi növényzetre vonatkozóan Clements (1905) észak-amerikai kutató nevéhez fűződik az ún. szuperorganizmus koncepció megfogalmazása. Ez a felfogás a társulást alkotó populációk kölcsönhatásain felül olyan sajátságokat is tulajdonít a társulásnak, amelyek egyébként egy organizmusra jellemzők. Ilyenek pl. a homeosztatikus képesség, egyedfejlődési szakaszokból álló “életciklus” (születés, fejlődés, érettség, elhalás). Egy társulás összetételét az adott területre növényföldrajzi feltételek által behatárolt fajkészlet esetén meghatározottnak tekinti. A konkrét klimatikus és egyéb külső feltételekhez elfogadja egy legjobban adaptált fajegyüttes létét, ami meghatározott összetételben, a lehetséges legnagyobb produktív szinten kialakul. E meghatározott fajösszetételű társulások - a hasonló külső feltételekkel szinkronban - térben és időben ismétlődően megjelennek. Bármely zavaró tényező (kisebb katasztrófák, új fajok inváziója, emberi behatás stb.) esetén eredeti állapotának megőrzésére “törekszik”, illetve ebből való eltérítése esetén annak visszaállítására képes. Mindezek a stabilitási, homeosztatikus tulajdonságok már-már egy organizmus sajátságait feltételezik.

A térben és időben ismétlődően megjelenő, azonos összetételű társulások felismerése és elfogadása meghatározó elemei ennek a felfogásnak. Hasonló felfogás és egy erős taxonómiai tradíció eredményeként alakult ki az 1910-es évektől a Zürich-Montpellier társulástani iskola, melynek Braun-Blanquet volt a vezéralakja. Ennek az iskolának volt követője Soó Rezső, a hazai geobotanika iskolateremtő vezére, így érthető, hogy a hazai tradíciók ebben a felfogásban gyökereznek. Az állatökológusok körében is elterjedt ez a társulás-koncepció, pl. Elton (1927) főművében is ez érvényesül.

## **Individualisztikus koncepció**

Az észak-amerikai Gleason (1926) nevével fémjelzett individualisztikus koncepció szerint a növénytársulás nem más, mint ökológiailag alkalmazkodott (adaptált) populációk véletlenszerű gyülekezete. Az egyes populációk saját ökológiai igényeik, valamint adaptációs, versengési és elterjedési sajátságaik függvényében egyedien (individualista módon)

viselkednek. A társulás mint biológiai objektum nem létezik, csak a növényzetet vizsgáló kutatók absztrakciójának eredménye, az emberi elme osztályozási kényszerének engedve. A többé-kevésbé ismétlődő növényegyüttesek kialakulása a közel hasonló körülmények ismétlődéséből, és nem a szervezettségéből adódik.

### **A társulás-koncepciók ütköztetése**

A kívülálló számára valószínűleg érthetetlen, hogy mi lehet annak háttérben, hogy a társulásról egymásnak ennyire ellentmondó elképzelések alakulhattak ki, hiszen úgy tűnik, hogy az egyik koncepció igazsága teljességgel kizárná a másik érvényességét.

A helyzet azonban sokkal árnyaltabb ennél. Nem lehet egyértelműen elfogadni, illetve elvetni egyik felfogást sem. Érdekes megvizsgálni, hogyan érveltek e koncepciók megalkotói. Clements döntően *természetes, zonális* (döntően makroklimatikus meghatározottságú) és *klimax* (szukcessziós sort záró) társulások tanulmányozására alapozott. Ezzel szemben Gleason fiatalkori (és ezért meghatározó) élményeit a préri és erdőzónák átmeneti jellegű, dinamikusan változó határvidékéről gyűjtötte. Egyik munkájában (Gleason, 1927) az individualisztikus koncepció szemléletes bizonyítékként mezőgazdasági földeken egymás mellett létesített mesterséges tavak kialakuló növényzetének valószínűsíthető különbségeivel érvel. Látható, hogy ez a példa az előbb kiemelt szempontok (természetesség, zonalitás, klimax) egyikének sem felel meg.

E máig tartó vitában való állásfoglaláshoz két kérdéskört szoktak leíró szinten vizsgálni:

**1) Éles határokkal elválnak-e egymástól az eltérő társulások állományai?**

**2) Jellemezhetők-e a társulások diszkrét fajcsoportokkal?**

Abban minden iskola követői egyet tudtak érteni, hogy a terepen felismerhetők többé-kevésbé elkülönülő társulások. Abban sincs vita, hogy a társulás számos, a populációk szintjén nem értelmezhető tulajdonsággal rendelkezik. Ilyenek pl.: a fajösszetétel, a diverzitás, a trofikus szerkezetek stb. Az igazi vita akörül zajlik, hogy mennyire jelentős a biológiai kölcsönhatások (növény-növény, növény-növényevő, növényevő-ragadozó, gazdaparazita stb.) szabályozó szerepe a társulások szerkezeti sajátosságainak kialakításában az élettelen (abiotikus) korlátozottsághoz képest.

Valamelyik koncepció melletti egyértelmű “lándzsatorés” helyett a továbbiakban néhány olyan társulás-jellemző tárgyalása következik, amelyeknek vizsgálatával közelebb lehet kerülni e nehéz és összetett probléma jobb megítéléséhez.

### ***A tartós koegzisztencia feltételei, az ökológiai niche***

A társulások kialakulásával kapcsolatosan az egyik legalapvetőbb kérdés az, hogy mivel magyarázható a társulások alapvető jellemzője, a fajok sokaságának együtt létezése (koegzisztencia). A társulás-szerveződés biotikus-abiotikus meghatározottságának dilemmáját az eltérő funkciót betöltő (növény, növényevő, ragadozó, lebontó, parazita) fajok koegzisztenciájának tanulmányozása révén nehéz megmagyarázni. Sokkal közelebb vihet a probléma megértéséhez az azonos funkciót betöltő fajok koegzisztenciális szabályainak megismerése.

Egy faj különböző abiotikus faktorokkal szembeni igényét a közismert optimum görbével szokták jellemezni. Az ellenőrzött laboratóriumi körülmények között meghatározható **fiziológiai optimum** görbe a fajok genetikailag kódolt biológiai adottságait írja le. A legtöbb tényezőre (tápelemek, hőmérséklet, pH, nedvességtartalom stb.) érvényes, hogy az összes jelenlévő faj együttes igényénél kisebb mennyiségben van jelen, vagy kevesebb kívánt tulajdonságú hely van (limitálás). Ezért a fajok e forrásokért egymással versenyben vannak. E versengés kimenetele szabja meg a fajra ténylegesen jellemző előfordulások körülményeit, amit az **ökológiai optimum** görbékkel szokás jellemezni (11. ábra).

Ennek a megközelítésnek a sokdimenziós kiterjesztése vezetett az **ökológiai niche** (ejtsd: nis) meghatározásához. Talán először Elton (1927) használta e fogalmat az állatok társulásban betöltött szerepének jellemzésére. Gause (1934) munkásságának eredménye képpen vált elterjedten ismertté az az elképzelés, hogy teljesen hasonló ökológiai igényű fajok tartósan nem létezhetnek együtt, mert az egyik kiszorul a kompetíció miatt (Gause hipotézis vagy kompetitív kizárás elve). Ezt a következtetést az interspecifikus (fajok közötti) kompetíciónak szigorúan a Lotka-Volterra modellen alapú felfogására és saját, egysejtűeken végzett kísérleteinek eredményeire alapozva vontta le. Hutchinson (1957) nevéhez fűződik az ökológiai niche modern meghatározása. Képzelnünk el egy olyan absztrakt teret, amelynek tengelyein a vizsgált fajok életfeltételei szempontjából limitáló források és élőhelyi jellemzők

értékeit tüntetjük fel. Egy fajra jellemző **fundamentális niche** ennek az n-dimenziós állapottérnek azon altere, amelyben a faj életképes populációt tud fenntartani. Szemléltetésként a 12. ábra kétdimenziós niche-eket mutat be. Az, hogy valóban előfordul-e az adott faj a fundamentális niche-ének megfelelő körülményeket biztosító minden lehetséges helyen, az legalább két dologtól függ:

1) Oda tudott-e jutni a faj?

2) Más fajokkal való kölcsönhatások közepette képes-e fennmaradni az adott körülmények között?

A fajra jellemző **realizált niche** a fundamentális niche azon része, amely által leírt körülmények között a faj versenytársak, ragadozók, élősködők jelenlétében is képes a populáció fenntartására. A fiziológiai optimum-fundamentális niche és ökológiai optimum-realizált niche analógiák nyilvánvalók. Az ilyen módon meghatározott niche fogalom birtokában a Gause hipotézis úgy is megfogalmazható, hogy két teljesen azonos realizált niche-sel jellemezhető faj tartósan nem létezhet együtt.

A fundamentális niche meghatározása a gyakorlatban a szükséges dimenziók ismeretlenül nagy száma miatt nehézségekbe ütközik. Másik probléma, hogy ez a meghatározás feltételezi, hogy minden niche tengelyen ábrázolt releváns környezeti változó lineárisan rendezhető és mérhető. E gondok áthidalására javasolta MacArthur (1968), hogy egyszerre csak egy-két dimenzióban, pl. táplálkozási niche-ek szempontjából hasonlítsuk össze a vizsgálandó fajokat. Egydimenziós esetben a vizsgált környezeti gradiens mentén az összehasonlított fajokra jellemző **forrás hasznosítási függvény** vehető fel. Ennek segítségével vizsgálható, hogy két faj fundamentális niche-e mennyire fed át. A kompetitív kizárás elvének figyelembe-vételével egy adott hosszúságú környezeti gradiens mentén annál több faj fér el, minél keskenyebb a részvevő fajok niche-e (specializáció), illetve minél nagyobb átfedődés lehetséges a niche-ek között (May & MacArthur 1972). Az evolúció során a fajok egyre tökéletesebb forrásfelosztást valósítanak meg az interspecifikus kompetíció korlátozása érdekében. Kiváló vizsgálati egységnek bizonyultak a guildek. A **guild** (angolul céhet jelent) a közös limitáló forrást hasonló módon hasznosító fajok csoportja (Root 1967). A társulás-szerveződés funkcionális egységeinek tekinthetők. Példaként említhető egy trópusi erdő nektár szívogató madarainak guild-je. Mivel a guildéken belül várható leginkább az

interspecifikus kompetíció fellépése, ezért a forrásfelosztás guildeken belüli vizsgálata elég elterjedtté vált. A legtöbb forrásfelosztás, illetve niche-szegregációt elemző vizsgálatot valamilyen állatcsoportra végezték, hiszen a táplálék mérete, minősége szerint sokféle lehetőség adódik a fajok elkülönülésére (lásd még a fitofág rovarokról szóló fejezetben). Ugyanakkor a növények alapvetően ugyanazt a néhány forrást (víz, fény, szén-dioxid, makroelemek stb.) igénylik. Ezért koegzisztáló növények esetében különösen érdekes kérdés a niche-szegregáció (pl. Silvertown és Law 1987).

Magyarországon homokpusztagyepi fajok ilyen irányú vizsgálati eredményeit Fekete és Précsényi (1976) kezdte közölni. Szintén Fekete (1975/a) tölgyerdei lágyszárúak elemzését is elvégezte. Tönn nálunk is jelentős fafaj fundamentális és reazilált niche-ét elemezte Ellenberg (1988). A 13. ábra mutatja az általa szerkesztett, ún. Ökogramokat, amelyek kétdimenziós niche-ábrázolások.

Visszatérve a Gause-hipotézisre, kézenfekvő, hogy érvényessége esetén a társulások igen fajszegények lennének, szélsőséges esetben funkcionális csoportonként 1-1 fajt tartalmaznának. Ennek viszont teljesen ellentmond a természetben tapasztalt nagy fajgazdagság, pl. 1316 őshonos növényfaj Panama őserdejében 15 km<sup>2</sup>-en (Croat 1978). Szintén esőerdőben figyeltek meg hektáronként akár 180-nál is több fafajt.

Mi az oka ennek az ellentmondásnak? A kompetitív kizárás elve önmagában meggyőző és tetszetős, de kiindulási feltételezései irreálisak. A kizárás **térben homogén, időben változatlan** élőhelyen bekövetkezik, feltéve, hogy elegendő idő áll rendelkezésre a **populációdinamikai egyensúly** beállításához. Ezért tudta pl. Gause is laboratóriumi körülmények között igazolni. További feltételezés, hogy a vizsgált fajoknak minden életszakaszában ugyanolyan niche-e van, és a konkurens fajokkal szembeni kompetitív képessége is ugyanolyan előjelű. A niche problémakör növényi közösségekre vonatkozó részletesebb áttekintésére Halmágyi (1987), Crawley (1986) és Silvertown (1987) írásai ajánlhatók. A következőkben a kompetitív kizárás elve és a tapasztalt fajgazdagság közötti ellentmondás feloldására javasolt néhány elképzelést mutatjuk be. E hipotézisek két nagy csoportba sorolhatók:

**A) Az egyensúlyi hipotézisek** alkotói elfogadják, hogy az együttélő fajok populációdinamikai egyensúlyban vannak. A *Niche-szegregáció, forrásfelosztás-hipotézis*

szerint a látszólag hasonlóan viselkedő fajokra is igaz, hogy igényeik eltérően alakultak, minek következtében a rendelkezésre álló forrásokat felosztják maguk között. A legtöbb forrásfelosztást, illetve niche-szegregációt elemző vizsgálatot valamilyen állatcsoportra végezték, hiszen a táplálék mérete, minősége szerint sokféle lehetőség adódik a fajok elkülönülésére (lásd még a fitofág rovarokról szóló fejezetben). Ugyanakkor a növények alapvetően ugyanazt a néhány forrást (víz, fény, széndioxid, makroelemek stb.) igénylik. Ezért e hipotézissel nehezen magyarázhatók a növényi közösségek fajgazdagsága.

A fajgazdagság egyik magyarázataként a *térbeli heterogenitás, mozaikosság-hipotézis* szolgál. Eszerint a termőhelyi tulajdonságok térbeli heterogenitást mutatnak, vagyisaz egyes növényfajok a látszólag egynemű (homogén) termőhelyet is kisebb-nagyobb mértékben különböző tulajdonságú foltok mozaikjaként érzékelik. Így a kompetitív kizárás teljesülése esetén is sok közel hasonló igényű faj képes tartós koegzisztenciára.

Ez a hatás különösen helyhez kötött (szesszilis) élőlények (pl. növények) estében lehet jelentős. A *forrásarány (resource ratio)-hipotézis* szerint nem az egyes tápelemek abszolút mennyisége, hanem a fontos tápanyagok arányai értelmezendők niche-tengelyként. Mivel sokkal több arány, mint elem létezik, így sokkal több faj koegzisztenciája magyarázható a kompetitív kizárás megléte esetén is, különösen a kritikus elemarányok szempontjából mozaikos termőhelyen.

A **nem-egyensúlyi hipotézisek** szerint a természetes társulások nincsenek egyensúlyban. Egyik legrégebbi közülük az *egyenlő esélyek hipotézise* (lottery model). Eszerint a növényi megtelepedésre alkalmas helyek megjelenése a térben és időben véletlenszerű. Az, hogy melyik faj tudja betölteni az újonnan keletkezett helyet, a véletlen műve (melyiknek van éppen akkor a legközelebb megfelelő propaguluma). Nincs speciális előnye egyik fajnak sem, az „érkezési sorrend” dönti el, hogy melyik faj a sikeres, mert az elsőként megtelepedő képes megtartani a helyét. Így egyik faj sem válhat mindenhol győztessé.

Számos nem-egyensúlyi hipotézis a külső környezet változásait helyezi előtérbe. A *folytonosan változó környezet hipotézise* olyan esetekre alkalmazható (pl. plankton közösségek), ahol a külső környezeti feltételek folyamatosan változnak (hőingadozás, hullámváz vagy áramlás hatása), így a kompetitív kizárás nem tud végbemenni.

A bolygatás szerepére a természetes erdők dinamikájában részletesen kitér az „Erdődinamikai jelenségek” című fejezet. Ehelyütt a *közepesen erős bolygatás hipotézise* kerül előtérbe. Eszerint túl gyakori és erős bolygatás esetén csökken a társulás fajszáma, mert csak kevés faj tudja tolerálni az ilyen intenzív zavarást. Ugyanakkor a bolygatás hiánya is fajszámcsökkenéshez vezet, mert a kompetitív kizárás miatt sok faj kiszorul a társulásból. Ezért *egy közösség fajgazdagsága akkor maximális, ha a felépítő populációk életciklusa, illetve a kompetitív kizárás végbemenéséhez szükséges időtartamhoz képest közepes gyakoriságú és erősségű a bolygatás*. Ez olyan közismert tapasztalatokkal illusztrálható, mint pl. a hegyi kaszálóréték eljellegtelenedése, ami a kaszálás felhagyása után lép fel.

### *A társulások szerkezete*

#### **A társulások fajösszetételének jellemzése**

A társulások tanulmányozása kapcsán a legszembetűnőbb élmény a fajgazdagság. Számos módja alakult ki a fajösszetétel jellemzésének. Ez legegyszerűbben egy **fajlistával** tehető meg. Már ennek a legegyszerűbb jellemzőnek a meghatározásakor is szembesülni kell a mintavételezés problémájával.

A **mintavétel** célja a terület növényzetének minél alaposabb és torzításmentesebb megismerése. A mintavétel pontossága az átvizsgált területi hányaddal arányos. A mintavételi egység nagysága és a benne talált fajok száma között ideális esetben egy telítési görbével leírható összefüggés van (14. ábra). Egy növényállomány jellemzését célzó mintavételben elvárható, hogy szinte az összes jellemző faj előforduljon a kvadrátban. Ezt a társulásonként és akár állományonként eltérő, külön elővizsgálattal meghatározandó területnagyságot nevezik **minimum áreának**. Tehát egy növénytársulás fajlistájának meghatározásához minimum ekkora területet kell átvizsgálni. Az 4/b-d ábrák olyan esetekre mutatnak fajszám-terület összefüggéseket, amikor vagy a fajok tömegviszonyai vagy a társulás térbeli mozaikossága miatt ez a telítési görbe módosul.

A növénytársulás összetételének sokkal pontosabb leírását kaphatjuk, ha a fajok tömegviszonyait is figyelembe vesszük. Így kapható meg a **fajtextúra**, ami a társulások fajösszetételét a talajtanból is ismert módon úgy jellemzi, hogy a felépítő elemek (itt fajok)



százalékos részesedését adja meg. Hagyományosan az alábbi jellemzők relatív gyakoriságait szokták használni a fajok részesedésének meghatározására:

**Denzitás:**  $d = \frac{N_i}{A}$ , ahol  $N_i$ =i faj egyedeinek száma,  
A=átvizsgált terület nagysága.

**Borítás (dominancia):**  $D = \frac{C_i}{A}$ , ahol  $C_i$ =i faj borítása,  
A=átvizsgált terület nagysága.

**Frekvencia:**  $F = \frac{f_i}{m}$ , ahol  $f_i$ =i fajt tartalmazó kvadrátok száma,  
m=össz kvadrátszám.

A relatív részesedést úgy adhatjuk meg, ha  $d$ ,  $D$ , vagy  $F$  értékeit az összes faj összesített  $d$ ,  $D$  vagy  $F$  értékeiből vett részesedésként százalékosan fejezzük ki, például:

$rd = \frac{N_i}{N} * 100$ , ahol  $rd$ =relatív denzitás,  
 $N_i$ =i faj egyedszáma,  
 $N$ =össz egyedszám.

Mindhárom módszer sajátos problémákat vet fel. Az egyedszám meghatározása klonális növényeknél nem lehetséges, míg a borítás megbecslése szubjektív hibát okozhat. A legegyszerűbbnek a frekvencia regisztrálása tűnik. Közös hiányossága e módszereknek, hogy a föld feletti növényi részekre vonatkoznak, holott egy növényfaj társulásban belüli szerepét, fontosságát nehéz felmérni a föld alatti arányok ismerete nélkül.

E módszerek használatakor azt is figyelembe kell venni, hogy nem feltétlen ugyanolyan fontossági sorrendet és arányokat kapunk egy társulás fajaira vonatkozóan az egyes módszerekkel. Ennek oka a különböző növényfajok méretének, növekedésének, klonális jellegének eltéréseiben van. Tovább bonyolítja a képet, hogy bármely módszerrel kapott eredményt még azonos összes átvizsgált terület esetén is befolyásolja a használt mintavételi egység nagysága.

A fajok részesedését egy társulásban a fentiek felül **biomassza** arányokkal is ki lehet fejezni. Legtöbbször a föld feletti részek száraz tömegét adják meg területegységre vonatkoztatva.

A társulások ilyen szempontú jellemzésének egy elterjedt ábrázolási módja a **rang-abundancia görbék** megadása (15. ábra). A bemutatott három elvi típus nagyon eltérő összetételű, s ennek megfelelően különböző forrásfelosztású társulást ír le. A fejlődés korai stádiumában levő társulásokra inkább a geometrikus, míg fajgazdagabb, tökéletesebb forrásmegosztással jellemezhető társulásokra a log-normális vagy a törtpálca modellel leírható típus illeszthető.

### **Biológiai sokféleség a társulásban**

A biológiai sokféleség (biodiverzitás) az élővilág értékelésének és értelmezésének napjainkban egyik legalapvetőbb szempontja. Az élet megjelenési formáinak gazdagságát próbáljuk ezzel az egyetlen kifejezéssel lefedni. A biodiverzitás a biológiai szerveződés több szintjén is értelmezhető. Így, például egyetlen fajon belüli genetikai diverzitásról ugyanúgy lehet és fontos beszélni, mint a táj vagy nagyobb régió szintjén jelentkező, a társulások sokféleségében megjelenő diverzitásról. Ehelyütt csak a társulások szintjén értelmezett sokféleségről lesz szó.

A diverzitást egyre gyakrabban és egyre szélesebb körben nem csak mint társulásjellemzőt, hanem mint önálló értéket ismerik el. A természetvédelem kitüntetett feladatának tekintik a diverzitás megőrzését. E szemléletváltás alapját az egyre gyorsuló ütemű fajkipusztulások ismertté válása adja. Reális veszély, hogy az emberiség önző céljait követő tevékenysége jóvátehetetlenül elpusztíthatja a hosszú évmilliók alatt - a mindenkori külső feltételekhez való alkalmazkodás során - létrejött biológiai sokféleséget. A pusztán haszonelvű megközelítések helyett a biodiverzitást önmagában értéként tekintő szemlélet nem csak etikai indíttatású. E fontos szemponton felül annak az evolúciós ökológiai megfontolásnak a tudatosodását jelzi, hogy minden fejlődés alapja egy kívánatos sokféleség megléte, vagyis minden, ami túl elszegényített, az pusztulásra van ítélve (v.ö. Juhász-Nagy 1993). Ennek (is) köszönhető, hogy ma már a fejlett világban a természetvédelem és az ökológia szűk körein kívül is (pl. erdészeti politika) megjelent a biodiverzitás szempontjainak figyelembevétele. A diverzitás mérésének módszerei éppen ezért az elméleti jelentőségen felül ehhez a Magyarországon is megkerülhetetlen munkához is szükségesek.

Egy társulás gazdagságát legelemibb módon a felépítő komponensek számával, vagyis a **fajszámmal** jellemezhetjük. Korán felismert hiányossága e mutatónak, hogy nem veszi figyelembe a fajok tömegességének különbségeit.

A biológiai sokféleség fajszámnál kielégítőbb jellemzését először a faj és egyedszám arányán alapuló indexek segítségével végezték:

$$d = \frac{S}{\ln N}, \quad (\text{Gleason 1922}), \quad \text{ahol } S = \text{fajszám},$$

$N = \text{össz egyedszám}.$

Előrelépést jelentett azoknak az függvényeknek a kidolgozása, amelyek a komponensek számán felül a közösség dominancia-struktúráját is figyelembe veszik. Legelterjedtebben az információelméleti alapú Shannon-függvényt és a Simpson-függvényt használják:

$$\text{Shannon-függvény} \quad H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i,$$

ahol  $p_i = i$  faj előfordulási valószínűsége. A  $p_i$  valószínűségeket a faj relatív gyakoriságával közelítjük.

$$\text{Simpson-függvény} \quad D = 1 - \frac{\sum_{i=1}^S n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)},$$

ahol  $n_i = i$  faj tömegességét meghatározó érték, pl. egyedszám, borítása stb.

E diverzitásfüggvények közös tulajdonsága, hogy növekednek a fajszámmal, és az egyenletességgel is. Az **egyenletesség** (evenness-E) az a mérték, ami kifejezi, hogy a társulás össze egyedszáma (borítás, biomassa) mennyire egyenletesen oszlik meg a felépítő fajok között. Annál sokfélebb a társulás, minél egyenletesebb ez a megoszlás. Számítási módja:

$$E = \frac{D}{D_{\max}}, \quad \text{ahol } D = \text{aktuális diverzitás},$$

$D_{\max} = \text{adott fajs szám melletti maximális diverzitás}.$

Tehát azonos fajs számú társulások közül az a diverzebb, amelyiknek nagyobb az egyenletessége. Még számos diverzitásfüggvény létezik, mindegyik másra érzékeny. A két bemutatott függvény közül a Shannon-függvény inkább a ritka fajokra érzékeny, míg a Simpson-függvény a domináns fajok egyedszámára érzékeny. Ezért fordulhat elő, hogy két társulás diverzitását rangsorolva ellentmondó eredményre juthatunk a használt

diverzitásfüggvények eltérő érzékenységei miatt. Ezt a hatást a skálázási paraméterrel rendelkező függvényekkel végzett **diverzitási rendezés** használatával lehet kiküszöbölni, ami lehetővé teszi a társulások diverzitásának összehasonlítását a teljes gyakorisági skála mentén (Tóthmérész 1993/a).

A diverzitás egyetlen számmal való kifejezése a diverzitási rendezés alkalmazásával áthidalható hiányosságokon felül azt a problémát is felveti, amiről már a denzitás, borítás és frekvencia meghatározása kapcsán volt szó. Láttuk, hogy e jellemzők értéke függ a mintavételezéshez használt kvadrát nagyságától. Így természetes, hogy az e jellemzők alapján számolt diverzitási érték sem lesz független a használt kvadrátmérettől, vagyis egy társulás diverzitása léptékfüggő.

Egy növénytársulás diverzitását a fenti módszerek bármelyikével meghatározva egy rendkívül leegyszerűsített képet kapunk, hiszen csak a komponensek számát és egyenletességét vettük tekintetbe. Az ún. **kompozíciós** vagy **florális diverzitás** a térbeli mozaikosságból eredő sokféleséget jellemzi oly módon, hogy az állományban véletlenszerűen kihelyezett mintavételi egységekben regisztrálható fajlisták diverzitását méri (Juhász-Nagy 1980, Juhász-Nagy és Podani 1983). A florális diverzitás értéke is térlépték függő.

Az eddig megemlített diverzitási jellemzők mind a faji összetételen alapulnak, ami a taxonómiai tradíciók erősségét jelzi az ökológiában. Pedig ugyanolyan értelmes kérdés egy társulás vertikális szerkezetében vagy a részvevő fajok stratégiájában, életforma típusában jelentkező sokféleséget mérni. Ez is mutatja, hogy még sok megoldatlan kérdés van a társulások biológiai sokféleségének értékelésében.

### **Társulások nem fajösszetételen alapuló jellemzése**

A fajösszetételen felül a társulások jellemezhetők az őket felépítő fajok más jellegű tulajdonságainak és egymás közötti kapcsolatainak a felhasználásával. Először tekintsük a fajok speciális szempontok szerinti minősítésén alapuló jellemzőket. Ezeket összefoglalóan növényfajokra vonatkozóan **nem florisztikai jellemzőknek** szokták nevezni.

Egy növénytársulást jellemezhetünk az “Alkalmazkodás a változó környezethez” című fejezetben ismertetett Raunkiaer-féle életformák részesevése alapján (Raunkiaer, 1934). Így

az eltérő flóratörténeti, s ezért kevés közös fajt tartalmazó, területek társulásai is összehasonlíthatók.

Az előbbivel szemben éppen a fajok földrajzi elterjedését tünteti ki a **flóraelemek**be történő besorolás. A hazai növényfajok área hasonlóságon alapuló tipizálását először Máthé (1940, 1941) végezte el. Az egyes növénytársulások ilyen szempontú jellemzése a különböző klimatikus hatások erősségét írja le.

A növénytársulások aszerint is jellemezhetők, hogy milyen arányban tartalmaznak különböző társulás féleségeihez többé-kevésbé kötődő fajokat. A hazai botanikusok a növényfajokat társuláshűségük alapján is tipizálták. A különböző szerzők által közölt **cönológiai karakter** besorolások (pl. Csapody et al. 1966, Soó 1980, Simon 1992) nem teljesen azonosak, ami a fajok eltérő mértékű specializációját és egyben besorolhatóságát, illetve a társulások rendszerének változásait jelzi.

A növénytársulások előfordulását korlátozó tényezők feltárásához nagy segítséget jelenthet a felépítő fajok jellemző ökológiai viselkedésének megismerése. Ezt a célt szolgálják az **ökológiai indikátor értékek**, amelyek a növényfajokat a külvilág bizonyos tényezőivel szemben mutatott átlagos viselkedésük alapján írják le. Az ily módon létrehozott kategóriarendszerek az ökológiai viselkedést figyelembe vevő (vagyis nem a fiziológiai optimumra alapozó) relatív értékszámokat rendelnek a fajokhoz. Az alább bemutatásra kerülő indikátor értékek közös jellemzője, hogy ún. ordinális skálán vannak értelmezve, vagyis csak rang sorrendet jelölnek, az egyes skálapontok közötti különbségek nem feltétlen azonosak és nincs rögzített nulla pontja a skálának. Éppen ezért matematikailag hibás egy társulást valamelyik ökológiai indikátor érték átlagával jellemezni. A növényfajok relatív ökológiai viselkedését eddig az alábbi faktorokra vonatkozóan sorolták be: Hő (**T**); Talajnedvesség (**W** vagy **F**); Talajreakció (**R**); Nitrogén (**N**); Fény (**L**); Kontinentalitás (**C**); Sótűrés (**S**).

Az indifferens fajok nem mutatnak az adott faktor kapcsán jól besorolható viselkedést. A különböző szerzők által készített besorolások abban is eltérnek, hogy hány fokozatú skálát használnak. A Közép-Európában legelterjedtebben használt Ellenberg-féle rendszer legújabb kiadása (Ellenberg et al. 1992), illetve az ennek mintájára a hazai flórára legfrissebben készült Borhidi-féle rendszer (Borhidi 1993) szerzői törekednek a 9-fokú skála használatára (pl. Borhidinál **RB**=1 erősen savanyúságjelző, kifejezetten mészkerülő fajok, **RB**=9 mész-, illetve

bázisjelző fajok). A hazai gyakorlatban (16. ábra) legelterjedtebben eddig a Zólyomi-féle TWR rendszert használták (Zólyomi et al 1967, későbbi kiegészítésekkel Simon 1992 közli).

Elsősorban az erdőtipológia gyakorlati felhasználói számára dolgozták ki a **ökológiai fajcsoportokat** (ökocsoport). E csoportok kialakításához az érintett növényfajoknak a termőhelyi tényezőkre adott hasonló válasza szolgáltat alapot, nevüket a csoport egy jellemző fajáról kapták (pl. *Melica uniflora*-csoport). A hazánkban mintegy 640 erdei növényfajra kidolgozott rendszer (Csapody et al. 1963, Babos et al. 1966) 47 ökocsoportba sorolja a fajokat.

Napjainkban egyre nagyobb szükség van olyan eszközökre, amelyekkel a növénytársulások eredetiségét, természetességének szintjét lehet becsülni. Ezt a célt szolgálja a hazai edényes fajokra kidolgozott Simon-féle természetvédelmi érték kategória (**TVK**) rendszer (Simon 1988, 1992). E rendszerben a fajok az unikális (U), kiemelten védett (KV), védett (V), társulásalkotó (E), kísérő (K), természetes pionír (TP), természetes zavarástűrő (TZ), adventív (A), gazdasági növény (G) és gyom (GY) kategóriák valamelyikébe tartoznak. Egy társulás speciális állapotjellemzését kaphatjuk e kategóriák részesedésének meghatározásával.

A növényfajok ökológiai viselkedésének egy más szempontú jellemzésére dolgozta ki az angol Grime (1979) az **ökológiai stratégia** típusokat. A termőhelyet jellemző stresszhez és bolygatáshoz való alkalmazkodás alapján különítette el típusait (lásd "Alkalmazkodás a változó környezethez" fejezetet).

Borhidi (1993) a hazai edényes flóra tagjait az általa létrehozott **szociális magatartás típusok** valamelyikébe sorolja be. Ez a nem-florisztikai besorolás a Grime-féle koncepciót ötvözi az őshonosság, a specializáltság és a társulást ért bolygatás eredetének (emberi-természetes) szempontjaival. E kategorizálás célja a fajok társulásban betöltött szerepének jellemzése. Mivel egy teljesen új rendszerről van szó, széles körű kipróbálása és a szakmai közvélemény értékelése még várat magára.

A növénytársulások nem fajösszetételén alapuló jellemzői közül erdők esetében különösen fontos a **vertikális szerkezet** (szintezettség), aminek fontos szerepe van a földre lejutó fény mennyiségének meghatározásában. Leírásának több útja lehetséges, amiket az erdészeti gyakorlat is alkalmaz. Egyetlen szám, az ún. **levél area index (LAI)** használatával

is lehet jellemezni egy állomány lombkoronájának sűrűségét. A LAI az egységnyi területre eső levélfelületet jelenti [pl.  $m_c/m_c$ ]. Az erdő vertikális szerkezete az alsóbb szintekben hozzáférhető fény mennyiségének és spektrális összetételének befolyásolásán keresztül döntően meghatározza a lágyszárúak, a cserjék és az újulat életfeltételeit.

A társulások táplálkozási (trofikus) szerkezetének a leírása sem faji jellemzőkön alapul. E témakör részleteit, az egyes trofikus szintek jellemzőit a könyv más fejezetei ismertetik.

### ***Növénytársulások csoportosítása***

#### **A klasszikus cönológia alapfogalmai és módszere**

A Föld vegetációjának megismerése során természetes volt, hogy a tudomány túllépett a formációs alapon való jellemzésen. A *fajösszetétel* törvényszerű ismétlődéseinek felismerése a társulás “szuperorganizmus”-szerű felfogásával párosulva elvezetett a fitocönológia (növényzociológia) különböző iskoláinak kialakulásához.

#### ***Néhány alapfogalom, a terepi mintavételezés***

**Asszociáció:** meghatározott florisztikai összetételű, állandó, egyedeiben törvényszerűen ismétlődő növényi társulás, egységes életfeltételekkel és megjelenéssel. A társulástan hierarchikus rendszerének alapegysége (taxonómiában használt faj fogalmával analóg alapegység). Az egyes cönológiai iskolák az asszociációk felismerésében, elkülönítésében eltérő mértékben, de a tömeges, állandó és jellemző (karakter) fajokra alapoznak. A Braun-Blanquet féle tradíciókat követő hazai iskolában az asszociációk elkülönítése a florisztikai kompozíció, a társuláshoz **hű** (fidelis) karakterfajok megléte és a cönológiai hierarchia nagyobb csoportjait képviselő fajok arányai alapján történik. Az asszociációk nevét az uralkodó, állandó faj(ok) latin nevéből **-etum** végződés hozzáadásával képezzük.

**Állomány:** az adott asszociáció konkrét megjelenési formája. A terepen látható és leírható tényleges növényzet az asszociációkat felépítő valós *asszociáció egyedekből* áll (mint ahogy a fajokat is egyedek reprezentálják). A klasszikus cönológiai felfogással gyakran

kimondatlanul, de együtt jár az a feltételezés, hogy a különböző asszociációkhoz tartozó individuumok egymástól viszonylag éles határokkal elválnak (diszkontinuitás).

**Mintavétel:** célja általában egy objektum bizonyos tulajdonságainak minél alaposabb és torzításmentesebb megismerése. Minél nagyobb hányadát vizsgáljuk meg az objektumnak, annál pontosabb képet kapunk róla. A mintavételre fordítható idő viszont korlátozott. A mintavétel megtervezése tehát kényszerű kompromisszum-keresésből áll. A mintavételi terv olyan utasítás sorozat kell legyen, ami - esetünkben egy terület növényzetének leírását célul kitűző vizsgálat számára - pontos útmutatást ad arra vonatkozóan, hogy mely részeket vizsgáljuk. Meg kell adja, hogy mekkora mintavételi egységeket használjunk, hány elemű mintát gyűjtünk és milyen változókat regisztráljunk a mintavételi helyeken. A klasszikus cönológia módszertanában a következő mintavételi szempontok érvényesülnek:

**a) A mintavételi egység helyének kiválasztása:** *“Az asszociációk gyakorlati felismerése, azok homogenitása révén még kezdő számára sem jelent különösebb nehézséget.”* (Zólyomi 1951). Ebből a meggyőződésből kiindulva a mintavételi hely kiválasztása **szubjektív**, “a jellemző folt(ok)” választandó(k) ki.

**b) A mintavételi egység alakja:** A klasszikus cönológia tradicionálisan négyzet alakú mintavételi egységeket használ (kvadrát módszer).

**c) A mintavételi egység nagysága:** Elvben a minimum áréát közelítő méretű kvadrátot kell használni, mert sokkal kisebb kvadrátok használatával hamis leírást kaphatunk, míg a sokkal nagyobb kvadrátok használata többletinformációt nem szolgáltató plusz munkavégzést jelentene. A gyakorlatban a cönológusok általában korábbi tapasztalatokra alapuló standard méretű, pl. erdőben 20x20 m-es kvadrátokat használnak.

**d) Analitikus (felvételezéskor helyszínen becsült) bélyegek:** az alábbi analitikus bélyegeket a felvételi négyzetben talált összes fajra szintenként (lombkorona-A, másod lombkorona-A2, cserje-B, lágyszárú-C, moha-D) kell meghatározni. Egy helyet a növényzeti jellegétől függően egy vegetációs periódusban többször kell felvételezni (pl. kora tavaszi - késő nyári mintavétel).

**A-D érték (Abundancia-Dominancia):** Az előforduló fajok tömegességének jellemzésére szolgáló, az egyedszám és borítás viszonyoknak a termet különbségekből adódó



arányeltolódásokat csökkentő becslési skálája. Az A-D érték meghatározása egy ötfokú ordinális skálán való becsléssel történik (6. táblázat).

*Szociabilitás* (Társulásképeség-S): Szálanként (1) → Csoportosan (5).

*Vitalitás* (Életképeség-V): csak kicsirázik (1) → virágosan is szaporodik (4).

Sajnos a gyakorlatban S és V értékét ritkán regisztrálják a kutatók, illetve az egy évben többszöri felvételezés jogos követelménye is gyakran nem teljesül.

### ***Terepi felvételek kiértékelése, szintetikus bélyegek, a hierarchikus rendszer***

Több állományban készült felvételek alapján, az egyes asszociációkat jellemző karakterfajok megléte alapján készül az asszociációt jellemző **szintetikus tabella**. Az ebben szereplő, az egyes fajokat leíró jellemzők mindegyike 5-ös skálán mozog:

**Frekvencia:** egy adott állományban készült felvételek hány százalékában fordult elő az adott faj.

**Konstancia** (Állandóság-K): egy adott asszociációban készült felvételek hány százalékában fordult elő az adott faj.

**Fidelitás** (Hűség-F): értéke valamely fajnak bizonyos asszociációhoz vagy magasabb rangú szüntaxonhoz való kötődését mutatja:

Asszociáció karakterfaj	F=5
Asszociáció-csoport karakterfaj	F=4
Asszociáció-sorozat karakterfaj	F=3
Asszociáció-osztály karakterfaj	F=2
Asszociáció kísérő vagy idegen fajok	F=1

A hazai vegetáció tanulmányozása során kiderült, hogy az igazi asszociáció karakterfajok rendkívül ritkák. E módszer kidolgozói a hazainál sokkal inkább abiotikus kontroll alatt álló, s ezért a magyarországinál kontrasztosabb alhavasi vegetáció tanulmányozása alapján jutottak el a fidelitás (hűség) kitüntetéséig. Ezért is érthető például, hogy a talán leginkább a helyi versengés kimenetele által meghatározott összetételű mezofil rétek teljes cönológiai feldolgozása még mind a mai napig nem fejeződött be.

A már említett asszociáció-faj analógia eredményeképpen az asszociációk a rendszertanból ismerthez (faj-nemzetség-család-stb.) hasonló, szigorú nomenklaturai szabályok szerint elnevezett magasabb hierarchia szintű egységekbe sorolhatók. A gyakrabban használt **szüntaxonómiai rangokat** a 7. táblázat mutatja be.

A cönológia elkülönít az asszociációnál alacsonyabb rendű ("faj alatti") egységeket is:

**Szubasszociáció:** egy asszociációhoz tartozó szubasszociációk egymástól **minőségi** jellegekben különböznek. Megkülönböztetésük alapja bizonyos **differenciális** fajok megléte vagy hiánya, e fajok alapján kapják nevüket, pl.: *Aconito-Fagetum caricetosum pilosae*

**Fácies:** egy asszociáció fációsai egymástól **menyiségi** jellegekben különböznek, vagyis a jellemző A-D értékekben történik változás, jellemzően egy-egy faj lokálisan dominánssá válik. E domináns faj neve jelenik meg az elnevezésben Pl.: *Aconito-Fagetum caricetosum pilosae melicosum uniflorae*.

**Konzociáció:** Egy asszociáció különböző konzociációi az uralkodó szint (pl. egy erdő esetében a lombkorona szint) összetételében különböznek oly módon, hogy a faji összetétel egyébként nem változik lényegesen. Így pl. egy bükkös társulásnak létezhet magas köris uralta konzociációja.

**Szünúziium:** Azonos életformájú növényekből felépülő legelemibb növénytársulásnak tekinthető egység. Így beszélhetünk pl. egy kidőlt fatörzs moha szünúziiumáról.

Az erdőtípológia - mint a növénycönológia erdészeti alkalmazása - speciális alapegységet alkalmaz. Egy **erdőtípus**ba azok az erdők tartoznak, amelyekben a termőhelyi tényezők összhatása azonos, a lombkoronaszint fajai és e fajok jellemzői (növekedésmenet, felújulás stb.) azonosak, valamint a cserje- és gyepszint összetétele többé-kevésbé azonos. Ebből következik, hogy az egy erdőtípushoz tartozó erdőrészeket egységesen kezelhetők azonos erdőgazdálkodási eljárások használatával. (Babos et al. 1966, Majer 1968). Mivel a meghatározás szempontjai nem azonosak, nincsen egyértelmű megfeleltetés az erdőtípus és a növénycönológia által használt egységek között. Az erdőtípus leggyakrabban valamely fációs, illetve szubasszociációnak felel meg, ritkán asszociáció rangú is lehet.

A klasszikus Braun-Blanquet-féle cönológia iránt részletesen érdeklődő olvasó számára két nagyszerű és tudománytörténeti jelentőséggel is bíró mű ajánlható (Felföldy 1943, Soó-Zólyomi 1951).

## **Növényzetvizsgálat numerikus klasszifikációval (Cluster analízis)**

A klasszikus cönológia módszerének ismertetése után e rövid alfejezet a növényzet csoportosításának egy másik nagy módszer családját mutatja be. E módszereket terepbotanikai, ökológiai vizsgálatok kapcsán több cél érdekében is szokás alkalmazni:

- Szüntaxonómiai tanulmányokhoz, illetve térképezéskor az ábrázolandó egységek megállapításához a felvételi helyek (növényzeti minták) osztályozása a fajok előfordulásai mint változók alapján;

- A fajok együttviselkedő csoportjainak felismerése érdekében maguk a fajok osztályozhatók a helyek közötti választásaik mint változók alapján;

- A társulás típusok és az abiotikus tényezők kapcsolatainak vizsgálatokor a cluster analízis által elkülönített csoportokban vizsgálhatók a kérdésünk szempontjából fontos környezeti változók.

### ***Mintavételi szempontok:***

Ha a klasszikus cönológia fent ismertetett módszereit egy más társulás-koncepciót valló ember értékeli (v.ö. individualisztikus társulás felfogás Gleason 1926), számos kritikai megjegyzést tehet:

- Miért szubjektív a mintavételi hely kiválasztása? Így a kutató egyéni tapasztalataitól vezérelve az esetleges átmeneti, nem jellemző foltok nem léteznek a társulástani leírások számára.

- Miért nem törekszik a kutató a fajok tömegviszonyainak jellemzésekor mások által könnyebben reprodukálható becslést végrehajtani? Ilyen lehet pl. van-nincs regisztráción alapuló lokális frekvencia meghatározása vagy az ún. pontkvadrát használata stb.

- A növényzet csoportosítása miért úgy történik, hogy már meglévő kész “dobozokba” soroljuk be a leírt állományokat? Alternatív megoldás az lenne, hogy a növényzet leírt állománymintáit hasonlóságaik-különbözőségeik alapján az adatstruktúrának megfelelően csoportosítanánk.

Ennek megfelelően az objektivitásra törekvő növényzet leírásokhoz az alábbi szempontokat szokás figyelembe venni:

Az objektivitás egyik fontos eleme, hogy törekedni kell arra, hogy a mintavételi egységek pontos helyét ne a vizsgálatot végző kutató szakértői választása határozza meg. Ezt ideális esetben a mintavételi helyek véletlenszerű kijelölésének technikáival lehet elérni. Ha erre időhiány, terepi adottságok stb. miatt nincs is lehetőség, törekedni kell arra, hogy a mintavételi helyek pontos kitűzését a vizsgálandó állományban ne a növényzet képe határozza meg. Ezt akár szisztematikus, akár ún. találmra való mintavétellel el lehet érni.

Másik fontos szempont, hogy a fajok tömegviszonyainak megítélésekor elkövethető szubjektív becslési hiba csökkenthető, ha kisebb területekre vonatkozó borításbecsléseket végzünk. A mikrovadrátokban regisztrált van-nincs adatok, és a belőlük számítható lokális frekvenciaértékek mentesek a becslési hibáktól (leszámítva az észrevételi hatékonyság, illetve a helyes határozás problémakörét). Azt viszont fontos hangsúlyozni, hogy a lokális frekvenciaérték azt írja le, hogy az összes megvizsgált mintavételi egység hány százalékában fordult elő a faj, ami legtöbbször nem esik egybe a faj (akár pontosan meghatározott) borítás értékével.

### ***Osztályozó eljárások főbb típusai***

Megkülönböztetünk divizív és agglomeratív eljárásokat. A divizív módszerek kiinduláskor minden osztályozandó objektumot egyetlen nagy csoportba tartozónak tekintenek. Először ezt osztják valamilyen kritérium(ok) alapján két csoportra, majd ezt ismétlik minden létrehozott csoportra mindaddig, amíg valamilyen előre meghatározott leállási feltétel nem teljesül. Ezzel szemben az agglomeratív eljárások kezdetben minden objektumot külön kezelnek, majd ezekből képzik az osztályokat. A divizív osztályozás alapötlete az, hogy az adatstruktúrában levő jelentős különbségek érvényesüljenek az alcsoportok kialakításakor. Ezzel szemben az agglomeratív eljárásoknál a "lokális" hasonlóság jut érvényre.

Egy másik csoportosítás szerint megkülönböztetünk hierarchikus és nem hierarchikus módszereket. Előbbiek azon a felfogáson alapulnak, hogy a csoportok egy hierarchikus rendszerbe illeszthetők (hasonlóan az egyed-faj-nemzetség-család-stb. sorhoz). Ezzel

szemben a nem hierarchikus eljárások nem rendelnek ilyen “szintezett” struktúrát az adatokhoz, hanem objektumainkat előre általunk meghatározott számú osztályba sorolják. Ez utóbbiakat szokás partíciós eljárásoknak nevezni. Példaként újra utalhatunk a formációs okoskodásra. Egy adott terület növényzetének nem hierarchikus osztályozását adja a rét-erdő-mocsár kategóriák valamelyikébe történő besorolás, ahol nem vesszük tekintetbe a növényzet egyes kategóriákon belüli változatosságát, mintázatát.

Mivel vegetációtudományi és ökológiai munkákban leggyakrabban hierarchikus agglomeratív osztályozásokat alkalmaznak, így csak ezekkel foglalkozunk részletesebben. Az osztályozó eljárások iránt mélyebben érdeklődő olvasónak Podani (1980) munkája ajánlható.

### **Hierarchikus, agglomeratív osztályozás**

Hierarchikus agglomeratív osztályozási eljárások elvégzéséhez két szempontot kell mérlegelnünk:

- Milyen index vagy függvény segítségével határozzuk meg az objektumok hasonlóságát/különbözőségét?
- Milyen osztályozó algoritmust használjunk az önálló objektumok és/vagy a már létrehozott csoportok (cluster) összevonásához?

Ezek a kérdések jól jelzik, hogy egy hierarchikus agglomeratív osztályozás első lépése, hogy egy szimmetrikus hasonlósági/távolság mátrixot kell létrehozni, amelyben minden objektum hasonlósága/távolsága szerepel minden másikkal képest. A tényleges osztályozás ezután történhet a kiválasztott összevonást végző algoritmus segítségével. Eredményeinket legszemléletesebben dendrogram formájában ábrázolhatjuk (17. ábra).

Mindkét fenti kérdés megválaszolása azért jelenthet problémát, mert nagyon sok módszer áll rendelkezésre a különböző számítógépes programcsomagokban, viszont kevés olyan munka van az irodalomban, ami a lehetőségek közötti okos választást segítené. Az alábbiakban a teljesség igénye nélkül csak néhány gyakran használt hasonlósági indexet/távolság függvényt, illetve osztályozó algoritmust tárgyalunk.

### ***Szimilitás - Disszimilitás***

Növényzeti felvételek, illetve fajok közötti hasonlóság kifejezésére számos objektív függvény áll rendelkezésre. Ideális esetben két faj/állomány ilyen alapon kifejezett hasonlósága tényleges ökológiai viselkedésükre reflektál. Mivel a hasonlóság ilyen felfogása ökológiai indíttatású, fontos tudnunk, hogy az ökológiai viselkedés mely aspektusára érzékeny a használni kívánt függvény. Ennek és saját kérdésfelvetésünknek az ismeretében könnyebb lehet a választás a több száz lehetőség közül.

Számos elterjedt hasonlósági index a felvételeket a közös fajok számán/arányán alapulva hasonlítja össze, az adatokat binárisan (van-nincs) kezelve. Klasszikus példák a Jaccard (1912) és a Sørensen (1948) index.

Jaccard index 
$$SJ = \frac{c}{a+b+c}, \text{ vagy } SJ = \frac{c}{A+B-c},$$

Sørensen index (társulás koefficiens) 
$$CC = \frac{2c}{(A+B)}, \text{ vagy } CC = \frac{2c}{(a+b+2c)},$$

ahol  $c$  - közös fajok száma

$a$  és  $b$  - a két állományban egyedi fajok száma

$A$  és  $B$  - a két állomány teljes fajszáma ( $A=a+c$ ;  $B=b+c$ ).

Vegetációtudományi vizsgálatokban gyakran a fajok tömegességi viszonyait is kifejező kvantitatív adatokkal rendelkezünk. Jellemzően ezek az adatomátrixok (faj x hely) sok nullát tartalmaznak. E nullák kezelése (a kvalitatív jelleg súlyozása) jelenti az egyik fontos problémát a kvantitatív adatokon alapuló hasonlósági/távolság függvények számára. Az egyes függvények abban (is) különböznek, hogy milyen fontosságot tulajdonítanak egy faj jelenlétének, illetve hiányának az abundanciális különbségekhez képest.

Az Sørensen indexhez hasonló a Gauch (1982) által bevezetett százalékos hasonlóság (percentage similarity)

$$PS_{ij} = 200 \sum_k \frac{\min(y_{ki}, y_{kj})}{\sum_k y_{ki} + \sum_k y_{kj}},$$

ahol  $y_{ki}$  - a  $k$  faj abundanciája az  $i$  kvadrátban,

$\min(y_{ki}, y_{kj})$  - a  $y_{ki}, y_{kj}$  minimuma.

Más függvények kifejezetten geometriai megközelítésen alapulnak. Az egyik leggyakrabban használt függvény az euklideszi távolság, ami az állományok távolságát (különbözőségét) úgy számítja, hogy azokat egy olyan tér pontjainak tekinti, amelyben a tengelyek a fajok, és az állomány helyzetét a fajok abundancia értékei mint koordináták határozzák meg.

$$ED = \sqrt{\sum_k (y_{ki} - y_{kj})^2}.$$

ahol  $y_{ki}$  - a  $k$  faj abundanciája az  $i$  kvadrátban,

Az egyes hasonlósági/távolság mértékek “jóságát”, használhatóságát nem lehet egyértelműen megadni. Minta tabellákon végzett tanulmányokból azonban néhány megállapítás leszűrhető. A 8. táblázat ezeket összegezi a fent bemutatott indexekre.

### ***Osztályozó algoritmusok***

Az önállóan álló objektumok összevonását a használt hasonlóság/távolság mérték határozza meg. A továbbiakban a két egymáshoz “legközelebb álló” csoport kerül összevonásra. Az egyes módszerek e közel állás definíciójában térnek el egymástól. Három fő stratégia különíthető el (v.ö. Podani 1993):

#### *Távolság optimalizáló*

Az összevonás kritériuma cluster-cluster távolságok által meghatározott. Ebbe a csoportba tartoznak a legelterjedtebben használt módszerek (pl. egyszerű lánc, teljes lánc, centroid, egyszerű átlag, csoportátlag).

#### *Homogenitás optimalizáló*

Az ide tartozó eljárások az összevonáskor az osztályok belső homogenitásának valamely mértékét (pl. osztályon belüli objektum-objektum távolság, variancia vagy entrópia alapú kifejezés) optimalizálják.

#### *Globális optimalizáló*

Valójában ebben a megközelítésben az osztályok képzésének kritériuma a teljes klasszifikáció jósága az adott hierarchia szinten. Az összevonásokat úgy végzi, hogy az átlagos osztályon belüli távolság és az átlagos osztályok közötti távolság hányadosának növekedését minimalizálja.

A számos lehetőség közül az osztályozó algoritmusok esetében is nehéz választani. Itt sincs egyértelműen legjobb módszer. Választásunkat részben meghatározzák az általunk használt számítógép (memória, sebesség) és programcsomag lehetőségei. Fontos tudni, hogy vannak eljárások melyek “elmoosák” az adatstruktúrában meglevő csoportszerkezetet (pl. egyszerű lánc), míg mások éppen felerősítik, túlhangsúlyozzák (pl. teljes lánc, Ward-Orlói módszer). Az egyes osztályozó algoritmusok részletei iránt érdeklődő olvasónak Podani (1980, 1993) munkái ajánlhatók.

A hierarchikus agglomeratív osztályozások elterjedését a kivitelezésüket megkönnyítő számítógépek és programok elterjedése tette lehetővé. A legtöbb általános célú statisztikai programcsomag tartalmaz klasszifikációs modult. Így pl. a sokak által ismert SPSS, BMDP és a STATISTICA is. Mivel ezek nem speciálisan vegetációtudományi és/vagy klasszifikációs célú programok, viszonylag kis választékot kínálnak fel hasonlósági függvényekből és osztályozó algoritmusokból. Szerencsénkre léteznek kifejezetten botanikus-ökológus feladatokra hazánkban fejlesztett programcsomagok is (SYN-TAX (Podani 1980, 1993); NuCoSA (Tóthmérész, 1993/b). Az eredendően csak osztályozó eljárásokat tartalmazó SYN-TAX csomag mára már sokoldalú elemzést lehetővé tevő módszerek széles kínálatát nyújtja. Viszont az osztályozási “gyökereknek” köszönhetően a különböző agglomeratív, divizív, hierarchikus és nem hierarchikus eljárások legszélesebb választékát kínálja.

Szemléltetésként az alábbiakban a klasszikus cönológia módszereivel készített felvételek numerikus osztályozása kerül bemutatásra. A Zempléni-hegységben készült 54 cönológiai felvétel (9. táblázat) három asszociációt képvisel (Simon 1977). Ebben a vizsgálatban a fásszárúak A, A2, B, és C szintekben történt regisztrációja külön változóként (fajként) szerepel. Az A-D értékek átalakítása százalékká a 10. táblázatban megadottak szerint történt. A 7. ábrán bemutatott dendrogram kiszámolásához euklideszi távolság függvény (távolságmátrix) és a csoportátlag módszer (osztályozó algoritmus) került felhasználásra.

Megfigyelhető, hogy nem válnak szét egyértelműen a három asszociáció felvételei. Ez az elsőre talán meglepő eredmény a következők miatt lehet mégis érthető. A társulásba történő besoroláskor a karakter-, és jellemző fajok, illetve a lombkorona szint domináns fajai kitüntetett szerepűek, míg a numerikus osztályozás csak A-D értéküknek megfelelően



súlyozza a fajokat. Még az igen alacsony szinten elkülönülő csoportokban (egymáshoz igen közel került, tehát kevésbé eltérő felvételek) is keverten meg lehet találni mindhárom társulás felvételeit. Mindezek azt mutatják, hogy a társulások teljes florisztikai összetételén alapuló numerikus klasszifikációs elemzésétől nem minden esetben várhatjuk, hogy reprodukálja a klasszikus cönológiai besorolások eredményeit, nem is ezért használjuk.

Ezt a nem egyezést nem hiányosságként kell kezelni, hanem a numerikus klasszifikációt egy más típusú rákérdezést lehetővé tevő eszközként érdemes használni. A teljes florisztikai összetétel figyelembe vétele adott esetben sokkal érzékenyebb indikátora lehet a termőhelyi viszonyok különbségeinek, mint a karakterfajokra épülő cönológiai besorolás (v.ö. Standovár 1995, 16. ábra)

### ***Növénytársulások dinamikája***

Az eddig megismert társulásjellemezőkkel, illetve a különböző csoportosító eljárásokkal a társulások pillanatnyi állapotát lehet leírni. Ugyanakkor mint minden élőlényre, a több faj populációjából felépülő társulásokra is az állandó változás, dinamizmus a jellemző. Ez a fejezet a társulások összetételében megfigyelhető időbeli változások főbb típusait mutatja be.

### **Társulások időbeni változásának típusai**

A természetben rendszeresen és figyelmesen járó ember számára a növényzet időbeli változásai feltűnőek. Az évszakok egymásra következésével járó jellegzetes színváltozások egy szép kaszálóréten ugyanúgy e változások körébe tartoznak, mint egy felhagyott kaszáló folyamatos, évtizedekig tartó beerdősülése, vagy egy gyakran felkeresett erdő aljnövényzetében bizonyos fajok arányaiban évenként megfigyelt apróbb-nagyobb eltérések. És akkor azokról az emberi élettartamot meghaladó hosszú távú változásokról nem is beszéltünk, amelyek évezredek, évtízezredek vagy akár évmilliók alatt zajlanak le.

A lehetséges dinamikus jelenségek nagy száma, eltérő tér- és időléptéke szükségessé teszi a változások főbb típusainak elkülönítését.

Egy közösség összetételében jelentkező változások egyik típusa a **fluktuáció**. Ezalatt az egyes populációk egyedszámában beálló változásokból eredő dinamikát értjük. Mivel a külső körülmények változékonyak, az egyedszám is folyamatosan változik. Az ilyen típusú változás

a rövid életciklusú lágyszárúak esetében sokkal szembetűnőbb, mint a fákéban. A különböző fajok reakciója eltérő, így a társulást jellemző fajtextúra évről évre kicsit változhat. Erre a jelenségre példaként az üde bükkösök útjain, illetve patakmedrek közelében megfigyelhető nagy csalán - erdei nyenyúljhozzám fluktuáció említhető. Bizonyos években az egyik, más években a másik faj válik dominánssá.

A társulások összetételében, szerkezetében lezajló változások közül másodikként a **ciklikus** változásokat említjük. E periodikusan ismétlődő jelenségek hátterében állhat egyes fajok regenerációs ciklusa és/vagy valamilyen külső környezeti változó periodikus viselkedése. A **regeneráció** az egyedek (klónok) fejlődési ciklusával összefüggő változások (megtelepedés, növekedés, dominánssá válás, öregedés, elhalás) összefoglaló elnevezése. Amint azt Watt (1947) klasszikus tanulmányában több társulás példáján is megmutatta: egy domináns faj regenerációs ciklusa az egész társulás összetételének és térbeli mintázatának meghatározója lehet.

Az abiotikus környezeti tényezők hatására létrejövő ciklikus változások közismert példája az évszakokkal összefüggő aszpektus-változás. Az **aszpektus** a társulás periodikusan (évente) ismétlődő jellegzetes megjelenése, amit egy vagy több hasonló fenológiájú faj időszakos számbeli sokasodása okoz. A kora tavaszi geofiton aszpektus a nyáron sűrűn záródó lombosított erdeink (pl. bükkösök, gyertyános tölgyesek, keményfaligetek) jellemzője. Tömeges alkotója lehet pl. a hóvirág, a csillagvirág, a galambvirág, a medvehagyma, a különböző keltikék, a bogláros szellőrózsa stb.

Az időbeli változások harmadik nagy csoportjába azokat a változás féleségeket soroljuk, amelyek közös sajátja a **direkcionális** (irányultság). Ezeket nevezzük **szukcessziós** változásoknak. Jellemzőjük, hogy egy területen **az egyes növénytársulások egymást fölváltják az időben**. Tipikus példaként említhető egy felhagyott hegyi kaszálórét beerdősülési folyamata, ami jól szemlélteti a direkcionálisitást is, hiszen a lágyszárúak dominálta társulás egyértelműen egy előbb cserjék, majd különböző fák által dominált társulássá alakul. A sukceszió kutatása az ökológia egyik sarkalatos problémája az utóbbi száz évben.

## Szukcesszió terresztris növénytársulásokban

A szukcesszió jelenségének megfigyelése és leírása nagyon hosszú múltra tekint vissza. A sok megfigyelés csak a századfordulón eredményezett egy tudományos elméletet. A szukcesszió elméletének megalkotásában úttörő szerepe volt az észak-amerikai ökológusoknak. Közülük is kiemelendő Clements munkássága. A "szuperorganizmus" társulás-koncepció megalkotója a szukcesszióra is évtizedekig uralkodó elméletet alkotott (Clements 1916).

A szukcessziós változások a kiindulási körülmények, az időtartam, a térbeli kiterjedtség vagy az eközben a külső környezetben fellépő változások alapján is nagyon különbözők lehetnek. Éppen ezért nagyon sok fajtáját szokták elkülöníteni. Az irodalomban fellelhető összes típust nem tárgyalva néhány fontosat meg kell említeni.

Érdeemes elkülöníteni a **szekuláris** szukcessziót a **biotikus** (vagy ökológiai) szukcessziótól. Előbbi geológiai időléptékben értelmezhető, így makroklimatikus és evolúciós változásokkal is együtt jár (fajok kihalnak és keletkeznek). Utóbbi néhány tíztől néhány ezer év léptékben zajlik, ideális esetben lényeges makroklimatikus és evolúciós változások nélkül. Az ökológusokat döntően a biotikus szukcesszió érdekli, ezért a továbbiakban szukcesszión mindig ezt értjük.

A **primer** szukcesszió egy frissen keletkezett felszínen lezajló vegetációfejlődést jelent. **Szekunder** szukcessziónak viszont a korábban már vegetációt hordozó felszíneken valamilyen katasztrófa után beinduló szukcessziót nevezzük. A két típus között a döntő különbség a kiindulási feltételekben van. A szekunder szukcesszió megindulásakor van talaj, s a talajban sok faj magva, rizómája stb. jelen van, míg a primer szukcesszió csak a kívülről odajutó fajok megtelepedésével tud megindulni, s a talajképződés is csak a szukcesszióval párhuzamosan zajlik. Ennek megfelelően általában hosszabb ideig is tart egy primer szukcessziós változás. Primer szukcesszióra példa lehet egy gleccser visszahúzódása révén keletkezett legyalult felszínen végbemenő, míg a szekunder szukcesszióra egy tűzvész vagy tarvágás utáni szukcesszió.

A szukcesszió együtt jár a külső környezet megváltozásával. E változások lehetnek **autogének**, vagyis a szukcesszió jelenségéhez szorosan hozzátartozók, a társulásoknak a fizikai környezetre gyakorolt hatásaiból eredők. **Exogén** vagy **allogén** változások esetén

valamilyen külső (a társuláson kívüli) erő hatására jön létre a fizikai környezet átalakulása, ami visszahat magára a szukcesszióra. Előbbire példa a primer szukcessziót kísérő humuszképződés, utóbbira egy folyóhordalékkal feltöltődő felszínen zajló szukcessziót gyorsító térszín változás. A fenti csoportosító szempontok nem mindig tisztán érvényesülnek, nem mindig mondható meg egyértelműen, hogy pl. egy szukcessziót kísérő környezeti változás endogén vagy exogén.

A szukcesszió tanulmányozása kapcsán Pickett et al. (1987) intelmeit követve fontos elkülöníteni a következőket:

**szukcessziós út** - a vegetáció időbeni változásának útja, az eltérő fajösszetételű állapotok (cönostátusok) egymásutánisága;

**szukcessziós mechanizmus** - olyan biológiai kölcsönhatás, amelynek szerepe van a szukcessziós változás létrejöttében;

**szukcessziós modell** - egy olyan logikai konstrukció, amely megmagyarázza a szukcessziós utat a különböző mechanizmusok megfelelő kombinálásával és szukcessziós állapotokhoz való kötésével.

Az elméleti és gyakorlati igényű szukcesszió kutatás célja mindhárom szempont együttes megismerése, hiszen csak ez teszi lehetővé a jövőbeni szukcessziós változások irányának megjósolását, illetve tudatos befolyásolását.

A szukcessziós utak megismerése elvileg egyszerű. Ésszerűen megválasztott helyen és módszerekkel nyomon kell követni a növényzet változását. Erdők ilyen szempontú vizsgálatában súlyos korlátot jelent a részvevő fajok (kutatókhoz képest) hosszú élettartama, s ebből következően az egész folyamat hosszú lefutása. Ez az oka, hogy nem rendelkezünk ténylegesen egy helyre (állandó mintavételi négyzet) vonatkozó hosszú távú adatokkal. A szukcessziós utakat általában a térben egymás mellett létező, de különböző korú foltok idősróként való kezeléséből rekonstruálják a kutatók. Ehhez persze számos nem ellenőrizhető feltételezéssel kell élni. Éppen ezért az utóbbi évtizedekben a világ sok országában állítottak be hosszú távú szukcessziós vizsgálatok céljára állandó mintavételi négyzeteket, így ma már rendelkezünk 30-40 éves adatsorokkal is, de ez erdők esetében még mindig nagyon kevés.

A megismert szukcessziós utak birtokában indult meg a mechanizmusok és modellek feltárása, megalkotása. Sejthető, hogy az egyes kutatók terepi tapasztalatának, a társulások

természetéről alkotott elképzelésének és matematikai előképzettségének függvényében nagyon sok, s akár egymásnak ellent is mondó modell született. E nagyon gazdag tudományterület legjobb, legteljesebb magyar nyelvű összefoglalóját Fekete (1985) tanulmánya adja. Ehelyütt csak a legfontosabb irányok bemutatására nyílik lehetőség.

Az egyik irányzat gondolkodásának alapját a társulások szuperorganizmus felfogása adta. Clements (1916) erre építve alkotta meg **monoklimax** elméletét. Eszerint adott klimatikus, geológiai viszonyok között, a flóratörténeti kényszerek figyelembevételével megjósolható, hogy a bolygatás után beinduló fejlődés milyen szukcessziós állapotok rendezett sorozatán keresztül jut el a területre jellemző zárótársulásba (klimax). Vagyis a szukcessziót **determinisztikus** és **konvergens** folyamatnak képzelte el. A zárótársulás a környezetével egyensúlyban levő, a lehető legbonyolultabb (komplex) és maximális biomasszát produkáló társulás. Clements a szukcesszió hat fázisát különítette el: nudáció  $\mapsto$  migráció  $\mapsto$  ökózis (idomulás)  $\mapsto$  reakció (visszahatás a környezetre)  $\mapsto$  kompetíció  $\mapsto$  stabilizáció. Szerinte a szukcessziót előrevivő mechanizmus a **facilitáció** (segítés). Az elsőként megtelepedő növények saját környezetüket oly módon változtatják meg (reakció), hogy az már a következő szukcessziós állapot fajainak lesz kedvező. A monoklimax (egyetlen lehetséges zárótársulás) elméletet hamar finomítani kellett az ennek ellentmondó tapasztalatok miatt, ami egy szerteágazó klimax-nevezéktan kialakulását eredményezte. Ugyanakkor az elmélet determinisztikus és konvergens jellege sokáig általánosan elfogadott volt, sőt az ökoszisztéma-ökológia felvirágzásával, elsősorban Odum (1969) munkássága nyomán modern folytatást is nyert, csak a társulás, mint egység, az ökoszisztémával lett behelyettesítve.

A fentieknek ellentmondó elméletek is születtek. Kifejlődésüknek egyik alapját az adta, hogy sok konkrét esetre a determinisztikus és konvergens szukcessziót feltételező elmélet nem volt sikeresen alkalmazható. Legalább ennyire fontos szerepe volt a társulások individualisztikus (Gleason 1926) felfogásának.

Elsősorban szekunder szukcessziós változások leírására vezette be Egler (1954) a **kezdeti florisztikai összetétel** fontosságát hangsúlyozó elméletét. Eszerint a szukcesszió menete a kiinduláskor jelenlevő fajoktól függ, hiszen a közöttük meglévő különbségek meghatározta sorrendben, de ezekből a fajokból alakulnak ki az egyes szukcessziós állapotok.

Ez a felfogás élesen szemben áll a döntően primer szukcessziós esetekre vonatkoztatott “staféta”, vagyis egymást váltó, különböző fajösszetételű szukcessziós állapotokat feltételező elmélettel (Clements 1916). Egler követői, elméletének modernizálói, a társulások létét tagadó, populációs alapú megközelítésre és a darwini szelekcióra alapozva dolgozták ki elképzeléseiket. A szukcessziós változások mechanizmusaként a **tolerancia** elvet fogalmazták meg. Eszerint nem szükséges a szukcessziót speciálisan előrevivő mechanizmust (facilitáció) feltételezni, mert az egyes fajok a rájuk egyedien jellemző növekedési, szaporodási, versengési, összefoglalóan életmenet (life history), tulajdonságaiknak megfelelő időben és ideig válnak fontos szereplőjévé a szukcessziónak. A későbbi stádium képviselője a pionír növényzet jelenlétében, azt tolerálva, képes lappangani és a körülményektől, illetve saját életmenet tulajdonságaiból adódó időben dominánssá válni.

A szukcesszió mechanizmusainak összefoglalását adta meg Connell és Slatyer (1977). A facilitáció és tolerancia mechanizmusokon felül e szerzők az **inhibíciót** is lehetséges mechanizmusként javasolják. Ez utóbbi, a gátlási mechanizmus, azt feltételezi, hogy az első megtelepedők minden más egyed (akár fajtárs) megtelepedését gátolják, pl. allelopatikus kölcsönhatás révén, függetlenül attól, hogy korai vagy késői stádiumra jellemző faj egyedeiről van-e szó. A bevezetett mechanizmusok lényegét Pickett et al. (1987) összegzése nyomán a 11. táblázat mutatja.

Léteznek teljesen sztochasztikus (véletlenszerű) fajbehelyettesítést feltételező szukcessziós modellek is (pl. Horn 1975, 1976). Közülük a talán legegyszerűbb az alábbi feltevésekből indul ki:

- az erdő méhsejt alakú egységekből épül fel, s mindegyikben egyetlen fa van,
- az egyes fák azonos pillanatban (szinkron) cserélődnek,
- **A** faj **B**-vel való kicserélődésének valószínűsége megegyezik **B** csemétéinek a relatív gyakoriságával az **A** idős példányai alatt talált összes csemete százalékában.

Így megadható egy átmeneti mátrix, ami leírja, hogy **A** faj milyen valószínűséggel helyettesítődik **A**-val, **B**-vel **C**-vel stb a korábbi történésektől függetlenül. Ha az átmeneti mátrix időben nem változik, és kellően hosszú idő áll rendelkezésre, akkor az aktuális kiindulási állapottól nem befolyásolva vagy egy ciklikus változási sor, vagy egy meghatározott összetételű zárótársulás alakul ki. Annak ellenére, hogy a kiindulási

feltételezések sok irreális egyszerűsítést tartalmaznak, Horn (1975) konkrét példán keresztül mutatta be, hogy a valós, terepi csemete számlálásból származó adatok alapján szerkesztett átmeneti mátrixból becsült zárótársulás összetétele milyen jól közelíti a legalább 350 éve nem bolygatott erdő fajösszetételét (12. táblázat).

A fenti szukcessziós elképzelések közös jellemzője, hogy egyik sem általános érvényű. Tendencia jelleggel igaz állítás, hogy a facilitációs mechanizmus inkább a primer szukcessziós változások korai fázisait magyarázza jól, míg a tolerancia mechanizmus inkább a szekunder szukcessziós jelenségekre érvényes (Finegan 1984). További közös jellemző, hogy a bemutatott modellek egyensúlyiak abban az értelemben, hogy a bolygatás - mint ritka jelenség - utáni szukcessziót írják le, ami egy kezdeti stádium felől a környezettel egyensúlyban levő záró társulás felé való fejlődést jelent. Jóval későbbi felismerés, hogy a bolygatás sokkal gyakoribb, a társulások életének természetes részeként kezelendő esemény.

### **Erdődinamikai jelenségek**

Az erdőtársulások időbeli változásai kapcsán azért használjuk az erdődinamika kifejezést, mert a fentiek értelmében ez mást is, többet is jelent mint pusztán az erdőszukcesszió.

Sejthető, hogy a szukcessziós és a már említett regeneráción alapuló változások elkülönítése skála függő. Az egyszeri, katasztrófaszerű, nagy területre kiterjedő bolygatást követő vegetációfejlődést biztosan szukcessziónak tekinthetjük, ami megfelelően humid klímában előbb-utóbb erdős vegetáció kialakulásához vezet. A skála másik végpontját az uralkodó szintben elhelyezkedő egyetlen fa elpusztulása utáni változások jelentik. Tovább bonyolítja a képet, hogy egyetlen klasszikusan értelmezett szukcessziós állapotot képviselő erdőállományban is előfordulhatnak kisebb térléptékű (egy vagy néhány fa elpusztulásával járó) bolygatások, tehát egy tényleges szukcessziós változáshoz hozzáadódnak kisebb tér- és időléptékben lezajló változások is.

Mindebből következik, hogy az erdőtársulások időbeli változásait csak akkor érthetjük meg, ha megfelelő ismeretekkel rendelkezünk mind a szukcessziót kiváltó, mind a kisebb jelentőségű bolygatások gyakoriságáról, hatásairól.

A közvetlen emberi hatásoktól mentes erdők tanulmányozása megváltoztatta azt a túlstatikus képet, ami a társulások összetételét módosító bolygatások (disturbance) ritka eseményként való kezelésén alapult. Runkle (1982) megfigyeléseit, miszerint egy hosszú ideje magára hagyott észak-amerikai lombhullató erdő területének 9.5%-át különböző méretű lécek (gap) fedik és évente kb. a terület 1 %-án keletkeznek új lécek, számos szerző mérsékelt övi és trópusi erdőkben gyűjtött adatai támogatják. E természetes folt dinamika (patch dynamics) szerepe az erdőtársulások összetételének, szerkezetének kialakításában az utóbbi két évtizedben intenzíven kutatott téma (Pickett és White 1985). Egy társulás természetes állapotának leírásához a bolygatások "normális" menetét is ismerni kell. Ehhez White és Pickett (1985) szerint a 13. táblázatban szereplő jellemzők megadása szükséges.

Az így meghatározott bolygatás fogalom a korábban szélsőségekként említett exogén és endogén változásokat is lefedi, illetve bármely köztes szituáció leírására alkalmas. Az erdészeti gyakorlat számára is izgalmas kérdések közé tartozik, hogy milyen hatásai vannak a bolygatásoknak az abiotikus termőhelyi tényezőkre, illetve az egyes fafajok reakciójára (felújulás) a 13. táblázatban közölt jellemzők függvényében. A továbbiakban az ezekre a kérdésekre vonatkozó vizsgálatok eredményei közül tárgyalunk néhányat.

A véghasználati vágásterületek méretének meghatározása szempontjából is fontos kérdés, hogy milyen termőhelyi változásokat okoz a lécek keletkezése (akár természetes, akár nem), illetve hogyan függnek e változások a lécek méretétől. A tapasztalatok szerint a bolygatások hatására megnő a hozzáférhető fény, talajnedvesség és tápanyag mennyisége (Bormann és Likens 1979). A nettó biomassza produkció kezdetben csökken, majd gyorsan növekszik a tápanyag-felszabadulás miatt (Boring et al 1981, Sprugel 1985). A lécek keletkezését mikrometeorológiai változások is kísérik. Phillips és Shure (1990) kísérletesen előállított lécekben vizsgálta a lécek méretének hatásait. Négy méretet használtak (0.016, 0.08, 0.4 és 2.0 ha). Megállapították, hogy a biomassza mennyisége szorosan összefügg a lécek méretével, minél nagyobb a lék, annál több az első két évben keletkezett biomassza (18. ábra). Sok más szerzőhöz hasonlóan azt is kimutatták, hogy a lék méretétől, illetve a léken belüli pozíciótól (széle, átmeneti, közepe) hogyan függ a mikrometeorológiai változók értékeinek alakulása (19. ábra). Amint a 19. ábra is mutatja, az összes napi besugárzás, az 1 m



magasan mért déli léghőmérséklet és talajhőmérséklet is magasabb a lécek közepe felé, illetve a nagyobb lécekben.

A következő fontos kérdéskör, hogy a lék méretétől is függő körülmények között hogyan reagálnak az egyes fafajok. A lécek záródásának alapvetően két lehetséges útja van. Vagy a lék szélén levő fák ágainak felgyorsult oldal irányú növekedése, vagy a lékben megtelepedett (akár korábban, akár újonnan) egyedek gyors magassági növekedése okozza a záródást. Természetesen e két út jelentősége is függ a lék méretétől. Kis lécekben az előbbi, míg nagyobb lécekben az utóbbi a jelentősebb. A résztvevő fajok oldalirányú, illetve a magoncok és sarjak magassági növekedésének sebességétől függ, hogy milyen gyorsan “gyógyul be” a bolygatás okozta lék. Az sem független a lék méretétől, hogy mely fafajok lesznek sikeresek a frissen keletkezett lécekben való megtelepedésben. Ennek illusztrációjául tekintsük a fent idézett kísérletes munka (Phillips és Shure 1990) eredményeit. A 20. ábrán bemutatott eredmények szerint a lék keletkezését követő második év végére az egyes fafajok részesedése az összes biomasszából függ a lék méretétől. A vizsgált észak-karolinai lombhullató klimax erdő domináns fafajai (*Quercus rubra*, *Carya spp.*) csak a kisebb lécekben őriztek meg valamennyit jelentőségükből. Van olyan faj (pl. *Acer rubrum*), amelyik közepes méretű (0.08 ha) lécekben volt a legsikeresebb. Ugyanakkor az akác (*Robinia pseudoacacia*) csak a 2 ha-os lécekben tudott igazán sikeresen elszaporodni.

Általánosságban elmondható, hogy minél kisebb a lék, annál hasonlóbb lesz a begyógyulás után keletkező lombkoronaszint fajösszetétele az eredetihez. Már az eddigiek alapján is látható, hogy nagyon eltérő viselkedésűek lehetnek a fafajok, erdődinamikai szerepüket életmenet sajátásaik (pl. dispersal, ökofiziológiai jellegek) alapján ismerhetjük meg. E szempontok alapján csoportosíthatók is a fafajok. A leglényegesebbnek tartott szempont az árnyéktűrés kérdése, vagyis az, hogy egy faj magja képes-e kicsírázni zárt lombkorona alatt (pl. Whitmore 1975, Bazzaz 1979). A pionír karakterű fajokat az jellemzi, hogy csírázásuk fény által stimulált, míg a klimax társulásokban domináns fajok magja képes árnyékban is kicsírázni. E két fő csoport (pionír - zárterdei) fajainak néhány jellemző tulajdonságát az alkalmazkodás fejezet ismerteti. E tulajdonságok különbözőségeire alapozva magyarázza a szukcessziót a fent tárgyalt tolerancia mechanizmus. A pionír, illetve zárterdei fajok tulajdonságait egy spektrum szélsőségeiként kell értelmezni. A zárterdei fajok csoportja

különösen a mérsékelt övben nagyon eltérő szerepeket betöltő fajokat tartalmazhat (Canham 1990). Ide sorolhatók mind a köztes szukcessziós fázisokban jelentős fajok (pl. juharok), mind a zárótársulások domináns fajai (pl. bükk).

Fontos megismerni a lágyszárú szint fajainak az új foltok keletkezésére adott válaszait is. Erről sokkal kevesebb ismerettel rendelkezünk, mint a fafajok esetében. Az erdei lágyszárúak fotoszintetikus sajátásaik alapján elkülönített 3 fő típusának (fény, árnyék, “rugalmas”) lehetséges válaszait összegezi Collins et al. (1985). A gyepszint dominancia viszonyai és a megvilágítottság mértéke közötti összefüggéseket mutatott ki Fekete (1974), illetve a különböző fényklímájú helyeken a *Polygonatum odoratum* eltérő fotoszintetikus magatartási típusait is kimutatta (Fekete, 1975/b). Azt is igazolták (Chabot és Hicks, 1982, Woodward, 1990), hogy a zárt lombsátor alatt élő növények széndioxid fixációja nagyrészt nem az átlagos megvilágítottságtól, hanem a rövid időtartamú, állandóan mozgó direkt besugárzást biztosító “sunflack” mintázattól függ. Ez utóbbin keresztül a faállomány szerkezete döntően befolyásolhatja az alsóbb szintek összetételét, szerkezetét.

Különösen Magyarországon, ahol az erdei vadkár komoly problémát jelent az erdőfelújítás számára, nem lehet anélkül erdődinamikáról, szukcesszióról írni, hogy meg ne említenénk a növényevők (herbivórok) szerepét e folyamatokban. Az általános tapasztalás és a józan ész is azt diktálná, hogy a nagytestű növényevők visszavetik a szukcesszió folyamatát. E témakört részletesebben a nagyemlősökkel foglalkozó fejezet tárgyalja. Itt csak annyit említenek meg, hogy Davidson (1993) számos korábbi munkát áttekintő tanulmánya arra is rámutat, hogy a növényevők gyorsítják a szukcessziót azokban az esetekben, amikor a korai szukcessziós állapot fajait fogyasztják. Ez természetes erdőfelújítások esetében nem jelentős, hiszen a szukcessziót “megkerülve” egyből a klimax társulás domináns faja(i) részesülnek előnyben. A legtöbb munka eredménye azt is mutatja, hogy a magpredátorok preferálják a késői szukcessziós állapotok nagyobb magvú fajait, s ezzel gátolják a szukcesszió menetét.

Végezetül meg kell említeni az erdődinamikai folyamatoknak egy elsősorban közép-európai hagyományokkal rendelkező tárgyalási módját. Az **erdők fejlődési fázisai** olyan típusú ciklikus változás jellegzetes stádiumainak tekinthetők, amelyek egy hosszabb ideje magára hagyott erdőtársulás sajátos belső dinamikájának az eredményei. Az egyes szerzők

(pl. Leibundgut 1978, 1982, Mayer 1984) által akár eltérő névvel megnevezett fázisok egy-egy ciklikus változás állomásainak tekintendők, tehát például az ún. öregedési, majd összeomlási fázis elérése nem az erdő elpusztulását, hanem egy újabb ciklus kezdetét jelenti. Amint azt a 21. ábra mutatja, ezek a fázisok viszonylag kis léptékű bolygatások nyomán fellépő állapotoknak tekinthetők, s egy nagyobb bolygatás (tűzvész, földcsuszamlás, nagy területet érintő szélöntés stb.) hatására a rövidebb ciklus bármely fázisból a hosszúba kerülhet. Az erdők fejlődési fázisainak részleteit a következő fejezet tárgyalja.

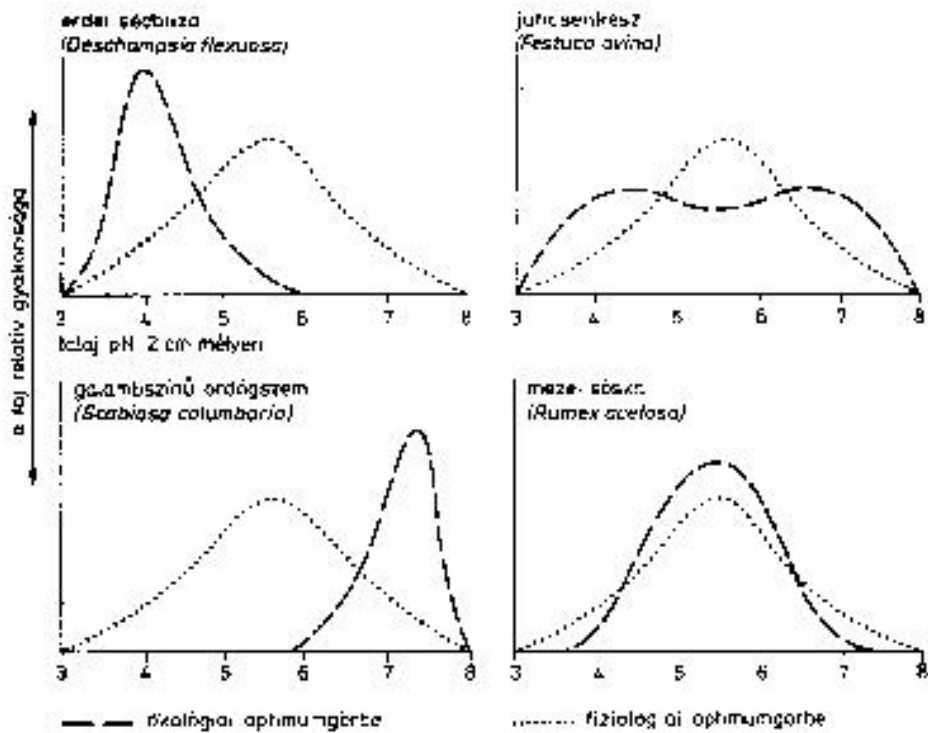
### Irodalom

- Babos,I; Horváth,S; Járó,Z; Király,L; Szodfridt,I; Tóth,B (1966): Erdészeti termőhelyfeltárás és térképezés. Akadémiai Kiadó, Budapest. 493 pages.
- Bazzaz,FA (1979): The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10, 351-371.
- Borhidi,A (1993): A magyar flóra szociális magatartás típusai, természetességi és relatív ökológiai értékszámai. KTM Természetvédelmi Hivatala és JPTE, Pécs.
- Boring,LR; Monk,CD; Swank,WT (1981): Early regeneration of a clear-cut southern Appalachian forest. *Ecology* 62, 1244-1253.
- Bormann,FH; Likens,GE (1979): *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer Verlag, New York.
- Canham,C (1990): Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70(3), 548-550.
- Chabot,BF; Hicks,DJ (1982): The ecology of leaf life spans. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13, 229-259.
- Clements,FE (1905): *Research Methods in Ecology*. University Publishing Company, Lincoln.
- Clements,FE (1916): *Plant succession. Analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute, Washington.
- Collins,BS; Dunne,KP; Pickett,STA (1985): Responses of Forest Herbs to Canopy Gaps. In: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. (Eds: Pickett,STA; White,PS) Academic Press, INC., Orlando, Florida, 217-234.
- Connel,JH; Slatyer,RO (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111, 1119-1144.
- Crawley,M (Ed.) (1986): *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Croat,TB (1978): *Flora of Barro Colorado Island*. Stanford University Press, Stanford, CA.
- Csapody,I; Horánszky,A; Simon,T; Pócs,T; Szodfridt,I; Tallós,P (1963): Die Ekologischen Artengruppen der Walder Ungarns. *Acta Agronomica Hungarica* 12(3-4), 209-232.
- Csapody,I; Csapody,V; Rott,F (1966): *Erdei fák és cserjék*. OEF, Budapest.
- Davidson,DW (1993): The effect of herbivory and granivory on terrestrial succession. *Oikos* 68(1), 23-35.
- Egler,FE (1954): Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition-a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4, 412-417.
- Ellenberg,H (1988): *Vegetation ecology of Central Europe*. Fourth ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ellenberg,H; Weber,HE; Düll,R; Wirth,V; Werner,W; Paulizen,D (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18, 1-258.
- Elton,C (1927): *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Fekete,G (1974): Tölgyesek relatív megvilágítása és a gypszint fajainak eloszlása. *Studia Botanica Hungarica* 9, 87-96.

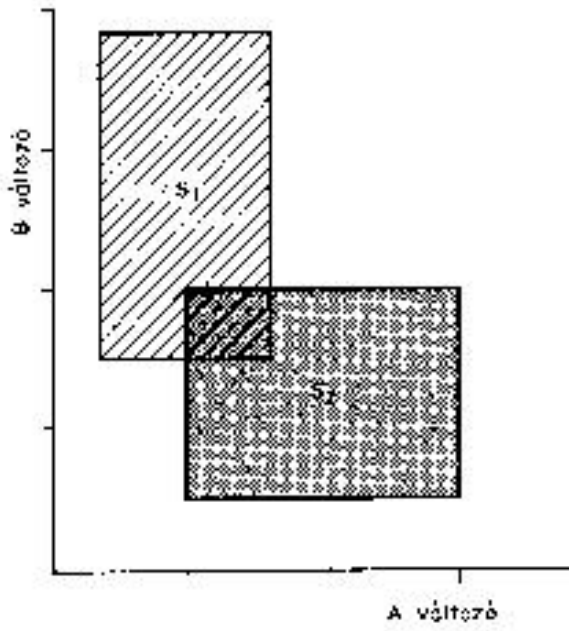
- Fekete,G (1975/a): Interspecifikus kapcsolatok, kölcsönhatások és az ökológiai niche elemzése tölgyerdei fajokon. Akadémiai Doktori Értekezés, Budapest.
- Fekete,G (1975/b): Areal environment and tolerance of *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce in natural communities. *Acta Agronomica Hungarica* 23, .
- Fekete,G (1985): A teresztrisz vegetáció szukcessziója: elméletek, modellek, valóság. In: A cönológiai szukcesszió kérdései. (Ed: Fekete,G) Akadémiai Kiadó, Budapest, 31-64.
- Fekete,G; Précsényi,I (1976): Niche studies on some plant species of a grassland community I. Comparison of various measurements. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 22, 321-354.
- Felföldy,L (1943): Növényzociológia. Szerző kiadása, Debrecen.
- Finegan,B (1984): Forest succession. *Nature* 312(8), 109-114.
- Gauch,HG (1982): Multivariate analysis in community ecology. Cambridge University Press, Cambridge. 298 pages.
- Gause,GF (1934): *The Struggle for Existence*. Hafner, New York.
- Gleason,HA (1922): On the relation of species and area. *Ecology* 3, 158-162.
- Gleason,HA (1926): The individualistic concept of plant association. *Bul. Tor. Bot. Club* 53, 7-26.
- Gleason,HA (1927): Further views on the succession concept. *Ecology* 8, 299-326.
- Grime,JP (1979): *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Halmágyi,L (Ed.) (1987): A niche problémaköre. MTESZ Magyar Biológiai Társaság, Budapest.
- Horn,HS (1975): Markovian Properties of Forest Succession. In: *Ecology and Evolution of Communities*. (Eds: Cody,ML; Diamond,JM) The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 543.
- Horn,HS (1976): Succession. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. 1. ed. (Ed: May,RM) Blackwell Scientific Publications, Oxford, 187-204.
- Hutcinson,GE (1957): Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22, 415-427.
- Jaccard,JGM (1912): The distribution of the flora of the alpine zone. *New Phytol.* 11, 37-50.
- Jongman,RHG; ter Braak,CJF; Tongeren,OFR (Eds.) (1987): *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc, Wageningen.
- Juhász-Nagy,P. (1980): A növényzet szerkezetvizsgálata: új modellek 3.rész. Florális diverzitás: elemek. *Bot. Közlem.* 67(3), 185-193.
- Juhász-Nagy,P (1993): *Az eltűnő sokféleség*. Scientia Kiadó, Budapest.
- Juhász-Nagy,P.; Podani,János (1983): Information theory methods for the study of spatial processes and succession. *Vegetatio* 51, 129-140.
- Krebs,C (1978): *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 2nd ed. Harper & Row, New York.
- Leibundgut,H (1978): *Über die Dynamik europäischer Urwalder*. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 33(24), 686-690.
- Leibundgut,H (1982): *Europäische Urwalder der Bergstufe*. Verlag Paul Haupt, Bern, Stuttgart.
- MacArthur,RH (1968): The theory of the niche. In: *Population Biology and Evolution*. (Ed: Lewontin,RC) Syracuse University Press, Syracuse, N.Y., 159-176.
- Majer,A (1968): *Magyarország erdőtársulásai*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- May,RM; MacArthur,RH (1972): Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 69, 1109-1113.
- Mayer,H (1984): *Walder Europas*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 691 pages.
- Máthé,I (1940): Magyarország növényzetének flóraelemei I. *Acta Geobotanica Hungarica* 3, 116-147.
- Máthé,I (1941): Magyarország növényzetének flóraelemei II. *Acta Geobotanica Hungarica* 4, 85-108.
- Newman,EI (1993): *Applied Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 328 pages.
- Odum,EP (1969): The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270.
- Phillips,DL; Shure,DJ (1990): Patch-size effects on early succession in southern Appalachian forests. *Ecology* 71, 204-212.
- Pickett,STA; White,PS (Eds.) (1985): *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, INC., Orlando, Florida. 472 pages.

- Pickett,STA; Collins,SL; Armesto,JJ (1987): Models, Mechanisms and Pathways of Succession. *Bot. Rev.* 53(3), 335-371.
- Podani,J (1980): SYN-TAX: Számítógépes programcsomag ökológiai, cönológiai és taxonómiai osztályozások végrehajtásához. *Abstracta Botanica* 6, 1-158.
- Podani,J (1993): SYN-TAX-pc Computer Programs for Multivariate Data Analysis in Ecology and Systematics Version 5.0, User's Guide. Scientia Publishing, Budapest. 104 pages.
- Raunkiaer,C (1934): *The Life Forms of Plants*. Oxford University Press, Oxford.
- Root,RB (1967): The niche-exploitation pattern of the blue-greygnatcatcher. *Ecological Monographs* 37, 317-350.
- Rorison,IH (Ed.) (1969): *Ecological aspects of the mineral nutrition of plants*. Blackwell, Oxford.
- Runkle,JR (1982): Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63, 1533-1546.
- Schmidt-Vogt,H (1991): *Die Fichte*. Vol. II/3. Parey Verlag, Hamburg-Berlin. 804 pages.
- Schuck,A; Parviainen,J; Bücking,W (1994): A review of approaches to forestry research on structure, succession and biodiversity of undisturbed and Semi-natural forests and Woodlands in Europe. Vol. EFI Working paper 3. European Forest Institute Working Paper No.3., Joensuu, Finland. 1-62. pages.
- Silvertown,J (1987): *Introduction to plant population ecology*. Second ed. Longman Scientific & Technical, Harlow.
- Silvertown,J; Law,R (1987): 'Do plants need niches? Some recent developments in plant community ecology.'. *TREE* 2, 24-26.
- Simon,T (1977): *Vegetationsuntersuchungen im Zempléner Gebirge*. Akadémiai Kiadó, Budapest. 350 pages.
- Simon,T (1988): A hazai edényes flóra természetvédelmi érték-besorolása. *Abstracta Botanica* 12, 1-23.
- Simon,T (1992): *A magyarországi edényes flóra határozója: Harasztok-Virágos növények*. Tankönykiadó, Budapest.
- Soó,R (1980): *A magyar flóra és vegetációrendszertani-növényföldrajzi kézikönyve*. Vol. VI. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Soó,R; Zólyomi,B (Eds.) (1951): *Növényföldrajzi - Térképezési Tanfolyam jegyzete*. TTM Növénytár és Vácrátóti Botanikai Kutatóintézet, Budapest.
- Sørensen,T (1948): A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Det. Kong. Danske Vidensk. Selsk. Biol.Skr.* (Copenhagen) 5(4), 1-34.
- Sprugel,DG (1985): Natural disturbance and ecosystem energetics. In: *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. (Eds: Pickett,STA; White,PS) Academic Press, Orlando, Florida, 335-352.
- Standovár,T; Rajkai,K (1994): Herbs as soil moisture indicators within a sessile oak stand. *Abstracta Botanica* 18(2), 71-78.
- Standovár, T (1995): "Növényzeti minták" klasszifikációja. In: *Tilia* Vol. I. (ed: Bartha, D) pp:145-157.
- Tóthmérész,B (1993/a): Az ökológiai diverzitás mérésének problémái. *Környezet és Fejlődés* IV(3-4), 56-59.
- Tóthmérész,B (1993/b): NuCoSA 1.0: Number Cruncher for Community Studies and oyoóther Ecological Applications. *Abstracta Botanica* 17, 283-287.
- Watt,AS (1947): Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 35, 1-22.
- White,PS; Pickett,STA (1985): *Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction*. In: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. (Eds: Pickett,STA; White,PS) Academic Press, INC., Orlando, Florida, 3-13.
- Whitmore,TC (1975): *Tropical rain forests of the Far East*. Clarendon, Oxford.
- Whittaker,RH (1970): *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York.
- Woodward,FI (1990): From ecosystems to genes> The importance of shade tolerance. *Tree* 5, 11-115.
- Zólyomi,B (1951): Növényzozológiai alapfogalmak és felvételezési módszerek. In: *Növényföldrajzi - Térképezési Tanfolyam Jegyzete*. (Eds: Soó,R; Zólyomi,B) TTM Növénytár és Vácrátóti Botanikai Kutatóintézet, Budapest, 103-107.

Zólyomi,B; Baráth,Z; Fekete,G; Jakucs,P; Kárpáti,I; Kárpáti,V; Kovács,M; Máthé,I (1967):  
Einreihung von 1400 Arten der ungarischen Flora in ökologische Gruppen nach TWR-  
Zahlen. *Fragmenta Botanica* IV(1-4), 101-142.



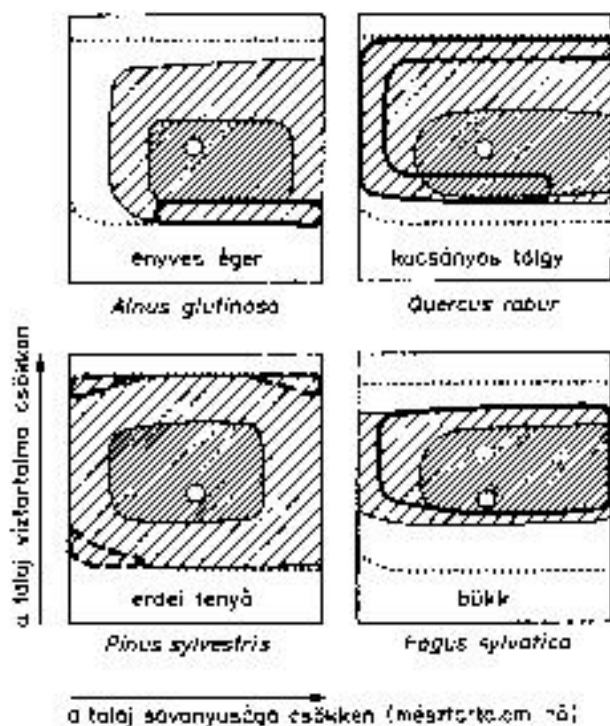
**11. ábra.** Angliai savanyú legelők négy, egymással versengési helyzetben előforduló növényfajának fiziológiai és ökológiai optimum görbéi. Forrás: Rorison (1969).  
 Az ökológiai optimum görbék megadásának alapjául a fajok 340 db 1 m<sup>2</sup>-es, véletlenszerűen kihelyezett mintanegyzetben észlelt relatív gyakorisága szolgált. A fiziológiai optimum görbéket kontrollált laboratóriumi környezetben, a versengés kizárásával határozták meg.



12. ábra

**12. ábra.** Kétdimenziós fundamentális niche elvi ábrázolása két faj (S1 és S2) példáján. Forrás: Krebs (1979). Mindkét környezeti változó mentén a genetikailag kódolt, fiziológiailag lehetséges tartomány szélsőértékei vannak kijelölve, nincs jelezve, hogy "mennyire jó".

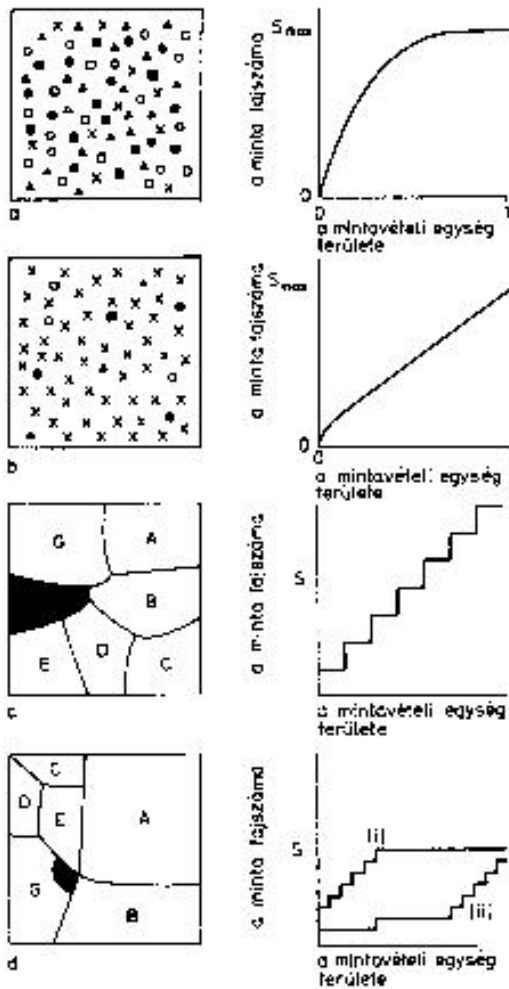




- ..... az erdő kialakulásának talajnedvesség/szárazság okozta korlátai
- ökológiai optimum (az a tartomány, amin belül a faj természetes körülmények között uralkodóvá tud válni)
- a faj kodomináns más faj(ok) társaságában
- ////////// fiziológiailag potenciális tartomány (fundamentális niche)
- //////////////////// fiziológiai optimum tartomány
- ° az ökogram átlagos körülményeket ábrázoló közepe, ahol minden faj optimális körülmények között élhetne, de a természetes versengés miatt csak a bükk képes tartósan uralkodóvá válni

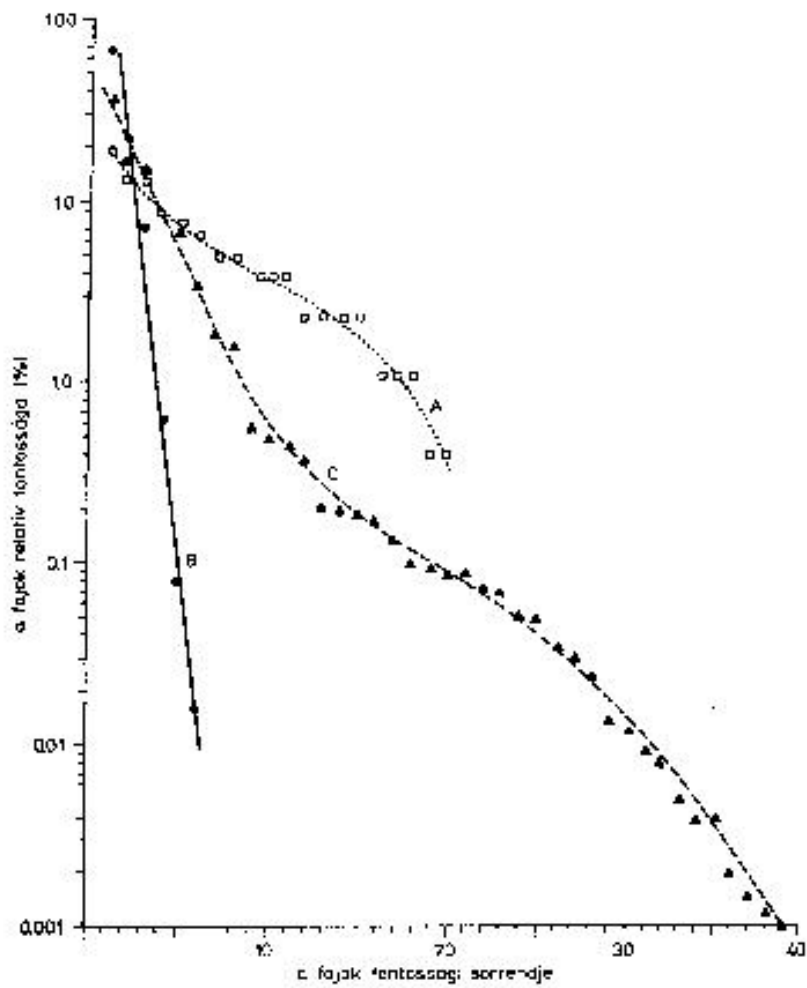
**13. ábra.** Erdőalkotó fafajok fiziológiai és ökológiai viselkedése a talajnedvesség és a talajsavanyúság függvényében. Forrás: Ellenberg (1988).

Az y tengelyen a termőhely vízellátása változik a nyílt víztükörtől (minimum) a gyakran kiszáradó, napnak kitett sziklákon kialakult sekély talajig (maximum). Az x tengely a talajsavanyúságot ábrázolja a szélsőségesen savanyútól (minimum) a mészben gazdag bázikus talajokig (maximum). Jól látszik, hogy legtöbb fajnak a fundamentális niche-e a talaj savanyúsága és vízellátottsága szempontjából erősen átfedő. Ennek ellenére markánsan különböző realizált niche-ek jönnek létre a kompetíciós viszonyok miatt.



**14. ábra.** Fajszám-terület összefüggést leíró görbék különböző szerkezetű társulásokban. Forrás: Crawley (1986).

- a) Finom szemcsés, nagy egyenletességű társulás; a görbe követi a klasszikus Arrhenius-féle aszimptotikus formát.
- b) Ugyanolyan fajszám, de egy faj kifejezetten domináns; a görbe a ritka fajok hozzáadásával többekévé lineárisan emelkedik.
- c) A durva szemcsés mintázat esetén lépcsős görbét kapunk.
- d) Ha a foltok mérete nagyon különböző, akkor a görbe lefutása attól függ, hogy melyik foltba esik az első, a legkisebb kvadrát, aminek a méretét növeljük:
  - i) egy kis foltba esik az első kvadrát;
  - ii) egy nagy foltba esik az első kvadrát.

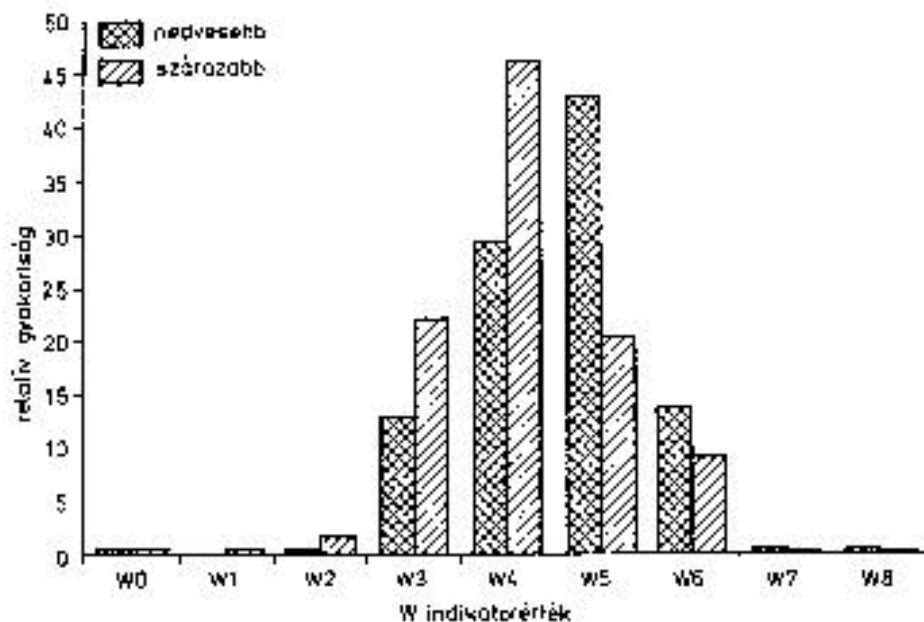


**15. ábra.** A fajok relatív fontossága [%] és fontossági sorrendje közötti összefüggést bemutató rang-abundancia görbe három természetes társulásra. Forrás: Whittaker (1970).

A) A tört-pálca modell illeszkedik egy kevés fajból álló madártársulás adataira.

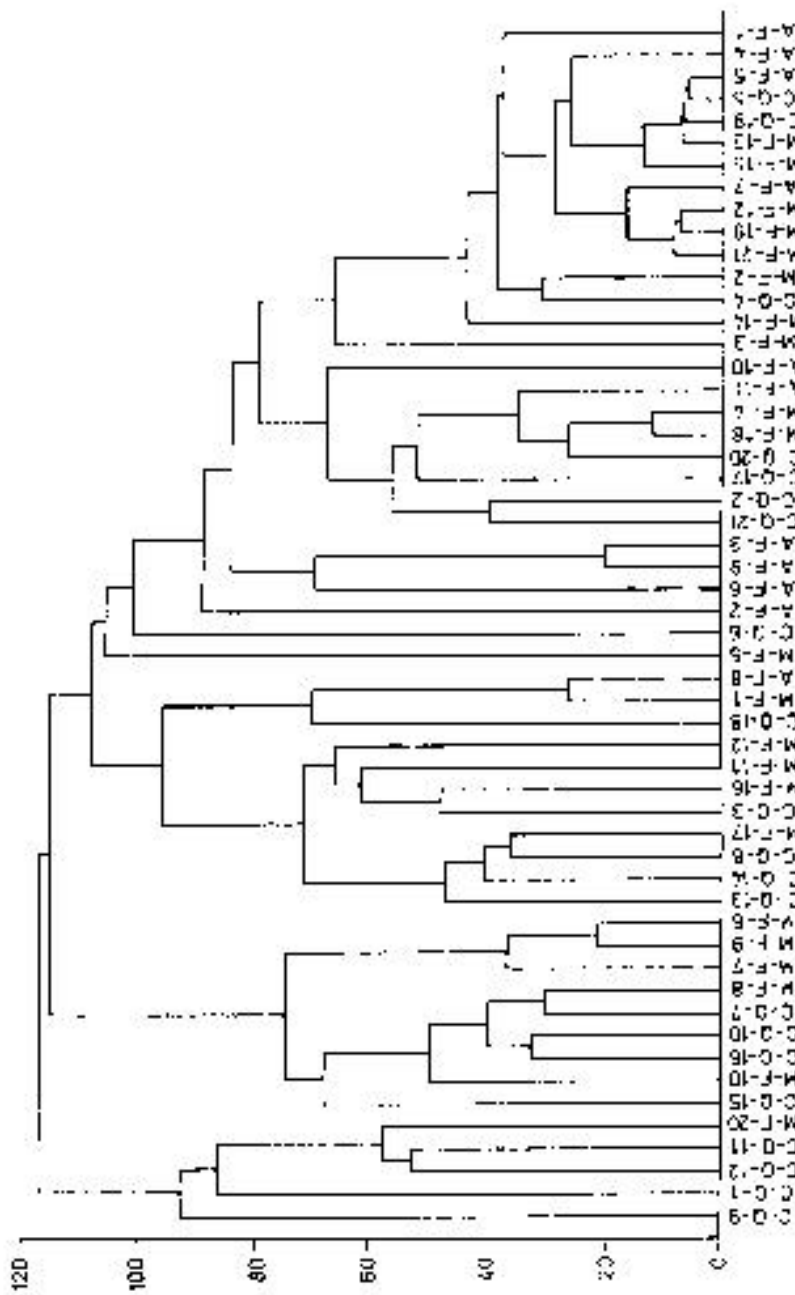
B) A geometriai modell illeszkedik egy alhavasi növénytársulás adataira.

C) A log-normál modell illeszkedik egy mérsékelt övi lombhullató erdő növényzetének adataira.

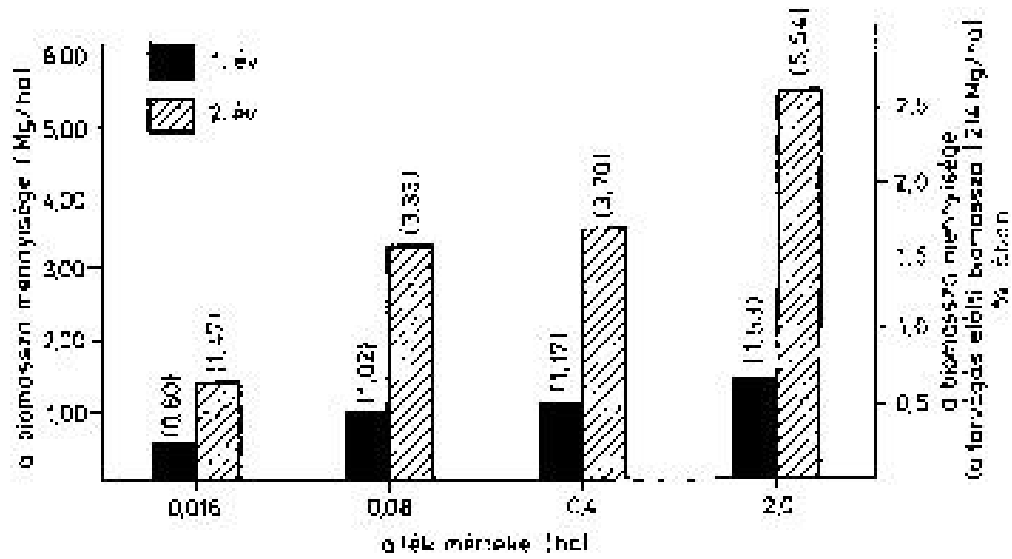


**16. ábra.** A Zólyomi-féle W (talajnedvesség) indikátor értékszámok megoszlása két, fajösszetételében eltérő erdőfolt növényzetében. Forrás: Standovár (1994).

Az ábrán jelölt "Szárazabb" és "Nedvesebb" növényzeti típus egyetlen kocsánytalan tölgyes erdőrészt numerikus klasszifikációval elkülönített két foltját jelöli. Az osztályozás alapjául az összes (148) előforduló lágyszárú növényfaj 12,5x12,5 m-es kvadrátokban gyűjtött prezencia/abszencia adatai szolgáltak. A W-értékek típusonkénti gyakoriság-eloszlásának kiszámításához 60-60 db véletlenszerűen kihelyezett, 1 m sugarú körben regisztrált prezencia/abszencia adat szolgáltatott alapot. Így a y tengelyen az adott típusban regisztrált összes fajelőfordulás százalékában ábrázolható az egyes W-érték kategóriába sorolható fajok relatív fontossága.

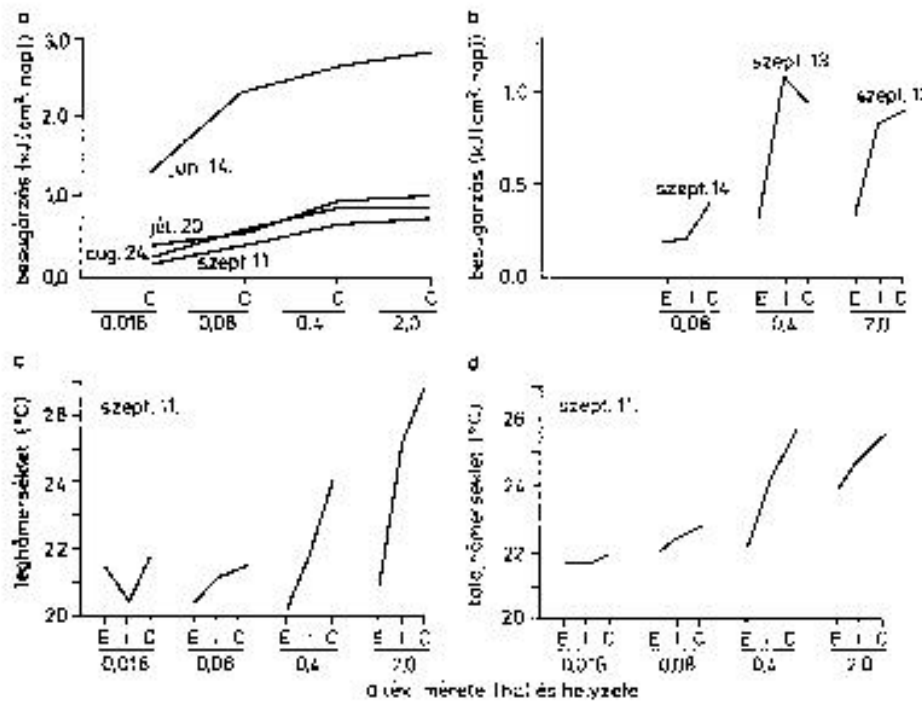


**17. ábra.** A 9. táblázatban összegzett cönológiai felvételek numerikus osztályozásából kapott dendrogram. Forrás: Standovár (1995).  
Az osztályozás euklideszi távolság függvény (távolságmátrix) és a csoportátlag módszer (osztályozó algoritmus) felhasználásával készült. Megfigyelhető, hogy nem válnak szét egyértelműen a három asszociáció (A\_F-*Aconito-Fagetum*, M\_F-*Melitti-Fagetum*, C\_Q-*Quercu-petraeae-Carpinetum pannonicum*) felvételei.



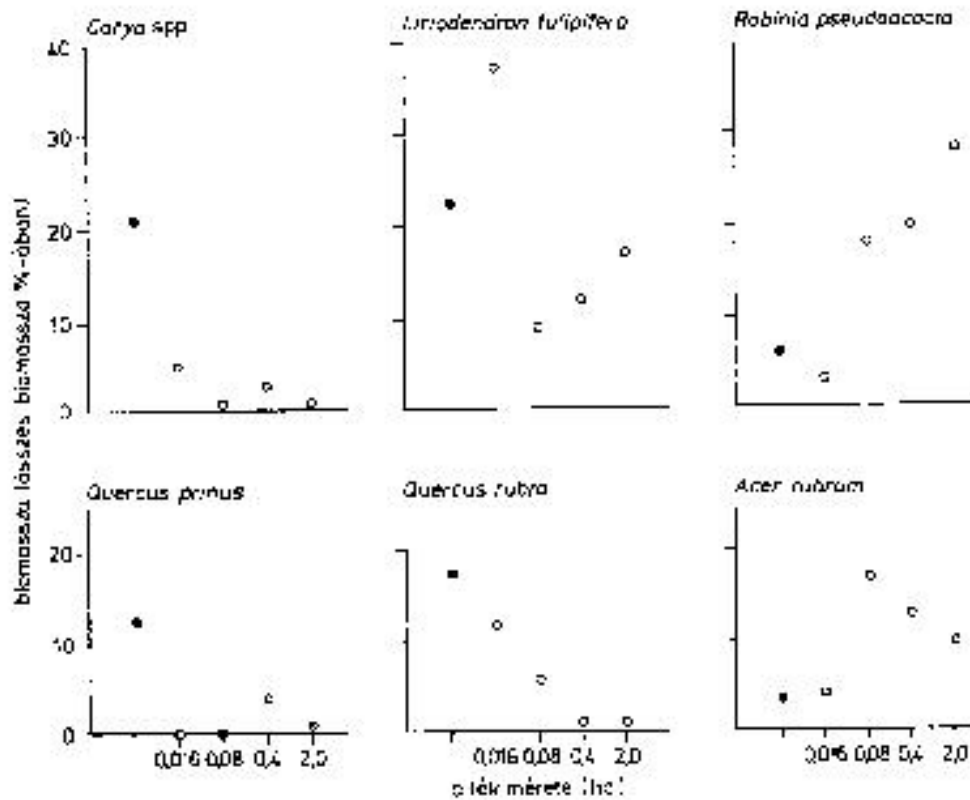
**18. ábra.** A “lábon álló” biomassza mennyisége a tarvágást követő első két évben különböző méretű lékekben. Nantahala National Forest (*Quercus-Carya-Liriodendron* erdők), Észak-Carolina, USA. Forrás: Phillip-Shure (1990).

A zárójeles számok a bal y tengelyen skálázott biomassza mennyiségét mutatják [Mg/ha]. A jobb y tengelyen a tarvágás előtti állapotra becsült biomassza %-ában kifejezve szerepelnek az első két évben mért biomassza adatok.



**19. ábra.** A mikrometeorológiai változók alakulása a tarvágást követő második évben a különböző méretű lékekben a lékben elfoglalt helyzet függvényében. Nantahala National Forest (*Quercus-Carya-Liriodendron* erdők), Észak-Carolina, USA. Forrás: Phillip-Shure (1990).

- E = a lék széle; I = átmeneti rész; C = a lék közepe.
- a) Huszonnégyórás besugárzás összege minden lékméret esetén központi (C) helyen.
- b) Huszonnégyórás besugárzás összege, mint a lékben elfoglalt helyzet függvénye.
- c) Az 1 m magasan mért déli léghőmérséklet a lék mérete és a lékben elfoglalt helyzet függvényében.
- d) Az 5-10 cm-es rétegben délben mért talajhőmérséklet a lék mérete és a lékben elfoglalt helyzet függvényében.



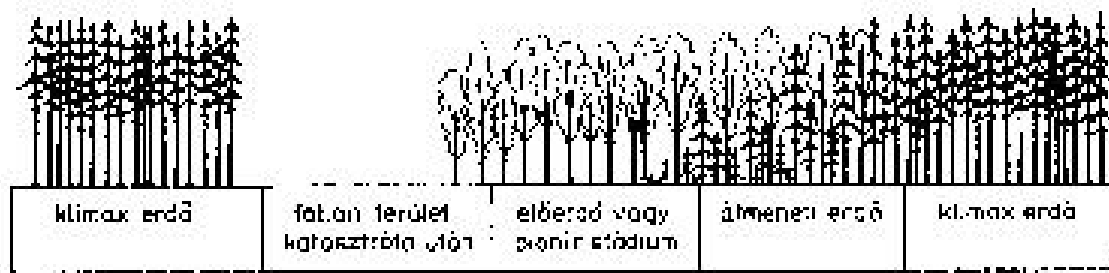
**20. ábra.** A legfontosabb fafajok regenerációja a tarvágást követő első két évben különböző méretű lékekben. Nantahala National Forest (*Quercus-Carya-Liriodendron* erdők), Észak-Carolina, USA. Forrás: Phillip-Shure (1990) adatai alapján Newman (1993).

A fajok tömegessége az összes biomassza százalékában szerepel.

- - A tarvágás előtti átlagos érték.
- - A tarvágás utáni második évben mért átlagos érték.



Nagy szukcessziós ciklus



A ciklus erdőfejlődési fázisai.



**21. ábra.** Boreális lucos erdők szukcessziós és erdőfejlődési állapotai. Forrás: Schmidt-Vogt (1991) alapján Schuck et al. (1994).

Felül: Katasztrófa-szerű bolygatások után végbemenő szukcessziós fejlődés fázisai. A klasszikus Clements-féle szukcessziós elmélet maximális érvényessége esetén, nagy katasztrófa-szerű bolygatások után végbemenő változások.

Alul: A klimax jellegű erdőben kis léptékű természetes bolygatás hatására létrejövő fejlődési fázisok.

Természetesen a két ciklus nincs kötelezően elkülönítve. Az erdő bármely erdőfejlődési fázisból (alul) átkerülhet a nagy ciklus katasztrófa utáni csupasz stádiumába, illetve minden fent szereplő stádiumon belül felléphetnek kisebb léptékű természetes bolygatások.

**6. Táblázat.** Az abundancia-dominancia (A-D) becslésére használt skála

Becsült A-D érték	Borítás %
5	75-100%
4	50-75%
3	25-50%
2	5-25%
1	1-5%
+	

**7. Táblázat.** A cönológiában használt szüntaxonómiai rangok végződéseikkel és példákkal.

Szüntaxonómiai rang	Végződés	Példa
Divízió	- ea	<i>Quercus-Fagetum</i> - Európai lombhullató erdők
Asszociáció-osztály	- etea	<i>Quercus-Fagetum</i> - Üde lomboserdők
Asszociáció-sorozat	- etalia	<i>Fagetalia</i> - Üde, bükk- és gyertyánelegyes erdők
Asszociáció-csoport	- ion	<i>Fagion sylvaticae</i> - Bükkösök
Asszociáció	- etum	<i>Aconito-Fagetum</i> - Kárpáti bükkös

**8. Táblázat.** Hasonlósági indexek néhány jellegzetessége (Jongman et al. 1987).

(\* - igen; - nem; + - kevéssé; ++ - nagyon)

	Jaccard index	Sørensen index	Százalékos hasonlóság	Euklideszi távolság
Kvalitatív	*	*	*	*
Kvantitatív	-	-	*	*
Disszimilitás	-	-	-	*
Szimilitás	*	*	*	-
Fajszámra érzékeny	++	+	++	++
Domináns faj(ok)ra érzékeny	-	-	+	++
Minta főösszegre érzékeny	-	-	+	++

**9. Táblázat.** A felhasznált zempléni cönológiai felvételek (Simon 1977) társulásonkénti darabszáma és a bennük előforduló fajok száma.

Társulás	Rövidítés	Kvadrát szám	Fajszám
<i>Aconito-Fagetum</i>	A_F	12	165
<i>Melitti-Fagetum</i>	M_F	21	186
<i>Quercus-petraeae-Carpinetum pannonicum</i>	C_Q	21	217
Összesen		54	310

**10. Táblázat.** Az abundancia-dominancia osztályok középértékei borítás százalékban.

A-D	Borítás%
+	0.1
+1	1.0
1	2.5
1-2	5.0
2-3	25.0
3-4	50.0
4-5	75.0
5	87.5

**11. Táblázat.** Szukcessziós mechanizmusok jellemzői Pickett et al. (1987) alapján

Szukcessziós történések	Facilitáció	Mechanizmus Tolerancia	Inhibíció
A. Bolygatás	nyílt felszín	nyílt felszín	nyílt felszín
B. Megtelepedés	csak pionír fajok	bármely faj	bármely faj
C. Későbbi stádiumok fajainak toborzása	pionírok hátrányban későbbiek előnyben	pionírok hátrányban későbbiekre nincs hatás	minden faj gátolt
D. Későbbi fajok növekedése	későbbiek előnyben	későbbiek növekednek a korábbiak jelenléte ellenére	minden további betelepülő gátolt
E. Folytatás	környezeti változás megszűntéig mint fent	a még toleránsabb fajok elfogyásáig mint fent	intact társulás változatlan
F. Újabb bolygatásra bekövetkező változás	vissza A-ba	vissza A-ba	vissza A-ba

**12. Táblázat.** Fajhelyettesítési átmeneti mátrix (a), a sztochasztikus modellből becsült elméleti és a megfigyelt egyensúlyi fajösszetétel (b) a Princeton (New Jersey, USA) melletti erdők adatai alapján.

a) A feltüntetett számok a sorokban megadott fajok idős egyedei alatt az oszlopokban szereplő fajok csemetéinek gyakoriságát, s egyúttal a kicserélődési valószínűséget is jelentik. Az önbehelyettesítések vastag számmal vannak jelölve. A százalékos eredményeket az összesen megfigyelt 3286 csemete adatai alapján adták meg.

- nem figyeltek meg csemetét; **0** 0.5%-nál kisebb gyakoriságú előfordulás.

b) Az elméleti eredmények egy 25 éve felhagyott szántó helyén kialakult fiatal erdőfolt valós fajgyakoriságaiból indul ki (0. generáció). A további generációk elméleti fajösszetételét e sorvektor és az a) részben bemutatott átmeneti mátrix szorzataként állították elő.

A megfigyelt fajösszetételeket különböző korú erdőfoltokban végzett felmérés adatai alapján, a mellmagassági körlep összegekből számolták ki.

a)

Lomkoronaszint fajai	Csemete fajok [%]											Összes [db]
	BTA	GB	SF	BG	SG	WO	OK	HI	TU	RM	BE	
Populus grandidentata=BTA	<b>3</b>	5	9	6	6	-	2	4	2	60	3	104
Betula populifolia=GB	-	-	47	12	8	2	8	0	3	17	3	837
Sassafras albidum=SF	3	1	<b>10</b>	3	6	3	10	12	-	37	15	68
Nyssa sylvatica=BG	1	1	3	<b>20</b>	9	1	7	6	10	25	17	80
Liquidambar styraciflua=SG	-	-	16	0	<b>31</b>	0	7	7	5	27	17	662
Quercus alba=WO	-	-	6	7	4	<b>10</b>	7	3	14	32	17	71
Quercus sec. Erythrobalanus=RO	-	-	2	11	7	6	<b>8</b>	8	8	33	17	266
Carya spp.=HI	-	-	1	3	1	3	13	<b>4</b>	9	49	17	223
Liriodendron tulipifera=TU	-	-	2	4	4	-	11	7	<b>9</b>	29	34	81
Acer rubrum=RM	-	-	13	10	9	2	8	19	3	<b>13</b>	23	489
Fagus grandifolia=BE	-	-	-	2	1	1	1	1	8	6	<b>80</b>	405

b)

Elméleti generációk	Csemete fajok [%]										
	BTA	GB	SF	BG	SG	WO	OK	HI	TU	RM	BE
0	0	49	2	7	18	0	3	0	0	20	1
1	0	0	29	10	12	2	8	6	4	19	10
2	1	1	8	6	9	2	8	10	5	27	23
3	0	0	7	6	8	2	7	9	6	22	33
4	0	0	6	6	7	2	6	8	6	20	39
5	0	0	5	5	6	2	6	7	7	19	43
...											
Egyensúlyi fajösszetétel [%]	0	0	4	5	5	2	5	6	7	16	50
Faj becsült élettartama [év]	80	50	100	150	200	300	200	250	200	150	300
Élettartammal korrigált fajösszetétel [%]	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>6</b>	<b>6</b>	<b>10</b>	<b>63</b>
Megfigyelt fajösszetétel											
Emberi beavatkozástól való mentesség											
25 év	0	49	2	7	18	0	3	0	0	20	1
65 év	26	6	0	45	0	0	12	1	4	6	0
150 év	-	-	0	1	5	0	22	0	0	70	2
350 év	-	-	-	<b>6</b>	-	<b>3</b>	-	<b>0</b>	<b>14</b>	<b>1</b>	<b>76</b>

**13. Táblázat** A társulásokat érő bolygatások leírására szolgáló jellemzők és definíciójuk.

Jellemző	Definíció
Térbeli eloszlás	A bolygatás térbeli eloszlása a topográfiai, geográfiai, környezeti és társulás grádiensek tükrében
Gyakoriság	Időegység alatti átlagos bolygatások száma, valószínűségi mértékként is használható.
Visszatérési idő	A gyakoriság inverze: két bolygatás közötti átlagos idő.
Rotációs idő	A vizsgálati területtel azonos terület bolygatásához szükséges átlagos idő.
Jósolhatóság	A visszatérési idő varianciájának egy skálázott inverz függvénye.
Terület vagy méret	A zavart terület nagysága.
Intenzitás	A területegységre időegységenként jutó bolygatás fizikai ereje (pl. hő tűz esetén, szélerősség hurrikán esetén).
Súlyosság	Az egyes élőlényekre, társulásokra gyakorolt hatás (pl. körlap vesztesség)
Szünergizmus	Egyéb zavaró tényezőkre gyakorolt hatás (pl. szárazság hatása az erdőtüzek gyakoriságára)