

Biológia OTDK

A FAJSZÁM- ÉS BORÍTÁSVISZONYOK VÁLTOZÁSA A *CALAMAGROSTIS EPIGEIOS* ELTERJEDÉSÉNEK HATÁSÁRA 35 ÉV TÁVLATÁBAN A TARDI LÖSZGYEPEN

Vadkerti Ágnes

Biológia BSc. IV. évfolyam

MTA Ökológia Kutatóközpont, Ökológiai és Botanikai Intézet
Szegedi Tudományegyetem, Természettudományi és Informatikai
Kar, Ökológiai Tanszék

Témavezető:

Somodi Imelda

MTA Ökológia Kutatóközpont, Ökológiai és Botanikai Intézet

Belső konzulens:

Körmöczi László

Szegedi Tudományegyetem, Természettudományi és Informatikai
Kar, Ökológiai Tanszék

Tartalomjegyzék

Tartalomjegyzék.....	2
1. Bevezető.....	3
2. Célkitűzés.....	5
3. Anyag és módszer	
3.1. <i>Mintavételi terület.....</i>	<i>5</i>
3.2. <i>Elemzések.....</i>	<i>9</i>
4. Eredmények	
4.1. <i>Fajszaám-csökkenés.....</i>	<i>11</i>
4.2. <i>A C. epigeios térnyerésének hatása a fajszáa- változásra.....</i>	<i>12</i>
4.3. <i>A fajkészletben és a borításviszonyokban 35 év alatt bekövetkezett változások.....</i>	<i>14</i>
5. Értékelés.....	19
6. Összefoglalás.....	22

1. Bevezető

A hosszú távú ökológiai vizsgálatok hozzájárulnak a közösségek fajkészletében és borításviszonyaiban bekövetkező változások jobb megértéséhez. A szukcessziós folyamatok lejátszódása általában több évtizedet vesz igénybe, így azok elemzéshez hosszú távú adatsorokra van szükség (Franklin 1989). A hosszú távú állandó kvadrátos mintavételezés során nem csak a vegetációt érő külső hatások, hanem a belső folyamatok, és a fajcserék is nyomon követhetők (Bakker 1996). Hosszú távúnak minimum 10 év mintavételezés után tekinthető egy vizsgálat, ennél rövidebb idejű vizsgálatok eredménye még jól átgondolt kivitelezés esetében is elégtelenek és félrevezetőek lehetnek (Bakker 1996). De még ennél is több időre van szükség fajgazdag társulások vizsgálata esetén, ennek ellenére sok kutatás finanszírozás hiányában idő előtt lezárul, és helyettük új, rövidtávú monitorozó programok kerülnek elindításra. Ez sok szempontból sajnálatos, mivel csak hosszú távú monitorozással győződhetünk meg például, hogy az alkalmazott természetvédelmi kezelések valóban megfelelnek-e a kitűzött természetvédelmi céloknak (Bakker 1996). Ezért fontos, hogy a már meglévő, az adott vegetációról értékes információkat szolgáltató adatsorokat folytassuk, és ezáltal átfogó képet kapjunk a szukcessziós folyamatokról. A tardi löszgyepen 35 éve zajló vizsgálatban állandó kvadrátok segítségével követjük nyomon a legeltetés felhagyása óta bekövetkező spontán változásokat. Ugyan a mintavételi elrendezés nem kifejezetten hosszú távú vizsgálatra lett tervezve, de az évről-évre gazdagodó adatsor immáron 35 év távlatában így is egyedülálló módon enged betekintést a löszgyepen végbemenő szukcesszió folyamatába.

Az ökológia hagyományos egyensúlyi paradigmája felfogásában a növényi társulások egyszerűen modellezhető, egyensúlyi állapot felé törekvő, zárt rendszerekként jelentek meg (pl. Clements 1916). Ez a megközelítés figyelmen kívül hagyja a szomszédos vegetáció és a múltbeli történések hatását a vegetációra. Az emberi beavatkozásokat nem tekinti a vegetációdinamika részének, csak külső zavaró hatásként kezeli (Pickett és White 1985, Glenn-Levin és van der Maarel 1992). Sok esetben azonban ezek a tényezők nem zárhatóak ki egy terület vizsgálatakor, sőt a legújabb elméletek szerint az is lehetséges, hogy a szomszédos vegetáció és a propagulumforrások távolsága jobban befolyásolja az adott vegetáció dinamikai állapotát, mint a vizsgált állomány belső erői (Bartha 2004). Ezek a szempontok szükségessé tették a nem-egyensúlyi paradigma bevezetését (Pickett és mtsai. 1992), amely az aktuális egyensúlyi állapot vizsgálata helyett a folyamatokra helyezte a hangsúlyt, figyelembe véve a környező tájat és a zavarások hatását is. Ez persze nem jelenti azt, hogy nem

valósulhat meg egyensúly a vegetációban, csupán térbeli és időbeli lépték kérdése, hogy mit tekintünk egyensúlyi állapotnak. Egy egész állomány úgy is egyensúlyban lehet, ha tekintetbe vesszük a legelés hatását is, mint a rendszer részét képező zavarást. Ha finomabb léptékben vizsgáljuk ugyanazt az állományt, az egyensúlyi állapot sem állandóságot jelent, hanem az egyedek és fajok folyamatos cseréjét figyelhetjük meg, amelyek összeadódva adják az egész vegetáció egyensúlyi állapotát (Delcourt és mtsai. 1983, Juhász-Nagy 1984, Glenn-Levin és van der Maarel 1992, Bartha 2004).

Mivel a tardi legelő felhagyása óta a területen számottevő emberi zavarás nem történt, a mintaterületünkön tapasztalható fajkészletbeli változások a művelés felhagyását követő szukcessziót tükrözik, amely magában foglalhatja az erdőssztyepp természetes regenerálódását is. Felhagyott mezofil rétek fajösszetételének vizsgálatakor Pruchniewicz és Żołnierz (2014) például az erdősszukcesszió kezdetének jeleit tapasztalta: fásszárúak (*Acer platanoides*, *Populus tremula* és *Crataegus monogyna*) csírái és fiatal egyedei jelentek meg, amellett, hogy az ilyen élőhelytípuson gyakori jelenséget, nagytermetű fűfélék, különösen *Calamagrostis epigeios* és *Festuca rubra* agg. látványos térhódítását is tapasztalta.

A művelés felhagyását követő szukcesszióban, hegylábi helyzetben Európa-szerte gyakori a *Calamagrostis epigeios* faj térnyerése, ami terepi megfigyeléseink szerint az erdőssztyepp-regeneráció egyik állomása is lehet (Somodi 2010). Ezt az álláspontot támasztja alá az a friss tanulmány is, amely szerint egy másodlagos gyepp szukcessziója során a *C. epigeios* spontán csökkenése tapasztalható, és ezzel párhuzamosan nő a fajgazdagság és változatosság is (Házi 2012).

Ugyanakkor a *C. epigeios* jól ismert belső inváziós faj Közép-Európában, elterjedését sok helyen szukcessziós zsákutcaként tartják számon. Mivel természetes élőhelyei (homokdűnék, árterek, lápok, sztyeppék, szubalpin gyepek) meglehetősen ritkák Közép-Európában, ezért főleg emberi zavarás alatt álló területeken fordul elő tömegesen, mint például zavart szárazgyepeken, letermelt erdők helyén, utak mentén és egyéb felhagyott városi és ipari területeken (Rebele és Lehmann 2001). Sokszor olyan kén-dioxiddal és nehézfémekkel erősen szennyezett ipari területeken telepszik meg, ahol más szukcesszió nem is tudna végbemenni, ezért ezeket a *Calamagrostis* állományokat Wolak (1971) *industrial-climax* vegetációnak nevezi.

Az erdőssztyepp regenerációja erősen propagulumfüggő, bizonyos esetekben a propagulumforrás távolsága jobban jellemzi a vegetáció állapotát, mint a terület szukcessziós kora (Bartha 2004). Elszigetelt szituációban zavarás nélkül végbemenő szukcesszió esetében,

és állandó fűfajok jelenlétében cserje és fafajok nem jelennek meg évtizedekig, és alacsony diverzitás jellemző a vegetációra (Süß és mtsai. 2004).

Az évszázadok óta juhokkal legeltetett tardi területet az 1970-es évek végén hagyták fel. 1979 óta sokrétű vizsgálatoknak adott otthont. Virágh (1991) állandó mintanégyszetekben finom léptékekben vizsgálta a löszgyep választását különböző kísérletes zavarásokra, melynek mintavételi elrendezése és kontroll négyszetei a jelen dolgozathoz is szolgáltatott adatokat. A vegetáció stabil belső dinamikáról tett tanúbizonyságot, mert a tanulmány szerint 9 év alatt visszanyerte a zavarást megelőző állapotát (Virágh 1994).

Virágh és Bartha (1996) a legeltetés kizárásának hatását vizsgálták különböző előtörténetű részekben (korábban intenzíven legeltetett és a nyáj által elkerült négyszeteken) 1987-től 3 éven keresztül. A vizsgálat eredménye szerint gyenge legeltetés szükséges a fajkészlet és a cönológiai állapot fenntartásához.

Somodi és mtsai. (2008) 2002 és 2005 között vizsgálták a finomléptékű fajcserés változásokat különös tekintettel a *C. epigeios* térnyerésének hatásaira. Ennek során fény derült arra, hogy a *C. epigeios* megjelenésének hatására bekövetkező fajszaám-csökkenést előrejelzi a fajok megjelenési rátájának időleges növekedése. A fajszaám-csökkenést végül a megjelenési ráta csökkenése okozza úgy, hogy a kihalási ráta változatlan marad. Ebben a folyamatban a *C. epigeios* 1 × 1 m-ben becsült borítása bizonyult hatótényezőnek, így a jelen vizsgálatban ennek összefüggéseit részleteztük a fajszaamok vonatkozásában.

2. Célkitűzés

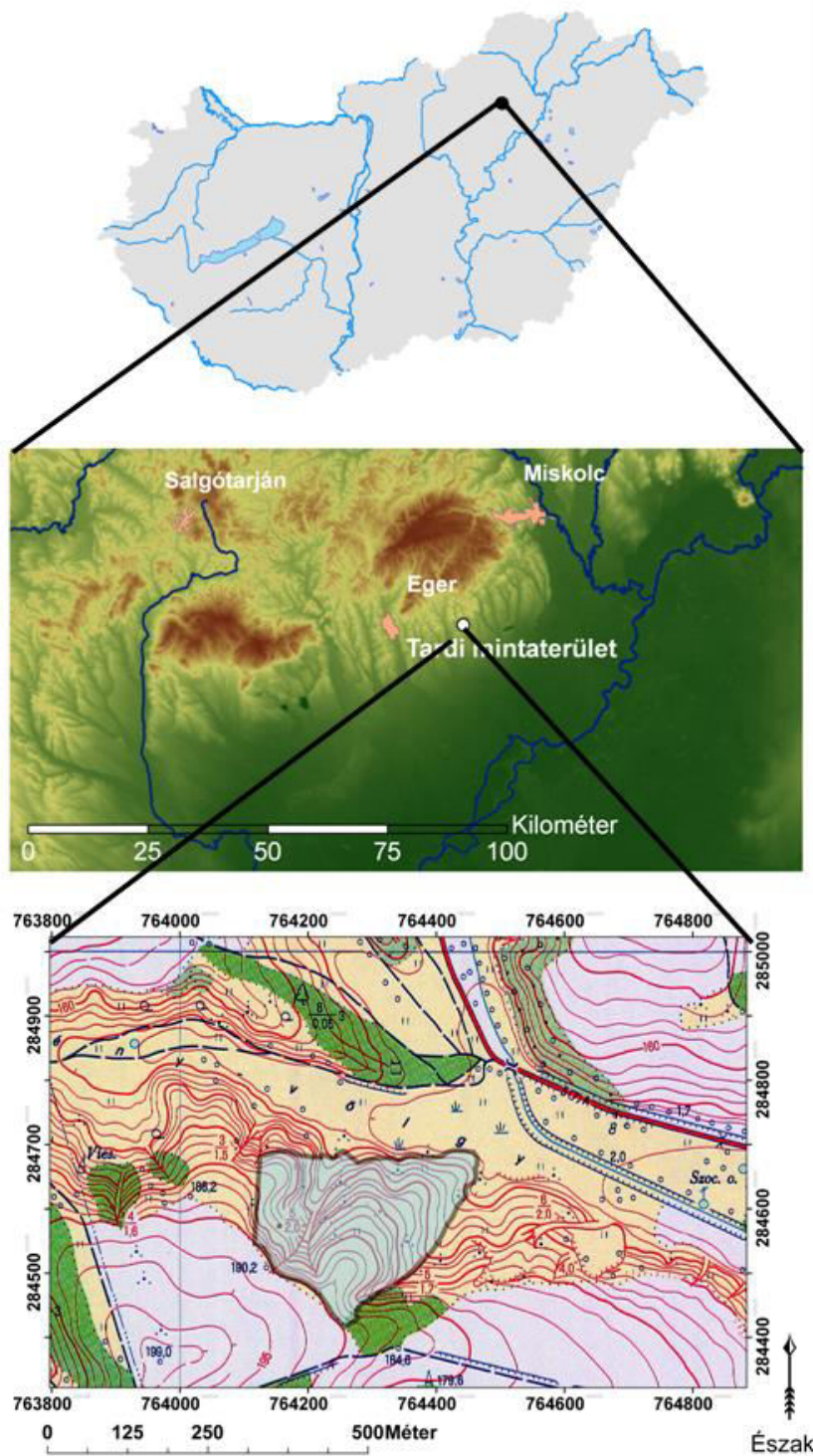
Ebben a dolgozatban a legelő felhagyását követő borítás és fajkészletbeli változások értékelését tűztük ki célul. Mint ezek legalapvetőbb elemét mindenekelőtt a fajszaam változását vizsgáltuk az idő múlásának és a *C. epigeios* dominanciájának függvényében. Majd értékeltük a fajkészlet és borításviszonyok által kirajzolt vegetációdinamikai tendenciákat.

3. Anyag és módszer

3.1. Mintavételi terület

Mintaterületünk a Szekrény-völgyben helyezkedik el, a Bükk-hegység lábánál, Tard község határában (1. ábra). Az 1979-ben felállított mintavételi elrendezés az egyik völgyoldalban található, 150-200 m-rel a tengerszint felett. A terület éghajlata szubkontinentális, átmenetet képez az Alföld és a hegyvidék éghajlata között. Az évi csapadékmennyiség 600 mm, 9 °C-os évi középhőmérséklet mellett (Virágh 1991). Alapközeete lösz és riolittufa.

A Szekrény-völgyet valószínűleg már a feltehetően az 1700-as évek előtt bekövetkezett erdőirtás óta juhokkal legeltették, az 1970-es években meglehetősen intenzíven (Somodi 2010). A nyolcvanas évekre azonban a terület fokozatosan felhagyásra került, 1990 után már csak szórványos marhalegeltetés fordult elő a helyi adatközlők szerint, az állandó kvadrátos mintaterületen kívül (Somodi 2010). A juhlegeltetés előtti növénytakaró valószínűleg *Aceri tatarici* – *Quercetum pubescentis-roboris* Zólyomi 1957 (tatárjuharos lösztölgyes) volt. A társulás erdőalkotó fái, úgymint a tatárjuhar, a molyhos -, a cser-, a kocsányos -, és a kocsánytalan tölgy (Zólyomi 1957) a területen még mindig megtalálhatóak, a legeltetés felhagyásával ráadásul egyre nagyobb számban. A mintavételezés kezdetekor a tájat részben a *Pulsatillo montanae* – *Festucetum rupicolae* (szubkontinentális lejtősztyepp) (Dostál 1933) Soó 1964 corr. Borhidi 1997), részben a *Campanulo-Stipetum tirsae* Meusel (középdunai erdőspusztarét) 1938 társulás jellemezte (Virágh és Fekete 1984, Borhidi 2003), ez utóbbi egyre nagyobb területet foglal el a mintavételi egységeken belül is. A *C. epigeios* először 1983-ban jelent meg a mintaterületen, a 9/7-es kvadrátban, és azt követően rohamosan terjedt. Ennek ellenére a völgyoldal felsőbb részein (10 és 11-es blokk) nem vált tömegessé, bár szálszerű megjelenése ott is évről évre előfordul.

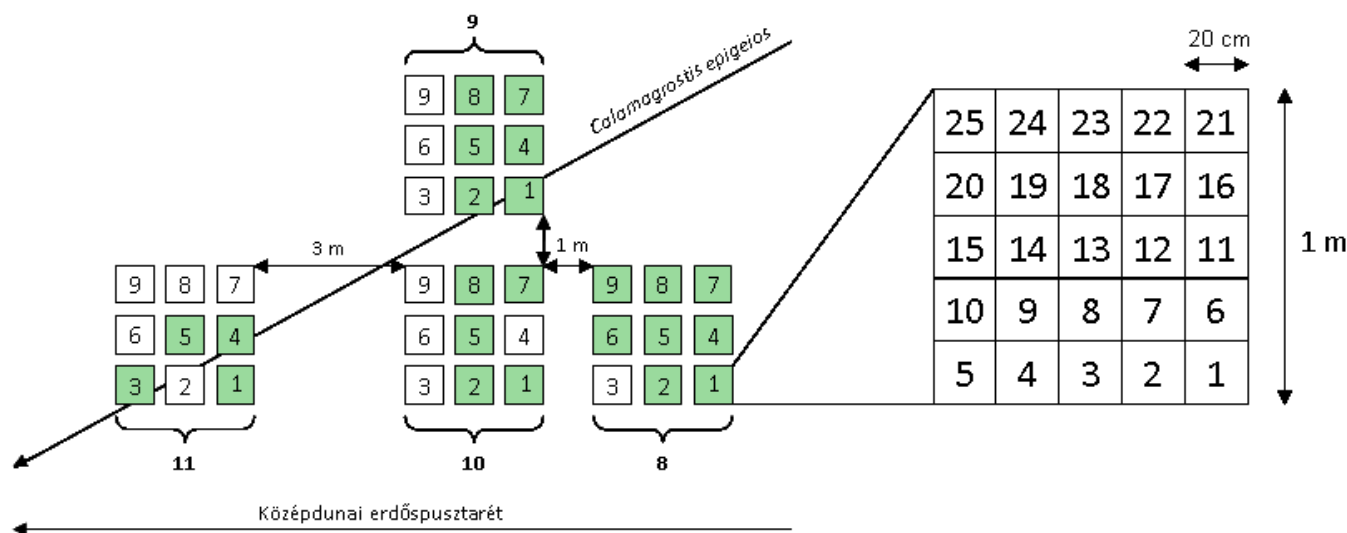


1. ábra. A mintaterület elhelyezkedése az országon belül, és környékének domborzata. A mintaterület elhelyezkedését körök, illetve kék árnyékolás és szürke körvonal mutatja. A térképi koordináták az Egységes Országos Vetületnek (EOV) felelnek meg. (Somodi 2010-ből átvéve a szerző engedélyével.)

A jelen dolgozatban felhasznált adatok az eredeti elrendezés 4 blokkjából származnak. A kísérlethez kialakított elrendezésben az egyes blokkok 9 darab 1×1 m-es négyzetre voltak felosztva. A borításbecslés 20×20 cm-es léptékekben történt, az 1×1 m-es mintanegyzetek felosztásával. Ez az elrendezés az eredeti kísérlethez volt optimalizálva, és az egyre sűrűbben ismételt felvételezésekkel egyre értékesebb adatsor jött létre. Ennek folytatásakor azonban alkalmazkodnunk kellett az eredeti elrendezéshez. A 4 blokkon belül eredetileg is eltért a felvételi intenzitás. Olyan mintanegyzeteket választottunk az elemzéshez, amelyek rendszeresen felvételezésre kerültek korábban is. Ezek között voltak az eredeti kontrollok is, amelyek dinamikáját minden esetben követtük. A mintavételezés 1979 óta ugyanazzal a módszerrel, állandó kvadrátokban történt (2. ábra). 1979-ben az alapállapot felvételezése történt meg, majd az akkor kijelölt mintanegyzetek egy részében szelektív herbicidek alkalmazására került sor. A kezelt kvadrátok vegetációs állapota 1987-ben közelítette meg a kiindulási állapotot. Ezért 1979-ből minden kvadrát anyagát felhasználhatónak tekintettük, az 1980-1983-as évek adataiból viszont csak a kontroll mintanegyzeteket használtuk fel a jelen elemzésben (1984 és 1986 között nem történt mintavétel). Erre azért volt szükség, hogy valóban a belső dinamikát vizsgáljuk a kezelésekre adott vegetációs válaszok zavaró hatása nélkül. 1987-től az összes rendelkezésünkre adatot felhasználtunk. Így tehát a következő évekből álltak rendelkezésünkre adatok: 1979, 1980-1983 (csak kontroll), 1987, 1989, 1994, 1995, 2002-2010, 2013-2014.

Ez a finomléptékű mintavételezési módszer 1979 óta változatlan, és a jövőben a fajcserére vonatkozó vizsgálatok kiváló alapjául szolgálhat, ugyanakkor lehetővé teszi az 1×1 m-es átlagolással a durvább léptékű elemzéseket is. Jelen dolgozatban az egyes fajok mikrokvadrátokban vett borításértékeit az 1×1 m-es kvadrátokra átlagoltuk, és úgy használtuk fel. 2002-re a 8-as és a 9-es blokkban a *C. epigeios* jelentősen elterjedt, és domináns fajjá vált. Mivel ez a faj érzékenyen reagál hajtásainak károsítására, a felvételezéskor történő esetleges taposás hatásának csökkentésére ezeknek a blokkoknak a mintanegyzetei 5 éves váltóban (5 év felvételezés – 5 év pihentetés) kerültek felvételezésre. Ez alól egyedül az eredetileg kontroll, tehát sosem kezelt 8/1-es volt kivétel, amit minden évben felveszünk. Vizsgálatunkban a *C. epigeios* borítása hatótényezőként is szerepelt. Mivel egy korábbi vizsgálat (Somodi és mtsai. 2008) megállapította, hogy a *C. epigeios* hatását leginkább az 1×1 m-es léptékben becsült borítása közvetíti, ezért hatótényezőként itt is ezt használtuk fel. 2002 óta ezek az értékek külön, az 1×1 m-re megbecsülve is rendelkezésre

álltak, a korábbi évekre viszont ezeket is a mikrovadrátokban becsült értékek átlagaként számoltuk ki.



2. ábra. A mintanégyzetek elrendeződése, zölddel jelölve a jelen dolgozatban felhasznált állandó kvadrátokat. A blokkok (8-as, 9-es, 10-es, 11-es számmal jelölve) 9 darab 1 × 1 m-es mintanégyzetre vannak felosztva, és minden egyes mintanégyzet 25 darab 20 × 20 cm-es mikrovadrátot tartalmaz. A nyilak a terjedés irányát mutatják.

A növények tudományos neveinek megadásakor az „Új magyar fűvészkönyvet” (Király 2009) követtem. A mintavételezéskor néhány faj nem volt megfelelő fenológiai állapotban a biztos határozáshoz, ezért ezek összevonásra kerültek, ezt a dolgozat végén található jelmagyarázatban minden esetben jelöltem.

3.2. Elemzések

A fajsza szám változása és a *C. epigeios* térnyerése közötti összefüggés vizsgálatához általánosított lineáris modellt (GLM, McCullagh és mtsai. 1989) alkalmaztunk. Magyarázó változóként az eltelt időt („év”) és *C. epigeios* dominanciáját vettük figyelembe („*Calamagrostis*-e”), ezek interakciójával együtt. Az utóbbi változóhoz bináris skálán értelmeztük a *C. epigeios* dominanciáját: *Calamagrostis*-os / nem *Calamagrostis*-os. Azokat a mintanégyzeteket tekintettük *Calamagrostis*-osnak, amelyekben a *C. epigeios* borítása 25% vagy annál nagyobb volt. Megvizsgáltuk a magyarázó változók lineáris korrelációját, ami 0,36-nak adódott. Mivel ez 0,7 alatt van, ezért az irodalomban szereplő ajánlásokat (Dormann és mtsai. 2013) figyelembe véve mindkét változó bekerülhet a modellbe. Az egyes változók modellhez való

hozzájárulásának szignifikanciáját F-tesztel vizsgáltuk (Faraway 2006), a drop1 függvény segítségével R statisztikai környezetben (R Development Core Team 2010). A mintanégyzetek ugyan blokkokba voltak rendezve, de ennek jelentősége a vegetáció rezilienciájának köszönhetően 1987 után elhalványult, ezért egy blokkhoz tartozást megadó kategoriális változó random faktorként való bevonását és kevert modell alkalmazását elvetettük. Az elrendezés problémája abban mutatkozik meg, hogy a mintanégyzetek szabályos elrendezésben, egymás mellett helyezkednek el. Tulajdonképpen két eltérő blokk egymás felé eső négyzetei közelebb vannak egymáshoz, mint a saját blokkjuk távolabbi négyzeteihez. Az ebből adódó esetleges műtermékek kiszűrése céljából felmértük a modell reziduálisaiban esetlegesen meglévő térbeli autokorrelációt Moran-féle I-próba segítségével az ncf R csomag correlog függvényével (Bjornstad 2013). A szignifikancia-tesztet a többszörös összehasonlításokra korrigáltuk.

A borításviszonyok és a fajkészlet változásainak felderítésére centrált főkomponens-elemzést (Principal Components Analysis, PCA) végeztünk a SYN-TAX 2000 programcsomaggal (Podani 2001) a fajok jelenlét-hiány adatainak és borításértékeinek felhasználásával.

Az ordináció eredményeinek megjelenítésére mindkét esetben kevert (Rohlf) biplotot használtunk, és a bemutatott ábrákon két tipikusan eltérő fajkészletű mintanégyzet trajektóriáját emeltük ki a folyamatok világosabb szemléltetése érdekében. Az egyik kiválasztott kvadrát (11/3.) az intakt gyepre jellemző fajkészlettel rendelkezik, a másik pedig a 9/7-es mintanégyzet, amelyikben a *C. epigeios* legelőször megjelent és uralkodóvá vált.

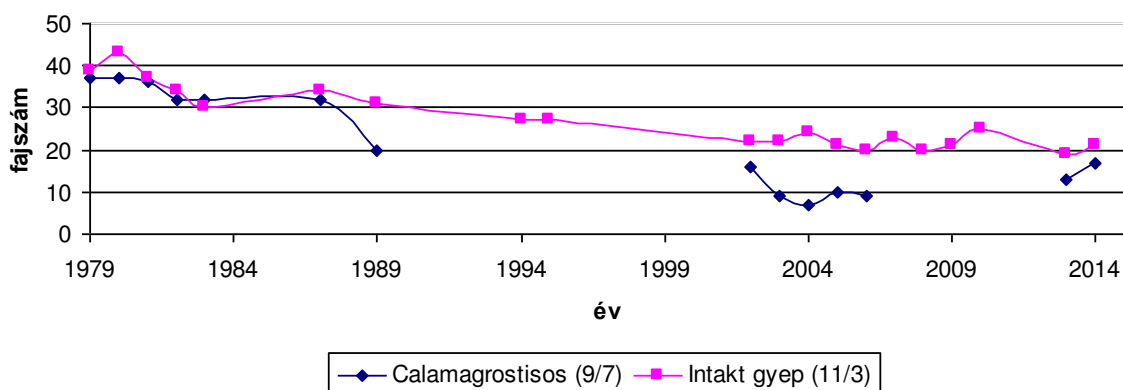
4. Eredmények

4.1. Fajszám-csökkenés

A 35 év fajszámadatait kvadrátonként összegezve az egész mintaterületen fajszám-csökkenést tapasztaltunk. A két kiválasztott kvadrát adatait diagramon ábráztuk, és jól látszik, hogy mindkét típusra ugyanaz a csökkenő tendencia jellemző, de a *C. epigeios* által uralt mintanégyzetet jóval drasztikusabban érinti (4. ábra). 1989-ben az addig viszonylag állandó fajszám hirtelen zuhanni kezd, és csak 2005-től kezd ismét növekedni, de még a 2014-es fajszám is jóval elmarad a kezdeti állapotétól. Az intakt gyepre kevésbé meredek csökkenés és évenkénti enyhe hullámváz jellemző, melyben szerepet játszhat az évek különböző csapadékmennyisége is.

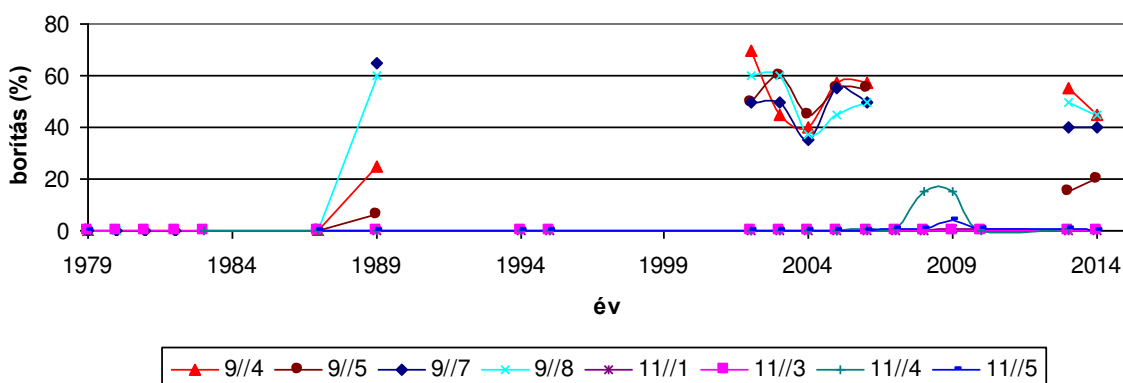
A *C. epigeios* borítása a két különböző típusú gyeppen eltérően alakul (5. ábra). A jellemzően *Calamagrostis* 9-es blokkban 1983 óta 30% fölött van az átlagos borítás, míg az intakt gyeppen legfeljebb 15%-ot ér el még a leginkább érintett mintanégyszetben is. Az utóbbi években viszont az összes kvadrátban csökkenés tapasztalható, amivel párhuzamosan a fajszám (3. ábra) pedig növekedést mutat az egész vizsgálati területen.

A fajszám-változás 35 év távlatában



3. ábra A fajszámok alakulása a 35 éves vizsgálati periódus alatt a kiválasztott két mintanégyszetben. Mindkét típusú kvadrátra fajszám-csökkenés jellemző, de eltérő mértékben.

A *C. epigeios* borításának változása 35 év távlatában

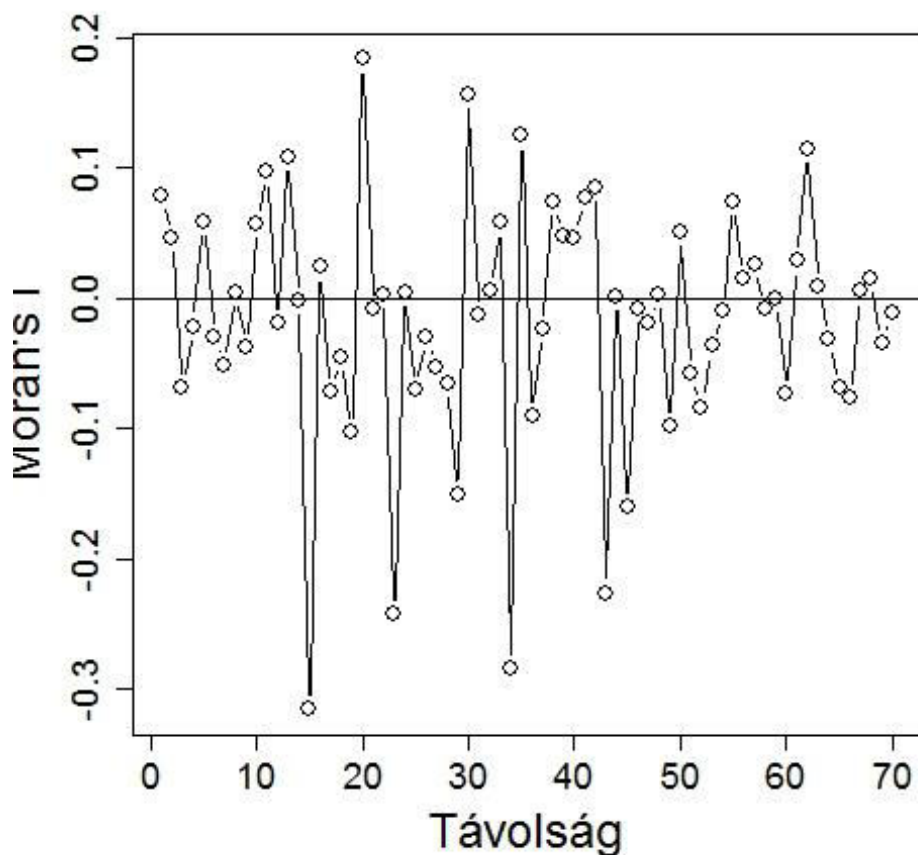


4. ábra. A *C. epigeios* borításának alakulása néhány jellemző mintanégyszetben. A 11-es blokkban alig jelent meg a faj, míg a 9-es blokkot 1989 óta uralja.

4.2. A *C. epigeios* térnyerésének hatása a fajszám-változásra

Az F teszt a két magyarázó változó interakciója bizonyult szignifikánsnak ($p=0,023$). Mivel a modelleknek hierarchikusan kell felépülniük, ilyen esetben meg kell tartani a változókat önállóan is. Ebből következően az F teszt után is megtartottuk az eredeti modell-struktúrát és ezt interpretáljuk. A korrelogram (5. ábra) nem mutatott szignifikáns térbeli autokorrelációt a

reziduálisokban, tehát az adatok függetlennek tekinthetők, és további statisztikai elemzésre alkalmasak.

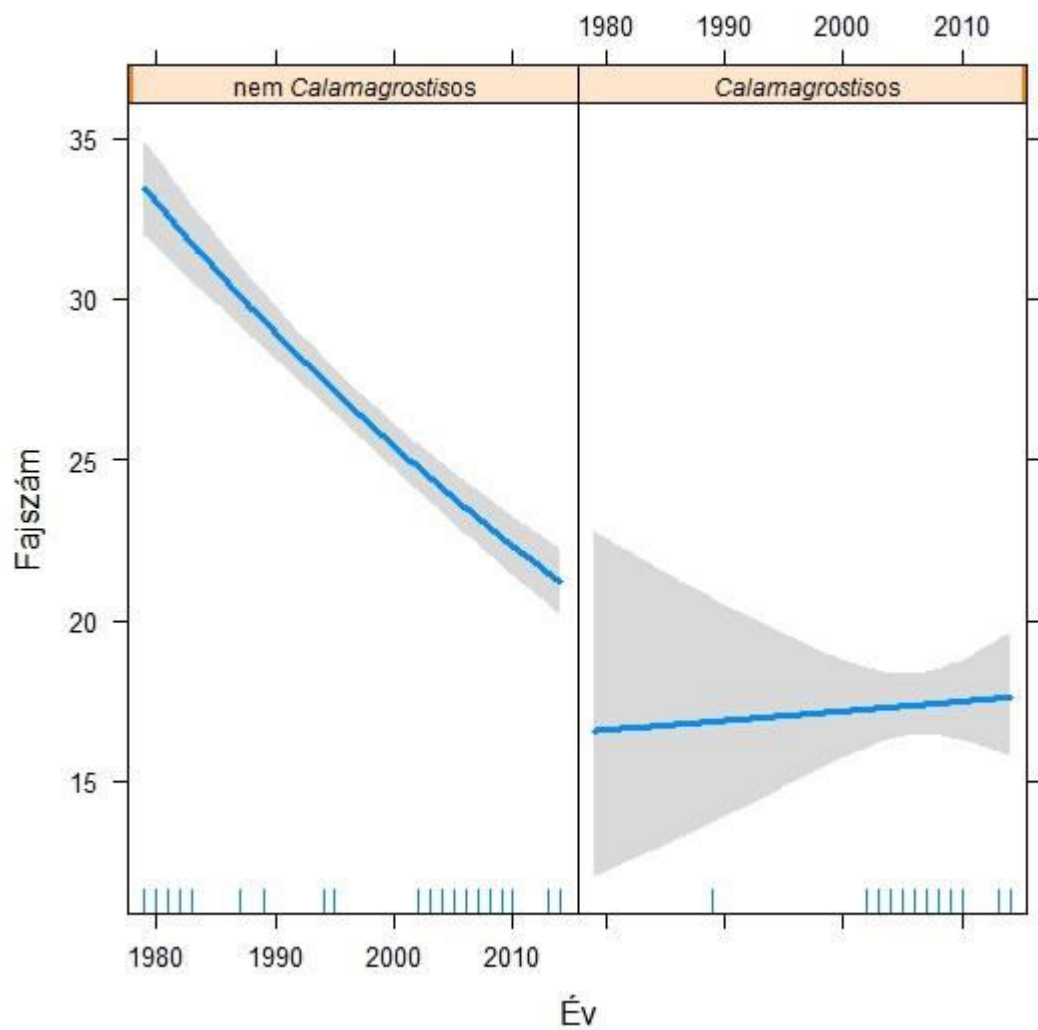


5. ábra A Moran-féle I próba korrelogramja: nincs szignifikáns térbeli autokorreláció a reziduálisokban

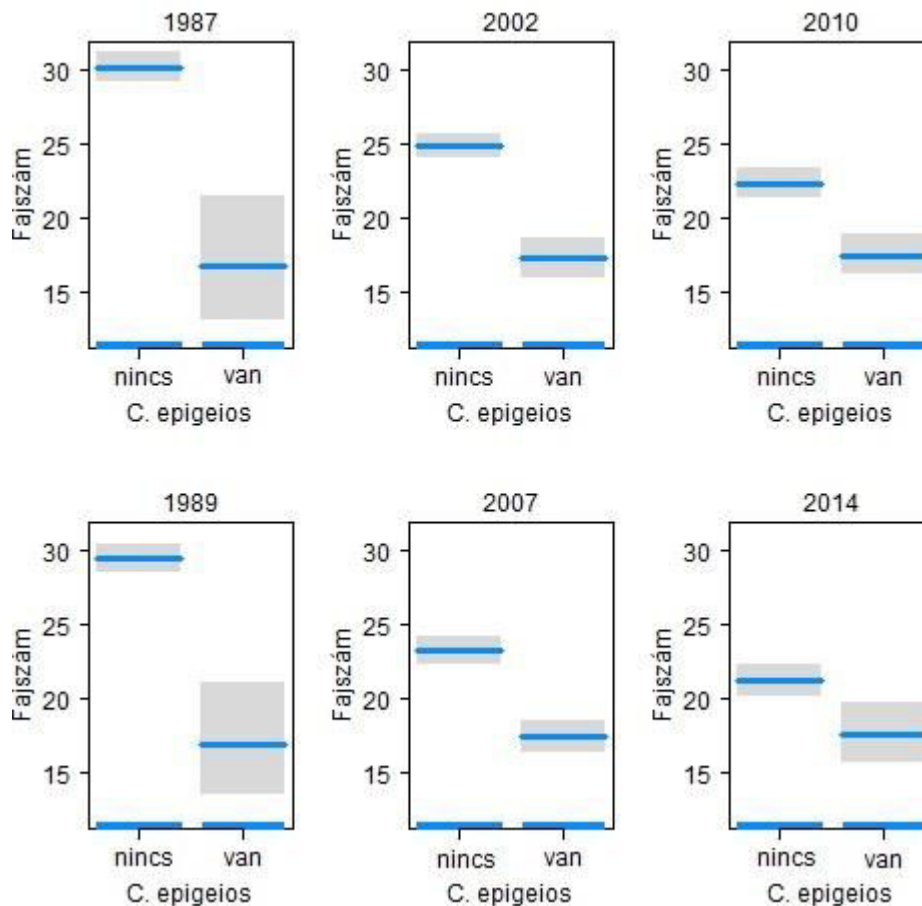
A modelleredmény alapján szignifikánsan negatív hatása van a *C. epigeios* megjelenésének és a legeltetés felhagyása óta eltelt időnek a fajszámmra (1. táblázat). Mivel az f teszt szerint az interakció a modell legfontosabb eleme, ennek természetét külön elemezzük. A legeltetés óta eltelt idő negatív hatása csak akkor érvényesül, ha a *C. epigeios* nincs jelen (6. ábra). A utóbbi faj negatív hatása olyan erős, hogy az időhatást felülírja (7. ábra).

1. táblázat Az általánosított lineáris modell eredménye

	koefficiens	p-érték
Tengelymetszet	14.32596	<2e-16
Év	-0.00564	<2e-16
<i>Calamagrostis</i> -e (igen/nem)	-21.1496	0.0217
Interakció	0.010436	0.0231



6. ábra: Az általánosított lineáris modell eredménye (becsült értékek): a legeltetés óta eltelt időnek negatív hatása van a fajszámra, de ez a hatás csak akkor érvényesül, ha a *C. epigeios* nincs jelen. *Calamagrostisos* kvadrátok esetében az idő negatív hatása nem érvényesül. Az x tengelyen jelölt vonalkák azokat az éveket jelölik, amelyekből volt adat. A kék vonal az illesztett függvényt jelöli, a szürke háttér a 95%-os konfidencia-intervallumot (Visreg csomag, R környezet, Brecheni és Burchett 2014)



7. ábra: Az általánosított lineáris modell becslései, néhány év, mint peremfeltétel mellett. A peremfeltételeket az interakció szemléltetése céljából adtuk meg. *Calamagrostis epigeios* szignifikánsan negatívan hat a fajszámbra, és jelenlétében a legeltetés felhagyása óta eltelt időnek nincs hatása. A szürke háttér a 95%-os konfidencia-intervallumot jelöli (Visreg csomag, R környezet, Brecheni és Burchett 2014)

4.3. A fajkészletben és a borításviszonyokban 35 év alatt bekövetkezett változások

Mind a borításalapú, mind a fajkészletet (jelenlét / hiány) alapul vevő ordináció során a kvadrátok 2 domináns faj szerinti elkülönülését tapasztaltuk. Szintén mindegyik ordinációra igaz, hogy az első két tengely után meredeken csökken a magyarázott variancia mértéke, ezért az összes esetben csak az első két tengelyt mutatjuk be (az ábrákon megadva a tengelyek által magyarázott variancia százalékos értékét).

A mintavételi terület összes hozzáférhető kvadrátjának borításértékei alapján készült ordináció jó áttekintést ad a fontosabb fajokról és a borításviszonyok alakulásáról az időben (8. ábra). Az első tengely mentén leginkább a *C. epigeios* borítása választja el a kvadrátokat. A *C. epigeios* terjedésével párhuzamosan terjedt többek között a *Teucrium chamaedrys*, a *Viola hirta*, a *Galium verum*, és a *Thesium linophyllum* is. A második tengelyen leginkább a

Danthonia alpina – *Filipendula vulgaris* – *Helictotrichon adsurgens* fajcsoporttal jellemezhető egy elkülönülési irány.

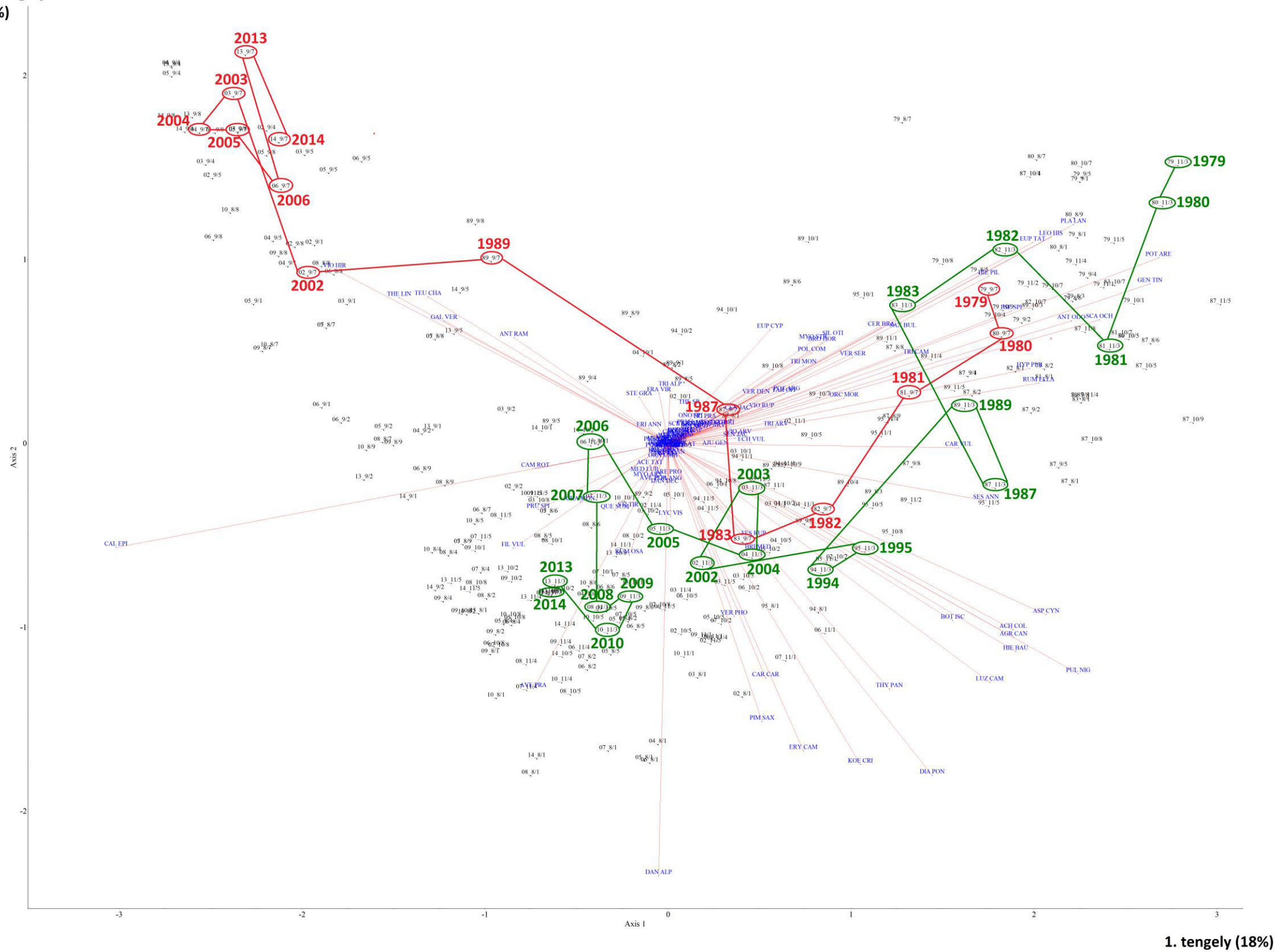
Az intakt gyep sorsát egy mintanégyzet (11/3.) trajektóriájának követésével jellemezzük (8. ábra): a nyílt állapotból indult, amely elsősorban az *Anthoxanthum odoratum*, *Leontodon hispidus*, *Hieracium pilosella* fajokkal jellemezhető, de a borításviszonyokban nem különül el a *D. alpina* – *F. vulgaris* – *H. adsurgens* tartománytól, szemben a fajkészlet-alapú ordinációval. Innen kisebb kitérőkkel, de egyértelműen a *F. rupicola* – *Koeleria cristata* – *Lychnis viscaria* irányba való mozgását figyelhetjük meg. 2004-től a *T. chamaedrys* felé közelít, de 2009-től ismét visszatérni látszanak az *Festucás* dominanciaviszonyok. A legutóbbi, 2014-es felvétel az 2008-as állapothoz való visszatérést mutatja. Ebből is látható, hogy az intakt gyep egy tartományban mozog, a különböző irányú elmozdulásokat visszafordulás követi.

Az elsőként *Calamagrostis*ossá vált, és azóta a *C. epigeios* által legintenzívebben érintett 9/7-es mintanégyzet a kezdeti *D. alpina* – *F. vulgaris* – *H. adsurgens* állapotból a *Festucás* régió felé 1983-ig együtt mozog a 11/3-as kvadráttal, majd 1987-ben a *C. epigeios* dominanciájának érvényre kerülésével az ellenkező irányba mozdul el, ahol a *Thesium linophyllum*, *Viola hirta*, *Filipendula vulgaris*, *Teucrium chamaedrys* feldúsulása is látható. A 2000-es évektől a *T. chamaedrys* egyre nagyobb abundanciája tapasztalható a *C. epigeios* mellett.

A fajkészlet-alapú ordináción (9. ábra) az első tengelyen újfent a *C. epigeios* jelenléte, illetve hiánya különíti el a kvadrátokat, míg a második tengelyen a *D. alpina* gyakorisága mentén látunk elválást.

Az intakt gyep fajkészletét jól reprezentáló 11/3-as mintanégyszet az 1979-es kezdőállapot *Plantago lanceolata* – *Leontodon hispidus* tartományából kezdetben az *Anthoxanthum odoratum* felé veszi az irányt, majd a kezdőállapothoz való rövid visszatérés után (1982-83) a *Carlina vulgaris* – *Bothriochloa ischaemum* – *Seseli annuum* felé közelít. Majd a *F. rupicola* – *Briza media* – *Koeleria cristata* – *Bothriochloa ischaemum* fajcsoport dominanciája jellemzi viszonylag hosszú ideig a négyzetet (1995-2004). Itt válik el a mára *Calamagrostis*ossá vált mintanégyszet (9/7.) fajkészletétől az intakt gyep fajkészlete. A *C. epigeios* 1983-as megjelenésével az addig hasonló dinamikájú területek sorsa kettéválik, és az intakt gyep a *Danthonia alpina* – *Helictotrichon adsurgens* – *Filipendula vulgaris* fajcsoport irányába mozdul el, a *Calamagrostis* pedig a *Thlaspi sp.* – *Anthericum ramosum* – *Teucrium chamaedrys* vonalon halad a *C. epigeios* dominanciája felé.

2. tengely
(7%)



9. ábra Az összes mintanégyszet binarizált adatainak felhasználásával készített ordináció biplot ábrázolása. A zöld karika és vonal jelez egy intakt gyeppen található mintanégyszet trajektóriáját (11-es blokk 3-as mintanégyszete), piros karika és vonal pedig egy *Calamagrostis* mintanégyszetét (9-es blokk 7-es mintanégyszet).

5. Értékelés

A fenti eredmények tükrében elmondható, hogy a vizsgált terület vegetációjában a legeltetés felhagyása óta jelentős átalakulások mentek végbe 35 év alatt. A legszembetűnőbb változások a fajszámban és a fajkészletben mutatkoznak meg.

Az egész mintaterületen fajszám-csökkenést tapasztaltunk, ami minden valószínűség szerint a legeltetés felhagyásával, és egyes fűfélék elterjedésével hozható összefüggésbe.

A legeltetés felhagyásának hatására gyakori jelenség, hogy a nagytermetű fűfélék elszaporodnak és a gyeperősségét eredményezik a legeltetés során képződött lécek kitöltésével (Pruchniewicz és Żolnierz 2014). A tardi löszgyepen a felhagyást követően ilyen tömegessé vált fajok a *C. epigeios*, a *F. rupicola* és a *Helictotrichon adsurgens*. Ezek hatására számos faj kiszorult, és az egész korábbi kísérleti területen fajszám-csökkenést okozott. Itt jegyezzük meg azonban, hogy ez nem jelenti az egész tardi mintaterület fajszegényebbé válását. A mintázat ugyanis durvább létékűvé vált, így az alfa-diverzitás sok helyütt csökkenhetett, de a gamma-diverzitás nem változott. Facsoportok környékén egyenesen új fajok (pl. *Potentilla alba*) megjelenését tapasztaltuk.

A lokális fajszámcsökkenés oka valószínűleg az, hogy nagy termetűkből adódóan jelentős árnyékoló hatással rendelkeznek, így a náluknál kisebb fajok alulmaradnak a fényért folytatott versenyben. Ezáltal a fajgazdagság drasztikus csökkenését okozzák (Sedlaková és Fiala 2001, Rebele 2000, Vojtech és mtsai. 2007), ahogy ez a mi mintaterületünkön is megmutatkozott (Somodi és mtsai. 2008) hiszen a *C. epigeios* dominanciája szignifikáns negatív hatással bírt a fajszámra. A *C. epigeios* nyílt és tápanyagban gazdag élőhelyeken sűrű állományokat képes alkotni, és ezáltal a fajgazdagságot jelentős mértékben csökkenti. Az árnyékot viszont nehezen tűri, beerdősülő területeken a borítása csökkenni kezd (Rebele és Lehmann 2001). Reményeink és terepi megfigyeléseink szerint a cserjésedés és a beerdősülés folyamatával a *C. epigeios* állománya spontán csökkenésnek indul a mintaterületünkön.

Az intakt gyeperősségben bekövetkezett fajszám-csökkenés a legeltetés felhagyásából adódhat. A juhlegeltetés alóli felszabadulás segítette a *Campanulo-Stipetum tirsae* Meusel 1938 (középdunai erdőpusztarét) társulás megjelenését a mintanégyszetekben, ami a fajkészlet-változásban is megnyilvánul. Így a kétezres évekre jelentősen felszaporodott többek között a *Danthonia alpina*, a *Filipendula vulgaris*, és a *Helictotrichon adsurgens*, ami a későbbiekben a *Festucás* állomány háttérbe szorulását eredményezheti a területen.

A fajkészletre vonatkozó ordinációk eredményei alapján összességében borítás szempontjából négy faj hatása a meghatározó: a *Festuca rupicola*, a *Teucrium chamaedrys*, a *Thymus*

pannonicus, és a *C. epigeios*. A kezdetben a nagyrészt *Pulsatillo – Festucetum rupicolae* (Dostál 1933) Soó 1964 corr. Borhidi 1997) társulásba tartozó vegetáció két irányba mozdult el, annak ellenére, hogy eredetileg nem volt völgyirányú grádiens kimutatható (Virágh 1991): a völgy felsőbb részeiben ugyan szálanként megjelent az alulról rohamosan terjedő *C. epigeios*, de nem befolyásolta jelentős mértékben a növényzet stabil belső dinamikáját. A mintaterület alsóbb részeinek mintanégyzetei viszont más irányt vettek: a *C. epigeios* terjedése felborította az addigi társulásszerkezetet, és a dominanciaviszonyok átrendeződésével az addig uralkodó *F. rupicola* helyére a *T. chamaedrys* és a *C. epigeios* került. Ezek mellett elszaporodtak árnyékolást tűrő, erdei fajok is, úgymint a *Viola hirta*, *G. verum* és a *Thesium linophyllum*, ez utóbbi jól ismert félparazita növény.

Az abundanciaértékek ordinációjából látszik, hogy a *C. epigeios* kezdeti előtörése után 2009-től mindkét típusú vegetációban az eredeti viszonyokhoz való visszalépés következett be, ami összhangban van Somodi és mtsai. (2011) eredményeivel, ahol a *C. epigeios* terjedésének megállását jósolták. Ez egyrészt a terület stabil belső dinamikájának, másrészt pedig feltehetően a *T. linophyllum* és a *C. epigeios* között fennálló félparazita kapcsolatnak tudható be. A *Thesium* nemzetségbe tartozó fajok többsége széles körben elterjedt mezőgazdasági kártevő. Igaz, hogy keveset tudunk a természetes élőhelyen előforduló gazdanövényeikről, de bizonyosan képesek más zárvatermők gyökerén élősködni, ezeken belül is a fűféléket előnyben részesítve (Suetsugu 2008).

Mudrák és mtsai. (2014) a felhagyott szántókon megtelepedő agresszíven terjedő fűfélék kiszorítására, és az eredeti gyep helyreállítására irányuló kísérlet részeként félparazita *Rhinanthus*-fajokat telepítettek be. A *C. epigeios* egyike volt azon invazív fűféléknek, melyeknek állományaiban sikeresen megtelepedtek az elvetett *Rhinanthus*-magok, és jelentős biomassza csökkenést eredményeztek a társulásban. A mintaterületünkön természetesen jelenlevő *Th. linophyllum* a *Rhinanthus*hoz hasonlóan csökkentheti a *C. epigeios* borítását.

Az intakt gyepet a *Festuca rupicola* dominanciája jellemzi, mely eredetileg uralta a gyepet és még mindig a kvadrátok felének meghatározó faja. Ezt a csoportot jellemzi még a *Hieracium pilosella*, a *Rumex acetosella*, a *Leontodon hispidus*, az *Anthoxanthum odoratum* és még sok más löszgyepekre jellemző faj. A kezdeti, 1979-es állapotban az egész területre ezek a fajok voltak jellemzőek, és nyíltabb, fajgazdagabb gyepet jeleztek. Mostanra a záródó gyep, a *C. epigeios* előtörése, és az erdőssztyepp felé mutató folyamatok ezeket a fajokat egyre inkább háttérbe szorítják. Az erdősülést a *Quercus cerris*, az *Acer tataricum*, a *Rosa canina*, a *Prunus spinosa* és a *Crataegus monogyna* egyre gyakoribb megjelenése mutatja. A *C. monogyna* és a

P. spinosa a löszgyepek cserjésedésének általános fajai (Illyés és mtsai. 2007), míg a *Q. cerris* és az *A. tataricum* már a kialakuló erdőssztyepphez köthetők (Molnár 2014).

Eredményeink, terepi tapasztalataim, az évtizedes adatsorok és a kapcsolódó irodalmak alapján arra a következtetésre jutottam, hogy a juhlegeltetés felhagyása óta a területen zajló szukcesszió az erdőssztyepp felé halad, és ennek nem akadályozója, hanem része a fűfélék, köztük a *C. epigeios* időleges térnyerése is. A felhagyást követő vegetációdinamikai egyensúly átmeneti felborulása után a gyepp átalakulásával és erdősülésével új egyensúly van kialakulóban, melyet az évenkénti mintavételezés folytatásával a jövőben is nyomon szeretnénk követni. A tardi példa alapján hazánk hasonló löszgyepeinek dinamikája is könnyebben megérthetővé válhat.

Az évenkénti mintavételezés folytatása mellett 2014-től új kutatásnak is otthont ad a mintaterület. A területen tömegesen előforduló *T. linophyllon* és *C. epigeios* közötti feltételezett félparazita kapcsolatot feltáró vizsgálatot Jakub Těšitel-tel közösen végezzük, és a kísérlet eredményeképpen a két növény közötti kölcsönhatás bizonyítása mellett, reményeink szerint a *T. linophyllon* *C. epigeios* terjedését korlátozó tulajdonságára is fény derül majd.

6. Összefoglalás

A Tard határában fekvő löszgyepen 1979 óta állandó kvadrátos mintavételezéssel követjük nyomon a löszgyep fajszámának és fajkészletének változásait. Az eredetileg juhlegeltetésre használt terület az 1980-as évekre fokozatosan felhagyásra került, ekkor szubkontinentális lejtőssztyepp jellemezte az egész területet. Vizsgálatunkban célul tűztük ki a rendelkezésre álló 35 éves időszak fajszám és fajkészletbeli változásainak feltárását – különös tekintettel az 1983-ban megjelent *Calamagrostis epigeios* hatására. A fajkészlet változásait ordináció (főkomponens elemzés) segítségével derítettük fel, a fajok előfordulásának százalékos borításértékei és bináris adatai felhasználásával is. A fajszám és a borításviszonyok változását a *C. epigeios* terjedésének függvényében általánosított lineáris modellel vizsgáltuk. Eredményeink szerint az idő és a *C. epigeios* borítása negatív hatással van a fajszám-változásra. Fajkészlet szempontjából két fő irányba indult el a vegetációdinamika: egyrészt a stabil belső dinamikájú részeken a felszaporodó fűfélék, elsősorban a *Festuca rupicola* következtében egyre inkább a gyep záródása figyelhető meg, másrészt megjelent a *C. epigeios*, és a mintaterület felének meghatározó fajává vált. A *C. epigeios* által nem érintett részen a záródással párhuzamosan a középdunai erdőpusztarét több jellemző faja jelent meg, így például: a *Danthonia alpina*, a *Helictotrichon adsurgens*, a *Campanula rotundifolia*, és a *Dianthus pontederae*. Az egész területen egyre nagyobb számban képviseltetik magukat a fásszárúak: a *Quercus cerris*, az *Acer tataricum*, a *Rosa gallica* és a *Crataegus monogyna* is, de jelenlétük különösen feltűnő a *C. epigeios* uralta részeken. Ezek a folyamatok az erdőssztyepp kialakulása felé mutatnak, melynek feltételezéseink szerint része, nem pedig akadályozója a *C. epigeios* időleges térnyerése is.