TÁJHASZNÁLAT-VÁLTOZÁST KÖVETŐ VEGETÁCIÓS ÁTALAKULÁSOK VIZSGÁLATA ÉS MODELLEZÉSE

Doktori értekezés

SOMODI IMELDA

Eötvös Loránd Tudományegyetem
Biológia Doktori Iskola
Ökológia, konzervációbiológia és szisztematika Doktori Program

Doktori Iskola vezetője: Dr. Erdei Anna
Programvezető: Dr. Podani János
Témavezetők: Dr. Virágh Klára és Dr. Podani János

ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék
Budapest

2009

TARTALOMJEGYZÉK

I. BEVEZETÉS 5

I.1. PROBLÉMAFELVETÉS 5

I.2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS 6

I.2.1. Nemegyensúlyi paradigma a vegetációdinamikában 6

I.2.1.1. Emberi zavarások – tájhasználat 8

I.2.1.2. Tér- és időbeli kontextusfüggés 11

I.2.1.3. Hierarchikus szemlélet, léptékfüggés 12

I.2.2. A vegetációdinamika vizsgálatának a dolgozathoz kapcsolódó módszertana 14

I.2.2.1. Fajcserevizsgálatok 14

I.2.2.2. A vegetációdinamika vizsgálata modellezéssel 15

I.2.2.2.1. Térben implicit megközelítés: Markov modellek 15

I.2.2.2.2. Térbeli modellek időbeliség nélkül 17

I.2.2.2.3. Térben explicit, időbeli változásokat szimuláló modellek 21

I.2. CÉLKITŰZÉS 23

I.3. KÉRDÉSEK 24

II. MINTATERÜLET ÉS ADATGYŰJTÉS 25

II.1. A MINTATERÜLET 25

II.1.1. A terület jellemzése 25

II.1.2. Kutatási előzmények a mintaterületen 30

II.2. ADATGYŰJTÉS 33

III. ESETTANULMÁNYOK 36

III.1. A LEGELTETÉS FELHAGYÁSÁT KÖVETŐ VEGETÁCIÓS ÁTALAKULÁSOK SZABÁLYOSSÁGAI 36

III.1.1. A kutatás specifikus kérdései 36

III.1.2. Adatelemzési módszerek 36

III.1.3. Eredmények 38

III.1.4. Értékelés 44

III.2. AZ ÉLETTELEN KÖRNYEZETI HÁTTÉR ÉS A KORÁBBI ÁLLAPOT JELLEMZŐINEK SZEREPE EGYES VEGETÁCIÓTÍPUSOK TERJEDÉSÉBEN 46

III.2.1. A kutatás specifikus kérdései, hipotézisek 46
III.2.2. Adatelemzési módszerek 48
III.2.2.1. Magyarázó változók 48
III.2.2.2. Modellek 50
III.2.3. Eredmények 52
III.2.4. Értékelés 57
III.3. EGY KIEMELT VEGETÁCIÓS ÁTALAKULÁS: A *CALAMAGROSTIS EPIGEIOS* BETELEPÜLÉSÉNEK HATÁSA A TERMÉSZETES VEGETÁCIÓBAN VÉGBEMENŐ FINOMLÉPTÉKŰ FAJCSERÉRE 60
III.3.1. A kutatás specifikus kérdései 60
III.3.2. Adatelemzési módszerek 60
III.3.2.1. Fajcseremintázatok összehasonlítása 60
III.3.2.2. A *C. epigeios* jelenléte és a megjelenési ráta változása közötti összefüggés 61
III.3.3. Eredmények 64
III.3.4. Értékelés 68
III.4. A VEGETÁCIÓS FOLTOK DINAMIKÁJÁNAK REKONSTRUKCIÓJA MARKOV LÁNC MONTE CARLO SZIMULÁCIÓVAL 71
III.4.1. A kutatás specifikus kérdései 71
III.4.2. A szimulációs módszer 72
III.4.2.1. A modell 72
III.4.2.2. A Bayes MCMC 74
III.4.2.2.1. Elméleti háttér 74
III.4.2.2.2. A proposal (felajánlás) 75
III.4.2.2.3. A szimulációk és elemzésük 76
III.4.3. Eredmények 77
III.4.3.1. A vegetációtudomány számára új módszer 77
III.4.3.2. A szimuláció eredményei a mintaterületre nézve 80
III.4.4. Értékelés 82
III.4.4.1. Módszertani szempontból 82
III.4.4.2. Az esettanulmány szempontjából 84

IV. SZINTÉZIS 86
IV.1. VEGETÁCIÓTÍPUSOK KÖZÖTTI KÜLÖNBSÉGEK A FELHAGYÁST KÖVETŐ DINAMIKÁBAN 86
IV.2. NEMLINEÁRIS JELENSÉGEK A VIZSGÁLT VEGETÁCIÓDINAMIKÁBAN 88
IV.3. EGY MARKÁNS VEGETÁCIÓFORMÁLÓ TÍPUS: A *CALAMAGROSTIS*OS [C] 89
V. KITEKINTÉS ÉS TOVÁBBI KUTATÁSI IRÁNYOK 91
VI. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS 92
VII. ÖSSZEFOGLALÁS 94
VII.1. ÖSSZEFOGLALÁS 94
VII.2. SUMMARY 95
VIII. IRODALOMJEGYZÉK 96
IX. FÜGGELÉK 113
A FÜGGELÉK. ÁTMENETI MÁTRIXOK 113
B FÜGGELÉK. A SZIMULÁCIÓ SORÁN BECSÜLT TÉRKÉPEK SOROZATA 115

I. BEVEZETÉS

I.1. PROBLÉMAFELVETÉS

Az utóbbi évtizedekben általánosan elfogadottá vált, hogy az általunk észlelt növényzeti mintázat leggyakrabban nem egy egyensúlyi állapotot tükröz, hanem a vegetáció folyamatban lévő átalakulásának valamely pillanatfelvétele (DeAngelis és Waterhouse 1987, Pickett és mtsai. 1992, Virágh 2000). Különösen így van ez az ember befolyásolta, akár természetközeli élőhelyeken is, ahol a különböző emberi beavatkozások vagy azok elmaradása hosszú ideig nyomot hagy. A változások leírása, hajtóerejének ismerete hozzásegít minket a dinamika megértéséhez, illetve ahhoz, hogy felmérjük az emberi beavatkozások jelentőségét, lehetséges hatásait. A változási mintázatok és az azokat befolyásoló tényezők ismeretében bizonyos határok között előrejelezhetővé válnak további változások.

A tapasztalt növényzeti válasz azonban nagyban függhet attól, hogy milyen idő-, illetve térléptékben vizsgáljuk. A vegetáció rövidtávú válasza például megtévesztő lehet, sőt az emberi vagy környezeti behatások után közvetlen megfigyelt jelenségek akár éppen ellenkezők is lehetnek, mint amelyek azután hosszú távon túlsúlyba kerülnek (ahogy erre a dolgozatban is találunk példát). Hasonlóképpen az eltérő térléptékben tapasztalt hatások is gyakran eltérnek (Delcourt és mtsai. 1983, Juhász-Nagy 1984, Wiens 1989, Glenn-Levin és van der Maarel 1992, Bartha és mtsai. 1997). A jelen dolgozat erénye az lehet, hogy – habár kényszerűen egy mintaterületre szorítkozva, hiszen a megfelelő adatok igencsak ritkán állnak rendelkezésre – komplex, hosszú idő és durva térléptéket is magában foglaló módon elemzi és modellezi a növényzet legeltetés felhagyására adott válaszát.

I.2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

I.2.1. Nemegyensúlyi paradigma a vegetációdinamikában

A vegetációdinamika rendkívül szerteágazó tudomány, a különféle megközelítésekben közös, hogy mind a növényzet időbeli változásának valamely aspektusát kutatják (Miles 1978). Az alábbiakban azokat a munkákat emelem ki, amelyek a dolgozatban bemutatott vizsgálatok elméleti hátteréhez kapcsolódnak.

A vegetációdinamika hagyományos vizsgálati megközelítése a környezettel való legalábbis lehetséges egyensúlyt állította a középpontba. E szerint a megközelítés szerint a természetes vegetáció egyensúlyban van a környezetével, és minden környezeti helyzetben létezik egy ideális egyensúlyi állapot. A fő kutatási kérdések is erre az ideális egyensúlyi állapotra, tehát a folyamatok végpontjára vonatkoztak (Pickett és mtsai. 1992). Jó példa erre a Clements-i szukcesszióelmélet, amely szerint a társulások váltakozása végül egy klimax társulásba torkollik (Clements 1916). Sok jelenség azonban nem magyarázható az egyensúlyi feltevésekből kiindulva. Az egyensúlyi elmélet alábbi korlátai végül életre hívták a nemegyensúlyi paradigmát (Simberloff 1982, Delcourt és mtsai. 1983, DeAngelis és Waterhouse 1987, Pickett és mtsai. 1992). Az utóbbi szemlélet mellett érvelők a következő kritikákat, kételyeket fogalmazták meg az egyensúlyi megközelítéssel szemben (Simberloff 1982, Glenn-Levin és van der Maarel 1992, Wu és Loucks 1995):

(1) több lehetséges kimenet és változási útvonal is előfordulhat azonos vegetációdinamikai helyzetben. A végpont és az útvonal gyakran erősen kontextusfüggő: múltbéli állapotok és a vegetációs foltok térbeli konfigurációja, illetve a szomszédsági viszonyok jelentősen befolyásolják a folyamatokat. Erre találunk példát többek között az alábbi munkákban: de Blois és mtsai. 2001, Klötzli és Grootjans 2001, Mesquita és mtsai. 2001, Jongepierova és mtsai. 2004.

(2) A természetes rendszerekben folyamatosan jelenlévő zavarások jelentősen befolyásolják a vegetációdinamika folyamatát, de lehetséges végállapotait is (Pickett és White 1985, Glenn-Levin és van der Maarel 1992).

(3) Az ember és a természet viszonya nem jelenik meg a hagyományos szemléletben. Miközben egyre inkább része a tudományos köztudatnak, hogy az ember szerepe sokszor nem választható el a természetes dinamikától, nem lehetséges egy tisztán természetes folyamat vizsgálata, többek között a kontextusfüggés miatt. Az ember a legtöbb kontinensen sokezer (Chen és mtsai. 2009, Sillasoo és mtsai. 2009), olykor több tízezer éve

(McIntosh és mtsai. 2009) jelen van és hat a környezetére, így sok természetesnek tartott élőhely korábban emberi befolyás alatt állhatott (lásd többek között: Kordos 1987, Jackson és Hobbs 2009). Az ember olyan mértékben belakta bolygónkat, hogy ha másképp nem, szomszédsági kapcsolatokon keresztül hatása a legtöbb esetben számottevő. Sőt, gyakran a természet utolsó maradványait is tevőlegesen alakítja a különféle emberi zavarásokon keresztül.

(4) Végül a különböző tér- és időléptékben tapasztalható folyamatok egyes különbségei felhívták a figyelmet arra, hogy nem elegendő egyetlen önkényes léptékre megfogalmazni szabályokat (Delcourt és mtsai. 1983, Juhász-Nagy 1984, Wiens 1989, Glenn-Levin és van der Maarel 1992, Bartha és mtsai. 1997).

Ezek a hiányosságok, szemléletbeli eltérések hívták életre az új, nemegyensúlyi paradigmát amelyben a kutatás célja immár nem a végpont felismerése és jellemzőinek feltárása, hanem sokkal inkább az oda vezető folyamatok és azok feltételrendszereinek megértése (Simberloff 1982, Delcourt és mtsai. 1983, DeAngelis és Waterhouse 1987, Pickett és mtsai. 1992, Virágh 2000). A nemegyensúlyi paradigma szerint az általunk megfigyelt növényzet milyenségét alapvetően meghatározzák a természetes és emberi zavarások, a korábbi állapotok, a környező növényzet állapota, és kialakításában komoly szerepet játszhatnak véletlen faktorok is. Bár neve megtévesztő lehet, ebben a megközelítésben is helye van egyes egyensúlyi folyamatoknak, a stabil állapotok ismeretének, de ez csak egy a sok kérdés közül, illetve ezek kutatásában is hangsúlyt kapnak az alternatívák, feltételek. Jó példa a stabil állapotok nemegyensúlyi paragdima keretén belüli tárgyalására a "state-and-transition" megközelítés, amely a legelőterületek vegetációdinamikájának leírására, illetve koncepcionális modelljéül szolgál: ebben különböző feltételek mellett a vegetáció különböző állapotokba ("states") alakulhat át, amelyek meghatározott körülmények között, emberi léptékben akár stabilak lehetnek, sőt visszafordíthatatlan végállapotot is jelenthetnek (Jackson és Bartolome 2002, Briske és mtsai. 2003).

Az egyensúlyi paradigma eszköztára továbbra is használható marad, de immár abból a célból, hogy megállapítsák, hogyan, mennyire, milyen irányban tér el a valós rendszer egy ideális, egyensúlyi rendszertől. A dolgozat esettanulmányai is ezt a megközelítést követik: különféle szempontok szerint feszegetik az egyensúlyi állapot határait. Azt próbálom feltárni, hogy miben feleltethető meg és miben tér el az egyensúlyi dinamikától az esettanulmányokban megfigyelt történés. Végül, az egyensúlyi modellek feszegetésének tanulságaiból építkezve egy mechanisztikus modellt mutatok be, amely ugyan elvihető

lenne egy egyensúlyig, de kifejlesztésének célja nem ez, hanem a megfigyelt folyamat rekonstrukciója, tehát a vizsgálati időszak alatt megtett „út” ismerete volt. Az alábbiakban a nemegyensúlyi paradigma azon vonatkozásait tekintem át, amelyek visszaköszönnek a dolgozat esettanulmányaiban is.

I.2.1.1. Emberi zavarások - tájhasználat

Abban, hogy gyakran nemegyensúlyi állapotban levő növényzettel találkozunk talán a legnagyobb szerepe a különféle természetes és emberi zavarásoknak van (Grime 1979, Sousa 1984, Glenn-Levin és van der Maarel 1992). Az földművelés megjelenésével az utóbbiak hatása, ha léptéke nem is mindig, már összemérhető az előbbiekével (Magyari 2002a). Az elmúlt évtizedek gazdasági változásai, a mezőgazdaság belterjesebbé és intenzívebbé válása ugyanakkor Európában a korábban művelt területek tömeges felhagyásához vezetett (néhány esettanulmány a számtalanból: Comins és mtsai. 1993, Saïd 2002, Gellrich és Zimmermann 2007, Aranzabal és mtsai. 2008), ez alól Magyarország sem volt kivétel (Matus és mtsai. 2003, Illyés és mtsai. 2007b). A bekövetkező vegetációs változások mértéke és időtávlata szorosan összefügg azzal, hogy milyen fokú átalakítás történt a felhagyás előtt. A fölművelés az egyik legjelentősebb tájátalakítás, amely után a regeneráció nagy „természeti kihívás”, ennek megfelelően a felhagyott szántók sorsának követése régóta foglalkoztatja a kutatókat (Bazzaz 1975, Pickett 1982, Myster és Pickett 1994). Ugyanakkor az emberi tájhasználat más, kevésbé destruktív formáinak felhagyása is lehet vegetációs átalakulások hajtóereje. A két leggyakoribb ilyen hatás a kaszálás és a legeltetés felhagyása (Dupre és Diekmann 2001, Holub 2002, Fiala és mtsai. 2003, Stránská 2004), de a szőlőművelést követően is hasonló következményeket figyeltek meg (Baráth 1963, Sendtko 1999). A legeltetés és kaszálás közös jellemzője, hogy pusztán föld feletti biomassza-eltávolítással jár, de ez sem teljes, így az eredeti társulás fajkészlete túlélhet.

A mérsékelt övben és a trópusokon tapasztalható vegetációs válasz a legeltetéssel járó zavarásra és ezáltal annak felhagyására jelentősen különbözhet (Milchunas és mtsai. 1988, Asner és mtsai. 2004, Vetter 2005). Mivel a dolgozat egy mérsékelt övi felhagyott legelőn végzett vizsgálatokon alapul, elsősorban a legeltetés kapcsán és a mérsékelt övre vonatkozóan tekintem át az irodalmat.

A legeltetésre adott válaszreakció (esetleges adaptáció, Milchunas és mtsai. 1988)

során többféle szempontból is módosulhat a vegetáció. Fajszám szempontjából a társulástól és a legeltetés jellegétől függően növekvő és csökkenő tendenciát is megfigyeltek (Acutis és mtsai 1989, Crawley 1997, Prock és mtsai 1997, Dupre és Diekmann 2001, Horváth 2002). Ezzel párhuzamosan sokszor megváltoznak a fajok közötti dominanciaviszonyok is, többek között a szelektív legelés és a felhalmozódó avar miatt (Belsky 1992, Virágh és Bartha 1996, Xiong és Nilsson 1999, Ónodi és mtsai. 2006). A legeltetett gyepekben nagyobb lehet az egyévesek és a kétszikűek aránya, mint egy hasonló, nem legelt területen (Noy-Meir és mtsai 1989, Belsky 1992, Allen és mtsai 1995, Fernandez-Gimenez és Allen-Diaz 1999). A mérsékelt övben is jellemző hatásnak tartják a legeltetés hatására történő cserjésedést (Asner és mtsai. 2004), szemben a magyarországi tapasztalatokkal, ahol inkább a felhagyott legelők cserjésedése jellemző. Igaz, nálunk a pásztorok aktív közreműködése miatt sem cserjésedtek a legelők korábban (Illyés és mtsai. 2007b). Egyes szerzők szerint hosszú távon a növényzet adaptálódhat a kezeléshez, és egy új egyensúlyi helyzet állhat be (Milchunas és mtsai. 1988), mások vitatják ezt (Vetter 2005). Az új egyensúly kialakulása vagy hiánya úgy tűnik nagyban függ a legeletett növényzet jellegétől és a legelés mértékétől is. A növényzet borításának a (túl)legeltetésre válaszul bekövetkező csökkenése például egy stabil szinten megállhat (Bartha 2002, Horváth 2002, Tóth és mtsai. 2003, Bartha 2007) vagy folytatódhat az elsivatagosodásig (Asner és mtsai. 2004, Bartha 2007).

A legeltetés és a kaszálás felhagyása komoly vegetációdinamikai hajtóerőt képvisel, mivel a felhagyás pillanatában jelen lévő növényzet (akár adaptálódott, akár nem) és a helyi éghajlatnak-domborzatnak megfelelő, klímazonális klimax növényzet eltér. A tardi viszonyok éppen ilyenek, hiszen ahogy Virágh és Fekete (1984) szukcessziósémája is mutatja (bővebben a mintaterület leírásánál, illetve a 3. ábrán), a legeltetés lehetővé tétele céljából az ember előbb kivágta a zárótársulást, majd a legeltetéssel – immár akaratlanul – tovább módosította a növényzetet. Várható volt tehát, hogy a felhagyást követően a szukcessziósséma mentén az addigival ellentétes irányú folyamatok indulnak meg.

A mérsékelt övre vetítve a kezelés megszűnésekor is vannak általános jellemző vonások a gyepekben. A legeltetés intenzitásának csökkenésekor jellemzően megnő a társulás domináns, keskenylevelű évelő egyszikűinek a borítása (Matus és mtsai. 2002, 2003, 2005, Bartha 2007, Critchley és mtsai. 2008), amely gyakran a fajgazdagság csökkenésével is jár. Az egyévesek jellemzően visszaszorulnak (Matus és mtsai. 2002, 2003, 2005). Az is gyakran előfordul, hogy a felhagyást követően új özöngyomok vagy nem idegenhonos, de társulás/élőhely-idegen fűfajok (pl. *Calamagrostis epigeios*, *Elymus*

repens) terjednek el és válnak dominánssá (Ryser és mtsai. 1995, Rebele 1996, Klimeš és mtsai. 2000, Sedláková és Fiala 2001, Huhta és mtsai. 2001, Bartha 2007). Emellett a fűavar felhalmozódása (Belsky 1992, Virágh és Bartha 1996, Xiong és Nilsson 1999), a talaj felvehető nitrogéntartalmának csökkenése (Wang és Ripley 1997, Matus és mtsai. 2002), cserjék, majd fák megjelenése jellemző. Egyes esetekben a folyamat megfordítható a korábbi kezelés visszaállításával, de fontos megjegyezni, hogy ez nem mindig vezet célra, pl. a legelő állatok faji hovatartozásától és mennyiségétől függően (Critchley és mtsai. 2008). Hazánkban a legeltetés fenntartása mellett felhozott érv, hogy a mérsékelt övi erdőssztyeppben egykoron a nagy testű patások akadályozhatták az erdő záródását (Medzihradszky és mtsai. 2000). Ugyanakkor a nagytestű patások legelésének számottevő hatása, és egyáltalán a hegylábi zónában való jelenlétük kevésbé egyértelmű. Azt is fontosnak tartom megjegyezni, hogy ha a nagytestű patások voltak is az erdő-gyep mozaik fenntartói, ma gyakran a kezelést (jellemzően legeltetés és cserjeirtás) nem a mozaik, hanem a gyep fázis kizárólagos fenntartásához használják. A mai magyar gyakorlatban ugyanis általában az a szemlélet kerül előtérbe, hogy a cserjék árnyékolásukkal elszegényítik a felhagyott gyepeket, ezért a biomassza eltávolítására irányuló emberi kezelésre van szükség megőrzésükhöz (Illyés és mtsai. 2007a). Holott a cserjék szerepe messze nem ennyire egyértelmű. Igaz, előfordulhat – elsősorban arid területeken - hogy még propagulumforrás jelenlétében is „befagyasztják” a szukcessziót (Van Auken 2000), de általában, ha a propagulumforrás biztosított inkább elősegíthetik a korábbi fás vegetáció visszatelepülését (pl. Callaway és Davis 1993, Gómez-Aparicio és mtsai 2004, Van Uytvanck és mtsai. 2008). Sőt Bakker és mtsai. (2004) a ma Magyarországon a szukcessziót befagyasztónak tekintett kökényről kimutatták, hogy elősegíti a fák újulatának felnövését egy erdőssztyepp-mozaik tájban. Hozzátehetjük persze, hogy az ő esetükben az eredeti fafajok propagulumforrásai a közelben voltak.

I.2.1.2. Tér- és időbeli kontextusfüggés

Ha az egyensúlyi paradigma keretében vizsgálódunk, akkor feltételezzük, hogy a vegetációdinamika menetét és végpontját is egyértelműen meghatározza a környezeti háttér, amit ráadásul a folyamat során változatlannak feltételezünk (pl. Clements 1916). Számos esetben, főleg durva térléptékben vagy rövid időtávlatban ez igaz is lehet, erre példa a nagyszámú sikeres statikus térbeli predikciós modell (Fischer 1990, Franklin 1995, Ostendorf és Reynolds 1998, Zimmermann és Kienast 1999, Aszalós 2003, Vogiatzakis és Griffiths 2006). Ugyanakkor a környezeti háttér nem feltétlen állandó, és ha az is, ismerete nem feltétlen elegendő a vegetáció jóslásához és változásainak megértéséhez. Két olyan tényező van, amely alapvetően meg tudja változtatni a környezeti háttér alapján várt képet az előbb tárgyalt zavarások mellett: a történeti háttér és a térbeli konfiguráció, másképp fogalmazva: a szomszédsági viszonyok. A megelőző állapotoktól való függést eleinte a Markov modellekbe építették be (Facelli és Pickett 1990). A térbeliség és a történetiség együttes kezelésére a sejtautomata modellek adtak elméleti lehetőséget (Turner 1987, Wu és mtsai. 1997; lsd. bővebben a módszertani résznél).

A történetiség eleinte a korábbi emberi használat jellegeként (korábbi tájhasználat, megelőző vetemény) jelent meg akár modellekről, akár mintázatelemzésről volt szó (Koerner és mtsai. 1997, de Blois és mtsai. 2001, Benjamin és mtsai. 2005, Baeza és mtsai. 2007, Duguy és Vallejo 2008). Több-tízezer évet átfogó vegetációtörténeti események alapján (pl. Magyari 2002b) azonban sejthető, hogy nem csak a zavarások története, hanem a vegetáció korábbi jellege is korlátozhatja a vegetációdinamika lehetséges kimenetelét. A szukcesszió-kutatásban ez a kezdeti fajkészlet jelentőségének felismerésével (initial species composition, site pre-emption) tulajdonképpen Gleason (1926), illetve Egler (1954) óta jelen van. A kezdeti fajkombináció analógiájának tekinthető az azonos területen korábban jelen volt közösség, azaz vegetációtípus jellege, ami szintén meghatározónak bizonyult a dinamikában (de Blois és mtsai. 2001, Baeza és mtsai. 2007). Természetesen a múltbéli tényezők befolyása annál erőteljesebb, minél közelebbi múltban történtek és jelentőségük az időben való távolodással csökken, hosszú idő eltelte után akár el is hanyagolható a hatásuk.

A szomszédsági viszonyokat a mintázatelemzésben először a térbeli autokorreláció problémakörével kapcsolatban vették figyelembe. Igyekeztek kiküszöbölni, mint olyan tényezőt, ami zavarja az összefüggések felismerését, mivel a hagyományos statisztikák szignifikanciáját módosította, gyakran úgy, hogy korrekcióra nem volt egyéb lehetőség

(Dormann és mtsai. 2007, Miller és mtsai. 2007). Ugyanakkor a térbeli kontextusfüggés fontos információkat hordozhat és így kiküszöbölése nem feltétlen előny (Legendre 1993). A térbeli kontextusfüggés ma már fontos része a tájökológiai modelleknek (Miller és Franklin 2002, Dormann és mtsai. 2007, Miller és mtsai. 2007) és számos törekvés tapasztalható arra is, hogy a környező tájképi elemek vegetációs foltokra gyakorolt hatását tisztázzák (de Blois és mtsai. 2001). Ez ugyanakkor a mintázatok alakulásáról szolgál információval, a hajtóerők megértéséhez a múltbéli környezet szerepének vizsgálata vihet közelebb. Elsőnek sejtautomata modellekben jelent meg ez a szempont (Turner 1987, Wu és mtsai. 1997), majd újabban néhány táji predikciós modellbe is bevezettek valamilyen, a korábbi környezetet leíró változót (Augustin és mtsai. 2001, Carmel és mtsai. 2001, Carmel és Flather 2004).

I.2.1.3. Hierarchikus szemlélet, léptékfüggés

Az egyensúlyi paradigma egyik kritikus eleme a léptékfüggéstől, a léptékek egymásba-ágyazottságától való eltekintés volt. Holott az individualisztikus és organizmus-szemlélet közötti ellentmondások feloldására éppen a különböző hierarchia-szintek együttes vizsgálata adhat lehetőséget (Shipley és Keddy 1987, Fekete 1992, Virágh 2000). A hierarchia-elmélet alapvető állítása, hogy a biológiai rendszerek hierarchikus felépítésűek: a vizsgálódás fókuszában lévő élőlények elemekből épülnek fel, amelyek további elemekre bonthatók, de maguk is elemei a következő szerveződési szintnek (Allen és Starr 1982, O'Neill és mtsai. 1989, Allen és Hoekstra 1992, Wu és Loucks 1995). Nemcsak a szerveződési szintek (populáció, közösség), hanem a tér és időlépték szerint is hierarchikusak a biológiai rendszerek. Ennek egyik következménye a léptékfüggés, azaz, hogy azonos kérdésre kapott válaszunk függ a vizsgálódás léptékétől, mind térben, mind időben (Greig-Smith 1979, Wiens 1989, Bartha 2001). A hierarchia-elmélet szerint a tér- és idődimenzióbeli viselkedés összefügg: a magasabb hierarchiaszinten, durvább térléptékben folyó folyamatok lassabban haladnak, mint a finomabb léptékű társaik (Allen 1987, O'Neill és mtsai. 1989). Ebből kiindulva, a folyamatok sebessége alapján állapíthatók meg a hierarchiaszintek. Kérdés ugyanakkor, hogy jogos-e az idődimenzióbeli felbontást ennyire kitüntetni, ha már egyszer a léptékfüggést felvállaljuk. Tény mindenesetre, hogy a vizsgálatok tér- és időléptéke szükségszerűen összefügg. Finomabb térbeli változások vizsgálata szükségszerűen finomabb időbeli felbontást igényel, míg magasabb

hierarchiaszinten végbemenő (pl. táji) folyamatokat szükségszerűen hosszabb időtávon kell vizsgálni (Wiens 1989). Ezzel el is jutottunk a lépték egy pontosabb értelmezéséhez, amely a tájökológia kibontakozásával nyert teret az ökológiában, habár a térképészet már régóta használta. A léptéknek ugyanis két összetevője van, a felbontás (grain) és a kiterjedés (extent; Turner és Gardner 1994), ez utóbbiról az ökológiában hajlamosak vagyunk megfeledkezni és finomléptékűként egyszerűen a finom felbontású vizsgálatot emlegetni.

A hierarchia-elmélet másik fontos tétele, hogy a mintázatok és folyamatok egymásba ágyazottak. A durvább léptékű jelenségek kényszerekként jelentkeznek az alsóbb hierarchia-szinten, míg az alacsonyabb hierarchiaszinten folyó történések adnak mechanisztikus magyarázatot a célszinten megfigyelt jelenségekre (O'Neill és mtsai. 1989, Wu és Loucks 1995, Virágh 2000). Így a vizsgálatban szereplő folyamat a két szomszédos hierarchia-szint bevonásával érthető meg igazán.

A jelen dolgozat esetében ez úgy jelenik meg, hogy az első esettanulmányban leírt foltmozaik-szintű változások megértéséhez egyrészt egy finom térbeli felbontású vegetációs átalakulást vizsgál, másrészt a második tanulmányban a magasabb hierarchia-szintek (durvább időlépték - történet, térbeli kontextus - szomszédság, élettelen környezet; sensu O'Neill 1986) felől jelentkező kényszerek szerepét vizsgálja. A negyedik, modellezésen alapuló esetanulmány a finomabb-létpékű terjedési mechamizmusokból igyekszik felépíteni a megfigyelt dinamikát.

I.2.2. A vegetációdinamika vizsgálatának a dolgozathoz kapcsolódó módszertana

I.2.2.1 Fajcserevizsgálatok

A vegetációdinamika kutatásának kritikus pontja a megfelelő időtávlat és adatsűrűség biztosítása. Az egyedi kutatások jellemző hossza legfeljebb a finomléptékű dinamika megértéséhez elegendő. Durvább léptékben való vizsgálódáshoz már olyan adatgyűjtési sémák szükségesek, amelyek túlnyúlnak egyedi pályázatokon, sőt gyakran egyedi kutatók aktív periódusán (vö. előző fejezet). Ez az egyik oka, hogy a finomléptékű dinamikáról sokkal több adatalapú ismeretünk van, míg a hosszabb távú dinamikai kérdések megválaszolásához már mindenképp modellekre is szükségünk van.

A finomléptékű vegetációdinamika egyik legjobban feltárt területe az állományokban évről évre megfigyelhető fajcserefolyamatok szabályosságai. Ennek során a növényegyedek méretének megfelelő felbontásban követik a helyek betöltöttségét, a fajok megtelepedését és eltűnését. Van der Maarel és munkatársai nevével fémjelezhető az az irányzat, amely ezzel a módszerrel dolgozva felismerte, hogy a látszólag egyensúlyban lévő, legalábbis hosszú távon stabil fajösszetételű, gyepekben is folyamatos a dinamika, lokális kihalások és megtelepedések sora történik az egyedek léptékében, ami aztán az állomány léptékében a látszólagos állandóságot biztosítja (van der Maarel és Sykes 1993, Herben és mtsai. 1993 és 1997, Morgan 1998, Palmer és Rusch 2001, Otsus és Zobel 2002, Texeira és Altesor 2009). Időközben átmenetek szabályosságainak megismerésére is elkezdték alkalmazni a megközelítést (Chytry és mtsai. 2001, Heidinga és Wilson 2002), amivel az irányított dinamika megvalósulásáról is információkat tudtak szerezni.

A durvább létékű történések leírásánál az átmeneti gyakoriságok számítása és azok mátrixba rendezése terjedt el (Gibson és mtsai. 1983, Scanlan és Archer 1991, Horváth és Csontos 1992). Ezzel vegetációtípusok egymásba alakulásának valószínűségeit tudták összehasonlítani. Habár már ebből is számos hasznos következtetést lehetett levonni, az átmeneti mátrixok alkalmazása már szorosan kötődik a Markov modellekhez, amelyek bizonyos jóslásokra is lehetőséget adnak.

I.2.2.2 A vegetációdinamika vizsgálata modellezéssel

A modellek rendkívül sokrétűen segítik a vegetációdinamika jobb megértését. Egyrészt, az elméleti alapú modellekkel közelíthetjük a megfigyelt dinamikát és a modell beválása alapján következtethetünk a dinamika okaira, szabályosságaira (pl. Horn 1976, Thórhallsdóttir 1990, Carmel és mtsai. 2001). Másrészt, a terepi mintavétel anyagi és fizikai korlátai miatt a vegetációdinamika egyes elemeit nem tudjuk rögzíteni. A modellek abban támogatják a kutatót, hogy az esetleg már korábban felismert összefüggésekre támaszkodva kipótolja ezeket a hiányokat, vagy legalábbis lehetőségeket mutasson fel erre (pl. Park és Chon 2007). Végül, a modellek adják az egyetlen lehetőséget arra, hogy a jövőben várható változásokról mondjunk valamit (pl. Thullier és mtsai. 2008, Engler és mtsai. 2009).

A dolgozatban elsősorban a durva-léptékű folyamatok modellezéséről lesz szó, ezért az alábbi áttekintés példái döntően ehhez a léptékhez kapcsolódnak. A tárgyalás a fő dimenziók kezelése szerint történik: időbeli, de a térbeli viszonyokat elhagyagoló modellekkel kezdem: a Markov láncokkal, majd kitérek a térben explicit, de időben statikus modellekre, végül a dolgozat utolsó fejezetében szereplő a változatosságot térben és időben is tárgyaló módszerekről írok.

I.2.2.2.1 Térben implicit megközelítés: Markov modellek

A Markov modellek vegetációs alkalmazása (Horn 1976, Legg 1980) szorosan kötődik az egyensúlyi paradigmához. Mind feltételrendszere, mind predikciós lehetőségei annak keretében fogadhatók el leginkább (Horn 1976, Lippe és mtsai 1985), de hipotézisgenerálásra, és adatszűkében, extrapolációra nemegyensúlyi rendszereknél is hasznos lehet (Thórhallsdóttir 1990, Horváth és Csontos 1992). Ökológiai alkalmazásban jellemzően homogén, elsőrendű (Usher 1981), ritkán inhomogén, vagy többedrendű Markov láncok fordulnak elő (Li 1995, Anand és Orlóci 1997). A homogenitás akkor teljesül, ha az átmeneti valószínűségek változatlanok a dinamika előrehaladtával, azaz az átmeneti szabályszerűségek állandóak. Elsőrendű Markov láncról pedig akkor beszélünk, ha bármely átmenet az egyik állapotból a másikba független a megelőző állapotoktól, esetünkben a vizsgált vegetáció előtörténetétől. A homogén, elsőrendű Markov-láncok bizonyos kritériumok teljesülése esetén (reguláris Markov lánc; bővebben: Rózsa 1976)

egy határeloszláshoz tartanak, ami egy egyensúlyi állapotnak feleltethető meg (Rózsa 1976, Fekete 1985). Az egyensúlyi paradigma keretében a kutatás jellemzően a határeloszlás, vagyis a végpont megismerésére irányult, ezzel szemben a nemegyensúlyi paradigma számára a dinamika egyéb aspektusai fontosabbak. Emellett a feltételek is támadhatók: mind a homogenitás, mind az elsőrendűség ritkán teljesül, ha megvalósult átmenetek sorát vizsgáljuk (Gibson és mtsai. 1983, Lippe és mtsai. 1985, Childress és mtsai. 1998), emiatt, és a modell egyensúlyi jellege miatt számos bírálat érte a Markov-láncok alkalmazóit (van Hulst 1979, Facelli és Pickett 1990).

A kritikákra válaszul az utóbbi időben a Markov modelleknek többféle kiterjesztése született. Anand és Heil (2000) több léptékben vizsgálódott, mások inkább összehasonlításokra helyezték a hangsúlyt (Hobbs és Legg 1983, Callaway és Davis 1993), vagy közeli időpontra történő predikcióhoz kevesebbszer ismételték az átmenetet reprezentáló szorzást, mindezt arra alapozva, hogy az átmeneti mátrixok prediktív ereje annál nagyobb minél közelebbi átmenetekre vonatkoznak (Lippe és mtsai. 1985, Calder és mtsai. 1992). Orlóci és munkatársai (Anand és Orlóci 1997, Orlóci 2001) a káoszelméletet is integrálták Markov Láncokba. Ezek a törekvések ugyanakkor nem oldották meg azt a problémát, hogy ugyan az átmeneti valószínűségeket térben lokalizált adatokból származtatjuk, a Markov lánc alkalmazása után a térbeli információ lényegében elveszik. Ezt a problémát az ún. tér-időbeli Markov láncok (Spatio-temporal Markov Chains; STMC) küszöbölik ki, amelyek tulajdonképpen a már létező sejtautomata modellek újraértelmezését jelentik (Baltzer és mtsai. 1998).

I.2.2.2.2. Térbeli modellek időbeliség nélkül

A dinamika végpontjának modellezése felől indul a predikciós vegetációtérképezés módszertana (Predictive Vegetation Mapping, Franklin 1995), amely az előző fejezettel szemben a teret explicit módon kezeli, ám az idődimenziót elhanyagolja. Alapfeltételezése mélyen az egyensúlyi paradigmában gyökerezik: eszerint a vegetációs egységek (típusok, társulások) térbeli eloszlása az élettelen környezet mintázatát követi. Ez a feltételezés részben technikai okokra vezethető vissza: a predikciós vegetációtérképezés hajnalán a távérzékelés jóvoltából komoly információhalmaz vált elérhetővé az élettelen környezet jellemzőiről. Ezek a modellek meglehetősen durva léptékben készültek, döntően természetes vagy mérsékelt emberi behatás alatt álló területekről, ami alapot adott a nem abiotikus, elsősorban történeti tényezők elhanyagolására. És valóban, az elkészült modellek lokálisan jól használhatónak és sikeresnek bizonyultak (Fischer 1990, Franklin 1995, Ostendorf és Reynolds 1998, Zimmermann és Kienast 1999, Vogiatzakis és Griffiths 2006).

A modell matematikai háttere tekintetében nagy változatosság alakult ki. Korábban széles körben, ma kevésbé alkalmazott technikák (1) a Bayes tételen alapuló predikció és az (2) ordináción alapuló megközelítések. Jelenleg a két leggyakrabban használt módszercsalád talán (3) a fa alapú módszerek és az általános lineáris modellek (GLM; 4)-ből kialakult módszerek. Ezek mellett létezik meg néhány szűkebb körben alkalmazott modelltípus is (Guisan és Zimmermann 2000).

Az összes módszerre jellemző, hogy kiindulásként a lehetséges háttérváltozók nagy halmaza és egy tanulóterületen megfigyelt mintázat között keres összefüggéseket. Különbségek a statisztikai feltételekben, a változók közötti különbségtétel jellegében (változószelekció, ill. fontossági sorrend) és fokában, valamint az elemzés fő céljában - változók értékelése avagy predikció - adódnak.

(1) A Bayes módszer először megállapítja a modellezett jelenség feltételes valószínűségét a magyarázandó változók különböző szintjei mellett, majd ezeknek Bayes tétel alapján történő kombinációjával állítja elő a predikált valószínűségeket (Aspinall 1992). Nem törekszik a változók közötti válogatásra és csak nominális skálán értelmezett változókat tud kezelni, ezért használata előtt a folyamatos változókat is kategorizálni kell. Fő célja a predikció. Előnye, hogy nem érzékeny az adatokban esetleg meglévő autokorrelációra, mert a predikciós folyamat során sehol nem támaszkodik szignifikancia-határokra.

(2) Az ordinációs technikák közül leginkább a kanonikus korreszpondencia-elemzés (CCA) alkalmas predikció alapjául szolgáló összefüggések megállapítására (pl. Gottfried és mtsai. 1998, Guisan és mtsai. 1999). Alkalmazásának elsődleges célja ugyanakkor a háttérváltozók és a vegetációs egységek közötti összefüggések feltárása (pl. Dirnbock és mtsai. 2003). Hátránya, hogy alapvetően nem predikciós, hanem adatfeltáró módszer, ugyanakkor előnye, hogy nem igényli a mintavételi pontok függetlenségét.

(3) A fa alapú modellek elsődleges célja a változók magyarázó erejének felmérése volt (Moore és mtsai. 1991), a legutóbbi fejlesztéseknek köszönhetően már alkalmazható predikcióra is (Prasad és mtsai. 2006). Az elemzés kimenetele egy klasszifikációs vagy regressziós fa, az hogy melyik az attól függ, hogy a függő változó nominális vagy folytonos skálán értelmezett, lehet a kettő kombinációja is. A fák úgy jönnek létre, hogy a program először megkeresi azt a változót és küszöbértéket/kategóriát, amely alapján két részre osztva az adathalmazt a legnagyobb variancia-csökkenés tapasztalható, majd ezt ismétli mindkét ágon, amíg el nem fogynak a változók vagy már nem magyarázható tovább az adatokban rejlő variancia. Minden megfigyelés hozzárendelhető valamely végághoz és minden végághoz egy saját szabálysor tartozik. A fa alapú modelleket, akárcsak a következő modellcsalád tagjait szerteágazóan továbbfejlesztették az utóbbi időben, és számos olyan tulajdonsággal látták el azokat, amik túlmutatnak ezen a rövid áttekintésen (pl. Cutler és mtsai. 2007, De'ath 2007, Elith és mtsai. 2008).

Mivel a dolgozatban általánosított lineáris modelleket (4; GLM) alkalmaztam, ezek ismertetésével részletesebben foglalkozom. Az általánosított lineáris modellek elődjei az általános lineáris modellek. Ezek a lineáris regresszió kiterjesztései, felírhatók az alábbi módon:

$$y=a+bx_1+cx_2+dx_3+...$$

ahol y a magyarázandó változó, x_1, x_2, x_3 stb. a magyarázó változók, az abc első betűivel pedig az együtthatókat jelöltem. Egy ilyen egyszerű modellnél ugyanakkor óriási megkötés, hogy lineáris kapcsolatot feltételez a magyarázó és magyarázandó változók között. Ezt úgy küszöbölték ki az általánosított lineáris modelleknél, hogy a függvény két oldala közé egy kapcsolati (link) függvényt iktattak, amely a magyarázandó változók lineáris kombinációját valamilyen más jellegű összefüggéssé alakítja (McCullagh és Nelder 1989). Ennek legelterjedtebb változata, amikor a magyarázandó változó bináris (jelenlét/hiány), a kapcsolati függvény pedig a logit függvény. Ilyenkor a GLM keretében valójában logisztikus regressziót végzünk, akárcsak a jelen dolgozatban megjelenő alkalmazásban. Az egyenlet két oldala között azonban megengedhetünk ennél

bonyolultabb összefüggést is. Erre alkalmasak az általánosított additív modellek (GAM; Yee és Mitchell 1991). Ezek hátránya ugyanakkor, hogy az összefüggések ökológiai értelmezhetősége csökken bonyolultságuk növekedésével.

A statisztikai módszer segítségével tehát előáll egy modell, amely egy ismeretlen vegetációjú területen képes megjósolni a számunkra érdekes vegetációtípus előfordulási valószínűségét. Ahhoz, hogy a predikció jóságát tesztelni (a modelt validálni) tudjuk, szükség van egy olyan területre, amit nem használtunk fel a predikcióhoz, de ismert, hogy milyen növényzet borítja. Az egyik megoldás, hogy az adatok egy részét félretesszük erre a célra, a másik, ami kevesebb adat, vagy problémás adatszerkezet esetén is megoldást jelent: hogy többször felállítjuk a statisztikai összefüggéseket, mindig az adatok bizonyos hányadára, általában 9/10-ére és a maradékon teszteljük. Ez utóbbit nevezi az angol szaknyelv cross-validation-nek. Akármelyiket választjuk is, valamilyen módon fel kell mérni, hogy mekkora hibát vétettünk. Bár erre is több lehetőség van, a két legelterjedtebb módszer a Kappa mérték és a ROC (Receiver Operating Characteristic) görbék, illetve az utóbbiakból származtatott AUC (area under the curve – görbe alatti terület) statisztika. A probléma jóval általánosabb, mint a prediktív vegetációs modellezés témaköre. Különböző becslők hatékonyságának összevetésére születtek ezek a módszerek, az utóbbit például a radiológiából vette át a többi tudományág (Hanley és McNeil 1982).

A Cohen-féle kappa-statisztika figyelembe veszi a véletlenből adódó egyezéseket is, ami például egy százalékos egyezési mutatóban nem szerepelne (Cohen 1960).

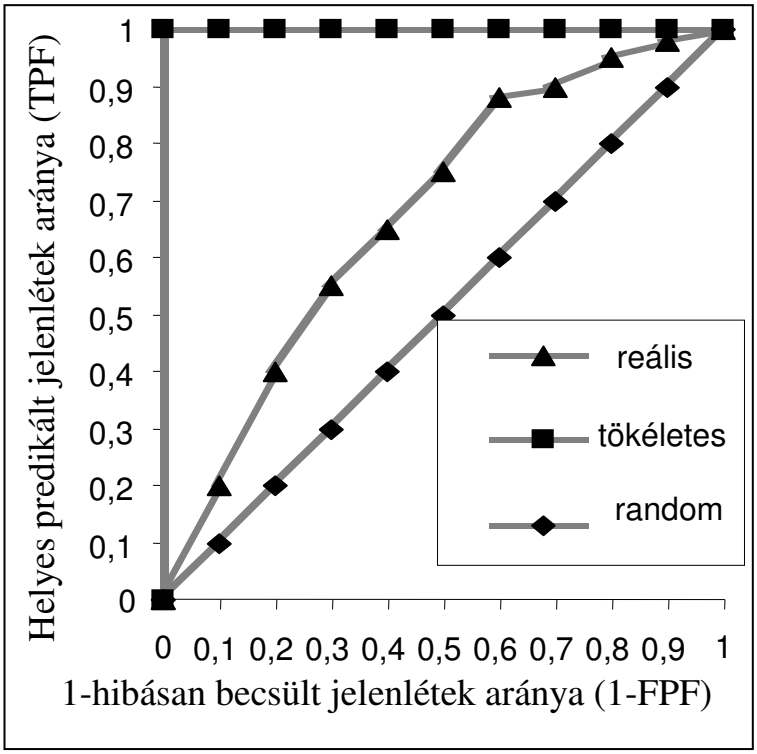
$$\kappa=(Pr(a)-Pr(e))/1-Pr(e),$$

ahol Pr(a) az egyezés megfigyelt relatív gyakorisága, Pr(e) a véletlen egyezés valószínűsége. Teljes egyezés esetén Pr(a)=1, Pr(e)=0, így κ =1. Ehhez a valószínűségi térképeket binarizálni kell, azaz választani kell egy valószínűségi szintet, ami felett betöltöttnek, ami alatt pedig üresnek vesszük az adott területet (cellát). A valószínűségi szintet általában úgy állapítják meg, hogy az összes lehetséges szinten elvágják a valószínűségi eloszlást és azt a szintet választják, ahol a legnagyobb a kappa (maximized kappa avagy best kappa, Engler és mtsai. 2004).

A ROC görbék adnak arra lehetőséget, hogy a valószínűségi szintek binarizálása nélkül minősíthessük a becsült térképet (Swets 1988). A ROC görbe a helyes predikált jelenlétek arányát (true positive fraction) jeleníti meg az 1-(hibásan becsült jelenlétek; false positive fraction) függvényében (1. ábra). Minél közelebb halad a görbe a (0,0)-(0,1)-(1,1)

görbéhez annál pontosabb a becslés, hiszen kis hibás jelenlétbecslés árán sok helyes jelenlétbecslést ad a modell. A (0,0)-(1,1) egyenesnek megfelelő görbe egyenértékű a random esetben kapható becslés jóságával. A görbéket jellemzően a görbe alatti terület (AUC) nagysága alapján hasonlítják össze.

Bármelyik statisztikai megközelítést is alkalmazzuk, általánosságban az összes nemegyensúlyi probléma terheli a módszertant, amennyiben csak a környezeti háttérváltozókra hagyatkozunk. Mindenekelőtt a térbeli kapcsolatok figyelembe vételének igénye jelent meg a predickciós modellekben, elsősorban a térbeli autokorreláció kezelése kapcsán (Miller és Franklin 2002, Dormann és mtsai. 2007, Miller és mtsai. 2007). Ugyanakkor születtek olyan modellek is, amelyek az időbeli kontextusfüggést, azaz a múltbeli állapotok hatását is figyelembe vették (Augustin és mtsai. 2001, Carmel és mtsai. 2001, Carmel és Flather 2004). A dolgozat második esettanulmánya ebbe az irányba mutat továbblépést.



1. ábra. A ROC görbe lefutása két demonstratív és egy reális esetben: „tökéletes" – a becsült valószínűségek tökéletesen illeszkednek a megfigyeltre, „random" – random előállított becslés esetén tapasztalt összefüggés, „reális" – egy lehetséges, a gyakorlatban előforduló becslés ROC görbéje. TPF=helyes predikált jelenlétek aránya, FPF=hibásan becsült jelenlétek aránya.

I.2.2.2.3. Térben explicit, időbeli változásokat szimuláló modellek

A vegetációdinamika térben explicit modellezésére a sejtautomata modell az egyik legelterjedtebb megoldás (Hogeweg 1988, Baltzer és mtsai. 1998, Park és Chon 2007). A sejtautomata modellek előnye, hogy könnyen átláthatóak, és hogy működésük lépései az egyes ökológiai mechanizmusoknak, például betelepedés jól megfeleltethetőek. A legtöbb egyéb megközelítés általában meglehetősen összetett, ami aztán egyedivé és egyszerivé teszi az azok alapján előálló modelleket. Az összetettebb, térben folytonos megközelítések közül talán a foltdinamikai modelleket emelhetjük ki (Wu és Levin 1994, Wu és Loucks 1995), de ezek elenyésző későbbi alkalmazása rámutat a komplex felépítés okozta egyediségükre.

A foltdinamikai modellel szemben a sejtautomaták térben és időben diszkrétek, a teret egymással érintkező cellák adják. A legegyszerűbb esetben az időt évekre osztják és a következő évi állapot a cella aktuális állapotának és a környező cellák állapotának függvénye, de beépíthető a modellbe magasabbrendű időbeli függés és távolabbi szomszédság-hatás is. Elméleti szimulációkban rendkívül elterjedt a használatuk (Hogeweg 1988, Silvertown és mtsai. 1992, Oborny 1994, Gassmann és mtsai. 2000, Oborny és mtsai. 2005, Colasanti és mtsai. 2007), mert a szimuláció eredménye ökológiai, illetve egy-fajos modelleknél populációbiológiai, szempontból jól értelmezhető. Ugyanakkor valós folyamatok követése vagy rekonstrukciója a sejtautomatákkal nehéz. A fő probléma az átmeneti szabályok meghatározása, amelyeket előzetesen kell megadni. Itt eddig a következő választással szembesült a kutató: (1) előzetes független terepi vagy kísérletes tudás alapján megbecsli az átmeneti valószínűségeket, azaz azt, hogy feltéve a lehetséges szomszédsági konfigurációkat milyen lesz a központi cella állapota (pl. Silvertown és mtsai. 1992, Dieckmann és mtsai. 1997, Perry és Enright 2007), (2) elméleti alapon meghatározza az átmeneti valószínűségeket (mint Turner 1988, Gassmann és mtsai. 2000, Feagin és mtsai. 2005, Colasanti és mtsai. 2007), vagy (3) az átmeneti valószínűségeket az adatokban megfigyelt relatív gyakoriságokkal becsli (ha van több, időben egymást követő megfigyelése). Valós terepi folyamatok modellezésekor ritkán áll rendelkezésre olyan fokú előzetes szakmai tudás, amiből biztonsággal becsülhetők az átmenetek, az elméleti megfontolások általában jelentős egyszerűsítést alkalmaznak, a harmadik megoldáshoz pedig olyan adatmennyiség és olyan sajátos megfigyeléssorozat kell, ahol az összes lehetséges átmenet megvalósul, ráadásul minden elképzelhető szomszédsági konfigurációban, amire szinte nincs esély, nem is találtam ilyenre példát.

Ráadásul ez nem csak azért van így, mert kevés adat áll rendelkezésre, hanem azért is, mert a szomszédsági konfigurációk egy része akár tiltott is lehet a természetben. A valós dinamika sejtautomata segítségével való modellezésének tehát legnagyobb problémája az átmeneti szabályok megadása. Habár az egyszerű sejtautomatákhoz képest számos bonyolultabb szimulációs modell született több modullal és komplex kapcsolatokkal (pl. Perry és Enright 2007), az átmeneti szabályok megadásának szükségességét ezek is megörökölték.

Az átmeneti szabályok, sőt általában a vegetációdinamikai modellek parametrizálásanak problémáján a mesterséges öntanuló modellek használatával próbáltak felülkerekedni. Az öntanuló modellek az adatok alapján következtetik ki a paramétereket, így nem igényelnek szubjektív döntéseket. A közös alapelv egy folyamatos optimalizáción alapul, ahol a kezdetben véletlenszerűen megadott paramétereket úgy módosítja a program, hogy azok a valóshoz egyre hasonlóbb mintázatot eredményezzenek (Park és Chon 2007). Az öntanuló modellek közül a mesterséges neurális hálózatokat használták fel eddig vegetáció-predikcióra (Tan és Smeins 1996). Ezek hátránya ugyanakkor, hogy az eredmények mögött álló összefüggésekről semmit nem árulnak el. Tulajdonképpen a dolgozat utolsó részében bevezetett modell is az öntanuló modellek egy formájának tekinthető, ugyanakkor azáltal, hogy sejtautomata alapokra helyeztük a „megtanult" paraméterek értékes információkat hordoznak, és ökológiai szempontból interpretálhatók. A Markov Lánc Monte Carlo alapú módszerről a negyedik rész módszertani leírásában szólok bővebben, ökológiai alkalmazása, mint módszertani újítás a dolgozat eredményei közé tartozik.

I. 2. CÉLKITŰZÉS

Doktori értekezésemben célul tűztem ki, hogy egy archív adatokkal jól alátámasztott esetben több tér- és időléptékben, illetve több szempontból elemezzem a legeltetés felhagyását követően bekövetkezett vegetációs változásokat és felderítsem az ezek hátterében álló folyamatokat.

A cél eléréséhez mindenekelőtt a megfigyelt vegetációs átalakulások leírására törekedtem. Majd megkíséreltem felismerni az ezekben rejlő szabályosságokat, amelyekre alapozva egy erősen egyszerűsítő modellel próbáltam közelíteni a várható vegetációdinamikát.

Második lépésként azt vizsgáltam, hogy milyen tényezők állhattak a megfigyelt vegetációs átalakulások hátterében. Elsősorban az élettelen környezet, valamint a korábbi vegetációs állapot egymáshoz viszonyított magyarázó erejét hasonlítottam össze. Emellett arra is választ kerestem, hogy a korábbi állapot jellemzői közül vajon a közvetlen megelőző növényzet típusa, vagy a korábbi térbeli konfiguráció hatása nagyobb-e a legeltetés felhagyása utáni vegetációs átalakulásokra.

Minthogy egész Közép-Európában meghatározó jelenség az egyik általam is megfigyelt vegetációs átalakulás, a *Calamagrostis epigeios* emberi kezelések felhagyását követő terjedése, ennek külön fejezetet szenteltem. Finomléptékű fajcserék vizsgálatával arra kerestem választ, hogy vajon milyen folyamat okozza a fajgazdag természetközeli lejtősztyepp átalakulását ebbe a fajszegény típusba. Továbbá, hogy az újonnan megjelenő domináns faj jelenlétének mely jellemzője (borítása, hajtásainak sűrűsége, a jelenlét időtartama, az avarprodukció) magyarázza a leginkább ezt a jelenséget.

Végül részt vettem egy módszertani újítás kifejlesztésében, amely lehetővé teszi a vegetációdinamika mechanisztikus alapon való rekonstrukcióját. Habár a dolgozatban szereplő összes esettanulmányhoz kapcsolódó publikáció társszerzős, az utolsó esettanulmány az, ahol a matematikai hátteret adó kolléga közreműködése és saját biológusi hozzájárulásom egyformán fontos volt. Emiatt nem tekinthetem magam az ehhez kapcsolódó részek fő alkotójának, így a megfelelő szöveget többes számban írom. E közös munkában egy olyan módszer kidolgozását tűztük ki célul, amely megadja a meglévő adatokhoz leginkább illeszkedő átmeneti szabályokat és előállítja azon évek vegetációtérképeit, amelyekből nem áll rendelkezésünkre adat.

I.3. KÉRDÉSEK

A fenti célkitűzéseknek megfelelően a következő fő kérdésekre kerestem a választ a dolgozatomban.

1. Milyen vegetációs átalakulások történtek a mintaterületen a legeltetés felhagyását követően? Milyen szabályosságok figyelhetők meg ezekben és milyen további irányokat lehet ezek alapján felvázolni?
2. Mennyire meghatározó az élettelen környezeti háttér, illetve a korábbi vegetációs állapot abban, hogy egyes átalakulások hol mennek végbe? A korábbi vegetációs állapoton belül mekkora szerepe van az egykori szomszédsági viszonyoknak?
3. Hogyan valósul meg finom léptékben a *Festucá*s vegetációtípus *Calamagrostis*os vegetációtípusba való átalakulása? A *Calamagrostis epigeios* jelenlétének mely jellemzője (borítás, hajtásszám, kor, avarprodukció) okozza a feltűnő fajvesztést? Milyen térléptékben hat az új domináns faj e jellemzője?
4. Hogyan modellezhetjük minél realisztikusabban és minél kevesebb szubjektív döntésen alapulóan a vegetációdinamikát, ha csak néhány pillanatfelvétel áll rendelkezésünkre? Milyen köztes állapotokon keresztül valósulhatnak meg a megfigyelt változások?

Az általánosan felvetett kérdések pontosítására és részletezésére az egyes részproblémáknál térek ki.

II. MINTATERÜLET ÉS ADATGYŰJTÉS

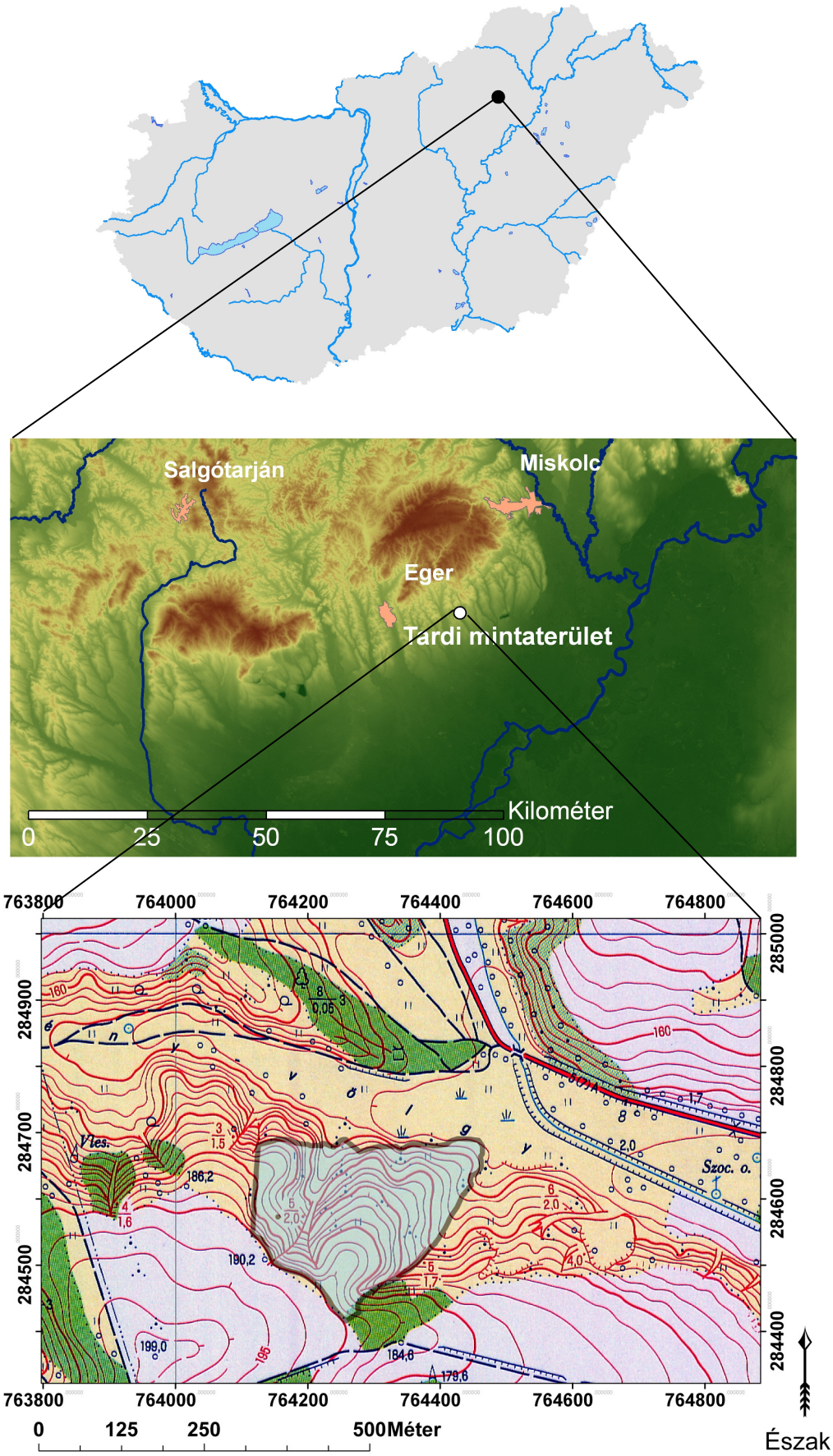
II.1. A MINTATERÜLET

II.1.1. A terület jellemzése

Minthogy a vegetációs átalakulások alapos megismeréséhez hosszabb időtáv, de legalábbis alkalmas referenciák szükségesek, olyan mintaterületet választottam, ahol mindezek rendelkezésre álltak. Emellett a kiválasztott gyepterületről éppen a legutóbbi tájhasználat-váltást követően indult meg az adatgyűjtés. Ez a helyzet ideális kereteket teremtett a tájhasználat-váltást követő vegetációs átalakulások tanulmányozásához.

Az említett gyepterület a Bükk hegység lábánál, Tard község határában, a Szekrény-völgyben helyezkedik el (É 47° 54', K 20° 35'). A térképezett terület változatos domborzati formákkal tagolt völgy oldalában található, két oldalvölgy mentén, 150-200 m–rel a tengerszint felett (2. ábra). Az éghajlat szubkontinentális, átmenetet képez az Alföld és a hegyvidék éghajlata között. Az évi középhőmérséklet 9 ºC, az évi csapadékmennyiség 600 mm. Az alapkőzet lösz, a gyep talaja csernozjom barna erdőtalaj (Virágh 1991).

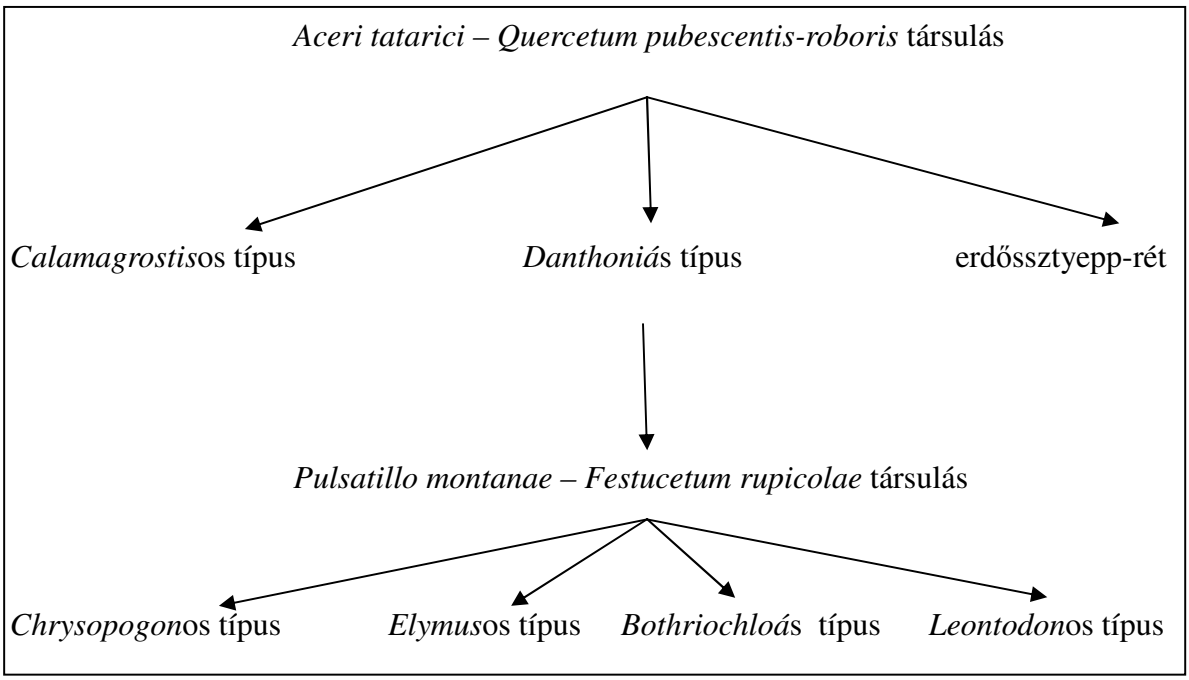
A domboldalak eredeti növényzete minden bizonnyal tatárjuharos-lösztölgyes (*Aceri tatarici – Quercetum pubescentis-roboris* [Zólyomi 1957]) volt (Virágh és Fekete 1984, Zólyomi és Fekete 1994). A területen máig megtalálható a tatárjuhar, a molyhos, a cser, a kocsányos és a kocsánytalan tölgy, az egykori erdő állományalkotó fái (Zólyomi 1957). A területen azonban igen hamar kivágták az erdőt, már az első katonai felmérés során, 1783-ban készült térképen sem jelzik (Anon 1783). Azóta a domboldalakon fajgazdag, az erdőssztyepp gyepkomponensének tekinthető löszgyepek és irtásrétek találhatók ezek részben a *Pulsatillo montanae – Festucetum rupicolae* [(Dostál 1933) Soó 1964 corr. Borhidi 1997], részben a *Stipa stenophylla – Campanula macrostachya* [Meusel 1938] társulás képviselőinek tekinthetők (Virágh és Fekete 1984, Borhidi 2003). A növények latin neveinek megadásakor „A magyarországi edényes flóra határozóját" (Simon 2000) követtem.



2. ábra. A mintaterület elhelyezkedése az országon belül és környékének domborzata. A mintaterület elhelyezkedését körök, illetve kék árnyékolás és fekete körvonal mutatja. A térképi koordináták az Egységes Országos Vetületnek (EOV) felelnek meg.

A Szekrény-völgyet valószínűleg már az erdőirtás óta, ha változó intenzitással is, legeltették. Az 1970-es években helyenként meglehetősen intenzív legeltetés azonban a nyolcvanas évek elejére csaknem teljesen megszűnt, bár a környező gyepeket még érinthette. 1990-re a nyájakat a környéken teljesen felszámolták, helyi adatközlők szerint ezt követően pár évig még szórványos marhalegeltetés előfordult. A legeltetés hatására a természetes típusoknak különféle változatai alakultak ki, ahogy ezt Virágh és Fekete (1984) hipotetikus szukcesszió-sémája is bemutatja (3. ábra). Ezek nem társulásszintű különbségeket jelentenek, ezért a felhagyás időpontjában és ma is erősen foltos gyep növényzeti egységeit vegetációtípusokként kezelték korábban és én is ehhez tartottam magamat. Ezek a típusok gyakran különféle, egyébként kísérő- vagy gyomfajok dominanciájával jellemezhetők, így elnevezésükhöz is ezeket használta fel Virágh és Fekete (1984) és a jelen dolgozat is ezt követi kisebb módosításokkal (1. táblázat). Az egykori erdőssztyepp-vegetáció természetes állapotú maradványai a két fent említett gyeptársulásnak megfelelően a *Festuca rupicola* dominálta *Festucá*s [F] és a több fű, köztük a *Danthonia alpina*, a *Festuca rupicola* és különösen az utóbbi időben az *Avenula praeusta* ko-dominanciájával jellemezhető *Danthoniá*s [D] típus. Virágh és Fekete (1984) még két, a *Festuca rupicola* dominanciával jellemezhető típust különít el, ezek között az „erdőssztyepprétet". Ez utóbbi önálló típusként 2002-ben már nem jelent meg, emiatt saját elemzéseimhez visszamenőlegesen is összevontam a *Pulsatillo montanae – Festucetum rupicolae* társuláshoz köthető *Festucá*s [F] típussal. Természetközelinek tekinthető a cserjés [R] típusba sorolt foltok egy része is. Ezek meglehetősen változatosak a területen, magukba foglalva fajszegényebb, a *Crataegus monogyna – Prunus spinosa* cserjék által dominált foltokat, valamint különösen az utóbbi években kifejezett facsoportokat is, amelyekben már az erdőssztyepp erdőalkotó fái (*Quercus pubescens, Q. cerris, Q. robur*) dominálnak és a jellegzetes kísérőfajok (pl. *Acer tataricum*) is gyakoriak. A cserje- és facsoportok között azonban folyamatos az átmenet, mind térben, mind fajkészlet tekintetében, ezért együtt kezeltem őket az elemzések során. A két természetközeli gyeptípus származékának tekinthető a többi vegetációtípus (3. ábra), amelyek részletes jellemzése az 1. táblázatban található meg.

Bár a terület sokat változott a vizsgálati periódus alatt, a kezdeti és a végállapotban felismerhető vegetációtípusok megfeleltethetők egymásnak. Ez nem jelenti azt, hogy a típusok nem változtak valamennyire a felhagyást követően, de a köztük levő különbségek ettől még megmaradtak (Somodi 2004).



3. *ábra. A Virágh és Fekete (1984) által felvázolt hipotetikus szukcessziósséma. Eszerint a területet valószínűleg természetesen borító erdőssztyepp-erdő irtása után három vegetációs forma maradt meg, illetve alakult ki: az erdőssztyepp-rét, a Campanulo-Stipetum tirsae társulásnak nagyjából megfelelő Danthoniás típus és a Calamagrostisos típus. A Danthoniás típus egyes részeken, talán a fák kivágását követő szárazodás miatt később átadta a helyét a Pulsatillo montanae-Festucetum rupicolae társulás állományainak, melyekből egy-egy fűfaj felszaporodásával és a kísérőfajok arányainak megváltozásával újabb típusok alakultak ki.*

1.táblázat. A mintaterületen előforduló vegetációtípusok Virágh és Fekete (1984) szukcesszió-sémája alapján, kisebb módosításokkal.

Jelölés	Típusnév	Domináns faj(ok)	Jellemző fajok	Megjelenés
D	*Danthoniás*	*Danthonia alpina, Festuca rupicola, Avenula praeusta*	*Aster linosyris, Scorzonera purpurea, Stipa tirsa*	Rövidfüvű zárt, száraz sztyepp sok kétszikűvel. A területen az egyik legfajgazdagabb.
F	*Festucás*	*Festuca rupicola*	*Carex praecox*, *Orchis morio, Pulsatilla nigricans*	Rövidfüvű, zárt, száraz sztyepp, keskenylevelű egyszikűekkel és sok kétszikűvel. Fajgazdag.
R	Cserjés	*Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa, Quercus pubescens, Quercus cerris*	*Acer tataricum, Ligustrum vulgare, Quercus robur, Viola hirta*	A legeltetés felhagyása idején egy cserjecsoport, az idő előrehaladtával egyre kiterjedtebb, több és magasabb folt alakult ki. Ezek egy része ma már facsoport.
S	*Sieglingiás*	*Festuca rupicola, Sieglingia decumbens*	*Avenula pubescens, Briza media, Agrostis canina*	Rövidfüvű, üde, zárt gyep sok kétszikűvel. A területen az egyik legfajgazdagabb.
B	*Bothriochloás*	*Bothriochloa ischaemum*	-	Nyílt, száraz gyep. Fajszegény.
C	*Calamagrostis*os	*Calamagrostis epigeios*	*Thesium linophyllon, Viola hirta*	Magas (> 1m), zárt típus. Fajszegény.
E	*Elymusos*	*Elymus repens és hispidus valamint köztes alakjaik, valószínűleg beleértve a hibridet (Elymus x mucronatus) is.*	-	Kétszintes, zárt, száraz gyep. A felső gyepszintben a domináns faj a jellemző, az alsó gyepszint a sztyepp-típusokhoz (D és F) hasonló, de fajszegényebb.
H	*Chrysopogonos*	*Chysopogon gryllus*	*Carex praecox, Dorycnium germanicum, Salvia pratensis*	Közepes magasságú, zárt, száraz gyep.
L	*Leontodonos*	*Leontodon hispidus*	*Hieracium pilosella agg.*	Alacsony, kétszikűek alkotta, nyílt típus. Fajszegény.

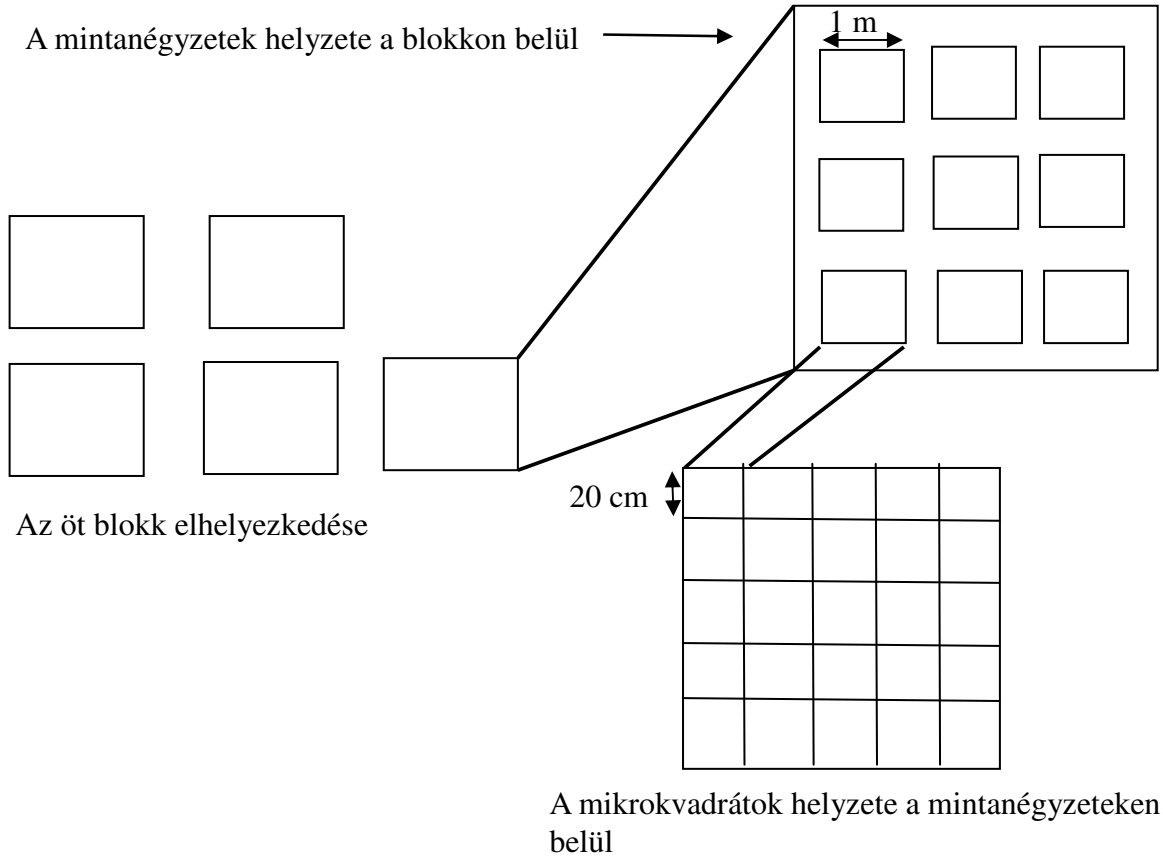
II.1.2. Kutatási előzmények a mintaterületen

1979 óta folynak szerteágazó vegetációs kutatások a fent ismertetett mintaterületen. A jelen dolgozat szempontjából két legfontosabb irány a kísérletes zavarások okozta finom léptékű vegetációdinamika vizsgálata (Virágh 1991), illetve a vegetációtípusok közötti szukcessziós útvonalak feltárása térképezéssel és makrocönológiai mintavétellel (Virágh és Fekete 1984), de folytak itt mikrocönológiai (Bartha 1983, Horváth 1983) és a legeltetés kizárásának hatását vizsgáló kutatások is (Virágh és Bartha 1996).

Virágh (1991) állandó kvadrátokra alapozott finom léptékű mintavétellel vizsgálta a természetközeli löszgyep, ezen belül is a *Festucás* [F] típus egy állományának válaszát különféle kontrollált körülmények között végzett kísérletes zavarásokra. Mivel a jelen dolgozat támaszkodik az ekkor létrehozott állandó kvadrát-rendszerre, megadom ennek jellemzését és vázlatos rajzát (4. ábra). A kezelések összesen 45 1 m x 1 m–es, nem érintkező négyzetben történtek, amelyek 3 x 3 –asával öt blokkot alkotnak. A 7 különféle kezelés blokkonként ismétlődött: Virágh kétféle dózisban alkalmazott Dalapon (1,2) és Gabonil (3,4) vegyszert az egyszikűek, illetve a kétszikűek szelektív eltávolítására, egy másik kezelésben eltávolította a föld feletti hajtásokat (Gramoxon vegyszer, 5), illetve az összes növényi részt (Glifozát vegyszer, 6), valamint a talajt 1-1,5 m mélységig majd ez utóbbit sterilizálást követően visszahelyezte (7). Természetesen ezeken kívül minden blokkban egy kontroll négyzetet is elhelyezett. A kezelések hatásainak követéséhez az 1 m x 1 m–es négyzeteket további, összesen 25, egyenként 20 cm x 20 cm–es egységre osztotta és ezekben százalékos borításbecslést végzett (Virágh 1982). Elemezte, hogy a zavarás hatására megfigyelhető vegetációdinamikai folyamatokat hogyan befolyásolja a zavarás módja, gyakorisága, intenzitása és a kezdeti cönológiai feltételek. Tanulmányozta a gyepben a zavarásokkal előidézett fajkompozíciós és strukturális változásokat a lokális primer (7. kezelés) és másodlagos regeneratív szukcesszió (egyéb kezelések) során (Virágh 1986, 1987, 1991). Megállapította, hogy az érintetlen (kontroll) négyzetek önhasonlósága a 9 éves vizsgálati periódus alatt egy jól definiálható sávban mozgott (Virágh 1989a). A kísérletes zavarások ebből a sávból jelentősen kimozdították a közösséget, amely azonban – ha kezelésenként különböző utakon és sebességgel is – de 9 év alatt elérte a természetes közösségre jellemző cönológiai állapotot (Virágh 1994). A vizsgált társulásban a magbank szerepe elhanyagolható volt a rezilienciában (Virágh és Gerencsér 1988), ezzel szemben a lokális másodlagos szukcesszió során a túlélő, valamint környező egyedek vegetatív terjedése, illetve a beérkező szaporítóképletek megtelepedése döntő súlyú volt (Virágh

1989a, 1991). Markáns különbségek adódtak a kezelt és kontroll négyzetek rezisztenciája között: a zavart négyzetek növényzete sokkal érzékenyebben reagált a vizsgálati periódus idején fellépő aszályra, mint a kontroll (Virágh 1989b).

Habár a kísérletes vizsgálatok 1979 és 1989 között folytak, az elrendezés újrafelvételezésére néhány más alkalommal is sor került, ez utóbbiak kéziratos formában állnak rendelkezésre. Így összességében a következő évekből származnak referencia-adatok: 1979, 1980, 1981, 1982, 1983, 1987, 1989, 1994, 1995.



4. ábra. A kísérletes mintavételi elrendezés sematikus rajza, ami egyben a jelen dolgozatban szereplő újrafelvételezés alapja is. 5 blokkban folytak herbicidkezelések, ezekben egyenként 9-9 1 m x1 m-es mintanégyzet volt, amelyek további 25, 20 cm x 20 cm-es egységre (mikrokvadrát) voltak osztva. A kezelések az 1 m x 1 m-es négyzetek léptékében történtek, blokkonként ismétlődtek.

A finom léptékű vizsgálatokkal párhuzamosan a vegetációs foltmozaik térképezése is

megtörtént két alkalommal néhány domboldalra kiterjedően (1983, 1988, 5. ábra). Az egyes vegetációtípusokban cönológiai mintavétel is történt 1983-ban. Virágh és Fekete (1984) a típusok fajkompozíciója és a köztük lévő cönológiai távolságok alapján hipotetikus szukcesszió-sémát állított fel (3. ábra). Eszerint az egykori erdősszytyepp-erdőnek 3 közvetlen utódja volt jelen a területen 1983-ban: a *Danthoniá*s [D] típus, ami a *Campanulo machrostachyae - Stipetum tirsae* társulás helyi képviselője, az erdőssztyepprét (amit a jelen dolgozat a *Festucás* [F] típussal együtt kezel), valamint erdőirtásokhoz való kötődése révén a *Calamagrostis*os [C] típus. A két sztyepprét-típusból vezethető le a *Pulsatillo montanae – Festucetum rupicolae* társulás helyi előfordlása, azaz a szűken értelmezett *Festucá*s [F] típus és ennek degradált változatai (a fennmaradó 4 vegetációtípus): az *Elymus*os [E], a *Chrysopogon*os [H], a *Bothriochloá*s [B] és a *Leontodon*os [L] (Virágh és Fekete 1984).

Virágh és Bartha (1996) a zavarási viszonyok megváltozására adott vegetációs választ tanulmányozta 1987-től 3 éven keresztül. Ekkor már nem legeltették a területet, ám a korábbi legeltetés nyomai még jól láthatók voltak. Kiválasztottak egy, a legelésnek korábban erősen kitett, a térképezett területen kívül eső és egy megkímélt (a herbicid-kíséletekben is szereplő) kontroll állományt. Az előbbin kétféle kezelést alkalmaztak: bekerítést, a természetes, illetve szórványosan még odahajtott legelő állatok kizárására (1); valamint kísérletes, alacsony intenzitású újralegeltetést (2). A másik állományban csak a legelés kizárására került sor már a kísérletek megkezdésével egyidőben (1979-ben). Gyors és erőteljes változásokat figyeltek meg a korábban intenzíven legeltetett gyepben a legelés kizárásának hatására, míg a nyáj által jellemzően elkerült részen a kizárás hatása alig volt észlelhető, azaz a legeltetésre adott válasz a különböző előtörténetű részeken eltérő volt. A legeltetés gyenge intenzitású újraindítása után, az érintett négyzetekben kevéssé változott a borítás és a fajgazdagság. Ez alapján a szerzők a gyenge legeltetést kedvező hatásúnak tekintették.

II.2. ADATGYŰJTÉS

Minthogy elemzéseimhez fel kívántam használni a korábban a területről gyűjtött adatokat a mintavétel módszereinél szorosan követnem kellett az akkor alkalmazott elveket. Erre mindenképp szükség volt a különböző időpontok összevethetőségének biztosítására.

A fajcserék vizsgálatához a korábbi finomléptékű mintavételi elrendezést használtam, amelyben 20 cm x 20 cm-es mintanégyzetek voltak 1 m x 1 m-esekbe ágyazva. Kérdéseim megválaszolásához fontos volt, hogy a minta egy, a *Calamagrostis epigeios* megjelenése előtt homogén területről származzon. A kísérletes vizsgálatok helyszínéről ez elmondható (Virágh 1991). A faj már 1983-ban megjelent a kísérleti területen, 2002-re pedig annak felén már domináns volt. A dolgozat később ismertetett eredményeivel összhangban a faj terjedése erőteljes irányítottságot mutatott: a kísérleti terület melletti völgy aljától terjedt a magasabb térszínek felé. Ez is alátámasztja, hogy a kezelések nem befolyásolták a faj terjedését, hiszen azok a lejtőiránytól függetlenül, minden blokkban különböző kiosztásban történtek. A kísérleti elrendezés összesen 45 (5 x 9), 9-esével blokkokba rendezett 1 m x 1 m-es mintanégyzetéből összesen 15-öt vontam be saját vizsgálataimba. Az öt közül egy blokkban az újramintavételezést meghiúsították az időközben felnőtt cserjék. Habár a korábbi vizsgálatok szerint a megzavart vegetáció a nyolcvanas évek végére visszaállt a természeteshez közeli állapotba, a további válogatást úgy végeztem, hogy a kísérletekben legkevésbé érintett mintanégyzeteket vegyem fel újra. Így bekerültek a mintámba a kontroll négyzetek, valamint az alacsony dózisú, nem totális herbiciddel kezelt négyzetek. Szempont volt továbbá az is, hogy a vizsgált átalakulás, a *Festucá*s [F] és a *Calamagrostis*os [C] típus közötti átmenet szempontjából, lehetőleg az összes fázisból kerüljenek négyzetek a mintába.

2002 és 2005 között minden év május 29. és június 16. között felkerestem a kiválasztott mintanégyzeteket és a korábbi gyakorlatnak megfelelően 20 cm x 20 cm-es mikrokvadrátonként feljegyeztem minden edényes növényfaj százalékos borítását. A jelen dolgozatban ugyanakkor csak a jelenlét/hiány adatokat dolgozom fel. A minkrokvadrátokban végzet borításbecslés mellett becsültem a *C. epigeios* hajtásszámát, valamint a kiválasztott 15 mintanégyzetben a faj jelenlétének 1 m x 1 m-re vonatkoztatott jellemzőit is: százalékos borítás, hajtásszám, avarborítás, a faj első megjelenése óta eltelt évek száma (kor),

Felmerülhet a kérdés, hogy a korábbi elrendezés alkalmas-e fajcserék vizsgálatára.

Két érv szól a 20 cm x 20 cm-es méret mellett eltekintve a referencia adottságaitól. Egyrészt a vizsgált gyepet döntően klonális fajok építik fel. A 20 cm x 20 cm-es mintavételi egység alkalmas arra, hogy egész fűcsomók, kétszikű növények (pl. *Thymus pannonicus*) párnáinak kihalását vagy megjelenését kövesse, nem pedig egyszerűen rametek, sőt hajtások kiterjedését vagy megszűnését, ahogy a hagyományos fajcsere vizsgálatokban (Herben és mtsai. 1993, van der Maarel és Sykes 1993, Otsus és Zobel 2002, Texeira és Altesor 2009) alkalmazott néhány négyzet-centiméteres mintavételi egységek tették volna. Hasonló szempontok vezérelték egyébként az eredeti mintavételi egység méretének megválasztását is, amikor is több alternatív méret alkalmasság-vizsgálata is megtörtént (Virágh 1982, 1991). A másik érv a 20 cm x 20 cm-es kvadrátméret mellett az, hogy olyan újabb vizsgálatokban, ahol vegetációs változások nyomon követése volt a cél, szemben a korábbi belső dinamikát feltáró fajcsere-vizsgálatokkal, jellemzően ezt a mintavételi egység-méretet alkalmazták (Ryser és mtsai. 1995, Chytrý és mtsai. 2001, Heidinga és Wilson 2002).

A terület vegetációs foltjai által alkotott mozaik (továbbiakban foltmozaik) változásának nyomon követéséhez 2002-ben megismételtem az 1983-as és 1988-as vegetációtérképezést. Mind az alkalmazott kategóriákban, mind a foltok lehatárolásában követtem a korábbi gyakorlatot (Fekete Gábor személyes útmutatása alapján). A térképezés 1:1400-as léptékre nagyított szintvonalas alaptérképre történt. A legkisebb elkülönített folt átmérője 5m volt, a térképezést légifotó segítette, de ettől eltekintve a térkép a korábbi térképezéseknek megfelelően, hagyományos módszerekkel (távolságmérés, háromszögelés) készült. A vegetációtípusok elkülönítésekor elsősorban az 1983-ban már leírt típusokat vettem figyelembe, de ettől egy esetben a megváltozott növényzet miatt eltértem (1. táblázat). 1984-ben Virágh és Fekete két, a *Festuca rupicola* dominanciájával jellemzett vegetációtípust térképezett (erdőssztyepprét és *Pullsatillo–Festucetum rupicolae* lejtősztyepprét). 2002-re azonban az ezek közötti különbségek elmosódtak, a két típus elkülönítésére már nem volt mód. Minden vegetációtípusban mind 1983-ban, mind 2002-ben készültek cönológiai felvételek, de ezek értékelése a jelen dolgozatnak nem része, korábbi szakdolgozatomban megtalálható (Somodi 2004).

A vegetációtérképeket georeferáltam, Egységes Országos Vetületűvé (EOV) alakítottam, amivel a három térkép bármely pontját egymásnak megfeleltethetővé tettem. Ezt követően a térképeken szereplő folthatárokat ArcView szoftver segítségével digitalizáltam. Mind a terepmunka, mind a digitalizálás során a korábbi térképektől az újabbak felé a foltok határait konzervatívan kezeltem: ha az 5 méteres felbontásnál

kevesebbet mozdult el egy határ, akkor a korábbi határt vettem élőnek, elkerülendő, hogy mintavételi hibából kifolyólag hamis változásokat detektáljak. Az így elkészült digitális térképek szolgáltak a térinformatikai elemzések és vegetációdinamikai modellek alapjául (5. ábra).

Míg a különféle kérdések megválaszolásához használt adatok nagyban átfednek, addig az elemzéshez alkalmazott módszerek erősen kérdés-specifikusak. Ezért ez utóbbiakat az egyedi problémáknál részletezem. Itt szeretnék ugyanakkor még egy általános megjegyzést tenni a módszertan leírásával kapcsolatban. A magyar statisztikai szaknyelvben elterjedtek az angol kifejezések. Mivel a publikációk ma már gyakran angol nyelven születnek, és köznapi vitáinkban is az angol kifejezéseket alkalmazzuk, nem alakult ki megfelelő magyar szókészlet. Ezért ahol tehettem, elsősorban a International Statistical Institute (ISI) statisztikai fogalmak szótárát alkalmaztam, amely elérhető a http://isi.cbs.nl/glossary weboldalon, másodsorban Reiczigel és mtsai. (2007)–t követtem (pl. váltakozó beléptetés-kihagyás megnevezés a stepwise selection-nél), végül azon szavak esetében, amelyeket ott sem találtam saját formát vezettem be az angol megfelelő megadása mellett (pl. kapcsolati függvény – link function).

III. ESETTANULMÁNYOK

III.1. A LEGELTETÉS FELHAGYÁSÁT KÖVETŐ VEGETÁCIÓS ÁTALAKULÁSOK SZABÁLYOSSÁGAI

III.1.1. A kutatás specifikus kérdései

Ebben a fejezetben a mintegy húsz év alatt bekövetkezett változások mértékét, irányát és gyorsaságát jellemzem különös tekintettel a foltok közötti átmenetek szabályosságaira és az ezekből bizonyos feltevések mellett előrejelezhető jövőbeni változásokra. A feladat a következő kérdésekre bontható:

1. Milyen vegetációdinamikai folyamatokat indított el a legeltetés elmaradása?
2. Milyen szabályosságok állapíthatók meg a vegetációtípusok közötti átmenetekre nézve a különböző időpontból származó vegetációtérképek alapján?
3. Milyen változásokat várhatunk a jövőben egy egyszerű modell alapján?

III.2.1. Adatelemzési módszerek

ArcView szoftver segítségével kiszámoltam az egyes foltok területét a három különböző időpontban a vegetációtípusok összterület-változásának felméréséhez. Ezt követően a három térképet fedésbe hoztam és a foltok területét alapul véve minden évpárra (1983-1988, 1988-2002, ill. 1983-2002) kiszámoltam a vegetációtípusok közötti átalakulások területi kiterjedését. A relatív területi kiterjedéssel (amely tulajdonképpen relatív gyakoriságnak felel meg) becsültem az átalakulási valószínűségeket, amelyeket évpáronként átmeneti mátrixokba rendeztem. Az átmeneti szabályosságok megjelenítésére gráfokat használtam. Egyrészt ábrázoltam minden évpárra egy-egy gráfon a típusonkénti leggyakoribb 1-2 átmenetet (ez a gyakorlatban a 0,3-nál nagyobb relatív gyakoriságú átmeneteket jelentette), illetve hasonlóképp minden évpárra készítettem egy, a 0,15-ös relatív gyakorisági szintnél gyakoribb átmeneteket ábrázoló gráfot (ez a következő leggyakoribb átmeneteket tartalmazza típusonként).

Ahhoz, hogy az 1983-1988 és 1988-2002-es átmenetet össze tudjam hasonlítani, így el tudjam dönteni, hogy az 1983-1988-ban érvényes átmeneti valószínűségek továbbra is

érvényesek maradtak-e 1988 és 2002 között, az 1983-1988-as mátrix-ot köbre emeltem (követve Gibson és mtsai. 1983 technikáját). A köbre emelés kiterjeszti az első öt évben megfigyelt szabályosságokat 15 évre és így összehasonlíthatóvá teszi a két különféle periódus alatt megfigyelt szabályosságokat. Az összehasonlításhoz egyrészt a vegetációtípusok 1988-as terület-eloszlási vektorát megszoroztam a köbre emelt 1983-1988-as átmeneti mátrixszal, annak modellezéseképp, hogy mi történt volna 1988 és 2002 között, ha a korábbi átalakulási szabályok maradnak érvényben. A modellezett és a valós 2002-es területeloszlást oszlopdiagramon ábrázoltam. Másrészt a köbös és a valódi 1988-2002-es átmeneti mátrix különbözőségét randomizációs technikával is teszteltem. Null hipotézisem az volt, hogy a két mátrix között nincs korreláció. A random eset vizsgálatához a köbös mátrix sorait permutáltam, ezzel random mátrixokat állítottam elő a területösszegek megőrzése mellett. Minden permutált mátrix és az 1988-2002-es átmeneti mátrix között kiszámoltam a Pearson korrelációs koefficienst (Reiczigel és mtsai. 2007). Ezek alapján megvizsgáltam, hogy a köbös 1983-1988 és az 1988-2002-es mátrix közötti korreláció szignifikánsan nagyobb-e a random esetben vártnál.

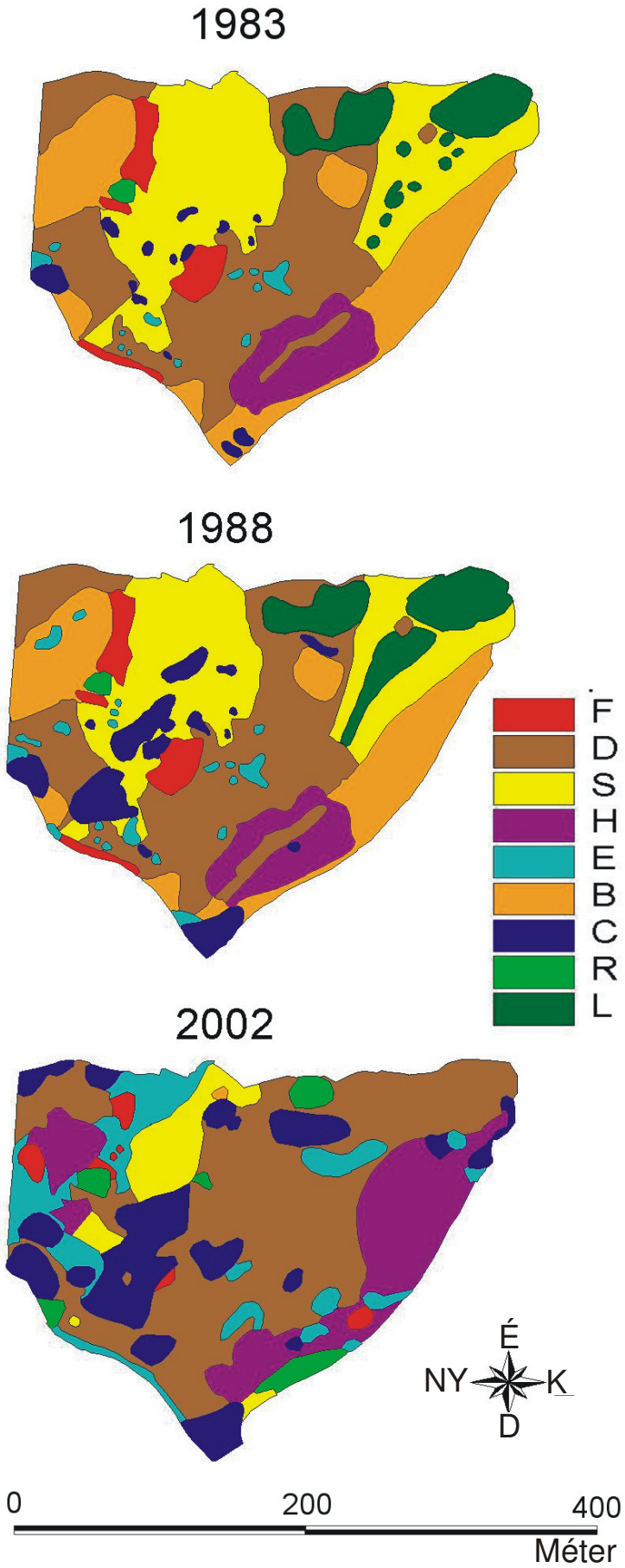
Végül, a vegetációtípusok 2002-es terület-vektorából kiindulva, az 1983-2002 közötti átmeneti mátrix felhasználásával egy elsőrendű, homogén Markov lánc első néhány lépését számoltam ki, hogy egy első, durva becslést adjak a 20, 40, illetve 60 év múlva, változatlan dinamika mellett elképzelhető vegetációs viszonyokról. Természetesen tettem azt mindannak a korlátozó tényezőnek és szigorú feltételnek az ismeretében, amely a Markov modellek, különösen az elsőrendű (tehát csak a közvetlen megelőző állapotot figyelembe vevő) és homogén (azaz állandó átmeneti valószínűségeket feltételező) modellek velejárója (Usher 1981).

III.1.3. Eredmények

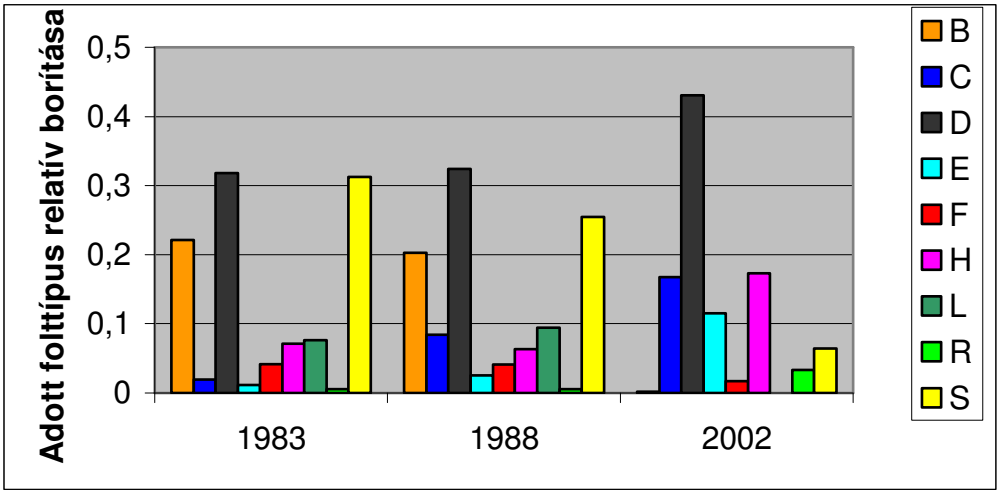
Az első vizsgálati periódusban (1983 és 1988 között) csak kisebb változásokat lehetett felfedezni a különféle vegetációtípusok relatív borításában. Ezzel szemben drasztikus változások történetek 1988 és 2002 között (5. és 6. ábra). Az első öt évben némileg csökkent a *Sieglingiá*s [S] és a *Bothriochloá*s [B] vegetációtípus területe, némileg nőtt a *Calamagrostis*os [C], a *Leontodon*os [L] és az *Elymus*os [E] típusé. 2002-re viszont teljesen eltűnt a *Leontodon*os [L] típus és kis híján a *Bothriochloá*s [B] is. Emellett a természetközeli *Festucá*s [F] és *Sieglingiá*s [S] típus is jelentős területekről visszaszorult. Ellentétes tendencia volt megfigyelhető a *Danthoniá*s [D], a *Calamagrostis*os [C], az *Elymus*os [E] és a *Chrysopogon*os [H] típus esetében.

Az 1983-1988-as és 1988-2002-es átmeneti mátrixok összehasonlításánál nem tudtuk elvetni a null-hipotézist. A mátrixok között p=0,38-as valószínűséggel nem volt korreláció, ami azt támasztja alá, hogy a mátrixok különbözőek. A két időszak átmeneti szabályai közötti különbség abban is megnyilvánult, hogy a kétféle mátrix által 2002-re adott vegetációtípus-területeloszlásban jelentős különbségek mutatkoztak (7. ábra).

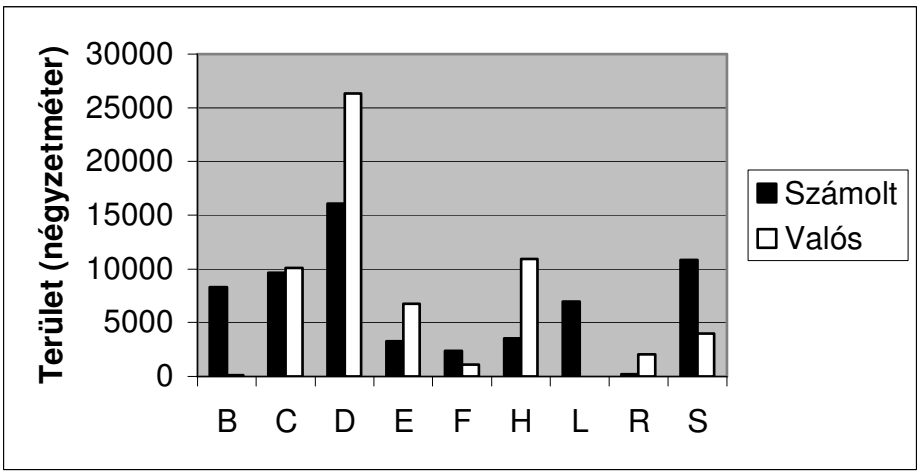
Az átmeneti mátrixok alapján erőteljes irányítottság volt megfigyelhető az átalakulásokban. 1983 és 1988 között az önhelyettesítés volt jellemző (0,84-0,94 valószínűséggel), de előfordultak átalakulások is kisebb valószínűséggel (8.a ábra, A függelék). Az utóbbiak egy része 1988 és 2002 között is jelentős volt, például az *Elymus*os [E] típus *Danthoniá*ssá [D] alakulása. Egyes más, az első periódusban megfigyelhető átalakulások a második periódusban nem, vagy kisebb mértékben jelentkeztek, mint például a *Bothriochloá*s [B] típus *Calamagrostis*ossá [C] válása.



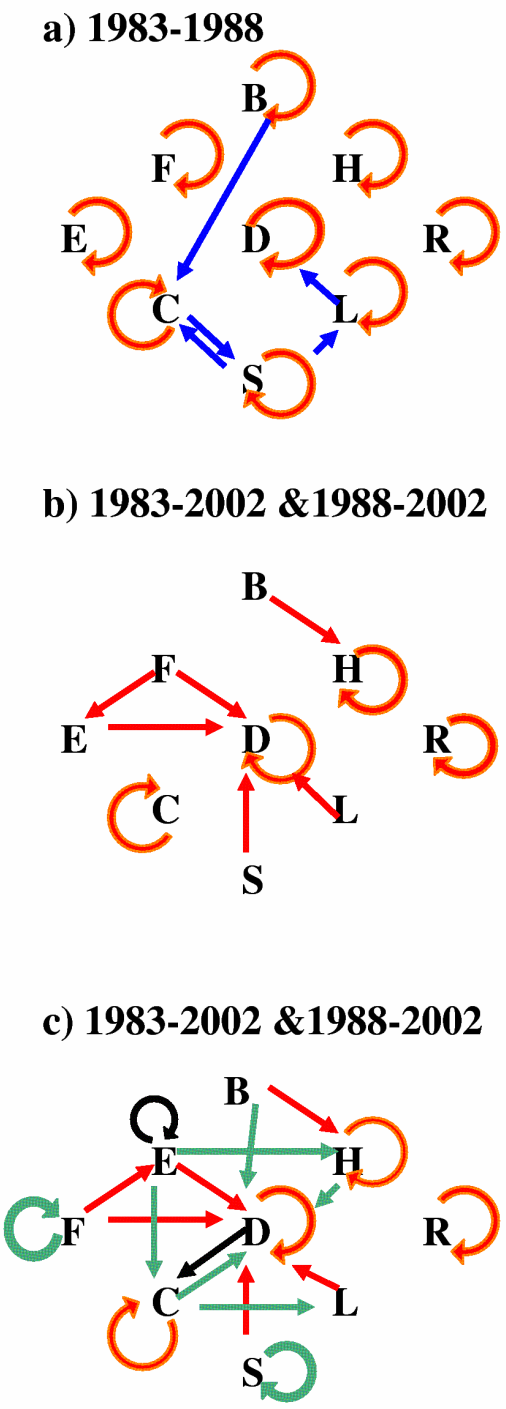
5. ábra.
Vegetációtérképek. A térképeken ábrázolt vegetációtípusok:
F: Festucás,
D: Danthoniás,
S: Sieglingiás,
H: Chrysopogonos,
E: Elymusos,
B: Bothriochloás,
C: Calamagrostisos,
R: cserjés,
L: Leontodonos.



6. ábra. A vegetációtípusok eloszlásának változása a területen. Jelölések: B: Bothriochloás, C: Calamagrostisos, D: Danthoniás, E: Elymusos, F: Festucás, H: Chrysopogonos, L: Leontodonos, R: cserjés, S: Sieglingiás vegetációtípus.



7. ábra. Az 1983-1988 átmeneti mátrixból és a vegetációtípusok 1988-as területi eloszlásából kiindulva 2002-re számolt kiterjedések és a valós eloszlás összehasonlítása. Jelölések: B: Bothriochloás, C: Calamagrostisos, D: Danthoniás, E: Elymusos, F: Festucás, H: Chrysopogonos, L: Leontodonos, R: cserjés, S: Sieglingiás vegetációtípus.



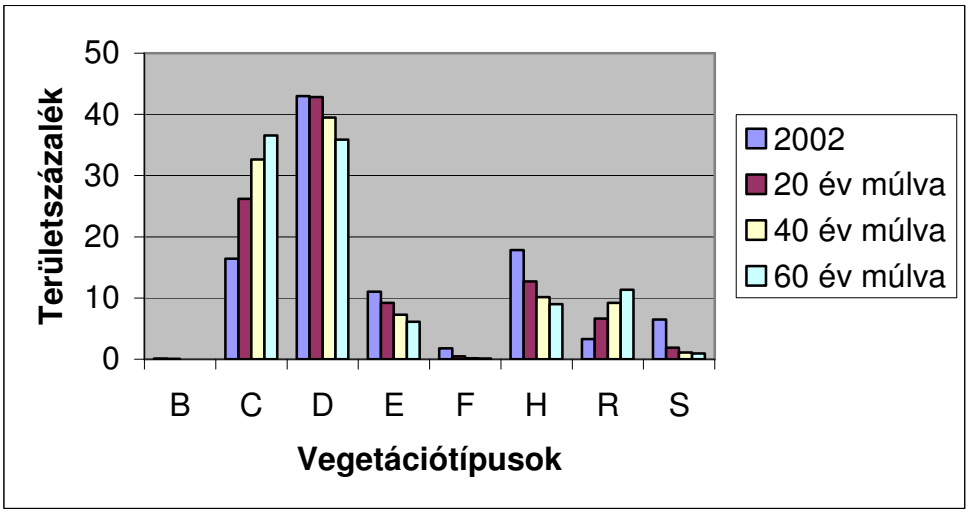
8. ábra. Az átmeneti mátrixok alapján kapott átalakulási szabályok. A piros nyilak 0,3 feletti relatív gyakoriságot jeleznek.
a) 1983 és 1988 között az önhelyettesítés volt jellemző (piros nyilak). A kék nyilak a 0,03 és 0,1 közötti relatív gyakoriásggal jellemezhető átmenetekre utalnak.
b) Az 1983-2002 és az 1988-2002-es átmeneti mátrixokban szereplő szabályosságok a 0,3-as küszöb felett azonosak voltak.
c) A különségek csak a 0,15-0,3-as gyakorisági régióban mutatkoztak. Zöld nyilak jelzik az ebben a régióban is azonos átmeneteket, míg a két fekete nyíl a különbésgeket emeli ki. Az Elymusos típus önhelyettesítése például csak 1988-2002 időszakban volt 0,15 felett, míg a Danthoniás – Calamagrostisos átalakulás csak az 1983-2002-es időszakra vetítve volt ilyen.

Mivel 1988 és 2002 között az önhelyettesítés valószínűsége meglehetősen alacsony, 0,7-nél kisebb (kivéve a cserjés típust [R], amely teljes korábbi területén megmaradt), átlagosan 0,37 volt, az 1988-2002 és az 1983-2002 között számolt átmeneti mátrixok rendkívül hasonlóak lettek. Így, ha a legvalószínűbb 1-2 átalakulást emeljük ki (ez 0,3-as valószínűségi küszöböt jelent), akkor a két mátrix együtt értékelhető. Néhány jellemző átalakulási formát megkülönböztethetünk: a *Danthoniá*s [D] és a *Chrysopogon*os [H] típus például mintegy nyelőként működött, minthogy számos más vegetációtípus rovására jelentős területekre kiterjedt, ugyanakkor saját korábbi területét nem adta fel. Az előbbi típus területnövekedésének fő forrásai az *Elymus*os [E], *Festucá*s [F], *Leontodon*os [L] és *Sieglingiá*s [S] típusok voltak. A *Chrysopogon*os [H] típus térnyerése jobban köthető egy vegetációtípushoz, mint forráshoz, ez a *Bothriochloá*s [B]. Helymegtartás jellemezte főként a *Calamagrostis*os [C] és a cserjés [R] típust, némi területnövekedés mellett. Ha a kisebb gyakorisággal előfordult átalakulásokat is figyelembe vesszük (p 0,15 és 0,3 között van) még mindig nagy az átfedés a 19 és a 14 évet átfogó átmeneti mátrix között. A kisebb valószínűségű átmenetek közül kettő szintén *Danthoniá*ssá [D] alakulás, ami erősíti a nyelő jelleget, továbbá ezen a szinten már több *Calamagrostis*ossá [C] való átalakulás is tapasztalható. Néhány további önhelyettesítés is feltűnik a gráfon (8. ábra). Ezen a szinten már különbségek is vannak a 14 és 19 éves mátrix között, például az *Elymus*os [E] önhelyettesítése csak hosszabb távon nézve van 0,15 felett.

0,15-nél kisebb relatív gyakoriságú átmenetek egyes típusok szempontjából lehetnek fontosak, a 0,01 relatív gyakoriság alatti átalakulásokat nem is értékelem, hogy elkerüljem látszólagos átalakulások interpretálását. A 0,01 relatív gyakoriság alatti "átalakulások" ugyanis már összemérhetők a digitalizálási vagy átlapolási hibákkal. A 0,01-0,15-ös valószínűségű átmenetekre visszatérve a következőket emelném ki:

- néhány esetben újonnan is keletkezett *Festucá*s [F] folt, a típusra jellemző általános területcsökkenés ellenére,
- a *Bothriochloá*s [B] típusnak is keletkezett egy kisebb új foltja, habár a régiek csaknem teljesen eltűntek 2002-re.
- Az *Elymus*os [E] típusnál sok az olyan átalakulás, amely mindkét irányba közel egyformán valószínű volt, bár konkrét visszatérés nem volt megfigyelhető.
- Valódi reverzív változásokat a *Calamagrostis*os [C] típusnál figyelhettünk meg főleg (S-C-S) formában.
- Számos alacsony valószínűségű átalakulás történt a cserjés [R] irányába.

Ezen oda-vissza változások egy része fluktuációként is értelmezhető, ami kevésbé jelentkezik a 19-éves mátrixban. Éppen emiatt választottam ezt az extrapolációhoz. Így is számos figyelemreméltó különbséget figyelhetünk meg az előrevetített dinamikában az eddig megfigyelthez képest. Növekedést jósol a modell a *Calamagrostis*os [C] és a cserjés [R] típus esetén, míg minden egyéb típus területet veszt 60 éves időtávlatban (9. ábra). A *Bothriochloá*s [B], *Festucá*s [F] és *Sieglingiá*s [S] típus becsült területe olyan kicsi, hogy ezek alapján a területről való eltűnésüket várnánk.



9. ábra. Az 1983-2002 mátrix segítségével, a 2002-es eloszlásból kiindulva előrejelzett változások. Jelölések: B: Bothriochloás, C: Calamagrostisos, D: Danthoniás, E: Elymusos, F: Festucás, H: Chrysopogonos, L: Leontodonos, R: cserjés, S: Sieglingiás vegetációtípus.

III.1.4. Értékelés

A legeltetés felhagyását követően 20 éves távlatban erőteljes vegetációs válasz volt tapasztalható, amelyet a vegetációtípusok nagymérvű egymásba való átalakulása mutat. Feltűnő ugyanakkor, hogy az első öt évben főként önhelyettesítések történtek és a változások zöme az azt követő 14 évre esett. Ez természetesen megmutatkozott a két időszaknak megfelelő átmeneti mátrixok különbözőségében is, amelyek nem illeszthetők be egy homogén Markov láncba. Ez arrra utal, hogy a legeltetést követő dinamika jellege és sebessége jelentős változatosságot mutathat az időben. Hasonló időbeli inhomogenitást gyakran tapasztaltak a vegetációdinamikát Markov lánc megközelítéssel vizsgálók (Gibson és mtsai. 1983, Lippe és mtsai. 1985, Childress és mtsai. 1998).

Fajcseréken alapuló vizsgálatok alapján az az elterjedt vélekedés, hogy a szukcessziós folyamatok sebessége, ha nem is monoton, de csökken a kiváltó hatást követően az idő előrehaladtával (Prach és mtsai. 1993). Számos esettanulmány bizonyítja, hogy a fajcserékkel mért dinamika az első öt évben a legintenzívebb felhagyott szántókon (Pickett 1982, Lepš 1987, Myster és Pickett 1994, Csecserits és Rédei 2001) és felhagyott legelőkön is (Persson 1984, Hill és mtsai. 1992, Saïd 2002). Ezzel szemben a tardi löszsztyeppnövényzetben, a foltmozaik léptékében a változások felgyorsulása volt megfigyelhető az idő előrehaladtával, legeltetés elmaradását követően. Az általunk megfigyelt mintázat arra utal, hogy a vegetációban bizonyos tehetetlenség mutatkozik és csak egy látszólag változás nélküli (lag) periódus után mutatkozik meg a zavarás, vagy épp annak elmaradásának hatása. Allen és mtsai. (1995) hasonló jelenségről számoltak be egy kísérletes vizsgálat alapján. Esetükben a kompozíciós változások is csak egy bizonyos idő elteltével követték a legelési nyomás változását. Körmöczi és mtsai. (1999) szintén egy kezdeti lassú fázist figyeltek meg felhagyott homoki legelők másodlagos szukcessziójában, a változások későbbi felgyorsulását ők a csapadékviszonyok megváltozásához kötötték. Az ilyen jellegű eredmények is bizonyítják, hogy mennyire fontosak a hosszú távú vizsgálatok a tájhasználat-változások hatásának megítéléséhez, különösen durvább (többek között táji) térléptékben.

A jelen esettanulmányban a legeltetés felhagyása hosszú távon mind természetközeli, mind fajszegény, másodlagos vegetációtípusokat érintett kedvezően (pl. a *Danthoniá*s [D] és az *Elymus*os [E] típust egyaránt) és kedvezőtlenül is (pl. *Festucá*s [F] és *Bothriochloá*s [B] típus). Nem mondható ki tehát egyértelműen, hogy a felhagyás a terület természetességét 25 év távlatában csökkentette vagy növelte. Ugyanakkor a

vegetációtípusok területeloszlása jelentősen megváltozott: más természetközeli, illetve másodlagos típusok lettek dominánsak, mint korábban. A *Bothriochloá*s [B] és *Leontodon*os [L] típust az eredmények alapján a legeltetés tarthatta fent, hiszen a felhagyás után – igaz csak késleltetéssel – szinte teljesen eltűntek. Ez összhangban van nyílt fiziognómiájukkal is. A *Festucá*s [F] és a *Sieglingiá*s [S] típus jelentős területet vesztett az elmúlt évtizedekben ezért esetükben is lehet - legalábbis a gyenge - legelésnek kedvező hatása. Milchunas és mtsai. 1988 alapján évszázados távlatban a növényzet alkalmazkodhat a legeltetéshez, ami bizonyos esetekben magyarázza fajgazdag típusok legeltetéshez kötődését. Az eddig felsoroltakkal szemben úgy tűnik, hogy a *Calamagrostis*os [C] és a cserjés [R] típust kevésbé érintette a legeltetés, reakciójuk legalábbis kisebb volumenű volt a legeltetés alól való felszabadulást követően gyorsan kiterjedő *Danthoniá*s [D], illetve *Chrysopogon*os [H] típuséhoz képest. Valójában, a változásokat 2002 óta tovább kísérve elmondhatom, hogy a két, eleinte alig reagáló típus esetén inkább egy elnyújtott lag periódusról van szó, mint a reakció hiányáról. Ahogy a Markov modell is jósolta, ezek a típusok a későbbiekben komolyabb terjedésbe kezdtek.

A Markov modellek alkalmazása két szempontból bizonyult érdekesnek. Egyrészt az átmeneti mátrixok tanulmányozása sokat elárult az átalakulások irányítottságának mértékéről, másrészt segítségével egy durva becslést tehettem a jövőbeli változásokra nézve. Az átalakulások erőteljes irányítottságából következik, hogy az eddigi forrás típusok (különösen a *Bothriochloá*s [B] és a *Leontodon*os [L] típus eltűnése) szükségszerűen megállítja az eddigi nyelő típusok (*Danthoniá*s [D] és *Chrysopogon*os [H] típus) térnyerését. Ezzel szemben a *Calamagrostis*os [C] és a cserjés [R] típusok esetén a kisebb fokú irányítottság lehetővé teszi, hogy a megmaradt vegetációtípusok rovására tovább növeljék területüket, ahogy ezt a modell is jósolja. A predikció erőssége, hogy felhívja arra a figyelmet, hogy a természetközeli típusok térnyerése még változatlan átmeneti szabályok mellett is lelassulhat, tehát időben homogén Markov láncnak megfelelő dinamika is eredményezhet látványos változásokat.

III.2. AZ ÉLETTELEN KÖRNYEZETI HÁTTÉR ÉS A KORÁBBI ÁLLAPOT JELLEMZŐINEK SZEREPE EGYES VEGETÁCIÓTÍPUSOK TERJEDÉSÉBEN

III.2.1. A kutatás specifikus kérdései, hipotézisek

Az ebben a fejezetben bemutatott kutatásban a vegetációs átalakulások kontextusfüggését vizsgáltam. A kontextusfüggés két fő elemét a múlt (időbeli kontextus) és a szomszédság (térbeli kontextus) hatását vetettem össze az egyensúlyi megközelítésben leggyakrabban figyelembe vett élettelen környezet jelentőségével a 2002-ben megfigyelt vegetációs mintázat kialakításában. A szomszédság hatásának vizsgálatakor az általános gyakorlattal szemben, amikoris az aktuális szomszédsági viszonyokat veszik figyelembe (Miller és Franklin 2002, Dornman és mtsai. 2007, Miller és mtsai. 2007) a jelen dolgozatban a múltbeli térbeli konfiguráció hatását vizsgáltam, mert ebből a vegetációs átalakulások hajtóerejére is lehet következtetni, ahogy ezt az irodalmi áttekintésben kifejtem. Különösen az ittenihez hasonló, időben viszonylag jó felbontású esetekben várható, hogy a múltbeli szomszédság komoly magyarázó erővel bír, ezért különös figyelmet szenteltem ennek a szempontnak és a múltbéli állapot két aspektusának szerepét külön-külön is vizsgáltam. A múltbeli viszonyok efféle részletezett tárgyalása nem jellemző az irodalomban, így emiatt is kiemelt érdeklődésre tarthat számot ez a szempont.

A fenti megfontolásból tehát a következő kérdések megválaszolására törekedtem az alábbi munkában:

- Mekkora a jelentősége az élettelen és múltbeli környezetnek a vegetációs mintázat alakításában?
- A múltbeli viszonyokat leíró tényezőkön belül mekkora a jelentősége a közvetlen előtörténetnek és a korábbi szomszédságnak a vegetációs mintázat formálásában?
- Mennyiben változik e tényezők egymáshoz viszonyított fontossága, ha különböző vegetációtípusokat vizsgálunk?

A fenti kérdések megválaszolásában az Augustin és mtsai. (2001) és Feagin és mtsai. (2005) által is alkalmazott deduktív megközelítést követtem. Tehát hipotéziseket fogalmaztam meg a vegetációtípusok megtelepedésének meghatározottságáról, majd ezeknek megfelelő modelleket hoztam létre vegetációtípusonként. A modellek egymáshoz viszonyított sikerességéből következtettem ezután arra, hogy milyen háttérfolyamatok alakíthatták ki a megfigyelt mintázatot.

Három alapvető és két összetett hipotézist fogalmaztam meg azzal kapcsolatban, hogy mi befolyásolhatja a megfigyelt mintázat kialakulását (2. táblázat). Ezek érvényességét három, a vizsgálati periódusban intenzíven terjedő vegetációtípus: a *Calamagrostis*os [C], a *Danthoniá*s [D] és a *Chrysopogon*os [H] esetén teszteltem.

2. táblázat. A modellek alapjául szolgáló hipotézisek.

Jelölés	Hipotézis	A háttérben meghúzódó lehetséges terjedési mechanizmus	Melyik vegetációtípusnál lehet jelentősége
P	Az adott helyen korábban jelenlevő vegetációtípus határozza meg, hogy később mit találunk ott.	Az újonnan megjelenő típus csak bizonyos vegetációtípusokat képes elfoglalni kompetíciós korlátok miatt.	*Danthoniá*s
N	A szóban forgó vegetációtípus terjedését korábbi foltjainak elhelyezkedése határozza meg.	A közösség döntően oldalirányban terjed, klonális stratégiával, esetleg a klonális domináns fajt követve.	*Calamagrostis*os
PN	Az előző két folyamat együttesen alakítja ki a megfigyelt mintázatot.		
E	A vegetációtípus eloszlása az élettelen környezeti adottságokat tükrözi.	Elsősorban a domborzatból eredő mikroklimatikus háttér határozza meg a típus betelepülését, függetlenül attól, hogy az adott helyen milyen vegetáció volt jelen korábban.	*Chrysopogon*os
PNE	Mindhárom alapvető (P, N, E) hipotézis elemei szerepet játszanak a megfigyelt mintázat létrehozásában.	A fenti mechanizmusok együttesen hatnak.	

III.2.2. Adatelemzési módszerek

A jelen vizsgálathoz az 1988-as és a 2002-es vegetációtérképet használtam fel. Azért az 1988-2002-es periódust választottam, mert ekkor történtek a döntő változások a területen. 1988-at megelőzően még alig mutatkozott meg a legeltetés felhagyásának a hatása. Modelljeimben a kiválasztott vegetációtípus 2002-ben megfigyelt mintázata volt a függő változó. A független változók a különböző hipotéziseknek megfelelő háttérváltozók (magyarázó változók) voltak.

III.2.2.1. Magyarázó változók

A három alapvető hipotézisnek megfelelően három nagy változócsoportból kerültek ki magyarázó változók: az élettelen környezetet leíró változók (E), és a korábbi állapot két aspektusa: korábbi vegetációtípus (P) és korábbi szomszédság (N).

A P változócsoportba mindössze egy, kategoriális változó tartozik: az 1988-ban az adott cellában megfigyelt vegetációtípus. Az N változócsoport tagjai két szempontból jellemzik az 1988-as térbeli konfigurációt: a) a vizsgált vegetációtípus legközelebbi foltjától mért távolság; b) a vizsgált vegetációtípus által elfoglalt cellák aránya meghatározott körön belül. Mivel nehéz egyetlen optimális szomszédsági sugarat meghatározni, amelyen belül az adott hatás érvényesül, sőt ez a sugár eltérő fajokra, illetve közösségekre eltérő lehet (Addicott és mtsai. 1987, Weaver és Perera 2004), öt különböző szomszédsági sugárra (20 és 100 m között, 20 méterenkénti ugrással) számoltam ki ez utóbbi mértéket. Az a) változó eloszlása erősen ferde volt, emiatt gyöktranszformációnak vetettem alá a modellépítést megelőzően.

Az E változócsoport az élettelen környezeti hátteret írja le, amelynek jellemzőit ebben a tanulmányban a domborzatból származtattam. A terület mérete okán ugyanis az makro- és mezoklimatikus változatosság elhanyagolható, a domborzat pedig közvetett módon a talaj-, talajnedvesség- és mikroklíma-viszonyokat jellemzi (Franklin 1995). A változók mindegyikét a 2,5 méter felbontású Digitális Domborzatmodell-ből (DDM) vezettem le: kitettség, meredekség, relatív domborzati helyzet (relative topographic exposure) különböző térléptékekben, ez utóbbi összevont változata, valamint annak simított formája, és három különböző időpontban a közvetlen besugárzás értéke (potential direct radiation, 3. táblázat).

3. táblázat. Az elemzésben használt magyarázó változók, amelyeket a három alap-hipotézis szerint csoportosítottam.

Modell	A magyarázó változó definíciója	Rövidítése
P	Korábbi vegetációtípus az adott cellában.	pv
N	A legközelebbi adott vegetációtípusú folt távolsága 1988-ban.	dist
	A vizsgált vegetációtípus által elfoglalt cellák aránya meghatározott körön belül 1988-ban (a körök sugara: 20, 40, 60, 80, 100 m).	n20, n40 stb.
E	Kitettség	asp.val
	Meredekség	slp
	Relatív domborzati helyzet 6 különböző sugarú ablakra vontakoztatva (r = 10, 30, 50, 70, 90, 110 m).	top.exp10, top.exp30 top.exp50 stb.
	Összetett domborzati pozíció (az előző változókból származtatva).	top.pos
	Simított összetett domborzati pozíció (a simítás 3x3 cellás ablakmérettel történt)	top.poss
	Lehetséges közvetlen besugárzás a nyári (júniusi) és téli (decemberi) napforduló idején és a tavaszi napéjegyenlőségkor (március).	rad.june, rad.dec, rad.mar

A 0-360°-ig terjedő kitettség változót átalakítottam egy 0 és 1 értékek között változó lineáris változóvá a következő egyenlettel:

asp.val = ((cos(kitettség – 22.5)+1)/2),

amelynek értéke észak-északkelettől dél-délnyugat irányába nő. Ez követi a növényekre

jellemző legfontosabb kitettség preferenciákat (Niklaus Zimmermann szóbeli közlése). A relatív domborzati helyzetet 6 különböző léptékben határoztam meg, minden pixelre, kör alakú mozgó ablak („moving window”) használatával. Az ablakok sugarát 10 és 110 méter között változtattam 20 méteres lépésekben. A relatív domborzati helyzetet leíró változó értéke az ablak átlagos tengerszintfeletti magasságának és a központi cella tengerszintfeletti magasságának a különbsége. Ez a változó a gerincektől a völgyaljig terjedő grádiensen való elhelyezkedést számszerűsíti. A különböző léptékben kapott domborzati helyzet értékeket a Zimmermann és Roberts (2001) által alkalmazott módszer szerint összesítettem egy index-szé, illetve ezt még további, a képszerkesztésből is ismeretes, simításnak is alávetettem.

A lehetséges közvetlen besugárzást Kumar és mtsai. (1997) módszerével az év három jellemző napjára számoltam ki. A napokat úgy választottam ki, hogy lefedjék a jellemző besugárzási helyzeteket: a decemberi és a júniusi napforduló, valamint a márciusi napéjegyenlőség időpontja. A függő és független változók térbeli eloszlását többféle léptékben (2, 4, 6 és 10 méterenként) is mintavételeztem, ami raszteres szemlélettel különböző cellaméreteket (2, 4, 6 és 10 méteres oldalhosszal) jelentene. A végső modellek felállítása előtt az R statisztikai programcsomag (R Development Core Team 2006) *geoR* (Ribeiro és Diggle 2001) kiterjesztésének *variog* függvényének felhasználásával készített szemivariogrammok segítségével autokorrelációs elemzést végeztem a modellek egy részén. Megállapítottam, hogy (1) a modellek jóságát és egymáshoz viszonyított sikerességét nem befolyásolta, hogy a fenti léptékek közül melyiket választottam; (2) a modellek reziduálisai a mintvételi pontok közötti 2 méteres távolságnál erőteljes autokorrelációt mutattak. 4 és 8 méteres távolságoknál a térbeli autokorreláció már nem volt jelentős, 10 m méteres távolságnál pedig teljesen megszűnt. Ezek alapján a 4x4 m^2-es celláknak megfelelő mintavételezés mellett döntöttem, mert ennél még kellő mennyiségű adatpont megmaradt a kalibrációhoz, de a 2x2 m^2 cellához képest mégiscsak kisebb autokorreláció terhelte az elemzéseket.

III.2.2.2. Modellek

Általánosított lineáris modelleket illesztettem az öt hipotézisnek megfelelő háttérváltozó-kombinációk alapján a kiválasztott vegetációtípusokra az R statisztikai programcsomag (R Development Core Team 2006) *glm* függvényének segítségével, logit

kapcsolati függvény (link function) használatával. Lévén öt hipotézis és három vegetációtípus összesen 5x3 modell készült (4. táblázat).

Mindegyik modell magyarázandó változója a megfelelő vegetációtípus 2002-es jelenléte, avagy hiánya volt. A modellezési folyamat négy lépésből állt minden egyes vegetációtípusra:

(1) először kiszámoltam a magyarázó változók közötti páronkénti korrelációt. Ha a Pearson korrelációs koefficiens 0,8 feletti volt két változó között, akkor mindkettő nem lehetett része már a kiindulási modellnek sem. Ilyen esetben azt a változót választottam, amely ha egyedüli változóként szerepelt az adott vegetációtípusra készített GLM-ben, akkor a legerősebb összefüggést mutatta a D^2 mérték (Guisan és Zimmermann 2000) alapján. A D^2 megfelel az általános lineáris modellek R^2 mértékének. Képlete a következő:

D^2 = (null deviancia – reziduális deviancia) / null deviancia.

Szemléletesen azt fejezi ki, hogy a magyarázandó változóban lévő változatosságnak mekkora hányadát sikerült a modellel magyarázni.

(2) Minden, a korreláció által nem érintett, az adott hipotézisnek megfelelő változó használatával elkészítettem az egyes modelleket. Első és másodfokú tagokat is figyelembe vettem.

(3) Váltakozó beléptetés-kihagyás technikát alkalmaztam a változók kiválasztásánál (az R környezet *stepwise* függvényének *both* opciójával). A küszöböt a Bayes Információs Kritérium (BIC; Schwarz 1978) alapján állapítottam meg. A PN hipotézis esetén a modellbe minden olyan változó bekerült, amely a változók BIC alapú kiválasztása után megmaradt a P és az N modellben. A PNE modell hasonlóképpen a PN és az E modellekben maradt változókból épül fel. Ezek után mindkét összetett modellt újra alávetettem a kiválasztási folyamatnak.

(4) Végül a Receiver Operating Characteristic (ROC) görbe alatti terület (AUC; Swets 1988) és a maximált kappa (Engler és mtsai. 2004) mértékek segítségével összehasonlítottam a modellek jóságát. A modellek teszteléséhez 10-szeres cross-validációt hajtottam végre, így 10-10 értéket kaptam mindkét mértékre, minden modell esetén. Az alternatív modellek jóságát Kruskal-Wallis és azt követő Dunn-féle post hoc teszttel hasonlítottam össze.

III.2.3. Eredmények

A modellépítés és szelekció eredményéül az öt hipotézisnek megfeleltethetően a 4. táblázatban látható modelleket állítottam fel. A PN összetett modell előállításakor minden esetben az összes változó része lett az összetett modellnek, amely a P vagy az N modellben szerepelt. A PNE összetett modell előállításakor jellemzően egy, a topográfiai helyzetet leíró változó esett ki a PN és E modellekben szereplő változók közül. Ennek ellenére az összetett modellben is maradt még a topográfiai helyzetet jellemző változó minden vegetációtípus esetén.

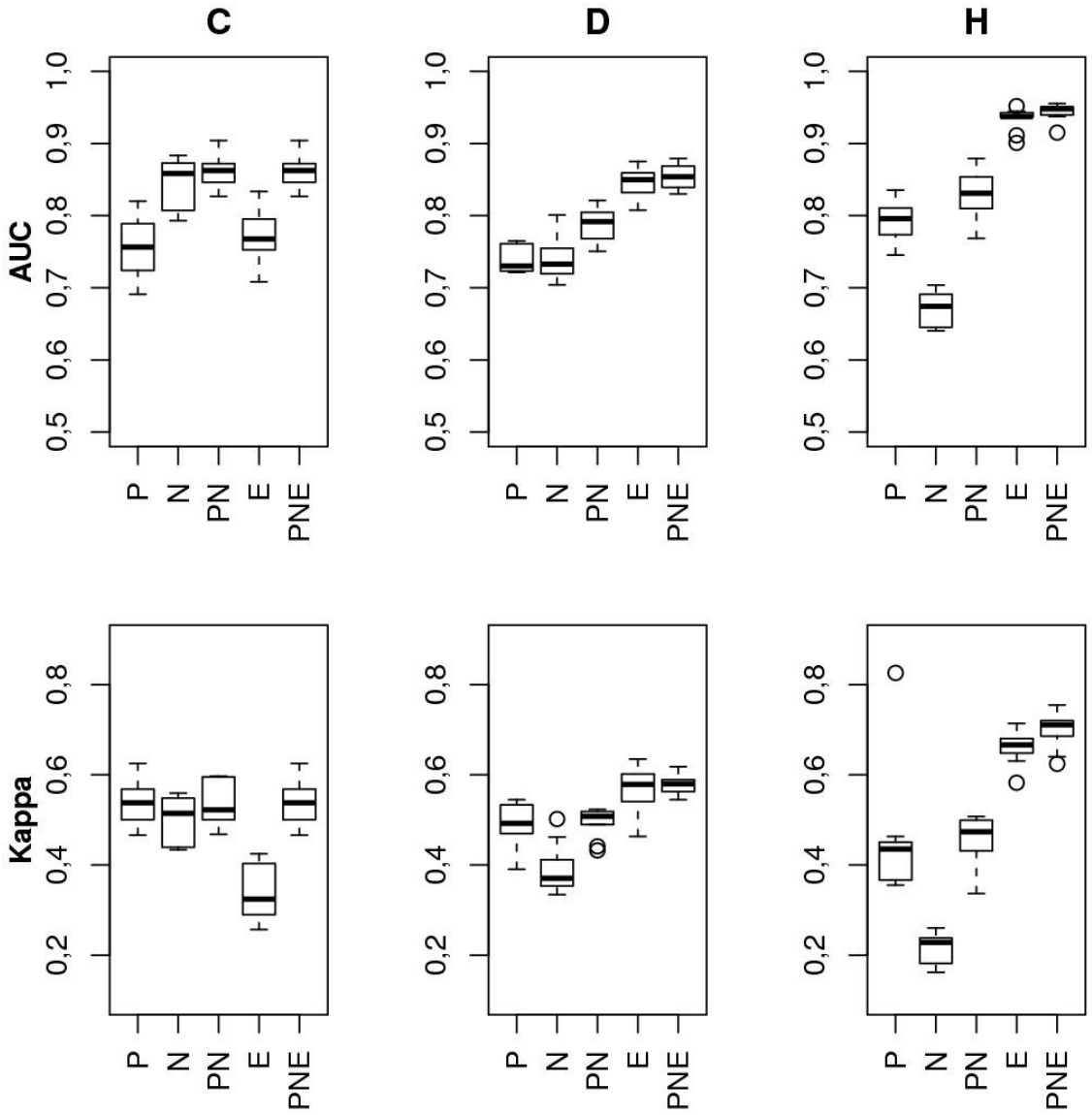
4. táblázat. Az egyes hipotéziseknek megfelelő modellek végső (lépcsőzetes változó-kiválasztást követő) formája vegetációtípusonként. A vegetációtípusok rövidítései: C – Calamagrostisos, D – Danthoniás, H – Chrysopogonos. A modellek rövidítéseihez tartozó leírást a 2. táblázat, a változókéhoz tartozót a 3. táblázat tartalmazza.

	Az öt hipotézisre alapozott modellek				
Veg. típus	P	N	PN	E	PNE
C	pv	√dist + dist + $(n40)^2$	√dist + dist + $(n40)^2$ + pv	slp + $(rad.dec)^2$ + $(top.poss)^2$ + top.exp90 + $(top.exp90)^2$	√dist + dist + $(n40)^2$ + pv + slp + $(rad.dec)^2$ + $(top.poss)^2$ + $(top.exp90)^2$
D	pv	√dist + $(n40)^2$	√dist + $(n40)^2$+pv	slp + rad.mar + $(rad.mar)^2$ + top.exp10+ top.exp70 + $(top.exp70)^2$	√dist + $(n40)^2$+pv + slp + rad.mar + $(rad.mar)^2$ + top.exp70 + $(top.exp70)^2$
H	pv	√dist + dist + n20	√dist + dist + n20 + pv	slp + $(slp)^2$ + rad.mar + $(rad.mar)^2$ + top.exp110+ top.poss + $(top.poss)^2$	√dist + dist + n20 + pv + slp + $(slp)^2$ + rad.mar + $(rad.mar)^2$ + top.exp110+ top.poss + $(top.poss)^2$

A kétféle jóságmérték közel azonos értékelést adott. A modellek jóságának sorrendjében csak ritkán adódott különbség (5. táblázat). Ugyanakkor a vegetációtípusokon belül az egyes modellek egymáshoz viszonyított sikeressége jócskán eltért (10. ábra, 6. táblázat).

Mind a κ, mind az AUC alapján a legmagasabb medián a PNE modellhez tartozott, kivéve a *Calamagrostis*os [C] típust. Ugyanakkor a PNE modell egyik esetben sem volt szignifikánsan jobb a hozzá legközelebbi medánú modellkez képest. Tudjuk viszont, hogy újabb változók bevonása egy predikciós modellbe (különleges eseteket kivéve, mint itt a *Calamagrostis*os [C] típus) szükségszerűen javítja az illeszkedést. Emiatt nem az abszolút értékben legmagasabb mediánú modellt tekintettem a legsikeresebbnek, hanem – a parszimónia elvét alkalmazva – azt, amelyik a PNE modellnél nem szignifikánsan rosszabb, ugyanakkor a legkevesebb változócsoportból építkezik. A *Calamagrostis*os [C] típusra ez egyértelműen a korábbi szomszédosságokon alapuló modell (N), a *Chrysopogon*os [H] típusnál az abiotikus háttérre támaszkodó modell (E) volt (11. ábra). A *Danthoniá*s [D] típusnál a korábbi állapotokat együttesen leíró PN modell és az abiotikus háttérre támaszkodó E modell sem különbözött szignifikánsan a PNE modelltől, sem pedig egymástól, ráadásul a 0,1-es szingifikancia-határt választva az AUC szerint a PN modell gyengébb lenne a PNE modellnél, tehát az E modell bizonyulna egyértelműen a legjobbnak. A parszimónia elvének fenti megfogalmazását szigorúan véve is az E modell mellett kellene dönteni, hiszen ebben csak egy változócsoport szerepel. Ugyanakkor a PN és E modellek között nincs additív viszony, így szignifikáns eltérés hiányában ezt a döntést már önkényesnek érezném. Ebből kifolyólag a *Danthoniá*s [D] meghatározottságát a jelen vizsgálat alapján köztesnek tekintem, ami adódhat abból, hogy a dinamika egy olyan állapotát elemeztem épp, amikor a kétféle meghatározottság között (még) nem lehet megalapozottan dönteni. Szem előtt tartom ugyanakkor, hogy a környezeti meghatározottságra némileg több érvet szolgáltatnak az eredmények.

A korábbi vegetációs állapot szerepe azonban még így is jelentős és ebben a korábbi térbeli konfiguráció kiemelt szerepet kap. Eredményeim alapján ez határozta meg a *Calamagrostis*os [C] típus terjedésének helyét, míg az, hogy milyen vegetációtípus területét foglalta el, nem befolyásolta a dinamikát. A kétféle, múltbeli viszonyokat leíró változócsoport fontossága hasonló volt a *Danthoniá*s [D] típus esetén, hiszen az összetett PN modell egyértelműen sikeresebb volt akár a P, akár az N modellnél ennél a típusnál.



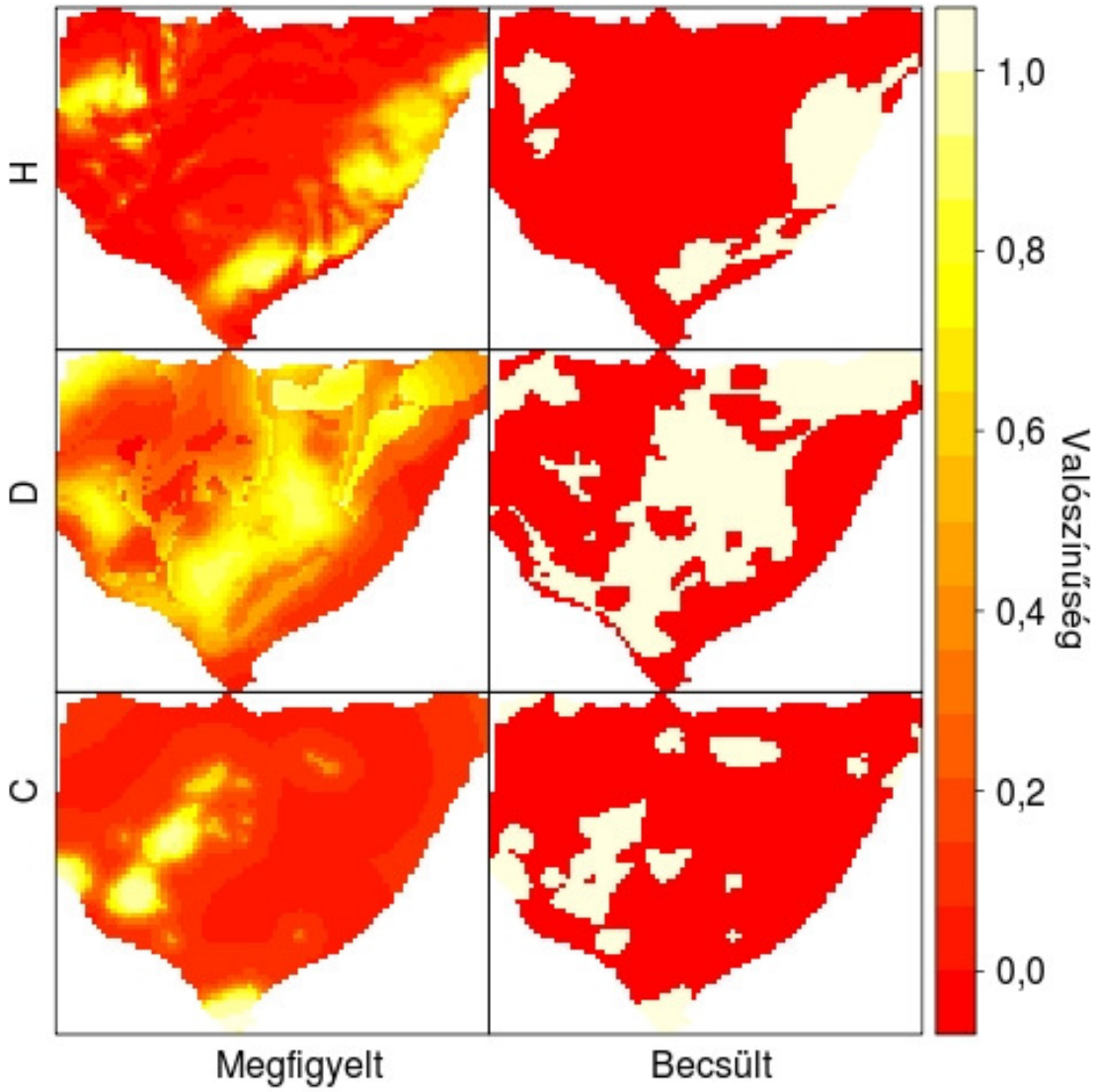
10. ábra. A modellek jóságának összehasonlítása a maximális κ (Kappa; a) és a ROC görbe alatti terület (AUC; b) alapján. A 10-szeres cross-validáció alapján kapott mediánok és kvartilisek láthatók. A részábrák feletti betűk a vegetációtípusokat jelölik: C – Calamagrostisos, D – Danthoniás, H – Chrysopogonos. Az x tengely felirata a modell mögött álló hipotézisre utal: N – múltbeli térbeli konfiguráció, P – megelőző vegetációtípus, PN – a múltbeli viszonyok alapján készült összetett modell, E – abiotikus környezet, PNE – teljes modell.

5. táblázat. Az egyes modellek jóságának mediánja. A vegetációtípusok rövidítései: C – Calamagrostisos, D – Danthoniás, H – Chrysopogonos. A modellek rövidítéseihez tartozó leírást a 2. táblázat tartalmazza.

	Modell									
Veg. típus	P		N		PN		E		PNE	
	AUC	κ	AUC	κ	AUC	κ	AUC	κ	AUC	κ
C	0,757	0,388	0,858	0,514	0,868	0,522	0,768	0,324	0,862	0,538
D	0,730	0,405	0,717	0,376	0,804	0,508	0,850	0,579	0,865	0,604
H	0,796	0,436	0,640	0,206	0,835	0,444	0,937	0,666	0,952	0,735

6. táblázat. A modellek közötti különbségek mértéke a Kruskal-Wallis teszthez kapcsolódó Dunn-féle post-hoc tesztben kapott p értékek alapján. A vastagon szedett számok szignifikáns különbséget jeleznek. A vegetációtípusok rövidítései: C – Calamagrostisos, D – Danthoniás, H – Chrysopogonos. A modellek rövidítéseihez tartozó leírást a 2. táblázat tartalmazza.

Mérték:	AUC			κ		
	Vegetációtípusok					
Modellek	C	D	H	C	D	H
N vs. P	**0,005**	0,939	0,366	0,150	1,000	0,096
N vs. PN	0,900	**0,045**	**0,038**	0,947	0,224	0,112
N vs. E	**0,024**	**<0,001**	**<0,001**	**0,001**	**0,001**	**<0,001**
N vs. PNE	0,969	**<0,001**	**<0,001**	0,965	**<0,001**	**<0,001**
P vs. PN	**<0,001**	0,302	0,882	**0,016**	0,277	1,000
P vs. E	0,993	**0,001**	**0,012**	0,682	**0,001**	0,247
P vs. PNE	**<0,001**	**<0,001**	**<0,001**	**0,021**	**<0,001**	**0,002**
PN vs. E	**0,001**	0,372	0,197	**<0,001**	0,457	0,219
PN vs. PNE	0,999	0,094	**0,015**	1.000	0,134	**0,002**
E vs. PNE	**0,002**	0,969	0,910	**<0,001**	0,969	0,620



11. ábra. Az egyes típusokra kapott legjobb predikciók és a megfigyelt előfordulások térképes megjelenítése. A betűk a vegetációtípusra utalnak: C – Calamagrostisos, D – Danthoniás, H – Chrysopogonos.

III.2.4. Értékelés

A legsikeresebb modell mindhárom típusra jó predikciót adott, a nemzetközi tapasztalattal összehasonlítva is. A legtöbb szerző egyetért abban, hogy 0,7 - 0,9-es AUC esetén jónak tekinthető egy modell, míg 0,9 felett kiváló (Swets 1988, Pearce és Ferrier 2000, McKenzie és mtsai. 2003, Guisan és mtsai. 2007). Ugyanezek az elfogadott küszöbök a κ esetén: 0,2-nél és 0,6-nál vannak (Landis és Koch 1977, Cairns 2001). Minthogy ebben a vizsgálatban a legsikeresebb modellek 0,804 - 0,937 közötti AUC-vel és 0,508 - 0,666 közötti κ-val voltak jellemezhetők, egyértelműen sikeresnek tekinthetők. Ez alapján a modellek nagy valószínűséggel tartalmazzák a növényzeti mintázatot meghatározó legfontosabb változókat, így alkalmasak arra, hogy az azt kialakító tényezőkre következtessek belőlük.

A különböző vegetációtípusok esetén különböző háttértényezők és így vélhetően különböző terjedési mechanizmusok bizonyultak jelentősnek. Ez összhangban van azzal, hogy más esetekben is eltérő mértékű volt a korábbi növényzet, a szomszédság, illetve az élettelen környezet hatása a vegetációs egységek átalakulására (Augustin és mtsai. 2001, Carmel és mtsai. 2001, de Blois és mtsai. 2001, Carmel és Flather 2004). Ugyanakkor, olyan vizsgálat is ismert, ahol kizárólag az élettelen környezet bírt számottevő befolyással, annak ellenére, hogy a múltbéli viszonyokat is figyelembe vették a szerzők (Benjamin és mtsai. 2005).

A modellek közötti különbségek a vegetációtípusok terjedésének eltérő kontextusfüggését mutatják, és ezáltal eltérő megtelepedési és terjedési stratégiákra utalnak. Abból, hogy a *Chrysopogon*os [H] típus esetén az E hipotézisnek megfelelő modell szerepelt a legjobban arra következtethetünk, hogy terjedését és új helyeken való megtelepedését a megfelelő mikroélőhelyek elhelyezkedése határozta meg. Továbbmenve, az hogy elterjedése az élőhelyi igényeit tükrözi arra utal, hogy jelenlegi elterjedése közel lehet a környezeti háttérrel való egyensúlyban várthoz. A *Calamagrostis*os [C] típus ezzel szemben nem követi az élettelen környezet mintázatát, terjedését tehát döntően a korábbi viszonyok határozzák meg, ami nemegyensúlyi állapotra utal. Az eredmények alapján a *Danthoniá*s [D] típus is közel van már egy, az abiotikus körülményeket tükröző állapothoz, de még nem hanyagolható el a múltbeli állapotok hatása sem. Habár, ahogy fent említettem, több szerző is talált különbségeket a környezeti és a múltbeli tényezők magyarázó erejében és ezt meg is kísérelte különböző vegetációs formákhoz kötni (elsősorban fás ill. fátlan vegetációhoz), a térbeli kontextusfüggéssel foglalkozó

irodalomban nem rajzolódik ki egységes kép. Egyes tanulmányokban a múltbéli tényezők hatása gyenge volt a gyepekre (de Blois és mtsai. 2001, Benjamin és mtsai. 2005) és erős a fás vegetációra nézve (de Blois és mtsai. 2001) az élettelen környezet hatásához képest, másutt éppen a múltbéli hatások bizonyultak a legfontosabbnak gyepekben (Carmel és mtsai. 2001). Ennek fényében, továbbá saját eredményeimet is figyelembe véve azt valószínűsítem, hogy a két háttértényező-csoport egymáshoz viszonyított fontossága kevésbé az életforma szinten elkülönített növényzeti típust, mint inkább az egyensúlytól való távolságot és az adott közösség terjedési sajátosságait tükrözi.

Ugyan a múlt és a szomszédság vegetációdinamikát alakító szerepét külön-külön sokan és sokféleképpen vizsgálták, ritkán került sor a múltbéli szomszédság szerepének vizsgálatára. Általában szomszédságon a vizsgálat középpontjában lévő növényzeti típus foltját aktuálisan (tehát a vizsgálat időpontjában) körülvevő állapotot értik (pl. de Blois és mtsai. 2001, Miller és Franklin 2002, Benjamin és mtsai. 2005, Miller és mtsai. 2007). Az így értelmezett aktuális szomszédság az autokorrelációs mintázatról hordoz releváns információt. A térbeli mintázatok kialakulásának mechanizmusába ugyanakkor sokkal inkább a korábbi szomszédossági viszonyok, a növényzeti foltok térbeli konfigurációjának figyelembe vétele engedhet betekintést (Augustin és mtsai. 2001, Carmel és mtsai. 2001, Carmel és Flather 2004, Muster és mtsai. 2007). Mégis az eddigi vizsgálatok többségében elhanyagolhatónak bizonyult a múltbeli szomszédság hatása (Carmel és mtsai. 2001, Carmel és Flather 2004, Muster és mtsai. 2007). Ezért is érdemel különös figyelmet az az eredmény, hogy a múltbéli szomszédsági viszonyok két vegetációtípus esetén is számottevő magyarázó erővel bírtak a jelen vizsgálatban. A *Danthoniá*s [D] típusnál a gyakran vizsgált közvetlen előtörténetet kiegészítve, a *Calamagrostis*os [C] típus esetén pedig önmagában kielégítően magyarázták a 2002-ben megfigyelt mintázatot. Az előbbi típus esetén a közvetlen előtörténet és a korábbi térbeli elrendezés együttes hatása valószínűleg úgy érvényesül, hogy a típus terjedése a már meglévő foltokból a közvetlen szomszédságba történik, de nem minden egyéb vegetációtípus rovására egyformán. Ez feltehetően a számos fűfaj által ko-dominált, kísérő fajokban is gazdag közösség gyengébb kompetitív képességeivel magyarázható, ami miatt sűrű fűdominanciájú közösségeket nem tud meghódítani. Maga a ko-dominancia jelensége arra utalhat, hogy a leginkább tömeges fajai sem igazán jó kompetítorok, hiszen különben hamar kizárná a jó kompetítor a többi, jelenleg ko-domináns fajt. Ugyanakkor E modell PN modell-lel való egyenértékűsége alapján azt mondhatjuk, hogy a *Danthoniá*s [D] típus határán van, hogy elérje egyensúlyi eloszlását, azaz a múltbeli tényezők hatása éppen eltűnőben van.

Valójában a *Calamagrostis*os [C] típus esete mutat rá, hogy mekkora jelentősége van a múltbeli szomszédság figyelembevételének. Az ugyanis, hogy korábbi foltjainak elhelyezkedése önmagában elég volt a 2002-es mintázat magyarázatához azt jelenti, hogy ez a típus az elfoglalt vegetációtípusra és a meghódított terület mikroklímájára való tekintet nélkül, korábbi foltjaiból kiindulva sugárirányba terjedt. Ez jól magyarázható a domináns faj vegetatív terjedési stratégiájával, amit ezek szerint e fajszegény közösség többi tagja mindössze követ. Sőt, ez az eredmény azt is sugallja, hogy ez a faj és az azt kísérő fajokból álló közösség képes kiszorítani bármely másikat a területről, talán egyedül a cserjés [R] típus kivételével, amely 1988-ban még meglehetősen ritka volt. A *Calamagrostis epigeios* ma Közép-Európa felhagyott területein az egyik legerőteljesebben terjedő és legtöbb természetvédelmi problémát okozó növényfaj (Rebele 1996, Rebele és Lehmann 2001, Sedláková és Fiala 2001, Házi és Bartha 2002, Fiala és mtsai. 2003), így terjedésének hajtóerejéről fontos, hogy minél több információ közkinccsé váljon. Ezért is végeztem egy külön vizsgálatot a *C. epigeios* dominálta vegetációtípus kialakulásával kapcsolatban, amely alább következik.

III.3. EGY KIEMELT VEGETÁCIÓS ÁTALAKULÁS: A *CALAMAGROSTIS EPIGEIOS* BETELEPÜLÉSÉNEK HATÁSA A TERMÉSZETES VEGETÁCIÓBAN VÉGBEMENŐ FINOMLÉPTÉKŰ FAJCSERÉRE

III.3.1. A kutatás specifikus kérdései

Ebben a fejezetben a *Calamagrostis epigeios* természetes társulásba való betelepedésének a finomléptékű vegetációdinamikára gyakorolt hatását vizsgáltam. Egyrészt arra kerestem a választ, hogy milyen dinamikai eltérések vezetnek a fajszegényebb típus kialakulásához az érintetlen vegetációban tapasztaltakhoz képest, másrészt arra, hogy a faj jelenlétének mely aspektusa felelős mindezért. Mindezt a következő kérdéseken keresztül vizsgáltam meg:

1. Miben különbözik a *C. epigeios* által elfoglalt és az érintetlen gyep-állományokban tapasztalható fajcseremintázat?
2. A faj jelenlétének mely aspektusával (idő, a hajtások borítása, hajtásszám, avarborítás) függ össze leginkább a fajcserékben bekövetkező változás?
3. A *C. epigeios* jelenlétének milyen fokánál tapasztalható a fajcserékre gyakorolt hatás?
4. Milyen térléptékben vett *C. epigeios* – jelenlét hat leginkább a fajcserékre?

III.3.2. Adatelemzési módszerek

III.3.2.1. Fajcseremintázatok összehasonlítása

A fajcseremintázat elemzéséhez a finomléptékű korábbi kísérleti elrendezés adatait használtam. A mintavétel részletei a „Mintaterület és adatgyűjtés” fejezetben olvashatók.

Az újrafelvételezés során gyűjtött adatokból kiválasztottam 6 olyan 1 m x 1 m–es mintanégyzetet, amely 1979–ben és ma is a *Festucá*s [F] típusba tartozott és a *Calamagrostis epigeios* teljes hiányával jellemezhető ma is, valamint 6 olyan mintanégyzetet, amely habár 1979-ben még *Festucá*s [F] típusú volt, 2002-ben már egyértelműen a *Calamagrostis*os [C] típusba volt sorolható (ami egyben magas *C. epigeios* borításértékeket, hajtásszámot is jelent). Ez utóbbiakban egyben a *C. epigeios* legalább 10 éve domináns is volt. A 6-6 kiválasztott mintanégyzet minden 20 cm x 20 cm-es

mikrokvadrátjára kiszámoltam a fajcsere alábbi jellemzőit a 2002 és 2005 közötti időszakra, azaz a 2002-2003, 2003-2004, 2004-2005-ös évpárokra.

A fajcseremintázatot a finomléptékű dinamika két fő aspektusával jellemeztem: az eltűnések és a megjelenések számával Palmer és Rusch (2001) ajánlásait követve.

Eltűnési ráta = (az előző évben tapasztaltakhoz képest a mikrokvadrátból eltűnt fajok száma)/(az évpár első évében megfigyelt fajszám).

Megjelenési ráta = (az előző évben tapasztaltakhoz képest újonnan megjelent fajok száma)/(az évpár második évében megfigyelt fajszám).

A két, 6-6 mintanégyzetet tartalmazó csoportra külön-külön kiszámoltam a két ráta átlagát, és az átlagok közötti eltérés szignifikanciáját Monte Carlo randomizációval állapítottam meg. A randomizációs teszt alkalmazását az indokolta, hogy az egyes mikrokvadrátok az 1 m x 1 m-es mintanégyzeteken belül érintkeztek, így nem teljesítették a hagyományos statisztikai próbák függetlenségi feltételeit. A randomizációs eljárás során minden egyes cellában mért fajcsere-komponens értéket újra kiosztottam a 12 mintanégyzet 12 x 25 cellájába, majd a random kioszott értékek alapján is átlagot számoltam két 6-6 mintanégyzetet tartalmazó csoportra. A két valós átlag különbségét hasonlítottam aztán a 999 randomizációs futtatásban kapott különbségekhez.

III.3.2.2. A *C. epigeios* jelenléte és a megjelenési ráta változása közötti összefüggés

A vizsgálat második részében 15 mintanégyzet adatait használtam fel. Ezeket úgy választottam, hogy a *C. epigeios* dominanciájának különböző szintjei legyenek köztük reprezentálva, beleértve a teljes hiányt is. A dominanciát több szempontból jellemeztem: százalékos borításbecsléssel, a hajtások számával, százalékos avarborítás-becsléssel és a *C. epigeios*–borítottság első feljegyzése óta eltelt idővel. Ez utóbbit a kísérleti parcellák korábbi mintavételezései alapján tudtam megállapítani. A százalékos borítást és a hajtásszámot mikrokvadrát- és mintanégyzet-léptékben egyaránt feljegyeztem. A borításbecslés a két léptékben egymástól függetlenül történt. A másik két jellemző (avarborítás és kor) esetén a mikrokvadrát-léptékű (20 cm x 20 cm) becslések bizonytalanok voltak, így csak a mintanégyzetek léptékére (1 m x 1 m) vonatkoztattam azokat.

A *C. epigeios* dominanciájának hatását minden esetben a mikrokvadrátokra

vonatkoztatott megjelenési rátára vizsgáltam. A különböző évpárok adatait ennél az elemzésnél együttesen használtam fel és nem vettem figyelembe, hogy melyik évből származnak. Ennek két fő előnye volt az elemzés szempontjából: (1) megnőtt a mintaelemszám, amely bizonyos *C. epigeios* dominancia-kategóriákra egyébként túl alacsony lett volna (adatok hiányában), (2) az eredmények általánosabbak lesznek, hiszen az egyes évekhez kötődő anomáliák így kisebb hangsúlyt kapnak. A *C. epigeios* folyamatos terjedése miatt ugyanazon mikrokvadrát különböző évpárokban vett adatai ráadásul gyakran külön szintekbe kerültek, így elkerültem azt, hogy azonos mikrokvadrátok egymás utáni évekbeli adatai azonos kategóriákban csoportosuljanak, és emiatt műtermék jöjjön létre.

Ha az adatokat nem terhelné térbeli autokorreláció, akkor a legkézenfekvőbb elemzés a korrelációs koefficiens számítása vagy még inkább általánosított lineáris modell alkalmazása lenne. A mikrokvadrátok térbeli autokorreláltsága miatt azonban Monte Carlo randomizációt alkalmaztam ennél a kérdésnél is. Minden, a *C. epigeios* dominanciáját leíró változó teljes tartományát (range) öt egyforma széles kategóriára osztottam (6. táblázat) és egy hatodik, kontroll kategóriát is bevezettem. Mivel ez utóbbi kategóriába általában jelentősen több megfigyelés esett, mint a többibe, csak annyi adatot használtam, amennyi az egyéb kategóriák átlagos mintaelemszáma volt.

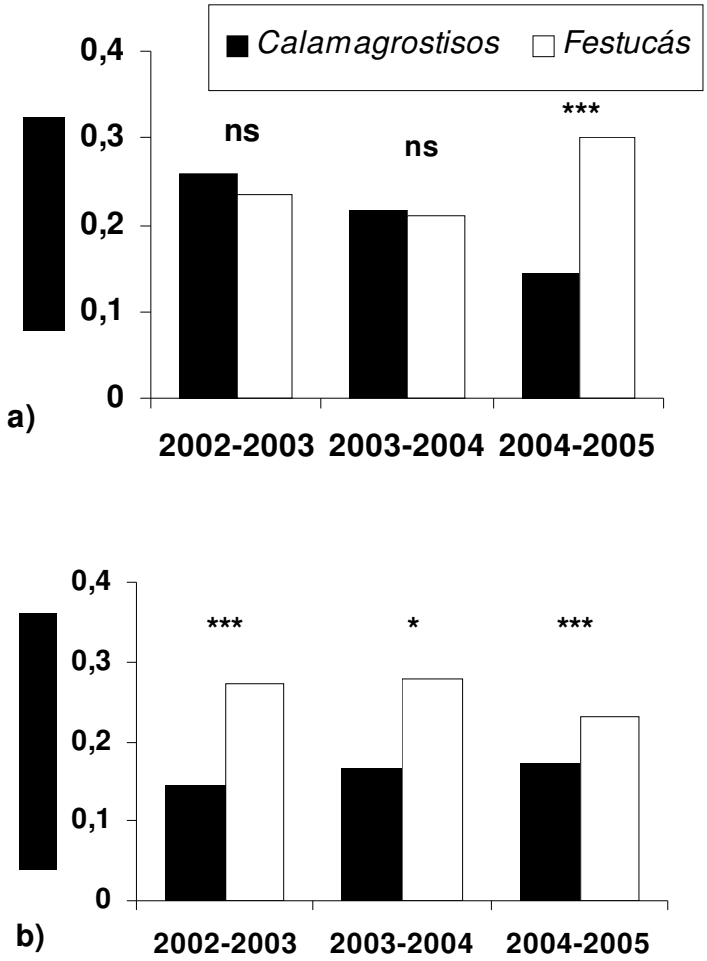
Minden kategóriára kiszámoltam az átlagos megjelenési rátát és ezt hasonlítottam a randomizációval létrejött kategória-átlagokhoz. Ebben az esetben a randomizáció során a mikrokvadrátokban megfigyelt fajcsere-értékeket újraosztottam a kategóriák között a mintaelemszámok megtartásával, összesen 999 alkalommal. Kiszámoltam az így kapott kategória-átlagok 95 %-os konfidencia-intervallumát és annak valószínűségét, hogy a megfigyelt átlagok a random populációból származnak. A megfigyelt átlagok konfidencia-intervallumokhoz viszonyított pozíciója a *C. epigeios* grádiense mentén megenged bizonyos trendekre való következtetést. A valószínűségeket pedig felhasználtam arra, hogy a *C. epigeios* jelenlétét leíró változó és a megjelenési ráta változása közötti összefüggés erősségére következtessek.

6. táblázat. A C. epigeios dominanciáját, illetve jelenlétét jellemző háttérváltozók kategorizálása. A mintaelemszám azt jelzi, hogy hány mikrokvadrát, azaz hány megtelepedési-ráta-megfigyelés esett az adott kategóriába. A megfigyelések, és ezáltal a mintaelemszám minden esetben 0,2 x 0,2 m^2-es mikrokvadrátokra értendők, míg a háttérváltozók értékeit, amelynek kategorizálását a táblázat mutatja, ahol lehetett két léptékben külön-külön kiszámoltam. A zárójelben szereplő kvadrátméretek ez utóbbira vonatkoznak.

	Kategóriák (szintek)					
C. epigeios dominancia/jelenlét	kontroll	leggyengébb	gyenge	közepes	erős	legerősebb
Borítás (% ; mindkét lépték)	0	0,1-13	14-27	28-41	42-55	56-70
Mintaelemszám (0,2 x 0,2 m^2)	125	260	195	84	24	5
Mintaelemszám (1 x 1 m^2)	150	250	50	75	200	150
Hajtásszám (0,2 x 0,2 m^2)	0	1-3	4-6	7-9	10-12	13-15
Mintaelemszám	75	106	82	83	79	43
Hajtásszám (1 x 1 m^2)	0	1-60	60-119	120-179	180-239	240-299
Mintaelemszám	125	225	50	25	100	175
Első megjelenés óta eltelt idő, röviden "kor" (év; 1 x 1 m^2)	0	1-4	5-9	10-14	15-19	20-22
Mintaelemszám	125	100	150	100	300	75
Avarborítás (%;1 x 1 m^2)	0	1-18	19-36	37-54	54-72	72-90
Mintaelemszám	100	100	125	75	175	75

III.2.3. Eredmények

A kétféle állományban megfigyelt eltűnés ráta mindössze egy évben különbözött szignifikánsan (12.a ábra), akkor is az ellenkező irányba, mint ami magyarázná a *Calamagrostis*os [C] típus fajszegénységét. Ugyanakkor a megjelenési ráta minden vizsgált évpárra szignifikánsan alacsonyabbnak bizonyult a *Calamagrostis*os [C] típus állományában (12.b ábra). Ez arra utal, hogy a két állomány dinamikája közötti különbségek a megjelenési rátabeli különbségeknek tudhatók be, ezért a további vizsgálatokban ezek magyarázatát kerestem.

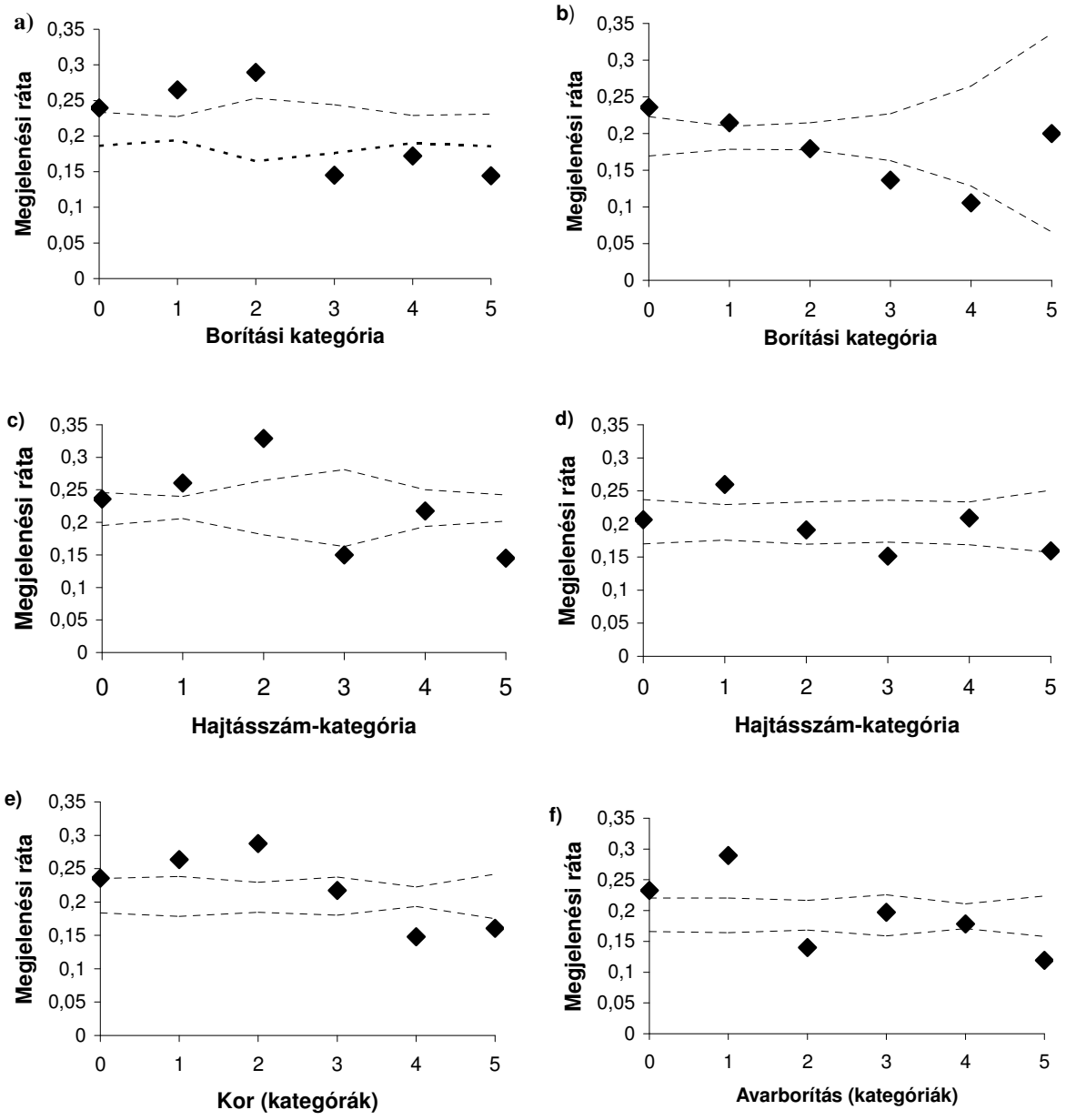


*12. ábra. A Festucás [F] és a Calamagrostisos [C] típus állományaiban megfigyelt fajcsere-jellemzőkben tapasztalt különbségek. a) Eltűnési ráta, b) Megjelenési ráta. A csillagok a szignifikancia-szinteket jelölik: * - p < 0,05, *** - p < 0,001, „ns" – nem szignifikáns.*

A megjelenési ráta hasonlóan változott a *C. epigeios* jelenlétének/dominanciájának növekedésével, akármelyik változóval is jellemeztem azt (13. ábra, 7. táblázat). Az érintetlen mintanégyzetekben a megjelenési ráta nem különbözött a random esetben várttól. Kismértékű *C. epigeios*-jelenlétnél (alacsony borítás, kevés hajtás, közeli megtelepedési időpont) a megtelepedési ráta nagyobb volt a random esetben vártnál, közepes és annál erősebb dominancia mellett viszont már szignifikánsan alacsonyabb volt. Ez a mintázat egy kezdeti növekedést követő gyors megtelepedési ráta-csökkenést jelez a háttérben. A mintázat alapján nagyjából azt is meg tudtam állapítani, hogy milyen küszöb felett tapasztalható a megjelenési ráta csökkenése: 30 %-os borítás alatt megnövekedett megjelenési ráta volt tapasztalható, míg 40 %-os borítás felett szignifikánsan alacsonyabb a random esetben vártnál. Ugyanez hajtásszámban a következőképp mutatkozott meg: 6 hajtás/mikrokvadrát és 120 hajtás/mintanégyzetig nagyobb a megjelenési ráta a vártnál, 10 hajtás/mikrokvadrát és 180 hajtás/mintanégyzet felett pedig kisebb. Magas megjelenési ráta volt tapasztalható azokban a mintanégyzetekben, ahol a *C. epigeios* 10 évnél nem régebben jelent meg és alacsony, ahol 15 évesnél idősebb volt az állomány. Az avarborítással való összefüggés mintázata kissé eltért az előzőektől: már a harmadik (gyenge) kategóriában is megfigyelhető volt a megjelenési ráta éles esése (13. ábra f).

A százalékos borítás és a hajtásszám esetén meg tudtam vizsgálni a háttérváltozó hatását különböző léptékekben, azaz a konkrét mikrokvadrátra (20 cm x 20 cm) és a befogadó mintanégyzetre (1 m x 1 m) vonatkoztatva is. A durvább léptékben becsült értékek sokkal jobban magyarázták a mikrokvadrátokban megfigyelhető megjelenési rátát, mint az azonos cellában vett értékek (13. ábra a-d.).

A kiugró megfigyelt átlagok a mintanégyzet léptékében mért százalékos borítás esetén voltak a legtávolabb a random átlagtól (7. táblázat), tehát ez az az aspektusa a *C. epigeios* jelenlétének, ami a legjobban magyarázza a megjelenési rátában megfigyelt eltéréseket. A három másik, mintanégyzetre vonatkoztatott háttérváltozó is szoros összefüggést mutatott a megjelenési rátával (márcsak azért is, mert ezek nem függetlenek az előzőtől), de ezek között már nehéz lenne további sorrendet felállítani.



13. ábra. Az átlagos megjelenési ráta és a C. epigeios jelenlétét jellemző magyarázó változók közötti összefüggések. C. epigeios jelenlétét jellemző magyarázó változókat kategóriákra osztottam (lásd 6. táblázat) és a megjelenési rátát kategóriánként átlagoltam. A magyarázó változók közül kettőt (százalékos borítás és hajtásszám) két léptékben is vizsgáltam: a mikrokvadrátok (közvetlen hatás) és az 1 m x 1 m –es mintanégyzetek léptékében (környező viszonyok hatása). A következő magyarázó változókat vizsgáltam: a) a C. epigeios százalékos borítása a mintanégyzetben, b) a C. epigeios százalékos borítása az adott mikrokvadrátban, c) a C. epigeios hajtásszáma a mintanégyzetben, d) C. epigeios hajtásszáma az adott mikrokvadrátban, e) a C. epigeios első megjelenése óta eltelt idő (kor) mintanégyzetre vonatkoztatva, f) a C. epigeios avarjának százalékos borítása a mintanégyzetben.

7. táblázat. A random és a megfigyelt megjelenési ráták közötti eltérés szignifikanciája kategóriánként.

	Kategóriák (jelenlét mértéke)					
C. epigeios dominancia/jelenlét	kontroll	leggyengébb	gyenge	közepes	erős	legerősebb
Borítás (20 x 20 cm^2)	0,008	0,016	0,078	0,003	0,009	0,44
Borítás (1 x 1 m^2)	0,017	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
Hajtásszám (20 x 20 cm^2)	0,436	0,002	0,301	0,003	0,348	0,061
Hajtásszám (1 x 1 m^2)	0,177	0,001	0,001	0,022	0,41	0,001
Avarborítás (1 x 1 m^2)	0,011	0,001	0,001	0,479	0,143	0,001
Első megjelenés óta eltelt idő (1 x 1 m^2)	0,043	0,003	0,001	0,324	0,001	0,007

III.3.4. Értékelés

A korábbi rendszeres emberi kezelés elhagyását követően gyakran figyelhető meg fajszám-csökkenés, amelyet leginkább a kezelés által korábban visszaszorított klonális füvek előretörésének lehet tulajdonítani (Ryser és mtsai. 1995, Rebele 1996, Sedláková és Fiala 2001, Fiala és mtsai. 2003). Élőhely-helyreállítási (restaurációs) kísérletekben is azt tapasztalták, hogy a kezeletlen mintanégyzetek fajszáma alacsonyabb, mint ahol hajtás-eltávolítás történt (kaszálás, legeltetés), mind általában véve (Stampfli és Zeiter 1999, Klimeš és mtsai. 2000, Huhta és mtsai. 2001), mind pedig a *C. epigeios* visszaszorítása kapcsán (ten Harkel és van der Meulen 1995, Rebele és Lehmann 2002). Amikor ilyen esetekben a klonális füvek hatásáról szó esik, általában feltételezik, hogy a fajvesztés alapvetően determinisztikus folyamat, ami folyamatos finom léptékű fajvesztési lépésekből áll. Ugyanakkor ismeretes, hogy még a látszólag változatlan, „beállt" gyepekben is élénk - mikroélőhelyeken való megtelepedések és eltűnések sorából álló - belső dinamika valósul meg (Herben és mtsai. 1993 és 1997, van der Maarel és Sykes 1993, Morgan 1998, Palmer és Rusch 2001, Otsus és Zobel 2002, Texeira és Altesor 2009). A fajvesztés hátterében valójában ebben a belső dinamikában beállt változás keresendő, ami többféleképpen is megvalósulhat. Az utóbbi időben megindult a fajcseremintázat és a vegetációs változások összefüggéseinek feltárása is (Chytry és mtsai. 2001, Heidinga és Wilson 2002, Virágh és Bartha 2003). Az első eredmények szerint mind a szukcessziós állapot, mind a lokális dominancia-viszonyok változása hat a lokális fajcsere mértékére. A fajcsere és a durvább léptékű vegetációs folyamatok összefüggéseit keresi a doktori dolgozatnak ez a része is azáltal, hogy az állomány-léptékű fajvesztés fajcsere-folyamatokban rejlő okait kutatja. A durva léptékű trendek finomléptékű megvalósulása az lenne, ha a fajvesztést okozó változás (jelen esetben a *C. epigeios* betelepülése) az eltűnési rátát növelné. Eredményeim szerint azonban az eltűnési ráta nem különbözik a kétféle állomány között, hanem a megjelenési ráta alacsonyabb az érintett mintanégyzetekben. A finomléptékben megfigyelhető eltűnési események (lokális kihalások) eszerint a természetes belső dinamika részei és a fajvesztést valójában a csökkent mértékű visszatelepülés, illetve a rügyekből való újrahajtás akadályozottsága okozza. Ez ráirányítja a figyelmet arra, hogy milyen fontos az agresszív klonális, akár özöngyom fajok terjedésének áldozatává váló gyepek dinamikus rendszerként való kezelése a természetvédelmi beavatkozások szemszögéből is. Sokkal hatékonyabb lehet a belső dinamika követése, mint egyes fajok vagy a fajszám változásának regisztrálása, netán megakadályozása. Továbbmenve, a

finomléptékű fajcseremintázat változása, ahogy a mi esetünkben is történt, előrejelezheti az állományléptékű fajvesztést.

A megjelenési ráta ugyanakkor nem egyenletesen változott a *C. epigeios* jelenlétét leíró változók gradiense mentén, hanem a faj kismértékű jelenléte esetén növekedett és csak a faj legalábbis ko-dominánssá válásával követte ezt a csökkenés, függetlenül attól, hogy milyen mérőszámmal jellemeztük a faj jelenlétét. Különösen érdekes aspektusa a jelen dolgozat eredményeinek, hogy ez a kezdeti megjelenési ráta-növekedés lehet az a jel, ami a tapasztalt globális hatást jóval megelőzve előrevetíti a klonális faj betelepedésének negatív következményét. A jelenség hátterében valószínűleg az áll, hogy a *C. epigeios* eleinte nem akadályozza a természetes belső dinamikát, ugyanakkor elősegíti azon - bár kisszámú - állományaira jellemző kísérőfaj megjelenését, amely együtt terjed vele. Ezek közül a tardi mintaterületről a *Thesium linophyllon*t és *Viola hirtá*t említem példaként. A természetes dinamikára gyakorolt negatív hatás aztán kb. 40%-os borítás felett már elég erős ahhoz, hogy a megjelenési ráta csökkenését előidézze. Ez a közel 50%-os borítási küszöb, amely felett a betelepülő faj már negatívan hat a befogadó társulásra meglehetősen általánosnak tűnik (Isermann és mtsai. 2007 és az ott említett hivatkozások).

Nem ritka, hogy vegetációs egységek válasza egy grádiens mentén nem lineáris (több példa található erre ezen dolgozat többi részében, de mások munkáiban is: pl. Lepš 1987, Fuhlendorf és Smeins 1998, Gassmann és mtsai. 2000, Sintes és mtsai. 2005), ahogy a jelen vizsgálatban sem lineárisan változott a megjelenési ráta a *C. epigeios* gradiense mentén. Fajcserék kapcsán ilyen mintázatról még nem számoltak be, de más jellemzőkre nézve tapasztaltak nemlineáris választ emberi kezelések felhagyása után. A felhagyott gyepek fajszámában, illetve diverzitásában megfigyelhető egy kezdeti felfutás (Stránská 2004), majd a felfutást később követő drasztikus csökkenés (Pietsch 1998, Huhta és Rautio 1998), ami egybecseng az általunk megfigyelt fajcseremintázat változásával. Hasonló eredményre jutottak Isermann és mtsai. (2007) egy cserje spontán terjedésének hatását vizsgálva.

A több térléptéket átfogó vizsgálatokból tudjuk, hogy a fajgazdagság függése ugyanazon háttérváltozóktól változhat a térlépték megválasztásától függően (Huston 1999 és az ott idézett irodalmak, Spiegelberger és mtsai. 2006). A jelen vizsgálatban is számottevő léptékhatás mutatkozott a háttérváltozók magyarázó erejét tekintve. Sokkal erősebb összefüggést tapasztaltam, ha a háttérváltozót a vizsgált mikrokvadrát tágabb környezetére vonatkoztattam, mint ha az adott 20 cm x 20 cm-re szűkítve értelmeztem. Eszerint sokkal inkább a tágabb szomszédságban tapasztalható dominancia-viszonyok

hatnak a fajcserére, mint a mikrokörnyezet. Dufour és mtsai. (2006) a fenti eredményekhez hasonlóan a durva-léptékű környezeti változatossággal tudták a fajgazdagság mintázatát magyarázni. Feagin és mtsai. (2005) pedig azt tapasztalták, hogy növények abiotikus környezetre adott lokális válaszát is a globális közösségi jellemzők adta kényszerek határolták be.

Az eredmények alapján a *C. epigeios* borítása és így feltehetően az árnyékolás befolyásolja leginkább a fajcseréket. Ez megerősíti a korábbi tapasztalatokat: egyrészt Sedlaková és Fiala (2001) korábbi, kaszálórétekre kapott eredményeit, miszerint a *C. epigeios*-dominálta növényzetben megfigyelt fajvesztés legfőbb oka a fényhiány; másrészt Rebele (2000) kísérletes tapasztalatait, miszerint a fényért való aszimmetrikus kompetíció és nem a talajbeli forrásokért való verseny vezet más fajok kizáródásához a *C. epigeios*-al szemben. Más nagytermetű évelő füvek (*Arrhenatherum elatius* és *Dactylis glomerata*) esetén is megfigyelték, hogy ha a fény a korlátozó forrás, akkor a más gyepi fajokkal való versengés aszimmetrikussá válik elősegítve a nagytermetű füvek dominanciáját és csökkentve a fajgazdagságot (Vojtech és mtsai. 2007).

Mindezek ellenére első olvasatra meglepő lehet, hogy az avarborítás szerepe kisebbnek bizonyult az élő hajtásokénál, hiszen számos vizsgálat rámutatott az avar-felhalmozódásnak a növényegyedek megtelepedésére gyakorolt jelentős, ha nem is mindig negatív hatására (Carson és Peterson 1990, Facelli és Pickett 1991, Ghorbani és mtsai. 2006). Nem szabad megfeledkeznünk ugyanakkor arról, hogy az avar-felhalmozódás hatása függ attól, hogy milyen növény avarjáról van szó (Facelli és Pickett 1991, Eckstein és Donath 2005, Hölzel 2005, Donath és mtsai. 2006). Így aztán az avar-felhalmozódás különféle hatásai kiolthatják egymást. A jelen munka adatait szolgáltató gyepet ráadásul főként klonális fajok építik fel, így a megjelenési események főként klonális terjedésnek, illetve rügyről való kihajtásnak tudhatók be. Ezen „megjelenési” formákra pedig vélhetően kisebb az avar hatása, mint a magról való betelepülésre. Az avar gyenge magyarázó erejét okozhatja a faj avar-felhalmozódási mintázata is. Az avarborítás egy rövid, közel avarmentes időszak után szinte ugrásszerűen közel teljessé válik, emiatt az avarborításbeli változatosság is kicsi, ami természetesen nem magyarázhatja a megjelenési rátában tapasztalt változatosságot.

III.4. A VEGETÁCIÓS FOLTOK DINAMIKÁJÁNAK REKONSTRUKCIÓJA MARKOV LÁNC MONTE CARLO SZIMULÁCIÓVAL

III.4.1. A kutatás specifikus kérdései

Ezen a ponton egy, a foltmozaikszintű vegetációdinamika rekonstrukciójára képes új módszer kifejlesztése volt a cél, amely képes néhány pillanatfelvétel alapján is megbecsülni a dinamika egyes paramétereit és rekonstruálni a hiányzó időbeli állomásokat. A módszer fejlesztéséhez a motivációt az 1. esettanulmány adta, ahol a 3 vegetációtérkép alapján próbáltam a lezajlott dinamikára következtetni. A 3 vegetációtérkép 3 pillanatfelvételnek tekinthető az 1983 és 2002 közötti vegetációdinamikáról, amelyek alapján a szimulációval akartuk rekonstruálni a köztes állapotokat.

A Miklós Istvánnal közösen végzett fejlesztésben célunk volt az is, hogy felülkerekedjünk a vegetációdinamikát közelítő eddigi modellek néhány kényszerítő elemén. Egyrészt a Markov modellek adta kényszeren, hogy egyenlő időközönként, a térbeliség figyelembe vétele nélkül modellezzük a történéseket (Baker 1989, Scanlan és Archer 1991, Callaway és Davis 1993), másrészt a sejtautomaták azon feltételén, hogy a vegetációtípusok közötti átmenetek valószínűségét és különösen a szomszédságra nézve feltételes valószínűségét előre meg kell adni (Balzter és mtsai. 1998). Így tehát olyan módszert kívántunk alkotni, amely

- térben explicit
- a lehető legkevesebb olyan kezdeti feltételt tartalmazza, amely előre meghatározná a dinamika globális jellegét
- lehetővé teszi, hogy a megfigyelések között egyenlőtlen időközök legyenek
- a feltételes valószínűségek előzetes megállapítását nem igényli, hanem egyenesen megadja azokat számunkra.

III.4.2. A szimulációs módszer

III.4.2.1. A modell

A modell feltevései a növényi populáció-, illetve táji dinamika modellezésére használt sejtautomatákéhoz hasonlóak (pl. Barkham és Hance 1982). A modell biológiai alapja a következő: tegyük fel, hogy a raszterként ábrázolt vegetációtérkép egy-egy 2 méteres oldalú celláját egy új vegetációtípus kétféleképpen foglalhatja el: vagy a szomszéd cellából, vagy egy közös fajkészletből, térbeli kényszerek nélkül. Az előbbi során a vegetatív terjedést, az utóbbi során a magról való terjedést szimuláljuk. A jelen esetanulmányban elég 1 cellányi vegetatív lépést engedni, hiszen 2 méternél aligha terjed többet a mintaterületen jelen lévő vegetációtípusok bármelyike egy év alatt. A kétféle terjedést kétféle átmeneti mátrix írja le. A térbeli kényszerek nélküli átmenetek valószínűségét minden esetben figyelembe vesszük a számítás során. A szomszédságból való beterjedést viszont vagy pusztán a szomszédságból való terjedési képességet leíró mátrixban szereplő súlyok függvénye (ha legalább 4 különböző vegetációtípus van jelen a szomszédban), vagy az adott típus szomszédságban vett gyakoriságával tovább súlyozódik. Az előbbi esetben az összes, a 8-as szomszédságban jelen levő típusnak megadjuk az esélyt a beterjedésre, az utóbbi esetben feltételezzük, hogy csak a két leggyakoribb típusnak van esélye a szomszédságból beterjedni, ezért az ő súlyaikat megduplázzuk és a többieket kizárjuk az átmenetből. Annak, hogy nem közvetlen a szomszédságban megfigyelt gyakoriság alapján számoljuk az átmenetek súlyait két oka van. (1) Egy elővizsgálat során másfél hónapos tiszta gépidővel sem sikerült konvergenciát elérni, azaz technikai korlátok mutatkoztak. Kiszámítható, hogy ha a súlyozatlan változatot alkalmaznánk a futási idő 700-szor hosszabb lenne, mint az alábbi megoldással. (2) A terjedés fent leírt súlyozási módja ökológiailag sem megalapozatlan. A vegetációdinamika alapvető jellemzője a térbeli autokorreláltság. Egy-egy folt, ha 2 m-es távra is, de nem egyes cellánként terjed, hanem általában aggregált mintázatot mutatva. Hasonló okból Weaver és Perera (2005) is javasolta, hogy a térbeli Markov Láncokat alkalmazó szimulációkba térbeli autokorrelációt építsünk be és példákkal alá is támasztotta ennek előnyeit. A szomszédságban gyakori típusokra való súlyozás pont ezt a célt szolgálja.

A modell alapja matematikai szempontból egy diszkrét idejű Markov modell, amelyben egy átmenet egy évet jelent. Két átmeneti mátrix-szal dolgozunk. A

szomszédsági szabályokat leíró mátrix $V = \{v_{i,j}\}$, ahol $v_{i,j}$ megadja a g_i vegetációtípus szomszédba való terjedési képességét, feltéve, hogy a szomszédban g_j vegetációtípus található. Minél nagyobb $v_{i,j}$ értéke, annál nagyobb a valószínűsége, hogy g_i fogja felváltani g_j-t. A térbeli kényszerek nélküli terjedést leíró mátrix $A = \{a_{i,j}\}$, ahol $a_{i,j}$ megadja annak a valószínűségét, hogy g_i elfoglalja g_j vegetációtípus helyét pusztán a terület magkészletéből kiindulva, térbeli kényszerek nélkül. Az állapotteret az összes lehetséges, a kutatási területnek megfelelő négyzethálón (griden) értelmezett vegetációtípus-mintázat adja. Egy adott mintázatot nevezünk térképnek: M_t a t év vegetációtérképét jelöli. Markov láncunk első rendű, tehát a t évben vett vegetációtérkép, M_t, csak a megelőző évi, M_{t-1} térképtől függ, és nem hat rá korábbi évek vegetáció-mintázata. Az M_{t+1} térkép egy adott cellájának (amit az i,j koordináta ad meg) állapota, $m_{i,j,t+1}$, kizárólag a megelőző állapoton, $m_{i,j,t}$-n, valamint a legközelebbi 8 szomszédján múlik. Annak a valószínűsége, hogy az állapot épp g_k vegetációtípusban testesül meg a g_n típust váltva $P(m_{i,j,t+1} = g_k | m_{i,j,t} = g_n)$ egy olyan valószínűségi eloszlást követ, amely arányos a w_k súllyal, amit a következő módon számol a modell. A lehetséges konfigurációkat két részre osztja: ha $m_{i,j,t}$-nek több mint 4 különböző szomszédja van (1-től n-ig), minden k-ra $w_k = v_{n,k}$. Egyébként, a két leggyakoribb vegetációtípusra, amit jelöljön g_{k_1} és g_{k_2}, legyen $w_{k_1} = 2v_{n,k_1}$ és $w_{k_2} = 2v_{n,k_2}$. Annál a vegetációtípusnál, amely éppen a központi cellában jelen van, w–t megnöveljük az önhelyettesítés valószínűségével a szomszédsági átmeneti mártixból, és minden w_n–t megnövelünk szomszédságtól függetlenül $a_{n,k}$–val, azaz a térbeli kényszerek nélküli terjedés valószínűségével is.

A szimulált térképsorozatok jóságát annak alapján értékeljük, hogy a rögzített térképek mellett, mekkora az esélye, hogy ilyen sorozatok voltak a háttérben. Ez az esély a likelihood, amely bár első látásra hasonló fogalom a valószínűséghez, nem azonos vele. A valószínűség ahhoz rendelhető, hogy ismert paraméterek mellett mekkora az esélye egy bizonyos kimenetnek. A mi esetünkben a kimenet ismert és a mögöttes paraméter-konstelláció esélyességéről szeretnénk mondani valamit. Formalizálva a likelihood definíciója: $P(D|\theta)$, ahol a D a fixált bemeneti adatok összessége, θ a paraméterek halmaza, ami változhat. Szemben a valószínűség definíciójával, amely $P(\theta|D)$, ahol θ fixált, míg D, a kimenet változhat. A valószínűség és a likelihood közötti átalakítás az alább résztelezett Bayes-tétel segítségével valósítható meg.

Egy adott, az 1983-2002 időszakot lefedő térképsorozat likelihood-ja az átmeneti

valószínűségek szorzata az összes térkép összes cellájára vonatkoztatva, tehát a V és A mátrixban szereplő paraméterektől függ: $\theta = \{V, A\}$. Nincs előzetes információnk arról, hogy mik ezek a paraméterek, sőt ezek kiderítése a modell futtatásának egyik célja. Így a paraméterek kezdeti értékeit az egyenletes eloszlásból választjuk, mindkét mátrixbeli értékek 0 és 1 közötti egyenletes eloszlásúak.

III.4.2.2. A Bayes MCMC

III.4.2.2.1. Elméleti háttér

A modell a Bayes Markov Lánc Monte Carlo (MCMC) módszerrel készült, amelyben a megbecslendő paramétereket és a köztes lépéseknek megfelelő szintén szimulálandó adatokat minden lépésben kissé megváltoztatjuk úgy, hogy végül a szimulált értékek a lehető legjobban illeszkedjenek a bemeneti adatokhoz. A kis módosítások felajánlásának lépése a „proposal”.

$P(M \mid M_{t_0}, \theta)$ jelöli azt a valószínűséget, hogy éppen az $\{M_{t_1}, M_{t_2}, ... M_{t_k}\}$ térképeket kapjuk a $t_1, t_2, ... t_k$ évekre θ paraméter-halmaz mellett és úgy, hogy a bemeneti térkép M_{t_0} a t_0 évben. A Bayes tétel által megadott paraméterekkel rendelkező poszterior eloszlásból akarunk mintavételezni:

$$P(\theta \mid M, M_{t_0}) = \frac{P(M \mid M_{t_0}, \theta) P(\theta)}{\int_{q'} P(M \mid M_{t_0}, \theta') P(\theta') d\theta'}$$

Mivel a poszterior eloszlásból való közvetlen mintavételezés matematikailag nem oldható meg, becslést kell alkalmazni. Jelöljük M* -al a t_0 és t_k közötti egyes évek térképeit beleértve a szélső éveket is, és legyen a megbecslendő térképek összessége (általánosabban: rejtett adat) $M^+ = M^*/M$. A megbecslendő adatok és a paraméterek együttes eloszlását a Bayes tétel adja meg:

$$P(\theta, M^+ \mid M_{t_0}, M) = \frac{P(M \mid M_{t_0}, \theta) P(\theta)}{\int_{q'} P(M \mid M_{t_0}, \theta') P(\theta') d\theta'}$$

A térkép-sorozat, *M*, likelihood-jának számítása egyszerű, ugyanakkor a „partition” függvényt (a Bayes tétel nevezőjét) nehéz kiszámolni. Emiatt a paraméterek és a rejtett adatok közös eloszlása analitikus számításához hiányzik egy ismeretlen normalizációs konstans. A Bayes MCMC szimuláció az analitikus számítás alternatívája.

III.4.2.2.2. A proposal (felajánlás)

A proposal az a része a modellnek, amelyben kis mértékben szekvenciálisan megváltoztatjuk az eredetileg egyenletes eloszlásból vett paraméterek, illetve rejtett adatok értékeit. Az így előállt kombinációt felajánljuk elfogadásra, azaz kiszámoljuk, hogy jobban illeszkednének-e az új értékek a bemeneti adatokra, ha a paramétereket és a rejtett adatokat módosítanánk a felajánlásnak megfelelően, majd bizonyos kritériumok alapján elfogadjuk, vagy elvetjük a felajánlást. Ha elfogadjuk, akkor a következő felajánlás már ezeken az értékeken fog kissé módosítani. A jelen munkában random proposalt (Green 1995, Lunter és mtsai. 2005) alkalmaztunk, és azt, hogy mely felajánlást fogadjuk el a Metropolis-Hastings algoritmus (Metropolis és mtsai. 1953, Hastings 1970) segítségével döntöttük el. A döntés tehát két lépésben történik:

i. Felajánlás

A paraméterek és a rejtett adatok becsléséhez külön-külön készült felajánlás (proposal). Az előbbi esetben egy új *θ’* paraméter halmaz-t választunk a proposal eloszlásból. Ennek során minden paraméter értéket szisztematikusan megváltoztatunk úgy, hogy az új értéket a proposal eloszlásból vesszük, amely az aktuális paraméterérték meghatározott környezetén értelmezett egyenletes eloszlás:

$$U[\max\{x_{\min}, x - Dx\}, \min\{x_{\max}, x + Dx\}],$$

ahol x_{min} és x_{max} az aktuális paraméter lehetséges szélsőértékei, x az aktuális értéke, *D*x az a környezet, amiből választunk, *U*[*a*,*b*] az egyenletes eloszlást jelöli az [*a*,*b*] intervallumon. A jelen szimulációban a *Dx* 0,01-re volt beállítva.

A rejtett adatok változtatásához kivágunk egy *w* négyszögletes random ablakot, amely minden évre tartalmazza a megfelelő térképrészletet. Az ablak két párhuzamos

oldalának hossza 1 és 40 cella-hossz közötti egyenletes eloszlású. Az ablak random számú egymást követő évet tartalmaz (tehát a mélysége is változó). Az egymást követő évek száma valamint az, hogy honnan indul az intervallum, szintén egyenletes eloszlású a vizsgált időtartam hosszának megfelelő intervallumon. Ebben az ablakban változtatjuk meg a rejtett adatokat. Az ablak összes cellájára kiszámoljuk annak az *a priori* valószínűségét, hogy bármely más vegetációtípus, mint ami éppen jelen van elfoglalja a cellát. Ezek a valószínűségek, mint súlyok jelennek meg. A felajánlott vegetációtérképet egy olyan valószínűségi eloszlásból vesszük, amely arányos a súlyok értékével.

ii. (elfogadás / acceptance)

Az elfogadási hányados a paraméterekre a következőképpen számolható:

$$\min\left\{1, \frac{P(\theta', M^{+} \mid M_{t_0}, M)T(\theta \mid \theta')}{P(\theta, M^{+} \mid M_{t_0}, M)T(\theta' \mid \theta)}\right\}$$

A rejtett adatokra:

$$\min\left\{1, \frac{P(\theta, M^{+}_{new} \mid M_{t_0}, M)P(M^{+} \mid M^{+}_{new}, w')P(w')}{P(\theta, M^{+} \mid M_{t_0}, M)P(M^{+}_{new} \mid M^{+}, w)P(w)}\right\}.$$

A képletben *w*' a megváltoztatott adatokat tartalmazó ablak, amely az M^{+}_{new} megbecslendő térkép (rejtett adat) részlete, M^{+} a korábbi (felajánlás előtti) állapot.

III.4.2.2.3. A szimulációk és elemzésük

A fent leírt modellben a bemeneti adat a dolgozat alapját adó 3 vegetációtérkép volt. Két szimulációt végeztünk. Az egyikhez mindhárom térképet felhasználtuk, a másikhoz csak az első és az utolsó térképet. Az utóbbi segítségével azt tudtuk felmérni, hogy mennyire jól becsli a módszer a hiányzó adatokat, ami a mi esetünkben a köztes időpontokban megfigyelt vegetációtérképek összessége.

A konvergenciát a Markov lánc loglikelihoodjának változása segítségével követtük

nyomon. A szimuláció első 10000 lépését (burn-in) nem vettük figyelembe az eredmények értékelésénél. A futás további tartama alatt 300 elemű mintát vettünk mind a szimulált térképsorozatból, mind az átmeneti mátrixokból. Az utóbbinál egy mintaelem a mindkét átmeneti mátrixban szereplő összes megbecslendő paraméteret tartalmazza. Egy-egy mintaelemet 1000 lépés választott el egymástól. A minta egésze valójában a térképsorozat eloszlásának, valamint a két paraméter-mátrix eloszlásának felel meg.

Mivel az egész eloszlás értékelése a nagyfokú komplexitás miatt nehéz, a szimulációkból származó mintán további elemzéseket végeztünk: (1) kiszámoltuk az átmeneti mátrixok marginálisait, átlagoltuk azokat a szimulációból származó mintán, majd ebből következtettünk az egyes terjedési mechanizmusok szerepére vegetációtípusonként. (2) meghatároztuk, hogy az egyes köztes években mekkora területet foglalt el átlagosan egy-egy vegetációtípus. Az átlagolásra amiatt volt szükség, mert a becsült térképek egy egész eloszlása állt rendelkezésre minden egyes köztes évre. Végül készítettünk minden évre egy-egy olyan, összesítő jellegű térképet, amelyen egy-egy cellát azzal arányosan színeztünk ki többféle színűre, hogy mely vegetációtípusok és milyen arányban voltak jelen az adott cellában az adott évre kapott térkép-eloszlásban.

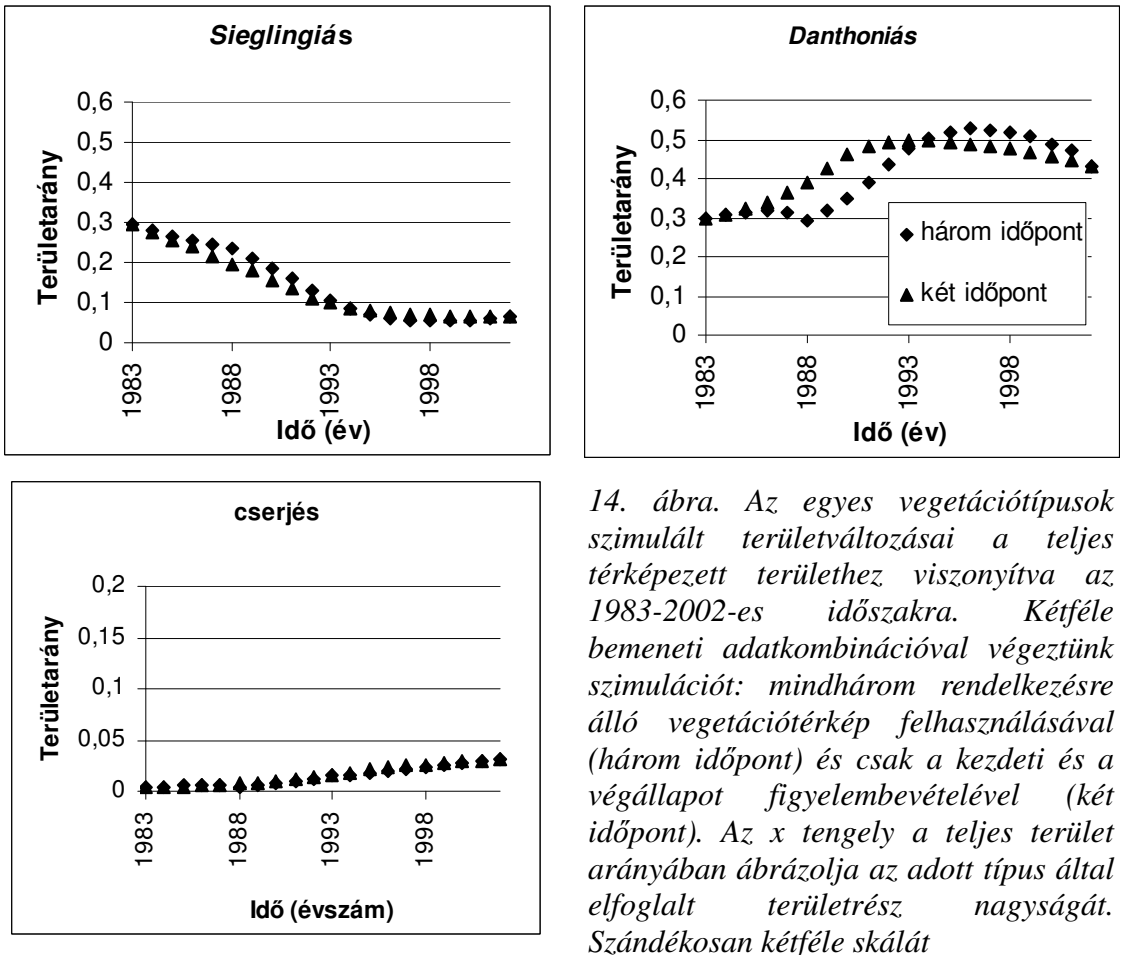
III.4.3. Eredmények

III.4.3.1. A vegetációtudomány számára új módszer

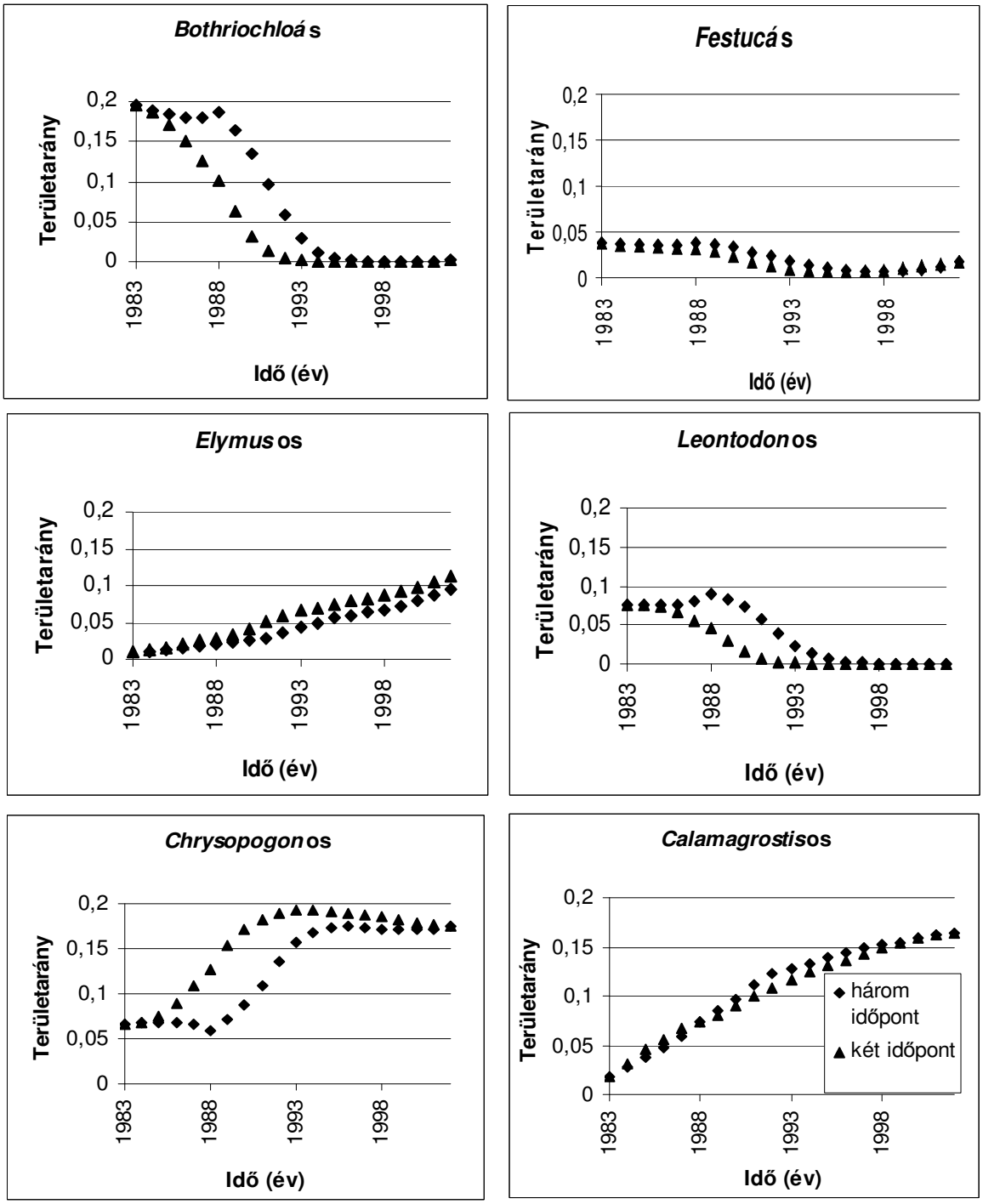
A módszer képes volt változatos és reális terjedési, illetve visszahúzódási dinamikát becsülni az egyes vegetációtípusokra úgy, hogy a becslések szorosan illeszkedtek a változatlanul tartott terepi térképekhez (14. ábra). Figyelemre méltóan változatos területváltozási görbék alakultak ki: telítődés, folyamatos területveszteség ill. nyereség, harang és U alakú görbék. A két eltérő szimuláció alapvetően azonos becslést adott az egyes vegetációtípusok terjedési mintázatára (14. ábra) és a két szimulációban kapott becsült térképek meglepően hasonlóak voltak (B függelék), még a foltok alakja is megfelel egymásnak a kétféle szimuláció térképein. Egyes esetekben (különösen a *Calamagrostis*os típus [C] esetén) a két térképen alapuló szimulációból becsült területváltozások jól követték a három térkép alapján becsülteket, más vegetációtípusoknál is inkább csak a változások időpontja és nem a görbe alakja különbözött (14. ábra). Igaz, volt két vegetációtípus, a *Leontodon*os [L] és a *Bothriochloá*s [B], amelyek 1983 és 1988 között

még terjedtek valamelyest, ám ezt követően drasztikusan megfogyatkozott a területük – az előbbi teljesen el is tűnt. Ezeknél a két térképen alapuló szimuláció meredek csökkenéssel egészítette ki a meglévő adatokat már az 1988 előtti időszakra is és hiányzott a szimulált dinamikából az időközbeni felfutás (14. ábra).

A becsült térképek azonban nem csak a területváltozások tükrében értékelhetők, hanem segítségükkel behatárolhatók azok a részek, amelyeket különösen vagy kevésbé érintettek a változások. A megfigyelések közötti egyes évek zavaros, „mákos" régiói és azok sorsa arra utal, hogy ott a területet a betelepülő vegetációtípus, illetve annak fajai a közös fajkészletből való megtelepedéssel, majd azt követő oldalirányú kiterjedéssel hódították meg. Másutt, más vegetációtípusnál ugyanakkor jól követhető a kifejezetten oldalirányú terjedés (B függelék). A módszer arra is alkalmas, hogy a változások forró pontjait behatároljuk.



14. ábra. Az egyes vegetációtípusok szimulált területváltozásai a teljes térképezett területhez viszonyítva az 1983-2002-es időszakra. Kétféle bemeneti adatkombinációval végeztünk szimulációt: mindhárom rendelkezésre álló vegetációtérkép felhasználásával (három időpont) és csak a kezdeti és a végállapot figyelembevételével (két időpont). Az x tengely a teljes terület arányában ábrázolja az adott típus által elfoglalt területrész nagyságát. Szándékosan kétféle skálát alkalmaztam az ábrán (0,6 és 0,2-ig terjedően), hogy a ritka és gyakori típusok területváltozásai egyaránt láthatóak legyenek. *Folytatás a következő oldalon.*



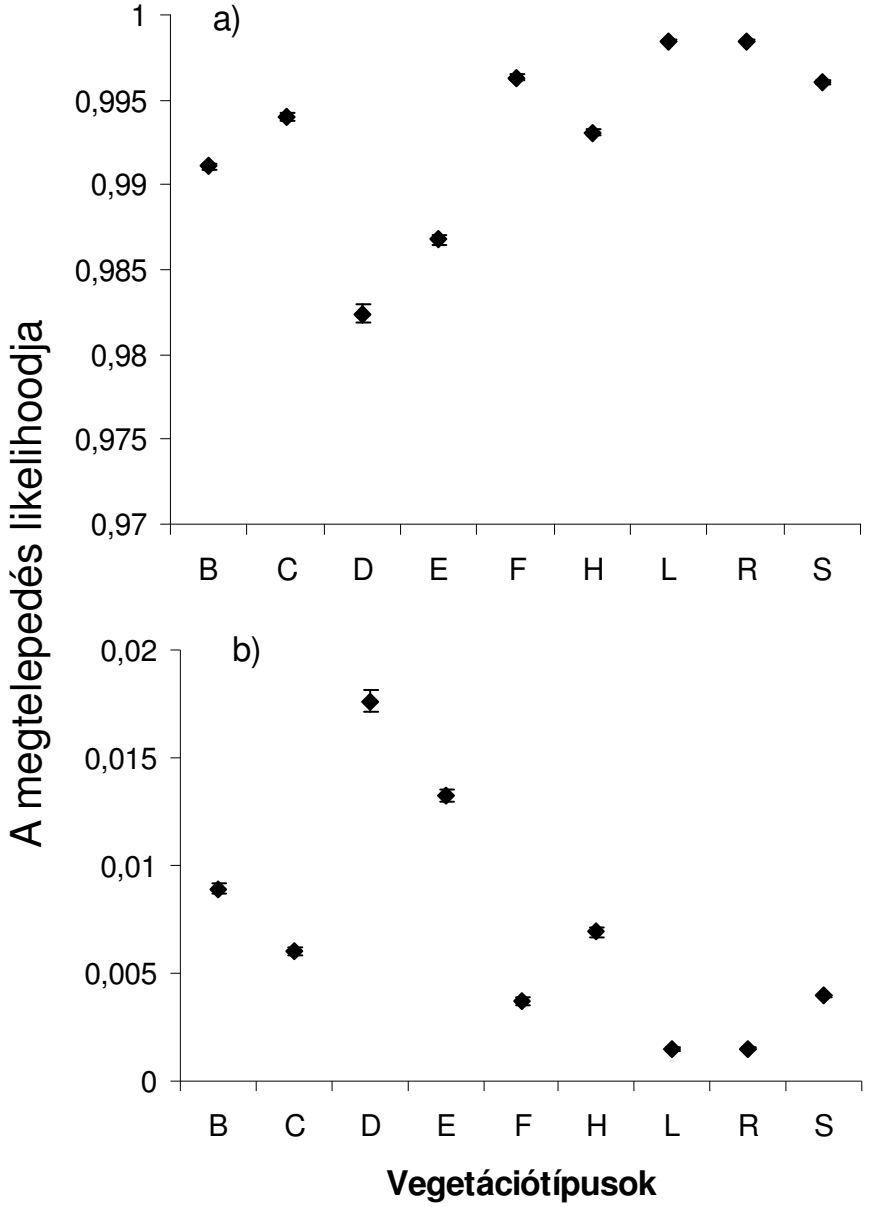
14. ábra – folytatás.

III.4.3.2. A szimuláció eredményei a mintaterületre nézve

A szomszédságból való betelepedés valószínűsége (az ennek megfelelő mátrixban szereplő értékek) jóval nagyobb lett, mint a közös fajkészletből való betelepedésé, bármely vegetációtípust vizsgáljuk is (15. ábra). Ugyanakkor jelentős különbség volt abban, hogy a kétféle betelepedési paraméter aránya hogyan alakult egy-egy típusnál. A nagy területet vesztett típusoknál (*Bothriochloá*s, *Leontodon*os, *Sieglingiá*s, *Festucá*s) kapott arányok valószínűleg kevésbé megbízható információt hordoznak a típus valós terjedési mechanizmusáról, mivel ezek a típusok alig-alig jelentek meg újonnan bárhol is. Ugyanakkor a kétféle átmeneti paraméter között a terjedő típusokon belül mutatkozó különbségek már mentesek ettől a hatástól. Ezek közül a fajkészletből való megtelepedés a *Danthoniá*s [D] és az *Elymus*os [E] típus számára volt a legfontosabb, míg legkevésbé a *Calamagrostis*os [C] és a cserjés [R] típus terjedésében játszott szerepet.

A szimuláció egyenletes terjedést rekonstruált a *Calamagrostis*os [C], az *Elymus*os [E] és a cserjés [R] típus esetén (14. ábra). A *Chrysopogon*os [H] típus a szimulációban 1988 után gyors terjedést mutatott, amit stagnáló periódus követett. A később (teljesen ill. közel) kipusztult *Leontodon*os [L] és *Bothriochloás* [B] típusoknál az interpoláció eredménye folyamatos területcsökkenés volt, az előbbinél számottevő lag periódust követően. Mindkét szimulációban a vizsgált periódus vége előtt mutatkozott a *Danthoniá*s [D] típus területi csúcsa és ezek szerint a 2002-es pillanatfelvétel már a lassú csökkenés fázisában készült. Ezzel ellentétes képet mutat a *Festucá*s [F] típusra a modell, amelynek legkisebb kiterjedését 2002 előttre teszi (14. ábra). Így, amit 2002-ben az 1988-as állapothoz képest csökkenésnek észleltünk, az valójában már egy terjedő tendencia része lehet.

A térképsorozat tanulmányozása rámutat, hogy a *Calamagrostis*os [C] típus vegetatív úton a közvetlen környezetébe terjed, míg a cserjés [R], a *Chrysopogon*os [H] és az *Elymus*os [E] típust inkább „forró pontokban” való random megtelepedés majd onnan kiindulva gyors oldalirányú terjedés jellemzi. A térképeken az is jól látszik, hogy az utóbbi vegetációtípusok legvalószínűbb megtelepedési pontja nem adható meg pontosan, sokkal inkább egy-egy tágabb megtelepedési terület határolható körül (B függelék).



15. ábra. A kétféle terjedés átlagos becsült súlyai vegetációtípusonként a három vegetációtérkép felhasználásával készült szimuláció alapján. A pontok körül ábrázoltuk az átlag szórását is, de ez a legtöbb esetben olyan kicsi, hogy nem látszik az ábrán. a) szomszédságból való betelepülés, b) közös fajkészletből való betelepülés súlyai. A vegetációtípusok betűjelei a következők: F: Festucás, D: Danthoniás, S: Sieglingiás, H: Chrysopogonos, E: Elymusos, B: Bothriochloás, C: Calamagrostisos, R: cserjés, L: Leontodonos.

III.4.4.Értékelés

III.4.4.1. Módszertani szempontból

A bemutatott módszernek több határozott előnyét is láthatjuk a szimuláció eredményei alapján. (1) Adatigénye mérsékelt: bármely számú (kettő v. több) vegetációtérkép alapján képes a dinamikát rekonstruálni, akkor is, ha a megfigyelések között szabálytalan időközök teltek el. Ez komoly haladás a hagyományos Markov láncokhoz képest, ahol (a) vagy csak két térkép alapján tudtak a kutatók dolgozni (Horváth és Csontos 1992, Callaway és Davis 1993, Kadmon és Harari-Kremer 1999) (b) vagy a térképek között egyenlő időszakok kellett elteljenek, legalábbis az időszakok hosszának egy egész számú legkisebb közös többszörösét kellett venni, ahhoz hogy a teljes vizsgálati időtartamra kapjanak átmeneti mátrixot. Még az utóbbi megoldásnál is probléma volt a dinamika rekonstrukciója szempontjából, hogy két-két térkép között nem egyeztek az átmeneti szabályok (Gibson és mtsai. 1983, Lough és mtsai. 1987, Scanlan és Archer 1991). Így aztán egységes modellépítésre nem volt mód, a vizsgálatok mindössze a nemegyensúlyi dinamika tényét tudták dokumentálni.

(2) A módszer másik előnye, hogy térben explicit és mégsem igényli, hogy megadjuk előre a szomszédságon alapuló átmeneti szabályokat. Ha a megszokottól eltérően rendelkezésre állnak átmeneti szabályok ezek a mi módszerünknél is fixálhatók, és akkor csak a köztes térképek optimalizációja történik. Az átmeneti, de különösen a szomszédsági szabályok előzetes megadásától való eltekintés jelentős könnyebbség a hagyományos, de a tér-időbeli (Spatio-Temporal Markov Chains STMC) Markov láncok parametrizálásához képest (Baltzer és mtsai. 1998). A mi módszerünk ezáltal lehetővé teszi olyan adatsorok használatát, ahol szakértői döntéssel nem állapíthatók meg ilyen szabályok. Sőt, a terjedési mechanizmusoknak jól megfeleltethető átmeneti paraméterek előállnak a szimuláció eredményeképpen. Mindez egyrészt lehetővé teszi, hogy feltárjuk a vegetációdinamikát meghatározó valószínű mechanizmusokat, beleértve a szomszédsági kölcsönhatásokat, másrészt hipotézis-tesztelésre (pl. szakértői becslés tesztelésre) is alkalmassá teszi a módszert. Habár történtek már korábban is kísérletek az átmeneti szabályok mechanisztikus becslésére (pl. Dieckmann és mtsai. 1997), a mi módszerünk abban újszerű, hogy nem lokális, hanem globális (egész térképek sorozata) alapon optimalizálja a keresett paramétereket.

(3) A módszer harmadik előnye, hogy nem korlátozza a vegetációdinamika emergens

természetét, amit bizonyít, hogy változatos, köztük többféle nemlineáris területváltozási görbéket kaptunk a szimuláció során. Mivel tudjuk, hogy a vegetációdinamika gyakran nemlineáris (Lepš 1987, Fuhlendorf és Smeins 1998, Gassmann és mtsai. 2000, Sintes és mtsai. 2005, Hernandez-Clemente és mtsai. 2009) fontos, hogy egy rekonstrukciós módszer ilyen terjedésmintázat kialakulását lehetővé tegye. Ha csak néhány térkép áll ugyanis rendelkezésünkre, hajlamosak vagyunk az időpontok között lineáris, de legalábbis monoton változást feltételezni, ugyanakkor nem tudhatjuk, hogy nem volt-e például egy csúcspont időközben, ahogy ilyenre a jelen szimuláció is ad példát.

(4) Végül a modell egy fontos újdonsága, hogy minden évre, a térkép minden cellájára egy egész eloszlást becsül, amely alapján sokoldalúan rekonstruálhatók a köztes, ismeretlen állapotok. Egy-egy ilyen térkép - esetleg az eloszlás megfelelő szintetizálását, egyszerűsítését követően - alkalmas lehet olyan elemzések támogatására is, ahol szükség van valamilyen múltbeli állapot felvázolására.

A modell fő korlátait két fő feltételezése adja: az időbeli és térbeli homogenitás. A modell időben homogén, mert azt a két átmeneti mátrixot (illetve ezek eloszlását) keresi, amelyek illeszkednek a változatlanul tartott bemeneti adatokra. A Markov láncok használatát tárgyaló cikkek gyakran amellett érvelnek, hogy ez a feltételezés nem reális (Usher 1981, Scanlan és Archer 1991, Baltzer 2000) és többen is megpróbáltak alternatívát nyújtani (Li 1995, Childress és mtsai. 1998). Ugyanakkor az általunk javasolt módszer nem teljesen feleltethető meg ezeknek a Markov láncoknak, hiszen ebben a módszerben két, a terjedési mechanizmusokhoz jól köthető átmeneti mátrix szerepel szemben a hagyományos Markov láncok egyetlen leíró jellegű átmeneti mátrixával. Az új módszerben szereplő átmeneti mátrixok értékei szorosan kapcsolhatók a közösségek belső tulajdonságaihoz, így több jogunk van feltételezni, hogy a bennük szereplő értékek állandóak. Ugyanakkor igaz, hogy időjárási tényezők (egyfajta időbeli heterogenitás) és a térbeli heterogenitás is befolyásolhatja az átmeneti valószínűségeket (Kadmon és Harari-Kremer 1999, Augustin és mtsai. 2001), amelyek nem jelennek meg a mi modellünkben. Módszerünk elvi felépítése azonban lehetővé teszi a tér és időbeli heterogenitás figyelembe vételét is, úgy hogy az átmeneti mátrixokat térben/időben változó tényezők adta feltételek mellett becsüljük. Az ilyen törekvéseknek egyelőre a számítógépes kapacitás szab határt.

III.4.4.2. Az esettanulmány szempontjából

A gyepek fajainak jelentős része klonális növény, ezért az oldalirányú terjedéssel való megtelepedés a fajok és ezáltal társulásaik terjedésének gyakori módja. Emellett a magról való megtelepedés is jellemzően térben aggregált módon történik, mivel a magok többsége az anyanövény környezetébe hullik (Crawley 1997). Egész társulások vagy fajegyüttesek korábbi foltjaiktól távol való megjelenése még ritkább jelenség, mivel ez számos faj egyidejű megtelepedését feltételezi az új helyen. Ezek a mechanisztikus kényszerek tükröződnek eredményeinkben, abban, hogy az oldalirányú terjedést leíró mátrixban szereplő súlyok jóval magasabbak, mint a magról való terjedést leíró mátrixban szereplők. Sőt, a rekonstruált térképsorozat vizsgálatából az is kiderül, hogy a vegetációtípusok egy-egy új előfordulásának megjelenését jellemzően oldalirányú terjedés követte. Ugyanakkor pont ez a jelenség mutatja, hogy bár az eddigi gyakorlatban a növényi populáció/vegetációdinamikát tanulmányozó kutatók a két terjedési mód közül inkább csak egyet vizsgálnak egyszerre (pl. Crawley és May 1987, Oborny 1994, Gassmann és mtsai. 2000, Oborny és mtsai. 2005), komoly lehetőség rejlik a mindkét terjedési módot lehetővé tevő modellekben. Erre utal Feagin és mtsai. (2005) modelljének sikeressége is, akik már beépítettek modelljükbe egy, igaz konstans, közös fajkészletből való megtelepedési lehetőséget is.

Eredményeink alapján azt is értékelni tudtuk, hogy a különféle vegetációtípusokra mennyire jellemző a szomszédságból, illetve a térbeli kényszerek nélkül való terjedés. A *Calamagrostis*os [C] típusnál megállapítottuk, hogy a többi típushoz képest mérsékelt a magról való terjedés, viszont az oldalirányú terjedés dominanciája jellemzi, ami jól illik ezen dolgozat más fejezeteiben kifejtett és a nemzetközi kutatásokban kapott eredményekhez (Rebele és Lehmann 2001). A *Danthoniá*s [D] típusnál a többi típushoz képest kifejezettebb magról való megtelepedés figyelhető meg, amely szintén jól illeszkedik a *Danthoniá*s [D] típusra vonatkozó korábbi eredményekhez. Ez alól kivétel talán a térbeli predikciós vizsgálat, ahol enyhe függést tapasztaltam a korábbi térbeli konfigurációtól. A szimuláció alapján ugyanis úgy tűnik, ennek a fajgazdag típusnak a fajai viszonylag távolról is képesek együtt, vagy szoros egymásutánban megtelepedni. Persze a jelen értékelésben a többi típushoz képest tudtuk értékelni a *Danthoniá*s [D] típus terjedési tendenciáit, így nem kizárt, hogy hatnak rá a második esettanulmányban tapasztalt térbeli kényszerek, pusztán kevésbé, mint más típusokra.

A 19 évre szimulált térképeken megfigyelhető az egyes típusok által elfoglalt

területek méretének változása, ami egyben a típusok terjedését/visszaszorulását is jellemzi. Ez a legtöbb esetben nemlineáris jelleget mutatott, hasonlóan a populációdinamikát szimuláló munkák eredményeihez (Silvertown és mtsai. 1992, Tilman 1994, Sintes és mtsai. 2005). Találtunk a területnövekedésben telítődést az időtengely mentén, amelyhez hasonlót a gyengébb kompetítorokkal azonos mortalitású erősebb kompetítorok dinamikájánál mutattak ki az idézett munkák. A telítődési görbe arra utalhat, hogy a típus terjedését alapvetően a domináns faj dinamikája határozza meg. Valóban, a *Calamagrostis*os [C] típus esetén hasonló görbét kaptunk. Ez megegyezik a terepi megfigyelésekkel és a szakirodalmi álláspontal (Rebele és Lehmann 2001). A legelést korábban jól tűrő típusok (a *Leontodon*os [L] és *Bothriochloá*s [B] típus) esetén kapott görbe pedig megfeleltethető gyenge kompetítorok más kutatók kétfajos szimulációiban megfigyelt dinamikájának. Ugyanakkor olyan nemlineáris mintázatokat is találtunk, amelyek nem sorolhatók be az egy-, illetve kétfajos szimulációknál kapott görbe-típusokba: harang- és U-alakú szakaszok figyelhetők meg a görbén a *Danthoniá*s [D] és a *Festucá*s [F] típusnál.

A becsült térképek sorozata alapján tovább finomíthatjuk a képet. Feltűnő, hogy még azok a típusok is, ahol a többihez képest nagyobb a magról való terjedés esélye csak ritkán telepednek meg ily módon. Viszont az ilyen megtelepedéseket követően már azok foltjai is oldalirányba növekednek. A sok új megtelepedéssel tarkított térképrészek egyben a dinamika forró pontjainak tekinthetők, sőt sokkal inkább „forró területeknek”, merthogy a megtelepedés pontos helye a térképsorozat alapján úgy tűnik, nehezen állapítható meg, inkább a valószínű megtelepedési régió határolható be. Terepi térképezéskor ezek a területek természetesen egy foltként jelentkeznének, ezért sem volna megvalósítható a dinamika terepi követése, még ha évenként próbálnánk is aktualizálni vegetációtérképünket. Sőt, egy ilyen esetben az emberi becslés hibája valószínűleg felülírná az egy év alatt keletkezett új információtartalmat. A fentieken kívül az átmeneti mátrixok eloszlása és a köztes térképek sora, sőt annak rendelkezésre álló eloszlása rengeteg további információt és elemzési lehetőséget jelent, aminek kiaknázása egyedi tudományos vagy gyakorlati kérdéseknek megfelelően lehetséges.

IV. SZINTÉZIS

A dolgozatban ismertetett tanulmányok különböző szempontok szerint törekedtek a legeltetés felhagyását követő dinamika megismerésére és minél jobb megértésére. Eredményeik más-más szemszögből világítják meg a lezajlott dinamikát, ám az egyes üzenetek összhangban vannak, és jól kiegészítik egymást.

IV.1. VEGETÁCIÓTÍPUSOK KÖZÖTTI KÜLÖNBSÉGEK A FELHAGYÁST KÖVETŐ DINAMIKÁBAN

A négy esettanulmányból három törekedett az egész területen megfigyelhető változások rekonstrukciójára és megértésére. Mindhárom tanulmányból kitűnik, hogy a vegetációtípusok összlete nem tekinthető egy egységesen reagáló halmaznak, amivel több párhuzamot is találhatunk az irodalomban (pl. Margóczi és mtsai. 1999, Augustin és mtsai. 2001, de Blois és mtsai. 2001). A bemutatott esettanulmányok arról szolgálnak adalékkal, hogy a legeltetés felhagyására sem egyformán reagálnak a vegetációtípusok, pl. nem cserélődött le a területen előforduló vegetációtípusok köre, hanem egyes típusoknak kedvezett, mások visszaszorulását okozta ez a változás. Természetesen a terjedők és a visszaszorulók között is voltak különbségek a reakció mértékében.

Ugyanakkor más szempontból is jelentős különbségek voltak a vegetációtípusokon belül. Volt olyan típus, a *Calamagrostis*os [C], amelynek terjedése csak korábbi foltjainak helyzetétől függött, ami egyfajta történeti kényszernek tekinthető. Olyan típusra is mutattam példát (*Danthoniá*s [D]), amelynek megtelepedését vélhetően befolyásolta a korábbi vegetációtípus, amit elfoglalt. Végül arra is volt példa (*Chrysopogon*os [H] és bizonyos fokig a *Danthoniá*s [D]), hogy a 2002-es elterjedés tükrözte a vélhető környezeti igényeket. Ezek a különbségek vélhetően az egyes típusok terjedési/megtelepedési mechanizmusainak különbözősége miatt alakulhattak így.

A második esettanulmányban kiemelt típusok kapcsán jól szemléltethető, ahogy a háromféle megközelítés a szimuláció fényében közös értelmezést nyer. A *Calamagrostis*os [C] terjedésére már a hagyományos Markov modell közel egyenletes sebességet jósolt (és ezzel némileg rekonstruált is), ami csak úgy valósulhatott meg, hogy az elfoglalt típus identitása nem befolyásolta a terjedését, hiszen ellenkező esetben a preferált típus

elfogyása leállította volna azt a hagyományos Markov modellben. Ezzel jól összeegyeztethető, amit a térbeli predikciós munkában találtam: vagyis, hogy későbbi elterjedését csak korábbi foltjainak elhelyezkedése befolyásolta. Végül a szimuláció is csak finomította a képet: addig a terjedés legjobb közelítése lineáris volt, a szimuláció során ehhez képest némi nemlinearitás, telítődési jelleg volt tapasztalható a terjedési dinamikában. A terjedést leíró görbe azonban még így is nagyon közel volt az egyeneshez. Minezek klonális terjedésre utalnak és ehhez még további adalékot ad az, hogy pont a *Calamagrostis*os [C] volt az egyik olyan típus, amelynél a többihez képest feltűnően nagy volt az oldalirányú terjedés összesített súlya.

Szemben a *Calamagrostis*os [C] típusnál talált mintázattal, a *Danthoniá*s [D] és a *Chrysopogon*os [H] típusnál a Markov modell a terjedés csökkenésbe fordulását jósolta a közeljövőre. A térbeli predikciós megközelítés alapján még kimutatható volt a múlt hatása a *Danthoniá*snál [D], de a pusztán környezeti tényezőkre épülő modell is legalább olyan sikeres volt. A *Chrysopogon*os [H] foltjainak helyét pedig egyértelműen az élettelen környezeti háttér jelölte ki 2002-ben. Tehát valamennyire a *Danthoniá*s [D] és méginkább a *Chrysopogon*os [H] típus közel van a külső környezeti tényezőkkel való egyensúlyhoz, így területük további növekedése a statisztikai modellezés eredményei alapján sem volna várható. Egyéb, a környezeti háttérre kevésbé érzékeny típusok (pl. *Calamagrostis*os [C]) terjedése viszont csökkentheti területüket. A szimuláció alapján arra következtethetünk, hogy ez a csökkenés akár már meg is indulhatott (amiről a Markov láncok alapján még nem mondhattunk volna semmit), hiszen a legnagyobb kiterjedését a *Danthoniá*s [D] típus már maga mögött hagyta. A *Chrysopogon*os [H] típusnál ilyen utalást nem ad a szimuláció, viszont a terjedés leállását egyértelműen jelzi.

A regenerációs esélyek becslésénél még jelentősebb a szimuláció hozzájárulása a *Festucá*s [F] típus dinamikájáról alkotott képhez. Az MCMC szimuláció itt optimistább a hagyományos Markov láncnál, mivel a kiterjedésbeli mélypontot a múltba teszi és mérsékelt növekedést rekonstruál az utóbbi évekre. Érdekes, hogy az átmeneti mátrixok ritka átmeneteinek tanulmányozásakor már az első esettanulmányban kiderült, hogy a *Festucá*s [F] típusnak jöttek létre új helyen foltjai az 1988-as állapothoz képest, habár az eltűnés túlsúlyban volt. Ez erősíti a szimuláció implicit jóslatát a *Festucá*s [F] típus által elfoglalt terület növekedéséről.

Összességében az látható tehát, hogy az egyre finomabb feltárási módszerek pontosítják eredeti következtetéseinket és olyan részletekre derül fény, amelyek az értékelés szempontjából meghatározóak. A Markov lánc megközelítés fő problémája a

későbbi vizsgálatok ismeretében a lineáris megközelítés volt. Ennek a megkötésnek természetesen az irodalomban megjelenő kritikák (van Hulst 1979, Facelli és Pickett 1990) alapján előre tudatában voltam. Mind a térbeli predikció, mind pedig a szimuláció a linearitástól való eltávolodásnak köszönhetően nyújtott mélyebb betekintést a történésekbe.

IV.2. NEMLINEÁRIS JELENSÉGEK A VIZSGÁLT VEGETÁCIÓDINAMIKÁBAN

Mind a négy vizsgálat alapján egyértelműen felfedezhetők voltak nemlineáris elemek a legeltetés felhagyását követő dinamikában. Az egyensúlyi - nemegyensúlyi paradigmaváltás óta rengeteg munka bizonyította (Lepš 1987, Silvertown és mtsai. 1992, Fuhlendorf és Smeins 1998, Gassman és mtsai. 2000, Hernández-Clemente és mtsai. 2009), hogy a nemlinearitás a jellemző jelenség a vegetációdinamikában és inkább a linearitás a speciális eset.

A jelen esettanulmányokban talán a legfeltűnőbb jelzés a lag-periódus, a növényzet reakciójának késleltetettségére vonatkozott. Hasonló nemlinearitás az irodalmat áttekintve sem ritka (pl. Allen és mtsai. 1995, Körmöczi és mtsai. 1999). Az első esettanulmányban az 1983-1988 és 1988-2002 átmeneti mátrix összehasonlításakor derült fény a válasz késleltetettségére. Az első átmeneti mátrixban szereplő kis átmeneti valószínűségek nem tudták volna ugyanis létrehozni a 2002-ben megfigyelt mintázatot, ahhoz a dinamika felgyorsulására volt szükség. Kevésbé feltűnő, de a múltbéli tényezők befolyása a 2002-es állapotokra szintén a lag-periódus következménye lehet főleg a *Danthoniá*s [D] típusnál: még nem tudott kilépni a kiindulási állapot adta keretek közül, nem ért el minden számára megfelelő helyet, ha meglehetősen közel jutott is már a környezeti meghatározottsághoz. A finomléptékű vizsgálatban a közösségen belüli faj-átrendeződéseknél is feltűnő volt a válasz késleltetettsége: a *C. epigeios*, mint leendő domináns faj megjelenésekor nemhogy késett a megjelenési ráta visszaesése, hanem egyenesen növekedett a ráta. A szimuláció által jelzett területváltozások vizsgálatakor is szembetűnő a kezdeti lag periódus. Ez nem lenne meglepő, ha csak a 3 térképen alapuló becsléseket vennénk szemügyre, de – a szimulációs megközelítés érvényességét is alátámasztva – a késleltetés akkor is megmutatkozik a rekonstruált dinamikában, ha csak a legelső és a legutolsó térképet használjuk fel. Így késleltetett volt pl. a *Leontodon*os [L] típus területcsökkenése, még ha a terepen megfigyelt köztes felfutást nem is tudta megmutatni a két térképen alapuló szimuláció.

A lag periódus mellett számos egyéb nemlinearitásra hívta fel a figyelmünket a szimulációs módszer, mint például a területi kiterjedésben időközben mutatkozó mélypont vagy csúcs megléte. Ezek azonban a többi tanulmányban már nem tükröződtek, viszont számos az irodalomban említett, elsősorban modellekben megjelenő dinamikához kapcsolhatók (Silverton és mtsai. 1992, Tilman 1994).

Összességében azt mondhatjuk, hogy a jelen esettanulmányban megfigyelhető legmarkánsabb vegetációdinamikai nemlinearitás a vegetációs változások késleltetettsége (lag-periódus) volt. Ez olyannyira erősnek bizonyult, hogy valamilyen formában minden vizsgálatban felszínre került.

IV.3. EGY MARKÁNS VEGETÁCIÓFORMÁLÓ TÍPUS: A *CALAMAGROSTIS*OS [C]

A kifejezetten e típus terjedésére kihegyezett finomléptékű vizsgálaton kívül mindhárom térképi alapú elemzésből is jelentős növényzetformáló erőként emelkedett ki a *Calamagrostis*os [C] típus térnyerése, ahogy ez egész Közép-Európa felhagyott gyepjeiben egyre jellemzőbb (Rebele 1996, Sedlakova és Fiala 2001, Házi és Bartha 2002, Rebele és Lehmann 2002). Mind a Markov lánc, mind a Markov Lánc Monte Carlo alapú modell közel lineáris terjedést rekonstruált és jósolt erre a típusra. Annál is jelentősebb ez, mivel szinte mindegyik másik típusnál a linearitás hiánya volt feltűnő. Ez volt az egyetlen típus, amelynek terjedésében semmilyen lag-periódus nem mutatkozott, azaz azonnal profitálni tudott a legeltetés elmaradásából. Viszont domináns fajának terjedése hatására a *Festucá*s [F] típus fajvesztése csak késleltetéssel következett be. A *Calamagrostis*os [C] típus késleltetés nélküli terjedése mellett az összes eredmény arra mutat, hogy bármely más típus elfoglalására képes, hiszen egyrészt a típusok területarányának időbeli változása mit sem változtat egyenletes terjedésén, másrészt terjedésének helyét mindössze korábbi foltjainak helye határozta meg. Egyetlen korlátozó tényezőjének tehát az tűnik, hogy magról nem képes a zárt, száraz gyepben megtelepedni. Bár ezekben a vizsgálatokban nem jelenik meg, de a képet árnyalja, hogy 2002 előtt mindössze egy cserjés [R] típusú folt volt, így bár 2002-ben már több folt, jelentős borítással szerepelt, a cserjés terjedési sajátságairól mégis viszonylag keveset tudtam mondani a dolgozatban. A terepi tapasztalat azonban arra utal, hogy a cserjés – ha lehet ilyet típusokra értelmezni – erősebb versenytárs, és képes megjelenni *Calamagrostis*os [C] típusú foltok helyén. Érdekes módon egyedüliként a szimuláció mutat is kismértékű meredekség-csökkenést a *Calamagrostis*os [C] típus

terület-dinamikájában, talán épp a 2002-ben megjelenő cserjések miatt. Az árnyékolás kiritkítja a *C. epigeios*-t a gyepszintben, a laza lombkoronájú, főként az erdőssztyepp-erdő (*Aceri tatarici – Quercetum pubescentis-roboris* [Zólyomi 1957]) fajaiból álló cserjések, sőt ma már facsoportok alatt feldúsulnak a gyepi és a megfelelő erdei fajok. Így annak ellenére sem kell a terület flóráját, sőt erdőssztyepp-vegetációját elsiratni, hogy a *Calamagrostis*os [C] foltokban a megjelenési ráta drasztikus és időben felgyorsuló csökkenését tapasztaltam. Ilyen szempontból talán az a fő üzenet, hogy ha az erdősödést akadályozza valami, és így a gyepfázis fennmarad, akkor semmi nem utal arra, hogy a *C. epigeios* spontán visszaszorulna. A *C. epigeios* terjedése nem csak Tardon figyelhető meg. Hegylábi erdőssztyepp-területeink felhagyott gyümölcsöseiben, legelőin talán a legelterjedtebb faj. A jelen eredmények arra hívják fel a figyelmet, hogy ha nincs meg a megfelelő propagulum-forrás, ami idővel korlátozza a *C. epigeios* uralta vegetáció egyeduralmát, akkor a terjedési korlátok hiánya és a *Calamagrostis*os [C] típusúvá alakulás okozta megtelepedési-ráta visszaesés következtében, előállnak a sajnos sok helyről ismert fajszegény gyepek. Azt is látni kell ugyanakkor, hogy florisztikai értelemben nem vesznek el a fajok, így a *Calamagrostis*os állapot vélhetően nem visszafordíthatatlan. Sőt, ha van megfelelő erdei propagulumforrás, akkor a gyep kizárólagos fenntartása egy erdőssztyepp-területen akár biodiverzitás-csökkentő is lehet.

V. KITEKINTÉS, TOVÁBBI KUTATÁSI IRÁNYOK

A dolgozatban végzett vizsgálatok számos további kérdést vetnek fel. A finomléptékű elemzésekhez használt adatok még rengeteg kérdés megválaszolására adnak lehetőséget, többek között arról, hogy hogyan alakul át a közösség a *C. epigeios* dominánssá válásával. Feltárható, hogy a tömegességi viszonyok hogyan és miért változnak meg. A mintavételi elrendezés azt is lehetővé teszi, hogy a *C. epigeios* terjedésére és az egyes, a *Calamagrostisos* [C] típuson belül definiálható fajcsoportok viselkedésére finomléptékben mechanisztikus sejtautomata modellt építsek, amelynek paramétereit akár a Markov Lánc Monte Carlo megközelítéssel becsülhetem.

Az elemzésben használt finomléptékű adatokhoz azóta évente újabbakat gyűjtöttem és újabb vegetációtérképet is készítettem. Ezeken a járulékos adatokon jól ellenőrizhető lesz a dolgozatban szereplő jóslatok érvényessége.

Az esettanulmányban feltárt összefüggések általánosságát egyéb mintaterületek bevonásával lehetne növelni. Sajnos, mind a finomléptékű adatok, mind az ismételt térképezések elvégzése hosszú időt, így komolyabb vállalkozást igényel. Ugyanakkor a fő üzenetek tesztelésére másféle adatokon is sor kerülhet: a különféle háttérváltozó-csoportok alapján történő térbeli predikció és a mechanisztikus szimuláció bármely más térképi adatsorra is alkalmazható. Így az állítások általánossága talán még szélesebb körben tesztelhető.

A szimulációs módszer tökéletesítése szintén sok lehetőséget rejt még. Az átmeneti mátrixokban feltételes valószínűségek is szerepelhetnek, így például térbeli és időjárásbeli heterogenitás is figyelembe vehető a szimulációnál. Komoly lehetőséget rejt a szimuláció és a térbeli predikció összekapcsolása, amelyre éppen a térbeli heterogenitás figyelembe vétele adna esélyt. A statisztikai alapon megállapított környezeti háttér – növényzet összefüggések így időbeli kontextusba kerülhetnének.

VI. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Mindenekelőtt szeretnék köszönetet mondani családtagjaimnak: szüleimnek és férjemnek, akik mindig megértő és stabil hátteret biztosítottak a kutatáshoz.

Köszönöm Virágh Klárának, aki a témában már szakdolgozatom és később doktori disszertációm készítése során is témavezetőm volt, hogy mind a terepmunkába, mind az eredmények elemzésébe és értékelésébe bevezetett, valamint szakmai feljődésemben mindvégig támogatott.

Hálás vagyok Podani Jánosnak, aki doktori kutatásaim során volt belső témavezetőm. Ő az adatfeldolgozásban a legmagasabb nemzetközi igényességű tanácsokkal látott el és munkáim publikálása során szigorú kritikusom volt.

E helyütt szeretnék köszönetet mondani Fekete Gábor Tanár Úrnak is, aki középiskolás korom óta figyelemmel és támogatással kísérte utamat a tudományos pályán. Nem kis része volt abban, hogy olyan témát választottam, ahol az ő korábbi munkáját valamilyen formában továbbvihettem: az ő korábbi térképezéseit és részben mintavételeit ismételtem. Nem tudom eléggé megköszönni neki, hogy a munka kezdetén a terepen is bevezetett a vegetációtérképezés rejtelmeibe, és hogy eredményeim kapcsán mindig megosztotta velem meglátásait.

Niklaus Zimmermannak a második esettanulmányhoz nyújtott segítségét köszönöm, azt hogy három hétre vendégül látott a kutatóintézetben (Eidg. Forschunsanstalt WSL, Svájc), ahol dolgozik és nem sajnálta idejét, hogy megismertessen a térbeli predikció eszköztárával. Emellett felbecsülhetetlennek érzem koncepcionális tanácsait is, amelyeket a téma bemutatása és az eredmények interpretációja kapcsán tudtam hasznosítani.

Külön köszönöm az együttműködés lehetőségét Miklós Istvánnak, aki a matematikai hátteret biztosította az utolsó esettanulmányban szereplő módszertani fejlesztéshez.

Szeretnék köszönetet mondani mindazon kolegáknak, akiktől a dolgozat készítése közben tanácsokat kaptam. Elsősorban az MTA ÖBKI, az ELTE Növényrendszertani és Ökológiai, illetve Geofizikai Tanszékeinek munkatársai ők. Külön köszönöm Botta-Dukát Zoltánnak, hogy statisztikai kérdéseimmel mindig fordulhattam hozzá; Aszalós Rékának, valamint Székely Balázsnak és Tímár Gábornak pedig, hogy bevezettek a térinformatika tudományába, illetve továbbképeztek e téren.

Számtalan segítő állt mellettem a terepmunkában is, hadd emeljek ki néhány eddig nem említett fáradhatatlan terepi társat férjem, édesanyám és témavezetőim mellett: Botár

Alexa, Buzár Ágota, Csecserits Anikó, Mojzes Andrea, Nagy Ágnes, Puskás Gellért, Révész András.

Hálásan köszönöm továbbá Pelyhe Józsefnének, Piroska néninek, hogy megengedte, hogy magánterületén adatot gyűjtsek, és ezen túl még szállást is biztosított a számomra.

A kutatás során anyagi támogatásban részesültem két ízben a Mecenatúra pályázat 1. témakörében (NKTH) és a SUP062338 számú (témavezető: Virágh Klára), valamint az NI68218 (témavezető: Podani János) OTKA pályázatból.

VII. ÖSSZEFOGLALÁS

VII.1. ÖSSZEFOGLALÁS

A dolgozat a legeltetés felhagyását követő vegetációdinamikát elemzi és modellezi több idő- és térléptékben egy speciális esetben, ahol különösen jó időbeli refenciák állnak rendelkezésre. Vizsgálataimat főként 3, azonos területről, különböző időpontban (1983, 1988, 2002) készült vegetációtérképre alapoztam, emellett egy vegetációs átalakulás részleteit finom léptékben, borítás-adatokra alapozva is elemeztem.

Első lépésben átmeneti mátrixokat állítottam fel a három időpont között, teszteltem a dinamika homogenitását és a két szélső időpont között vett mátrix alapján Markov Modellel megbecsültem a 60 év múlva várt vegetációtípus-eloszlást. Megállapítottam, hogy a vegetáció tájhasználatváltozásra adott válaszában késleltetettség mutatkozott, a vegetációtípusok közötti időbeli átalakulások pedig erőteljesen irányítottak voltak, azaz nyelő- és forrástípusok voltak meghatározhatók.

Második lépésben térbeli modellek segítségével feltártam a dinamika lehetséges hajtóerejét, amely eltérőnek bizonyult a különféle vizsgált vegetációtípusok esetén. A *Calamagrostis*os típus esetében 2002-es elterjedését az 1988-as foltjainak eloszlása határozta meg, a *Danthoniá*s típusnál az élettelen környezeti háttér és a korábbi vegetációs állapot egyformán erős prediktornak bizonyult, míg a *Chrysopogon*os típus 2002-es eloszlása tükrözte az élettelen környezet mintázatát. Az első két vegetációtípus esetén tehát sikerült a múltbeli állapotok hatását (is) kimutatni a jelenlegi vegetációs mintázatra.

A *Calamagrostis*os térnyerésének fajcserékre gyakorolt hatását finom léptékben is vizsgáltam. Eredményeim alapján az átalakulást követő fajvesztés oka elsősorban a fajok megtelepedésének korlátozottságában keresendő, amely pedig leginkább a *Calamagrostis epigeios* százalékos borításával függ össze, méghozzá nemlineáris módon. A megtelepedési ráta ugyanis, az időbeli vegetációs átalakulás kezdetén megugrott, amely a későbbi fajvesztés korai jeleként is értékelhető.

Végül részt vettem egy Markov Lánc Monte Carlo alapú szimulációs modell kidolgozásában, amely képes a vegetációtípusok térbeli kényszerek nélküli és szomszédságon keresztül való terjedésének egymáshoz viszonyított súlyainak becslésére, valamint a megfigyelt vegetációtérképek között állapotok rekonstrukciójára. A modellt az legeltetés felhagyása óta dokumnetált vegetációdinamikára alkalmaztuk, az eredmények közül a szomszédságon keresztül való terjedés minden vegetációtípusra jellemző túlsúlyát emelném ki.

VII.2. SUMMARY

In the dissertation, vegetation dynamics following abandonment of grazing is analysed over two time and spatial scales. The analysis is based on a study site, where exceptional reference is available: three vegetation maps (1983,1988, 2002) and a long-term compositional dataset giving details on a specific temporal transition between two vegetation types.

In the first part, transition matrices among the three vegetation maps were constructed and were compared to test time homogeneity in the dynamics. The matrix spanning the longest period (19 years) was also used for a Markov Model to extrapolate dynamics for the coming 60 years. The comparison of transition matrices revealed a time lag in the vegetation response. The trasitions among vegetation types were clearly directional: it was possible to identify source and sink vegetation types.

Secondly, potential drivers of the observed dynamics were identified using a spatial prediction approach. The distribution of the different vegetation types investigated was influenced by different background variables. One of the vegetation types in 2002 was found to be determined by the location of its patches in 1988 exclusively. The same for another was equally influenced by historic and abiotic factors, while the distribution of the third completely mirrored abiotic factors. Thus, two of the investigated types exhibited dependence on local vegetation history factors.

The expansion of the vegetation type dominated by *Calamagrostis epigeios* was specifically examined regarding species turnover patterns. Species loss associated with the vegetation type transformation was found to be due to a decreased appearance rate of species in the affected stand. The appearance rate in turn was found to respond to the increasing percentage cover of *Calamagrostis epigeios* in a non-linear way. The initial increase in appearance rate, which preceded species loss, can also serve as an early signal of the type of dynamics underway.

Finally, I was involved in the development of a Markov Chain Monte Carlo simulation model of vegetation dynamics, which was designed to estimate transition parameters among vegetation types with regards to spread through the neighbourhood and without spatial constraints. Additionally, the model reconstructs vegetation maps between the input maps. The model was run for the case study as well. From the results I would emphasize that spread through the neighbourhood was more important for all the types than establishment without spatial constraints.

VII. IRODALOMJEGYZÉK

Acutis, M, Pascal, G, Reyneri, A, Siniscalo, C 1989. Evolution of vegetation under intensive grazing: two examples in north–western Italian mountains. Agriculture, Ecosystems and Environment 27: 347-359.

Addicott, JF, Aho, JM, Antolin, MF, Padilla, DJ, Richardson, JS, Soluk, DA 1987. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. Oikos 49: 340-346.

Allen, TFH 1987. Hierarchical complexity in ecology: a noneuclidean conception of the data space. Vegetatio 69: 17-25.

Allen, TFH, Starr, TB 1982. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. University of Chicago Press, Chicago.

Allen, TFH, Hoekstra TW 1992. The integration of ecological-studies – comment. Functional Ecology 6: 118-119.

Allen, RB, Wilson, J.B, Mason, CR 1995. Vegetation change following exclusion of grazing animals in depleted grassland, Central Otago, New Zealand. Journal of Vegetation Science 6: 615-626.

Anand, M, Heil, GW 2000. Analysis of a recovery process: Dwingelose Heide revisited. Communitiy Ecology 1: 65-72.

Anand, M, Orlóci, L 1997. Chaotic dynamics in a multispecies community. Environmental and Ecological Statistics 4: 337-344.

Anon. 1783. I. katonai felmérés. A Hadtörténeti Intézet és Múzeum Térképtára, Budapest.

Aranzabal, I, Schmitz, MF, Aquilera, P, Pineda, FD 2008. Modelling of landscape changes derived from the dynamics of socio-ecological systems - A case of study in a semiarid Mediterranean landscape. Ecological Indicators 8: 672-685.

Asner, GP, Elmore, AJ, Olander, LP, Martin, RE, Harris, AT 2004. Grazing systems, ecosystems responses, and global change. Annual Review of Environment and Resources 29: 261–299.

Aspinall, R 1992. An inductive modeling procedure based on Bayes' theorem for analysis of pattern in spatial data. International Journal of Geographical Information Systems 6: 105-121.

Aszalós R 2003. Növényzeti mintázatok predikciója középhegységi tájban, statisztikai modellekkel. Doktori értekezés. ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest.

Augustin, NH, Cummins, RP, French, DD 2001. Exploring spatial vegetation dynamics using logistic regresion and a multinomial logit model. Journal of Applied Ecology 38: 991-1006.

Baeza, MJ, Valdecantos, A, Alloza, JA, Vallejo, VR 2007. Human disturbance and environmental factors as drivers of long-term post-fire regeneration patterns in Mediterranean forests. Journal of Vegetation Science 18: 243-252.

Baker, W L 1989. Landscape ecology and nature reserve design in the boundary waters canoe area, Minnesota. Ecology 70: 23-35.

Bakker, ES, Olff, H, Vandenberghe, C, De Maeyer, K, Smit R, Gleichman JM, Vera FWM 2004. Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. Journal of Applied Ecology 41: 571-582.

Baltzer, H 2000. Markov chain models for vegetation dynamics. Ecological Modelling 126: 139-154.

Baltzer, H, Braun, PW, Köhler, W 1998. Cellular automata models for vegetation dynamics. Ecological Modelling 107: 113-125.

Baráth Z 1963. Növénytakaró vizsgálatok felhagyott szőlőkben. Földrajzi Értesítő 12: 341-356.

Barkham, JP, Hance, CE 1982. Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*) III. Implications of a computer model of 1000 years of population change. Journal of Ecology 70: 323-344.

Bartha S 1983. Plexus-gráf genezis térfolyamatokban. Szakdolgozat, ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest.

Bartha S 2001. Életre keltett mintázatok. A JNP-modellekről. In Oborny B (szerk.): Teremtő sokféleség. Emlékezések Juhász-Nagy Pálra. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót.

Bartha S 2002. Az ökológiai restaurációt megalapozó vegetációdinamikai kutatások. In Fekete G, Kiss KT, Kovácsné Láng E, Kun A, Nosek J, Révész A (szerk.): A Magyar Tudományos Akadémia Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete 50 éve (1952-2002). MTA ÖBKI, Vácrátót. pp. 182-198.

Bartha S 2007. Kompozíció, differenciálódás és dinamika az erdőssztyepp biom gyepjeiben. In Illyés E, Bölöni J (szerk.): Lejtősztyepek és erdőszyteprétek Magyarországon. MTA ÖBKI, Budapest. pp. 72-103.

Bartha S, Czárán T, Scheuring I 1997. Spatiotemporal scales of non-equilibrium community dynamics: a methodological challenge. New Zealand Journal of Ecology

21: 199-200.

Bazzaz, FA 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern illionis. Ecology 56: 485-488.

Belsky, AJ 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. Journal of Vegetation Science 3: 187-200.

Benjamin, K, Domon, G, Bouchard, A 2005. Vegetation composition and succession of abandoned farmland: effects of ecological, historical and spatial factors. Landscape Ecology 20: 627-647.

Borhidi A 2003. Magyarország növénytársulásai. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Briske, DD, Fuhlendorf, SD, Smeins, FE 2003. Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms. Journal of Applied Ecology 40: 601-614.

Cairns, DM 2001. A comparison of methods for predicting vegetation type. Plant Ecology 156: 3-18.

Calder, JA, Wilson, JB, Mark, AF, Ward, G 1992. Fire, succession and reserve management in a New Zealand snow tussock grassland. Biological Conservation 62: 35-45.

Callaway, RM, Davis, FW 1993. Vegetation dynamics, fire, and the physical environment in coastal central California. Ecology 74: 1567-1578.

Carmel, Y, Flather, CH 2004. Comparing landscape scale vegetation dynamics following recent disturbance in climatically similar sites in California and the Mediterranean basin. Landscape Ecology 19: 573-590.

Carmel, Y, Kadmon, R, Nirel, R 2001. Spatiotemporal predictive models of mediterranean vegetation dynamics. Ecological Applications 11: 268-280.

Carson, WP, Peterson, CP 1990. The role of litter in an old-field community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. Oecologia 85: 8-13.

Chen, W, Wang, W-M, Dai, X-R 2009. Holocene vegetation history with implications of human impact in the Lake Chaohu area, Anhui Province, East China. Vegetation history and Archaeobotany 18: 137-146.

Childress, MW, CM Crisafulli, Rykiel Jr, EJ 1998. Comparison of Markovian matrix models of a primary successional plant community. Ecological Modelling 107: 93-102.

Chytry, M, Sedláková, I, Tichy, L 2001. Species richness and species turnover in a successional heathland. Applied Vegetation Science 4: 89-96.

Critchley, CNR, Adamson, HF, McLean, BML, Davies, OD 2008. Vegetation dynamics and livestock performance in system-scale studies of sheep and cattle grazing on degraded upland wet heath. Agriculture, Ecosystems & Environment 128: 59-67.

Clements, FE 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution Publishing. Washington D.C.

Crawley, ME 1997. Plant ecology. Blackwell Science, London.

Cohen, J 1960. A coefficient of agreement for nominal scales, Educational and Psychological Measurement 20: 37–46.

Colasanti, RL, Hunt R, Watrud, L 2007. A simple cellular automaton model for high-level vegetation dynamics. Ecological Modelling 203: 363-374.

Comins, JS, Sendra, JB, Sanz, FM 1993. Crisis and permanence of the traditional mediterranean landscape in the central region of Spain. Landscape and Urban Planning 23: 155-166.

Crawley, MJ, May, RM 1987. Population dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials. Journal of Theoretical Biology 125: 475-489.

Cutler DR, Edwards TC, Beard KH, Cutler A, Hess KT 2007. Random forests for classification in ecology. Ecology 88: 2783-2792.

Csecserits A, Rédei T, 2001. Secondary succession on sandy old-fields in Hungary. Applied Vegetation Science 4: 63-74.

DeAngelis, DL, Waterhouse, JC 1987. Equilibrium and non-equilibrium concepts in ecological models. Ecological Monographs 57: 1-21.

De'ath, G 2007. Boosted trees for ecological modeling and prediction. Ecology 88: 243-251.

de Blois, S, Domon, G, Bouchard, A 2001. Environmental, historical and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. Landscape Ecology 16: 421-436.

Delcourt, HR, Delcourt, PA, Webb, T 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. Quaternary science reviews 1: 153-175.

Dieckmann, U, Herben, T, Law, R 1997. Spatio-temporal processes in plant communities. Pages 296-326. In Lepenies, W (szerk.): Yearbook 1995/1996, Institute for Advanced Study Berlin. Nicolaische Verlagsbuchhandlung, Berlin, Germany.

Dirnbock, T, Dullinger, S, Gottfried, M, Ginzler, C, Grabherr, G 2003. Mapping alpine vegetation based on image analysis, topographic variables and Canonical

Correspondence Analysis. Applied Vegetation Science 6: 85-96.

Donath, TW, Hölzel, N, Otte, A 2006. Influence of competition by sown grass, disturbance and litter on recruitment of rare flood-meadow species. Biological Conservation 130: 315-323.

Dormann, CF, McPherson, JM, Araujo, MB, Bivand, R, Bolliger, J, Carl, G, Davies, RG, Hirzel, A, Jetz, W, Kissling, WD, Kühn, I, Ohlemüller, R, Peres-Neto, PR, Reineking, B, Schröder, B, Schurr, FM, Wilson, R 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. Ecography 30: 609-628.

Dufour, A, Gadllah, F, Wagner, HH, Guisan, A, Buttler, A 2006. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. Ecography 29: 573-584.

Duguy, B, Vallejo, VR 2008. Land-use and fire history effects on post-fire vegetation dynamics in eastern Spain. Journal of Vegetation Science 19: 97-108.

Dupre, C, Diekmann, M 2001. Differences in species richness and life history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. Ecography 24: 275-286.

Eckstein, RL, Donath, TW 2005. Interactions between litter and water availability affect seedling emergence in four familial pairs of floodplain species. Journal of Ecology 93: 807-816.

Egler, FE 1954. Vegetation science concepts. I. Initial species composition, a factor in old-field development. Vegetatio 4: 412-417.

Elith, J, Leathwick, JR, Hastie, T 2008. A working guide to boosted regression trees. Journal of Animal Ecology 77: 802-813.

Engler, R, Guisan, A, Rechsteiner, L 2004. An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. Journal of Applied Ecology 41: 263-274.

Engler, R, Randin, CF, Vittoz, P, Czáka, T, Beniston, M, Zimmermann, NE, Guisan, A 2009. Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter? Ecography 32: 34-45.

Facelli, JM, Pickett, STA 1990. Markovian chains and the role of history in succession. Trends in Evolution and Ecology 5: 27-30.

Facelli, JM, Pickett, STA 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. Botanical Review 57: 1-32.

Feagin, RA, Wu, XB, Smeins, SG, Whisenant, SG, Grant, WE 2005. Individual versus community level processes and pattern formation in a model of sand dune plant succession. Ecological Modelling 183: 435-449.

Fekete G 1985. A terresztris vegetáció szukcessziója: elméletek, modellek, valóság. In Fekete G (szerk.): A cönológiai szukcesszió kérdései. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 31-63.

Fekete G 1992. The holistic view of succession reconsidered. Coenoses 7: 21-29.

Fernandez-Gimenez, ME, Allen-Diaz, B 1999. Testing a non-equilibrium model of rangeland vegetation dynamics in Mongolia. Journal of Applied Ecology 36: 871-885.

Fiala, K, Holub, P, Sedláková, I, Tůma, I, Záhora, J, Tesařová, M 2003. Reasons and consequences of expansion of *Calamagrostis epigeios* in alluvial meadows of landscape affected by water control measures. Ekológia (Bratislava) 22: 242-252. suppl. 2.

Fischer, HS 1990. Simulating the distribution of plant communities in an alpine landscape. Coenoses 5: 37-43.

Franklin, J 1995. Predictive vegetation mapping: geographic modeling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. Progress in Physical Geography 19: 474-499.

Fuhlendorf, SD, Smeins, FE 1998. The influence of soil depth on plant species response to grazing within a semi-arid savanna. Plant Ecology 138: 89-96.

Gassmann, F, Klötzli, F, Gian-Reto W 2000. Simulation of observed types of dynamics of plants and plant communities. Journal of Vegetation Science 11: 397-408.

Gellrich, M, Zimmermann, NE 2007. Investigating the regional-scale pattern of agricultural land abandonment in the Swiss mountains: A spatial statistical modelling approach. Landscape and Urban Planning 79: 65-76.

Ghorbani, J, Le Duc, MG, McAllister, HA, Pakeman, RJ, Marrs, RH 2006. Effects of the litter layer of *Pteridium aquilinium* on seed banks under experimental restoration. Applied Vegetation Science 9: 127-136.

Gibson, CW, Guilford, TC, Hambler, C, Sterling, PH 1983. Transition matrix models and succession after release from grazing on Aldabra atoll. Vegetatio 52: 151-159.

Gleason, HA 1926. The individualistic concept of the Plant Association. Bulletin of the Torrey Botanical Club 53: 7-26.

Glenn-Lewin, DC, van der Maarel, E 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics.

In Glenn-Lewin, DC, Peet, RK, Veblen, TT (szerk.): Plant Succession: Theory and Prediction. Springer, pp. 11-44.

Gómez-Aparicio, L, Zamora, R, Gómez, JM, Hódar, JA, Castro, J, Baraza, E 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. Ecological Applications 14: 1128-1138.

Gottfried M, Pauli H, Grabherr G 1998. Prediction of vegetation patterns at the limits of plant life: A new view of the alpine-nival ecotone. Arctic and Alpine Research 30: 207-221.

Green, P J 1995 Reversible jump Markov chain Monte Carlo computation and Bayesian model determination. Biometrika 82: 711–732.

Greig-Smith, P 1979. Pattern in vegetation. Journal of Ecology 67: 755-779.

Grime, JP (szerk.) 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Sons, Chistester, New York.

Guisan, A, Zimmermann, NE 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling 135: 147-186.

Guisan A, Weiss SB, Weiss AD 1999. GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. Plant Ecology 143: 107-122.

Guisan, A, Zimmermann, NE, Elith J, Graham, CH, Philips, S, Peterson, AT 2007. What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? Ecological Monographs 77: 615-630.

Hanley, JA, McNeil, BJ 1982. The meaning and use of the area under a Receiver Operating characteristic (ROC) Curve. Radiology 143: 29-36.

Hastings, W K 1970. Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. Biometrika 57: 97–109.

Házi J, Bartha S 2002. The role of *Calamagrostis epigeios* in the succession of abandoned vineyards, in the Western-Cserhát, Hungary. 3rd European Conference on Restoration Ecology, Budapest, Abstracts, p. 126.

Heidinga, L, Wilson, SD 2002. The impact of an alien grass (*Agropyron cristatum*) on species turnover in native prairie. Diversity and Distributions 8: 249-258.

Herben, T, Krahulec, F, Hadincová, V, Kovářová, M 1993. Small-scale spatial dynamics of plant species in a grassland community over six years. Journal of Vegetation Science 4: 171-178.

Herben, T, Krahulec, F, Hadincová, V, Pecháčková, S, Kovářová, M 1997. Fine-scale spatio-temporal patterns in a mountain grassland: do species replace each other in a

regular fashion? Journal of Vegetation Science 8: 217-224.

Hernández-Clemente, R, Cerrillo, RMN, Hernández-Bermejo, JE, Royo, SE, Kasimis, NA 2009. Analysis of postfire vegetation dynamics of Mediterranean shrub species based on terrestrial and NDVI Data. Environmental Management 43: 876-887.

Hill, MO, Evans, DF, Bell, SA 1992. Long-term effects of excluding sheep from hill pastures in North Wales. Journal of Ecology 80: 1-13.

Hobbs, RJ, Legg, CJ 1983. Markov models and initial floristic composition in heathland vegetation dynamics. Vegetatio 56: 31-43.

Hogeweg, P 1988. Cellular automata as a paradigm for ecological modelling. Applied Mathematics & Computing 27: 81-100.

Holub, P 2002. The expansion of *Calamagrostis epigeios* into alluvial meadows: comparison of aboveground biomass in relation to water regimes. Ekológia (Bratislava) 21: 27-37.

Horn, HS 1976. Succession. In May, RM (szerk.): Theoretical Ecology. Principles and applications. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 253-271.

Horváth A 2002. A mezőföldi löszvegetáció términtázati szerveződése. Synbiologia Hungarica 5. Scientia kiadó, Budapest.

Horváth F 1983. Inter-specifikus kapcsolatok vizsgálata egy gyeptársulás fajain, különbözőképpen tipizált háttérszituációkban. Szakdolgozat, ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest.

Horváth F, Csontos P 1992. Thirty-year-changes in some forest communities of Visegrádi Mts, Hungary. Pages 481–488. In Teller, A, Mathy P, Jeffers, JNR (szerk.): Responses of forest ecosystems to environmental changes. Elsevier Science Publishers, Barking, United Kingdom.

Hölzel, N 2005. Seedling recruitment in flood-meadow species: The effects of gaps, litter and vegetation matrix. Applied Vegetation Science 8: 115-224.

Huhta, A-P, Rautio, P 1998. Evaluating the impacts of mowing: a case study comparing managed and abandoned meadow patches. Annales Botanici Fennici 35: 85-99.

Huhta, A-P, Pasi, R, Tuomi, J, Laine, K 2001. Restorative mowing on an abandoned semi-natural meadow: short-term and predicted long-term effects. Journal of Vegetation Science 12: 677-686.

Huston, MA 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. Oikos 86: 393-401.

Illyés E, Jakab G, Csathó AI 2007a. Jelenlegi és a jövőben kívánatos természetvédelmi

akciók, stratégiák a lejtősztyepek, löszgyepek és erdőssztyeprétek megőrzésére. In Illyés E, Bölöni J (szerk.): Lejtősztyepek és erdőszyteprétek Magyarországon. MTA ÖBKI, Budapest. pp. 114-123.

Illyés E, Molnár Zs, Csathó AI 2007b. Lejtősztyepek, löszgyepek, erdőszytepek és a löszfalnövényzet jelenlegi állapota és az ahhoz vezető hatások. In Illyés E, Bölöni J (szerk.): Lejtősztyepek és erdőszyteprétek Magyarországon. MTA ÖBKI, Budapest. pp. 104-113.

Isermann, M, Diekmann, M, Heemann, S 2007. Effects of the expansion by *Hippophaë rhamnoides* on plant species richness in coastal dunes. Applied Vegetation Science 10: 33-42.

Jackson, RD, Bartolome, JW 2002. A state-transition approach to understanding nonequilibrium plant community dynamics in Califronian Grasslands. Plant Ecology 162: 49-65.

Jackson, ST, Hobbs, RJ 2009. Ecological restoration in the light of ecological history. Science 325: 567-569.

Jongepierová, I, Jongepier, JW, Klimeš, L 2004. Restoring grassland on arable land: an example of a fast spontaneous succession without weed-dominated stages. Preslia 76: 361-369.

Juhász-Nagy P 1984. Spatial dependence of plant populations. Part 2. A family of new models. Acta Botanica Hungarica 30: 363-402.

Kadmon, R, Harari-Kremer, R 1999. Landscape-scale regeneration dynamics of disturbed Mediterranean maquis. Journal of Vegetation Science 10: 393-402.

Klimeš, L, Jongepierová, I, Jongepier, JW 2000. The effect of mowing on a previously abandoned meadow: a ten-year experiment. Příroda 17: 7-24.

Klötzli, F, Grootjans, AP 2001. Restoration of natural and semi-natural wetland systems in Central Europe: progress and predictability of developments. Restoration Ecology 9: 209-219.

Koerner, W, Dupouey, E, Dambrine E, Benoit, M 1997. Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. Journal of Ecology 85: 351-358.

Kordos L 1987. Climatic and ecological changes in Hungary during the last 15 000 years. In Pécsi M és Kordos L: Holocene Environment in Hungary, MTA Földrajzi Kutatóintézete, Budapest, pp. 11-24.

Körmöczi L, Margóczi K, Gallé L, Györffy Gy 1999. Effects of land-use change and

climate fluctuation on grassland structure. In Kovács-Láng E, Molnár E, Kröel-Dulay Gy, Barabás S (szerk.): Long term ecological research in the Kiskunság, Hungary. MTA ÖBKI, Vácrátót. pp. 46-47.

Kumar L, Skidmore AK, Knowles E 1997. Modelling topographic variation in solar radiation in a GIS environment. International Journal of Geographical Information Science 11: 475-497.

Landis, J, Koch, GG 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. Biometrics 33: 328-343.

Legendre, P 1993. Spatial autocorrelation – trouble or new paradigm? Ecology 74: 1659-1673.

Legg, CJ 1980. A Markovian approach to the study of heath vegetation dynamics. Bulletin of Ecology 11: 393-404.

Lepš, J 1987. Vegetation dynamics in early old-field succession: a quantitative approach. Vegetatio 72: 95-102.

Li, B-L 1995. Stability analysis of a non-homogeneous Markovian landscape model. Ecological Modelling 82: 247-256.

Lippe, E, de Smidt, JT, Glenn-Levin, DC 1985. Markov models and succession: a test from a heathland in the Netherlands. Journal of Ecology 73: 775-791.

Lough, TJ, Wilson, JB, Mark, AF, Evans, AC 1987. Succession in a New Zealand alpine cushion community: a Markovian model. Vegetatio 71: 129-138.

Lunter, GA, Miklós, I, Drummond, A, Jensen, JL, Hein, J 2005. Bayesian Coestimation of Phylogeny and Sequence Alignment. BMC Bioinformatics 6:83.

Magyari E 2002a. Climatic versus human modification of the Late Quaternary vegetation in Eastern Hungary. Doktori Értekezés, Debreceni Egyetem.

Magyari E 2002b. Holocene biogeography of *Fagus sylvatica* L. and *Carpinus betulus* L. in the Carpathian-Alpine region. Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis 26: 15-35.

Margóczi, K, Körmöczi L, Gallé L, Györffy Gy 1999. A long term study on the stability and regeneration of sand grasslands. In Kovács-Láng E, Molnár E, Kröel-Dulay Gy, Barabás S (szerk.): Long term ecological research in the Kiskunság, Hungary. MTA ÖBKI, Vácrátót. pp. 47-48.

Matus G, Tóthmérész B, Papp M 2002. Túllegeltetett nyírségi homoki gyep regenerációja. In Borhidi A és Botta-Dukát Z (szerk.): Ökológia az ezredfordulón III. Műhelytanulmányok. 143-148.

Matus G, Tóthmérész B, Papp M 2003. Restoration prospects of abandoned species-rich sandy grassland in Hungary. Applied Vegetation Science 6: 169-178.

Matus G, Papp M, Tóthmérész B 2005. Impact of management on vegetation dynamics and seed bank formation of inland dune grassland in Hungary. Flora 200: 296-306.

McCullagh, P, Nelder, JA 1989. Generalized Linear Models. Chapman and Hall, London.

McIntosh, PD, Price, DM, Eberhard, R, Slee, AJ 2009. Late Quaternary erosion events in lowland and mid-altitude Tasmania in relation to climate change and first human arrival. Quaternary Science Reviews 28: 850-872.

McKenzie, D, Peterson, DW, Thornton PE 2003. Climatic and biophysical controls on conifer species distributions in mountain forests of Wahington State, USA Journal of Biogeography 30: 1093-1108.

Medzihradszky Zs, Bölöni J, Molnár Zs, Kertész M, Varga Z, Debreczy Zs, Molnár A 2000. Mit tudunk a múltról? In Molnár Zs, Kun A (szerk.): Alföldi erdőssztyepp-maradványok Magyarországon. WWF Füzetek 15. WWF Magyarország, Budapest, pp. 20-25.

Mesquita, RCG, Ickes, K, Ganade, G, Williamson, GB 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. Journal of Ecology 89: 528-537.

Metropolis, N, Rosenbluth, AW, Teller, MN, Teller E 1953. Equation of state calculations by fast computing machines. Journal of Chemical Physics 21: 1087–1092.

Milchunas, DG, Sala, OE, Laurenroth, WK 1988. A generalized model of grazing by large herbivores on grassland community structure. American Naturalist 132: 87-106.

Miles, J 1978. Vegetation dynamics. Outline studies in ecology. Chapman és Hall, London.

Miller, J, Franklin, J 2002. Modelling the distribution of four vegetation alliances using generalized linear models and classification trees with spatial dependence. Ecological Modelling 157: 227-247.

Miller, J, Franklin, J, Aspinall, R 2007. Incorporating spatial dependence in predictive vegetation models. Ecological Modelling 202: 225-242.

Moore, DM, Lees, BG, Davey, SM 1991. A new method for predicting vegetation distributions using decision tree analysis in a geographic information system. Environmental Management 15: 59-71.

Morgan, JW 1998. Small-scale plant dynamics in temperate *Themedra triandra* grasslands in southeastern Australia. Journal of Vegetation Science 9: 347-360.

Muster, S, Elsenbeer H, Conedera, M 2007. Small-scale effects of historical land use and topography on post-cultural tree species composition in an Alpine valley in southern

Switzerland. Landscape Ecology 22: 1187-1199.

Myster, RW, Pickett, STA 1994. A comparision of rate of succession over 18 yr in 10 contrasting old fields. Ecology 75: 387-392.

Noy-Meir, I, Gutman, M, Kaplan, Y. 1989. Responses of mediterranean grassland plants to grazing and protection. Journal of Ecology 77: 290-310.

Oborny B 1994. Growth rules and environmental predictability – a simulation study. Journal of Ecology 82: 341-351.

Oborny B, Meszena G, Szabó G 2005. Dynamics of populations on the verge of extinction. Oikos 109: 291-296.

O'Neill, RV 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press.

O'Neill, RV, Johnson AR, King, AW 1989. A hierarchical framework for the analysis of scale. Landscape Ecology 3: 193-205.

Ónodi G, Kertész M, Botta-Dukát Z 2006. Effects of simulated grazing on open perennial sand grassland. Community Ecology 7: 133-141.

Orlóci, L 2001. Pattern dynamics: an essay concerning principles, techniques, and applications. Community Ecology 2: 1-15.

Ostendorf, B, Reynolds, JF 1998. A model of arctic tundra vegetation derived from topographic gradients. Landscape Ecology 13: 187-201.

Otsus, M, Zobel, M 2002. Small-scale turnover in a calcareous grassland, its pattern and components. Journal of Vegetation Science 13: 199-206.

Palmer, MW, Rusch, GM 2001. How fast is the carousel? Direct indices of species mobility with examples from an Oklahoma grassland. Journal of Vegetation Science 12: 305-318.

Park, Y.S, Chon, TS 2007. Biologically-inspired machine learning implemented to ecological informatics. Ecological Modelling 203: 1-7.

Pearce, J, Ferrier, S 2000. An evaluation of alternative algorithms for fitting species distribution models using logistic regression. Ecological Modelling 128: 127-147.

Perry, GLW, Enright, NJ 2007. Contrasting outcomes of spatially implicit and spatially explicit models of vegetation dynamics in a forest-shrubland mosaic. Ecological Modelling 207: 327-338.

Persson, S, 1984. Vegetation development after the exclusion of grazing cattle in a meadow area in the south of Sweden. Vegetatio 55: 65-92.

Pickett, STA, 1982. Population patterns through twenty years of oldfield succession.

Vegetatio 49: 45-59.

Pickett, STA, White, PS 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press New York, New York, USA.

Pickett, STA, Parker, T, Fiedler, P 1992. The new paradigm in ecology: implications for conservation biology above the species level. In Fiedler, P, Subodh, KJ (szerk.): Conservation Biology. Chapman and Hall, New York and London. pp. 65-88.

Pietsch, W 1998. Naturschutzgebiete zum Studium der Sukzession der Vegetation in der Bergbaufolgelandschaft. In Pflug W (szerk.): Braunkohlengebau und Rekultivierung, pp. 677-686. Springer-Verlag, Berlin.

Prasad, AM, Iverson, LR, Liaw, A 2006. Newer classification and regression tree techniques: Bagging and random forests for ecological prediction. Ecosystems 9: 181-199.

Prock, S, Mader, G, Cernusa, A 1997. Die Diasporenbank subalpiner Weideflachen in den Alpen und ihre Bedeutung für die Sukzession. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 28: 241-248.

R Development Core Team 2006. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Rebele, F 1996. *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth auf anthropogenen Standorten – ein Überblick. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 26: 753-763.

Rebele, F 2000. Competition and coexistence of rhizomatous perennial plants along a nutrient gradient. Plant Ecology 147: 77-94.

Rebele, F, Lehmann, C 2001. Biological Flora of Central Europe: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Flora 196: 325-344.

Rebele, F, Lehmann, C 2002. Restoration of a landfill site in Berlin, Germany by spontaneous succession. Restoration Ecology 10: 340-347.

Reiczigel J, Harnos A, Solymosi N 2007. Biostatisztika nem statisztikusoknak. Pars Kft, Nagykovácsi.

Ribeiro, PJ Jr, Diggle, PJ 2001. geoR: a package for geostatistical analysis. R-NEWS 1: 15-18.

Rózsa P 1976. Lineáris algebra és alkalmazásai. Műszaki Könyvkiadó, Budapest.

Ryser, P, Langenauer, R, Gigon, A 1995. Species richness and vegetation structure in a limestone grassland after 15 years management with six biomass removal regimes. Folia Geobotanica Phytotaxonomica 30: 157-167.

Saïd, S 2002. Floristic and life form diversity in post-pasture successions on a Mediterranean island (Corsica). Plant Ecology 162: 67-76.

Scanlan, JC, Archer S 1991. Simulated dynamics of succession in a north American subtropical *Prosopis* savanna. Journal of Vegetation Science 2: 625-634.

Schwarz, G 1978. Estimating the dimension of a model. Annals of Statistics 6: 461-464.

Sedláková, I, Fiala, K 2001. Ecological degradation of alluvial meadows due to expanding *Calamagrostis epigeios*. Ekológia (Bratislava) 20: 226-333 suppl. 3.

Sendtko, A 1999. Succession of xerothermic vegetation in abandoned vineyards of the Tokaj region (northeastern Hungary) - studies in phytosociology and population biology. Phytocoenologia 29: 345-448.

Shipley, B, Keddy PA 1987. The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypotheses. Vegetatio 69: 47-55.

Sillasoo, Ü, Poska, A, Seppä, H, Blaauw, M, Chambers, FM 2009. Linking past cultural developments to palaeoenvironmental changes in Estonia. Vegetation History and Archaeobotany 18: 315-327.

Silvertown, J, Holtier, S, Johnson, J, Dale, P 1992. Cellular automaton models of interspecific competition for space – the effect of pattern on process. Journal of Ecology 80: 527-534.

Simberloff, D 1982. A succession of paradigms in ecology: essentialism, materialism and probabilism. In Saarinen, E (szerk.): 1982. Conceptual issues in ecology. pp. 63-99.

Simon T 2000. A magyarországi edényes flóra határozója. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.

Sintes, T, Marba, N, Durante, CM, Kendrick, GA 2005. Nonlinear processes in seagrass colonisation explained by simple clonal growth rules. Oikos 108: 165-175.

Somodi I 2004. Degradációs és regenerációs dinamikák egy dombvidéki löszsztyeppréten. Szakdolgozat, ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest.

Sousa, WP 1984. The role of disturbance in natural communities. Annual Review of Ecology and Systematics 15: 353-391.

Spiegelberger, T, Matthies, D, Müller-Schärer, H, Schaffner, U 2006. Scale-dependent effects of land use on plant species richness of mountain grassland in the European Alps. Ecography 29: 541-548.

Stampfli, A, Zeiter, M 1999. Plant species decline due to abandonment of meadows cannot easily be reversed by mowing. A case study from the Alps. Journal of Vegetation Science 10: 151-164.

Stránská, M 2004. Successional dynamics of *Cynosurus* pasture after abandonment in Podkronoší. Plant, Soil and Environment 50: 364-370.

Swets, JA 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science 240: 1285-1293.

Tan, SS, Smeins, FE 1996. Predicting grassland community changes with an artificial neural network model. Ecological Modelling 84: 91-97.

ten Harkel, MJ, van der Meulen, F 1995. Impact of grazing and atmospheric nitrogen deposition on the vegetation of dry coastal dune grasslands. Journal of Vegetation Science 7: 445-452.

Texeira, M, Altesor, A 2009. Small-scale spatial dynamics of vegetation in a grazed Uruguayan grassland. Austral Ecology 34: 386-394.

Thórhallsdóttir, TE 1990. The dynamics of a grassland community: a simultaneous investigation of spatial and temporal heterogenity at various scales. Journal of Ecology 78: 884-908.

Thuiller, W, Albert, C, Araújo, MB, Berry, PM, Cabeza, M, Guisan, A, Hickler, T, Midgley, GF, Paterson, J, Schurr, FM, Sykes, MT, Zimmermann, NE 2008. Predicting global change impacts on plant species distributions: Future challenges. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 9: 137-152.

Tilman, D 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology 75: 2-16.

Tóth Cs, Nagy G, Nyakas A 2003. Legeltetett gyepek értékelése a Hortobágyon. Debreceni Egyetem Agrártudományi Közlemények - Acta Agraria Debreceniensis 10: 50-55.

Turner, MG 1987. Spatial simulation of landscape changes in Georgia: A comparison of 3 transition models. Landscape Ecology 1: 29-36.

Turner, MG 1988. A spatial simulation model of land use changes in a piedmont county in Georgia. Applied Mathemathical Computing 27: 39-51.

Turner, MG, Gardner, RH (szerk.) 1994. Quantitative Methods in Landscape Ecology. Springer-Verlag, New York.

Usher, MB 1981. Modelling ecological succesion, with particular reference to Markovian models. Vegetatio 46: 11-18.

Van Auken, OW 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. Annual Reviews of Ecology and Systematics 31: 197-215.

van der Maarel, E, Sykes, MT 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. Journal of Vegetation Science 4: 179-188.

van Hulst, R 1979. On the dynamics of vegetation: Markov chains as models of succession. Plant Ecology 40: 3-14.

van Uytvanck, J, Maes D, Vandenhaute, D, Hoffman M 2008. Restoration of woodpasture on former agricultural land: The importance of safe sites and time gaps before grazing for tree seedlings. Biological Conservation 141: 78-88.

Vetter, S 2005. Rangelands at equilibrium and non-equilibrium: recent developments in the debate. Journal of Arid Environments 62: 321-341.

Virágh K 1982. Vegetation dynamics induced by some herbicides in a perennial grassland community I. Acta Botanica Hungarica 28: 427-447.

Virágh K 1986. The effect of herbicides on vegetation dynamics: a multivariate study. Abstracta Botanica 10: 317-340.

Virágh K 1987. The effect of herbicides on vegetation dynamics: A five year study of temporal variation of species composition in permanent grassland plots. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica 22: 385-403.

Virágh K 1989a. The effect of selective herbicides on temporal population patterns in an old perennial grassland community. Acta Botanica Hungarica 35: 127-143.

Virágh K 1989b. An experimental approach to the study of community stability: resilience and resistence. Acta Botanica Hungarica 35: 99-125.

Virágh K 1991. Diszturbációt követő vegetációdinamizmus egy sztyeptársulásban. Kandidátusi értekezés, Vácrátót.

Virágh K 1994. Spatial aspects of vegetation dynamics induced by herbicide disturbances in a loess grassland community. Tiscia 28: 3-13.

Virágh K 2000. Vegetációdinamika és szukcessziókutatás az utóbbi 15 évben. Gondolatok a kutatási trendekről és módszerekről. In Virágh K és Kun A (szerk.): Vegetáció és dinamizmus. A 70 éves Fekete Gábort köszöntik tanítványai, barátai és munkatársai. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót. pp. 53-77.

Virágh K, Bartha S 1996. The effect of current dynamical state of a loess steppe community on its responses to disturbances. Tiscia 30: 3-13.

Virágh, K, Bartha, S 2003. Species turnover as a function of vegetation pattern. *Tiscia* 34: 47-56.

Virágh K, Fekete G 1984. Degradation stages in a xeroseries: composition, similarity, grouping, coordination. Acta Botanica Hungarica 30: 427-459.

Virágh K, Gerencsér L 1988. Seed bank in the soil and its role during secondary successions induced by some herbicides in a perennial grassland community. Acta

Botanica Hungarica 34: 77-121.

Vogiatzakis, IN, Griffiths, GH 2006. A GIS-based empirical model for vegetation prediction in Lefka Ori, Crete. Plant Ecology 184: 311-323.

Vojtech, E, Turnbull, LA, Hector, A 2007. Differences in light interception in grass monocultures predict short-term competitive outcomes under productive conditions. PLoS ONE 2: e499. doi:10.1371/journal.pone.0000499.

Wang, RZ, Ripley, EA 1997. Effects of grazing on a *Leymus chinensis* grassland on the Songen plain of north-eastern China. Journal of Arid Environments 36: 307-318.

Weaver K, Perera AH 2004. Modelling land cover transitions: a solution to the problem of spatial dependence in data. Landscape Ecology 19: 273-289.

Wiens, JA 1989. Spatial scaling in ecology. Functional Ecology 3: 385-397.

Wu, JG, Levin, SA 1994. A spatial patch dynamic modelling approach to pattern and process in an annual grassland. Ecological Monographs 64: 447-464.

Wu, JG, Loucks, O 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. Quarterly Review of Biology 70: 439-464.

Wu, Y, Sklar, F, Rutchey, K 1997. Analysis and simulations of fragmentation patterns in the Everglades. Ecological Applications 7: 268-276.

Xiong, S, Nilsson, C 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. Journal of Ecology 87: 894-994.

Yee, TW, Mitchell, ND 1991. Generalized Additive-models in plant ecology. Journal of Vegetation Science 2: 587-602.

Zimmermann, NE, Kienast, F 1999. Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: Species versus community approach. Journal of Vegetation Science 10: 469-482.

Zimmermann, NE, Roberts, DW 2001. Final report of the MLP climate and biophysical mapping project. Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf.

Zólyomi B 1957. Der Tatarenahorn-Eichen-Lösswald der zonalen Waldsteppe. Acta Botanica Hungarica 3: 401-424.

Zólyomi B, Fekete G 1994. The Pannonian loess steppe: differentiation in space and time. Abstracta Botanica 18: 29-41.

IX. FÜGGELÉK

A függelék. Átmeneti mátrixok. A megfigyelt vegetációtérképeken szereplő vegetációtípusok egymásba alakulásának gyakoriságai. A 0,3-as gyakoriság feletti értékeket félkövéren szedtem. A vegetációtípusok betűjelei a következők: F: Festucás, D: Danthoniás, S: Sieglingiás, H: Chrysopogonos, E: Elymusos, B: Bothriochloás, C: Calamagrostisos, R: cserjés, L: Leontodonos.

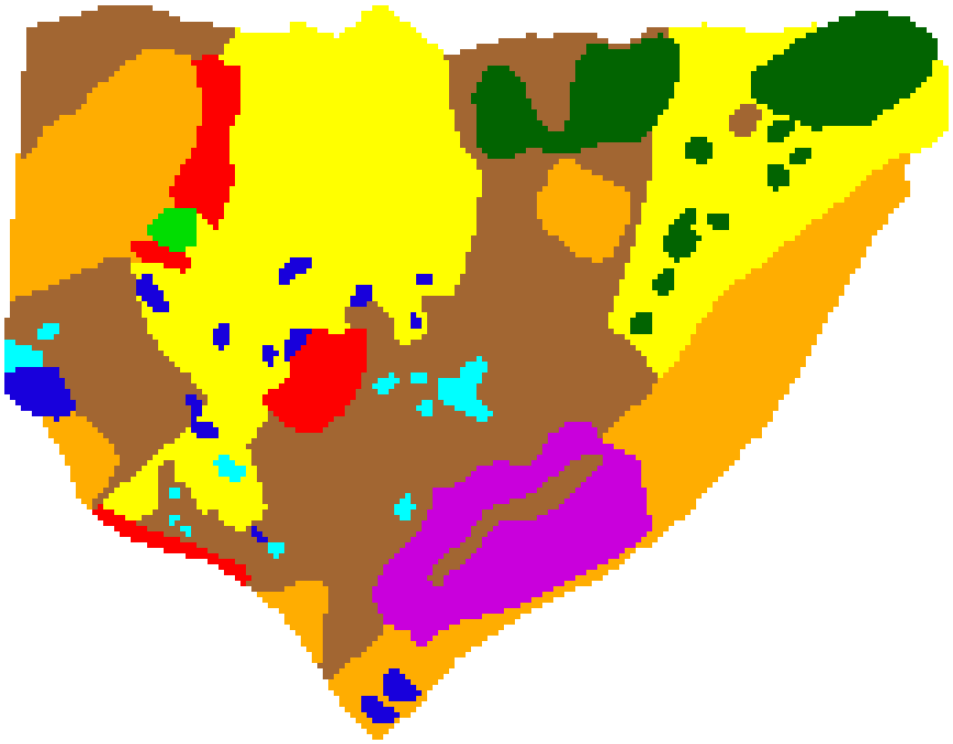
1983-1988	B	C	D	E	F	H	L	R	S
B	**0,92**	0,06	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
C	0,00	**0,93**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07
D	0,00	0,04	**0,92**	0,02	0,00	<0,01	0,01	0,00	0,00
E	0,00	0,01	0,04	**0,96**	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
F	0,00	0,00	0,00	0,00	**1,00**	0,00	0,00	0,00	0,00
H	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	**0,98**	0,00	0,00	0,00
L	0,00	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00	**0,88**	0,00	0,03
R	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**1,00**	0,00
S	0,00	0,07	0,00	0,01	0,00	0,00	0,07	0,00	**0,84**

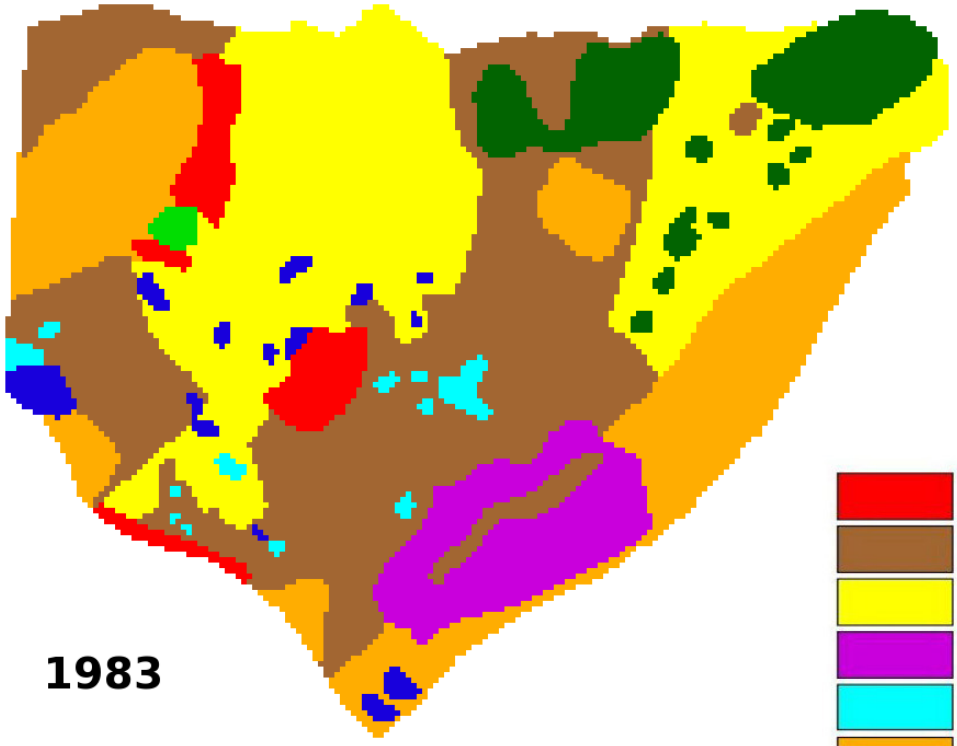
1988-2002	B	C	D	E	F	H	L	R	S
B	0,00	0,03	0,19	0,17	0,05	**0,48**	0,00	0,05	0,02
C	0,00	**0,70**	0,16	0,02	0,00	0,01	0,00	0,00	0,11
D	0,00	0,17	**0,67**	0,08	0,00	0,06	0,00	0,02	0,01
E	0,00	0,19	**0,48**	0,14	0,00	0,18	0,00	0,02	0,00
F	0,00	0,13	**0,31**	**0,33**	0,20	0,00	0,00	0,02	0,00
H	0,00	0,00	0,24	0,15	0,01	**0,46**	0,00	0,14	0,00
L	0,00	0,12	**0,70**	0,01	0,00	0,13	0,00	0,05	0,00
R	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**1,00**	0,00
S	0,01	0,18	**0,35**	0,12	<0,01	0,14	0,00	0,01	0,20

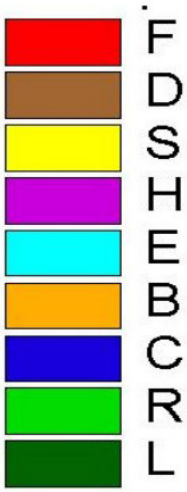
A függelék – folytatás.

1983-2002	B	C	D	E	F	H	L	R	S
B	0,00	0,08	0,18	0,16	0,05	**0,45**	0,00	0,05	0,02
C	0,00	**0,83**	0,10	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,01
D	0,00	0,18	**0,65**	0,09	0,00	0,06	0,00	0,02	0,01
E	0,00	0,28	**0,54**	0,18	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
F	0,00	0,13	**0,31**	**0,33**	0,20	0,00	0,00	0,02	0,00
H	0,00	0,02	0,24	0,13	0,01	**0,46**	0,00	0,14	0,00
L	0,00	0,16	**0,74**	0,00	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00
R	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	**1,00**	0,00
S	<0,01	0,19	**0,36**	0,11	<0,01	0,14	0,00	0,01	0,20

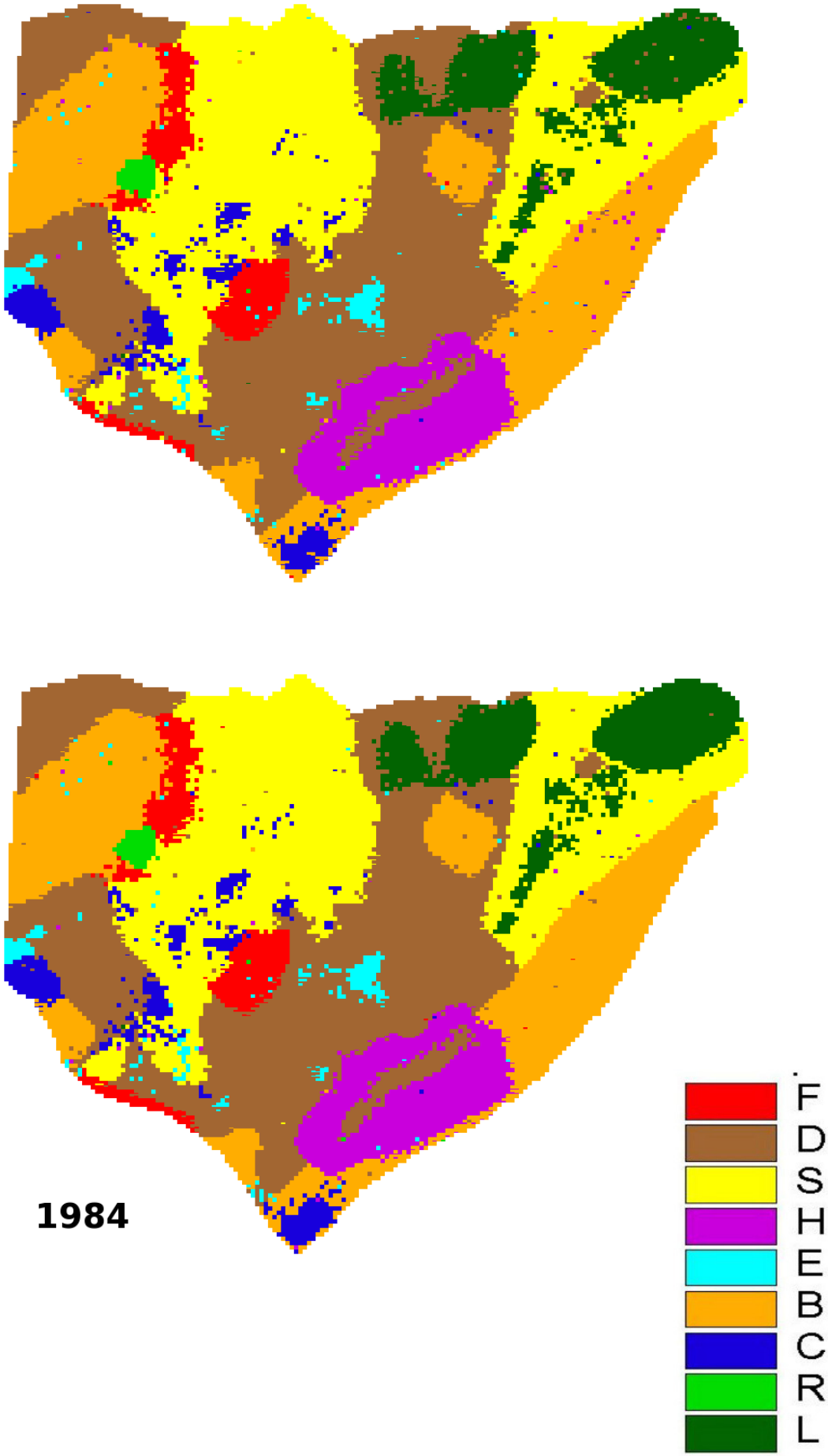
B függelék. A szimuláció során becsült térképek sorozata. Felső sor: két időponton alapuló szimuláció, alsó sor: három időponton alapuló szimuláció. A térképeket 2 m oldalú cellákra osztottuk a szimulációhoz. A becsült térképek ábrázolásán egy ilyen cellában akkora részletet foglal el egy-egy vegetációtípusnak megfelelő szín, amilyen gyakorisággal a típus abban a cellában megjelent a szimuláció eredményéül kapott vegetációtérkép-eloszlásban. A vegetációtípusok betüjelei a következők: F: Festucás, D: Danthoniás, S: Sieglingiás, H: Chrysopogonos, E: Elymusos, B: Bothriochloás, C: Calamagrostisos, R: cserjés, L: Leontodonos.

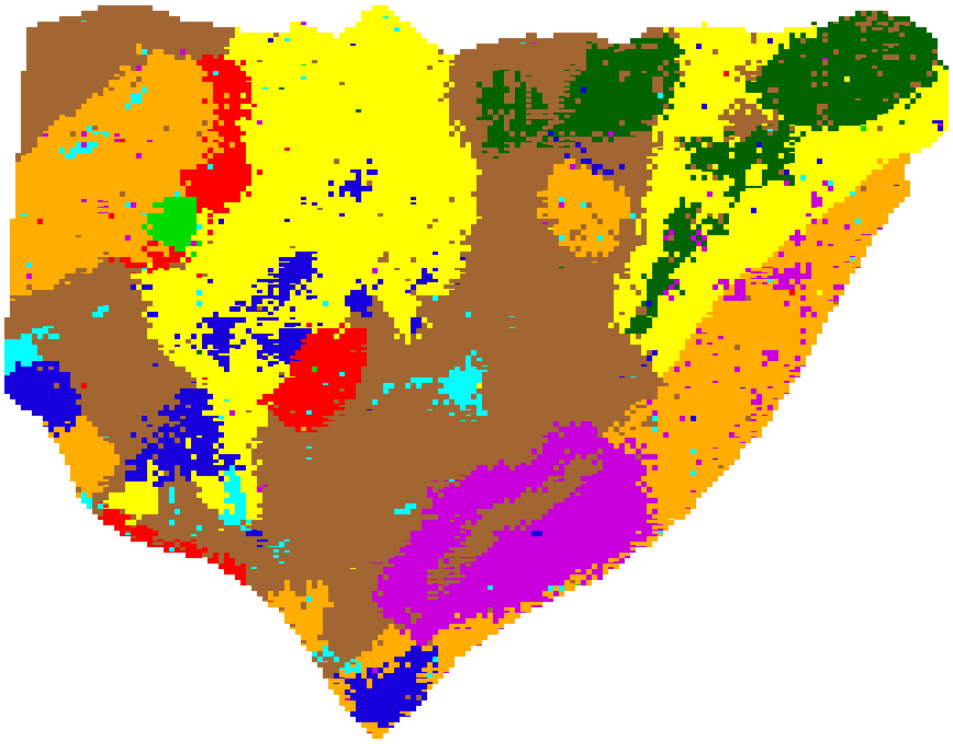


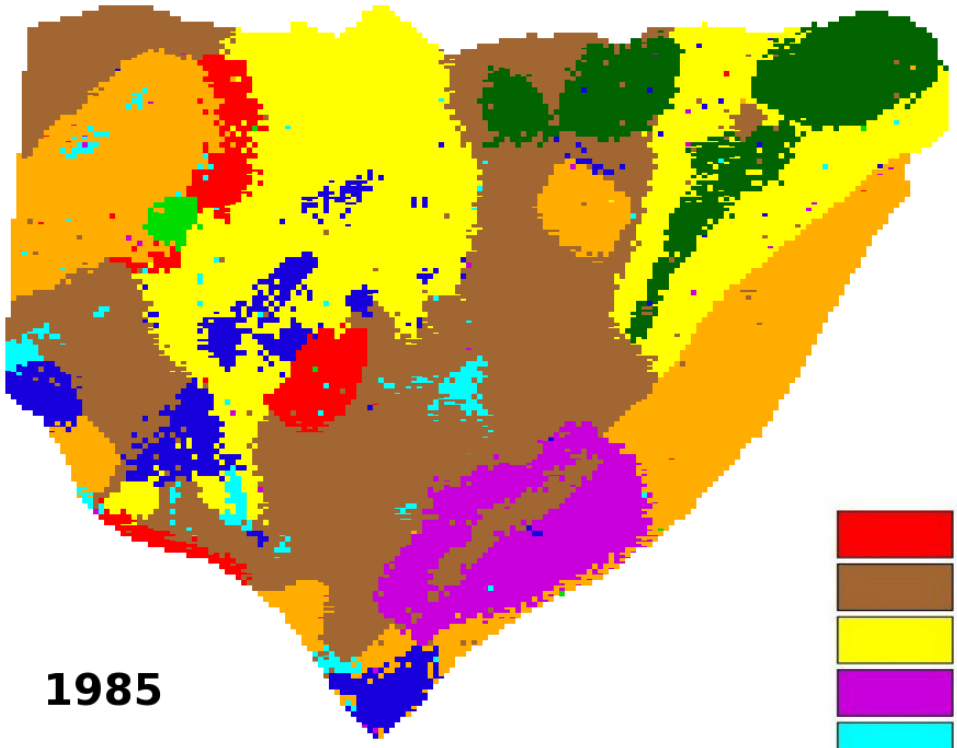


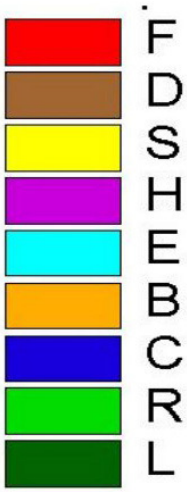


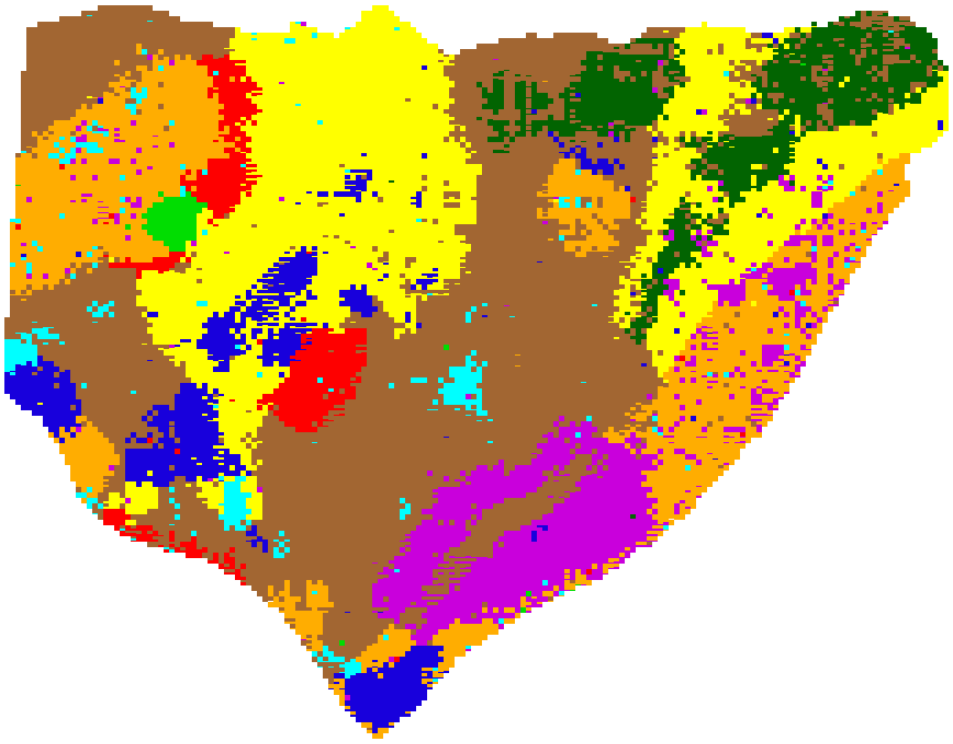
Mindkét szimuláció kiindulási állapota, az 1983-as valós vegetációtérkép a szimuláció léptékének megfelelően cellákra osztva.

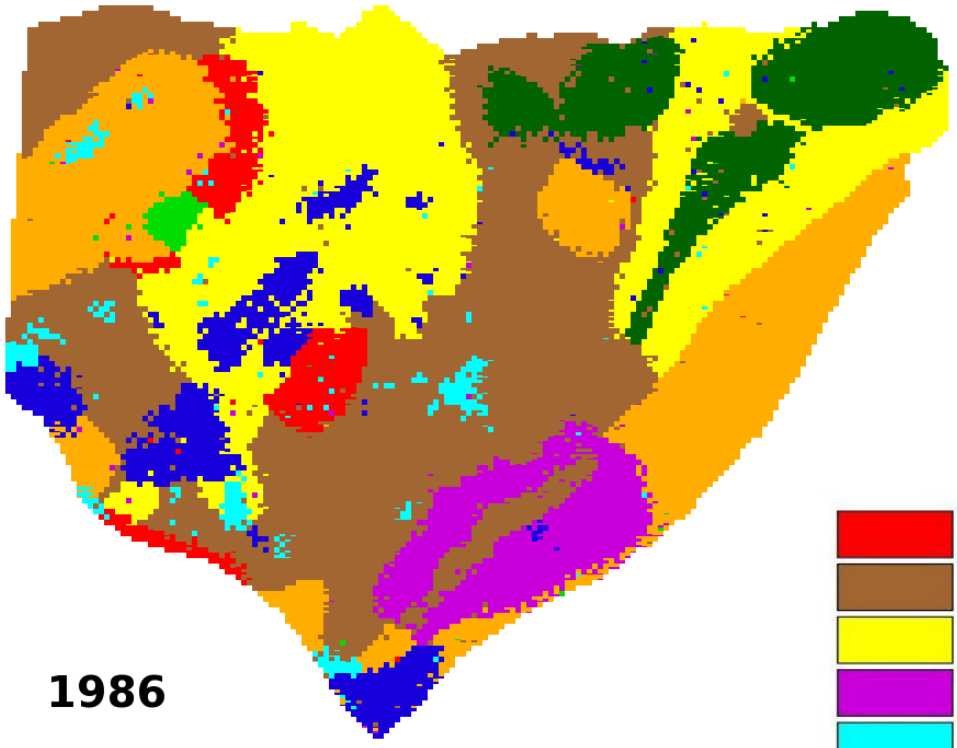

1984
F
D
S
H
E
B
C
R
L

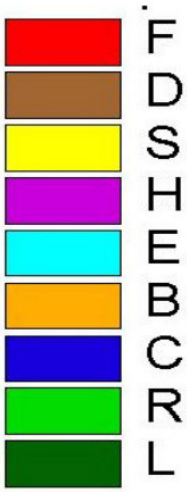


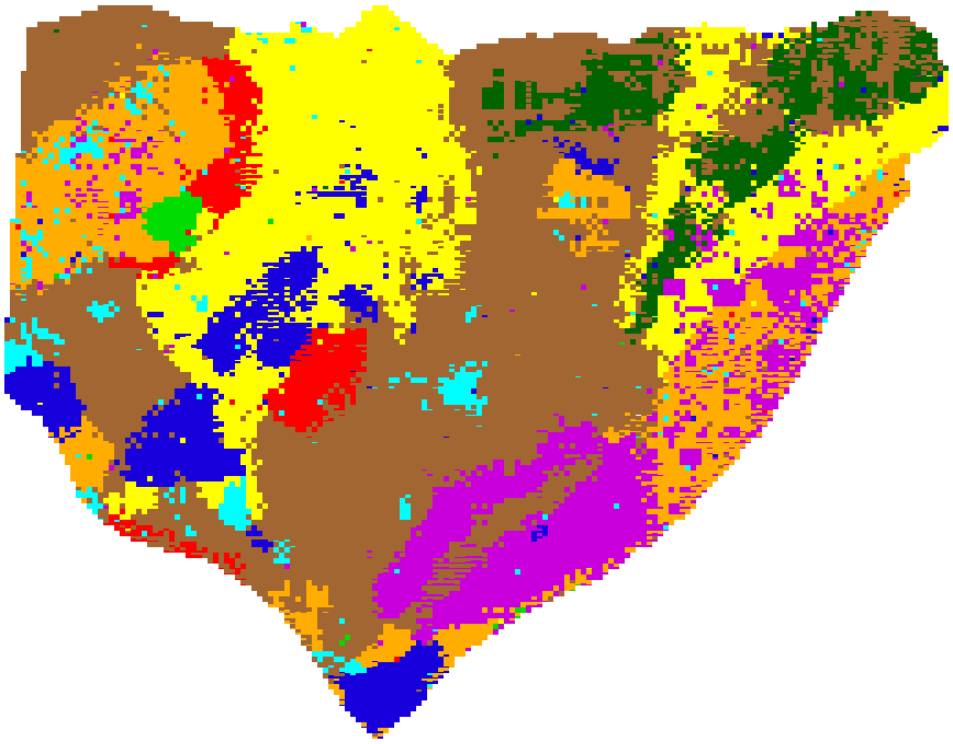

1985

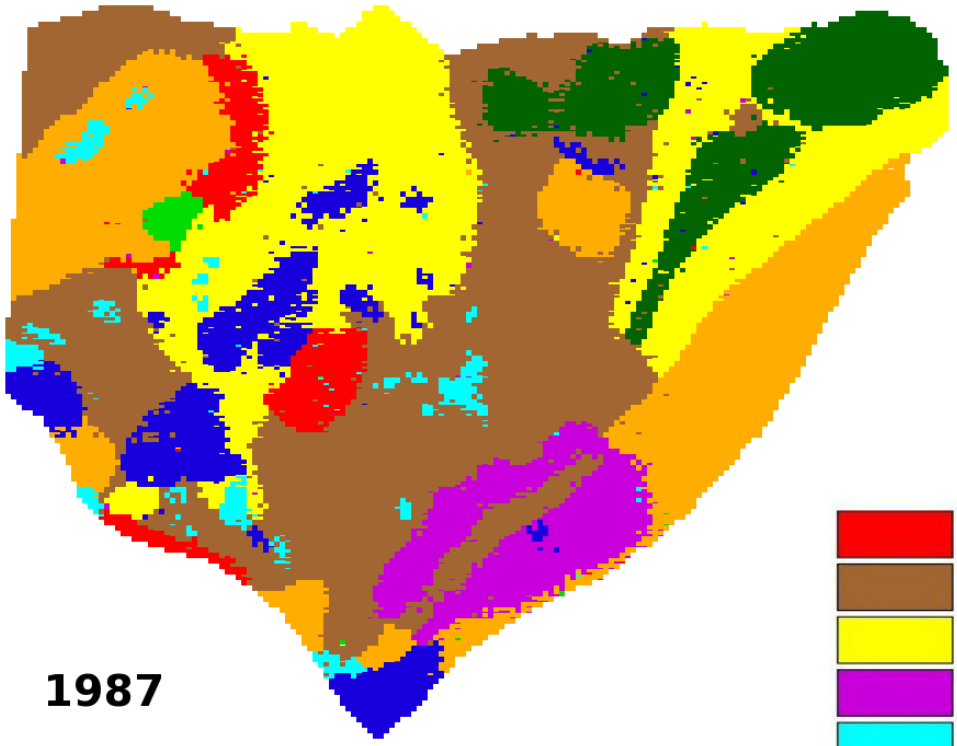

F
D
S
H
E
B
C
R
L

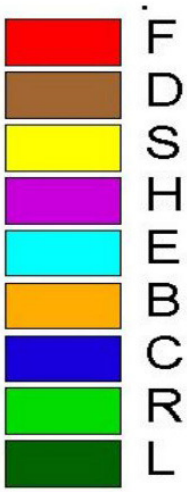


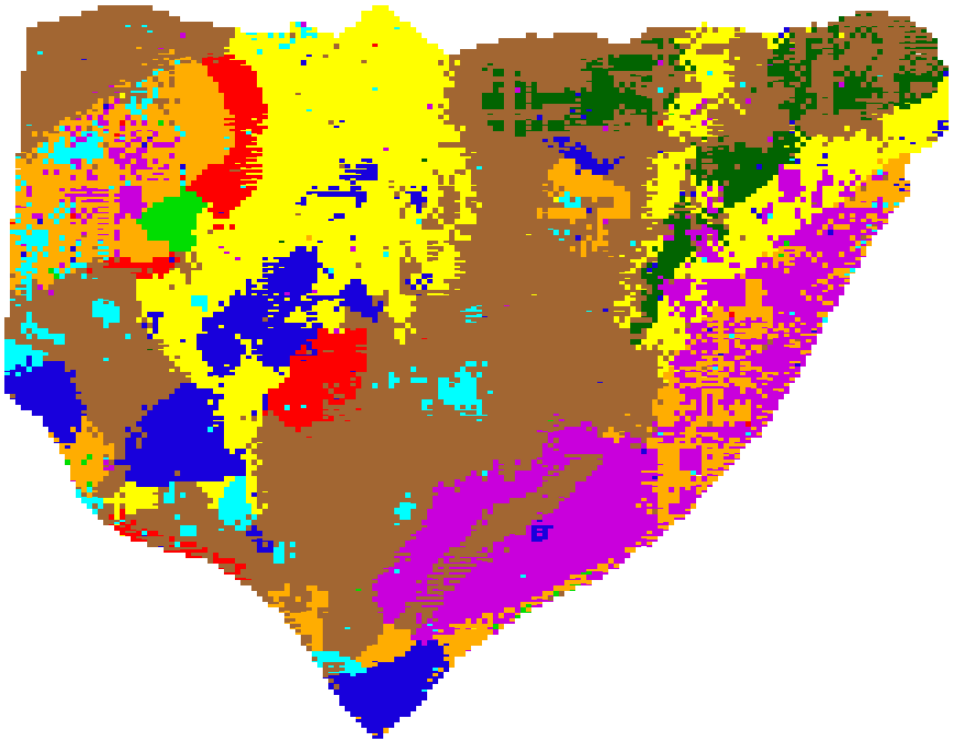

1986

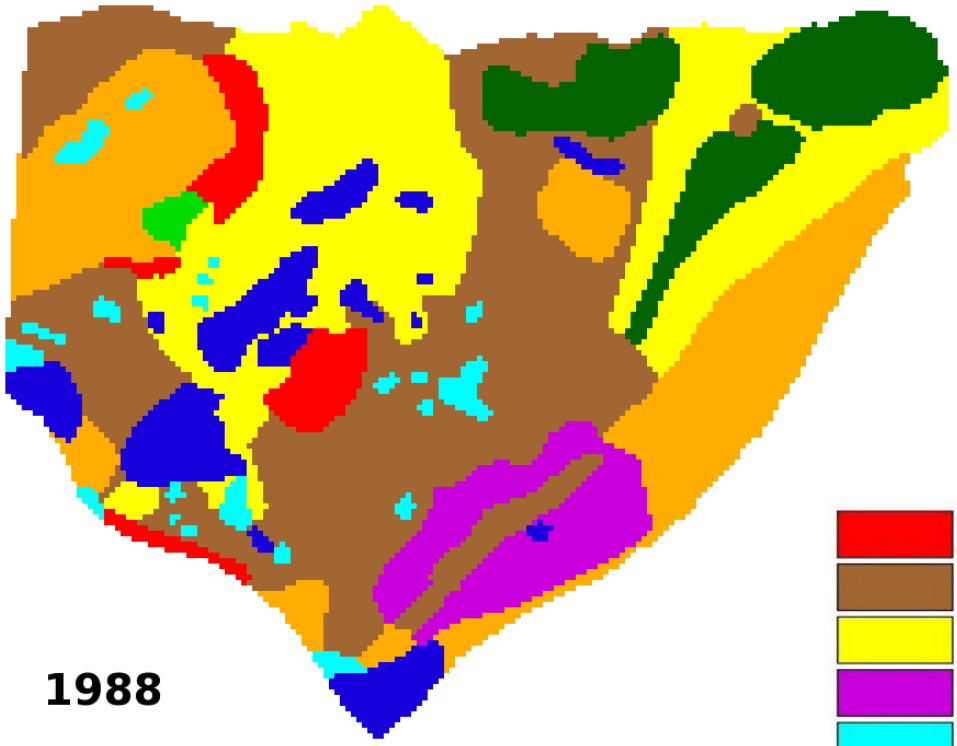

F
D
S
H
E
B
C
R
L

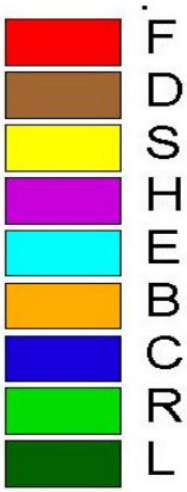


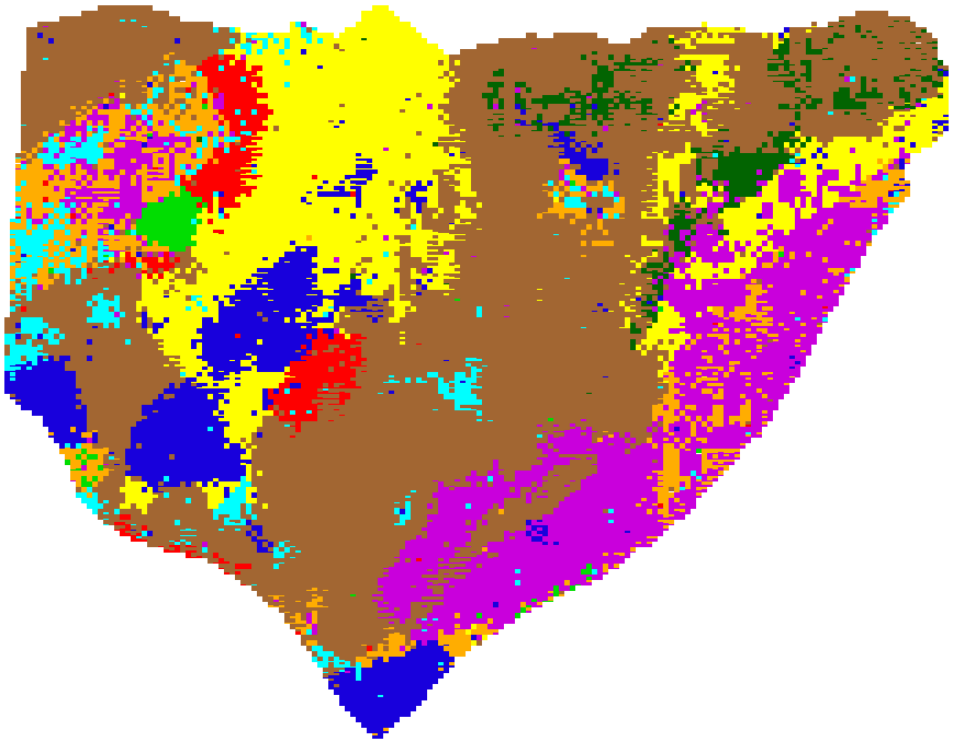

1987

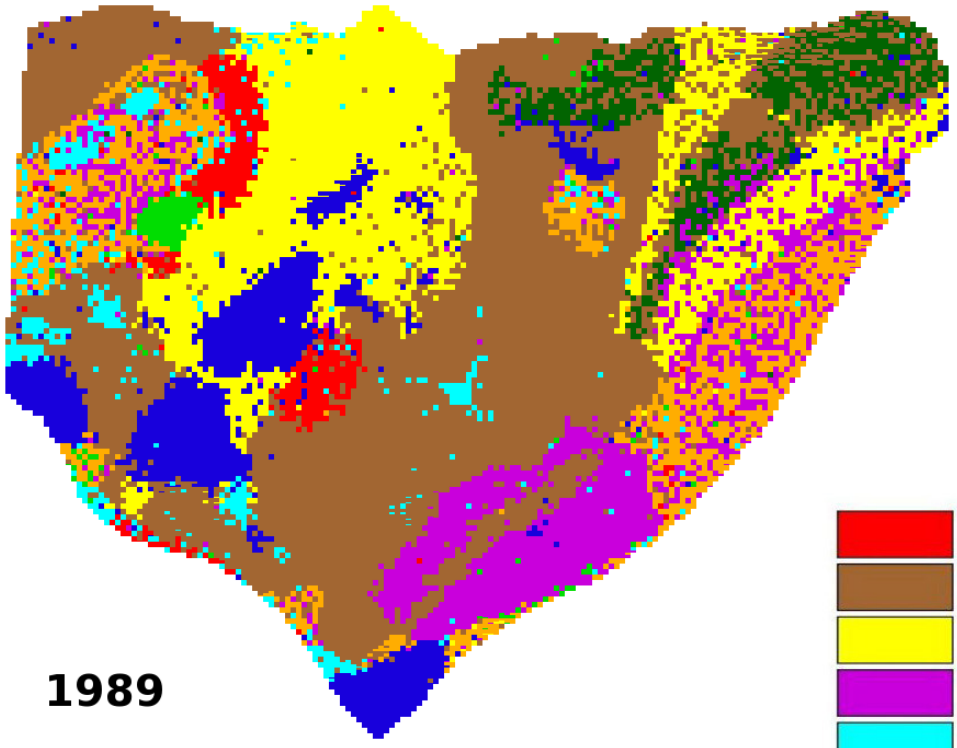

F
D
S
H
E
B
C
R
L

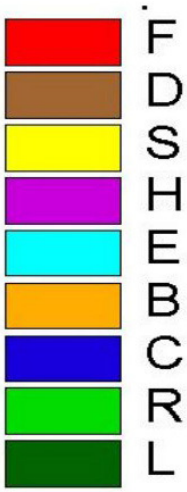


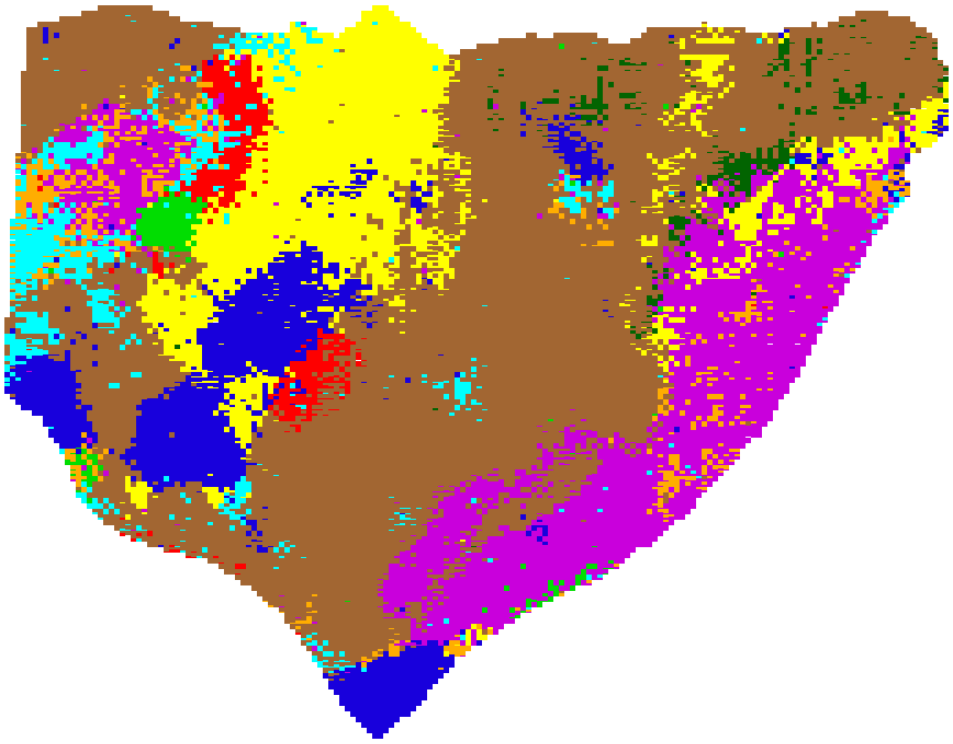

1988

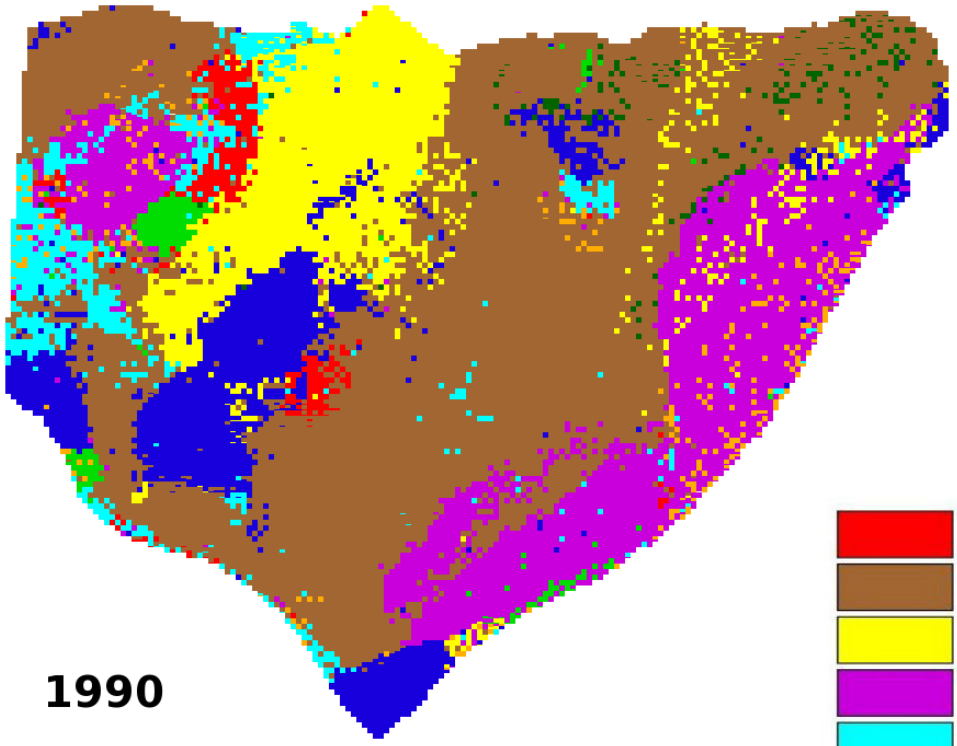

F
D
S
H
E
B
C
R
L

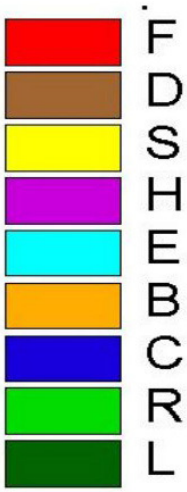


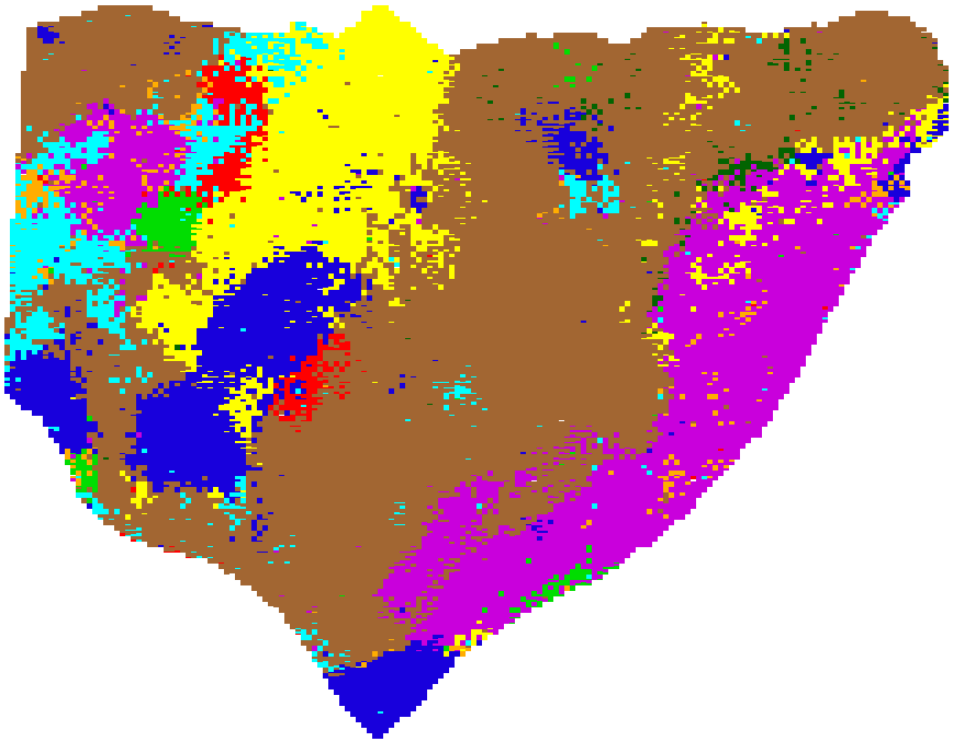

1989

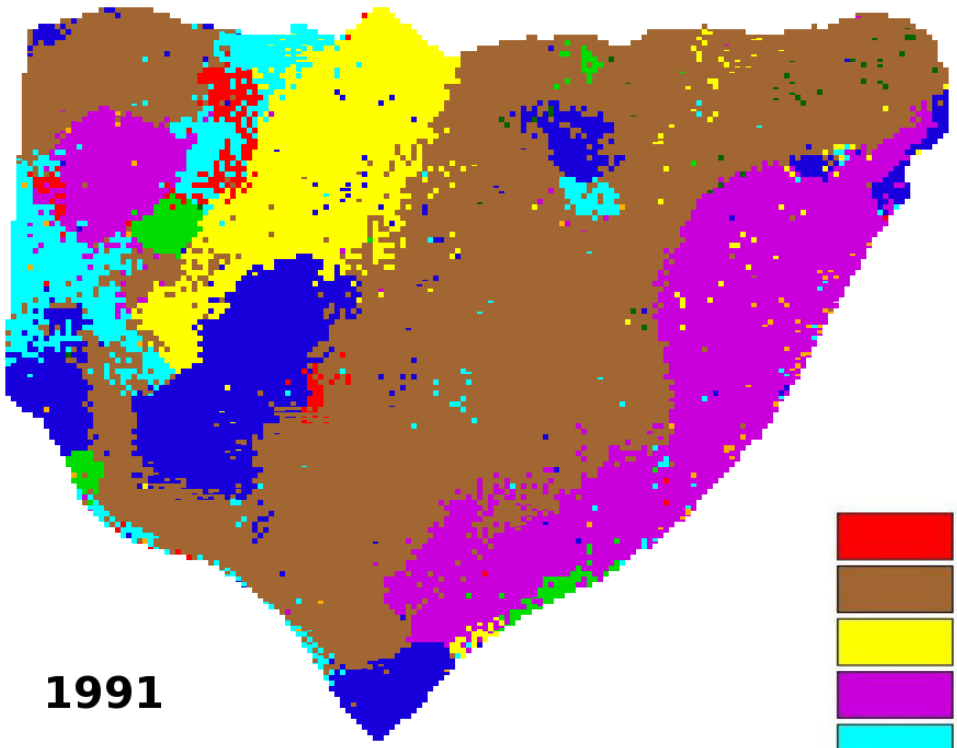

F
D
S
H
E
B
C
R
L

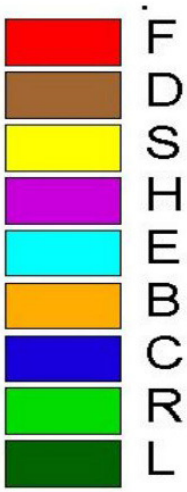


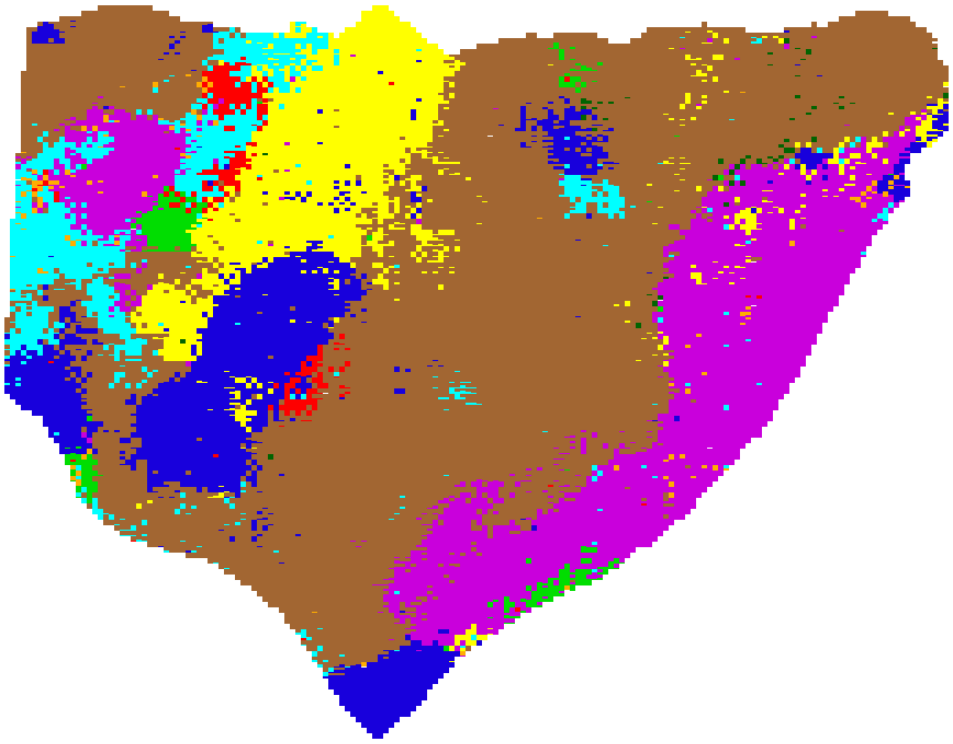

1990

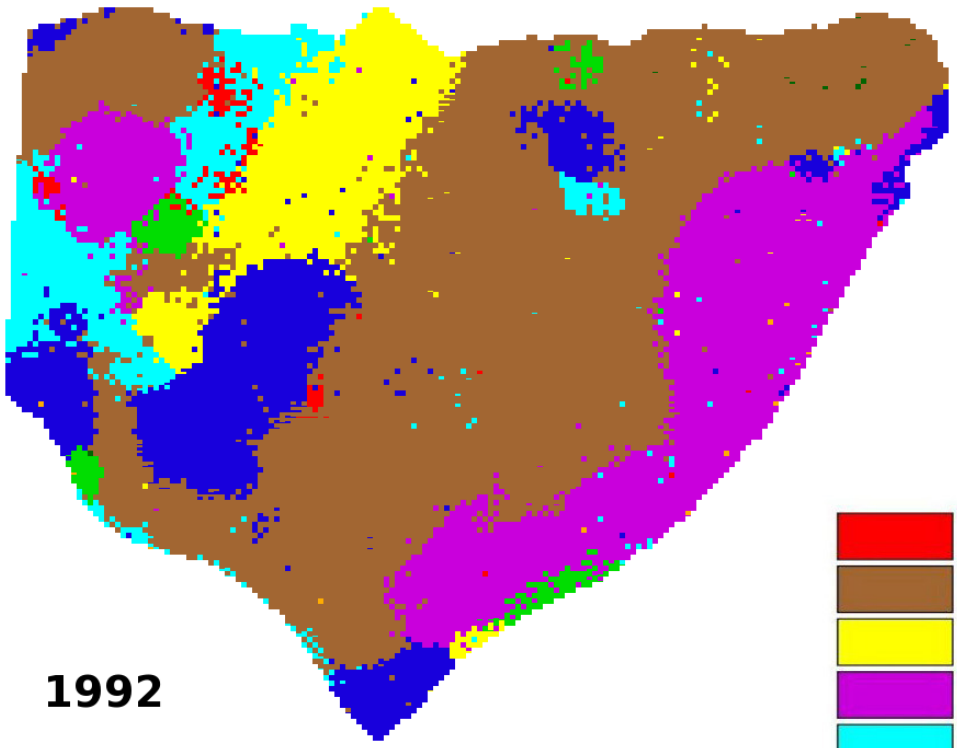

F
D
S
H
E
B
C
R
L

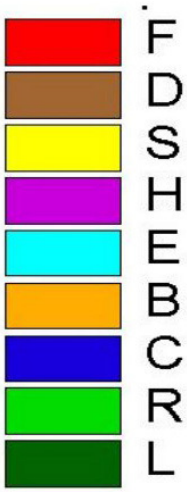


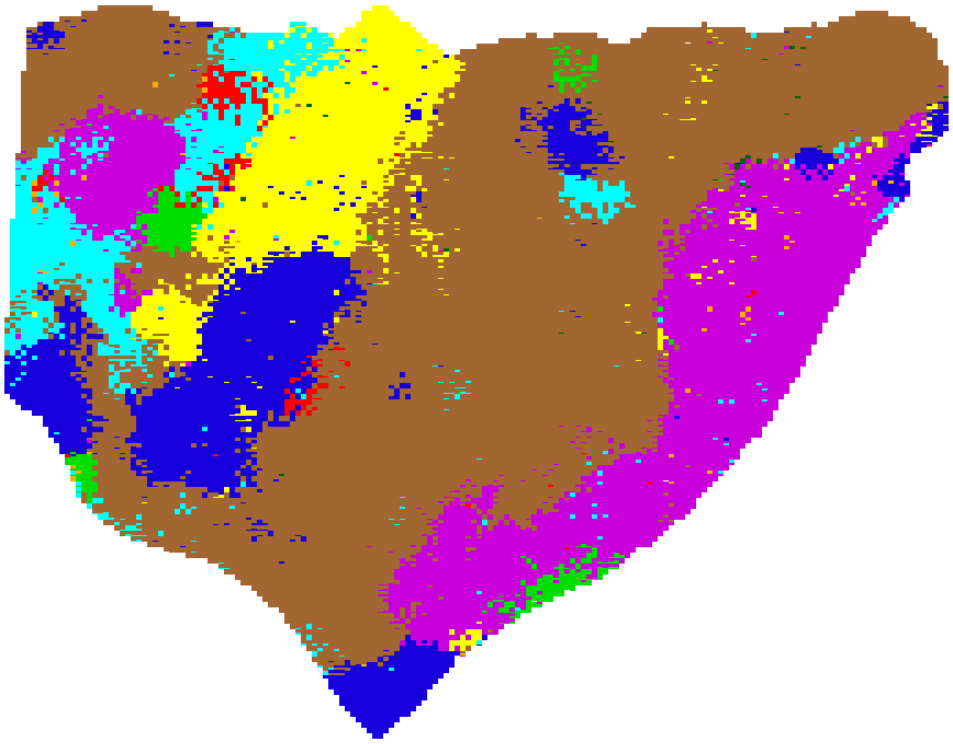

1991

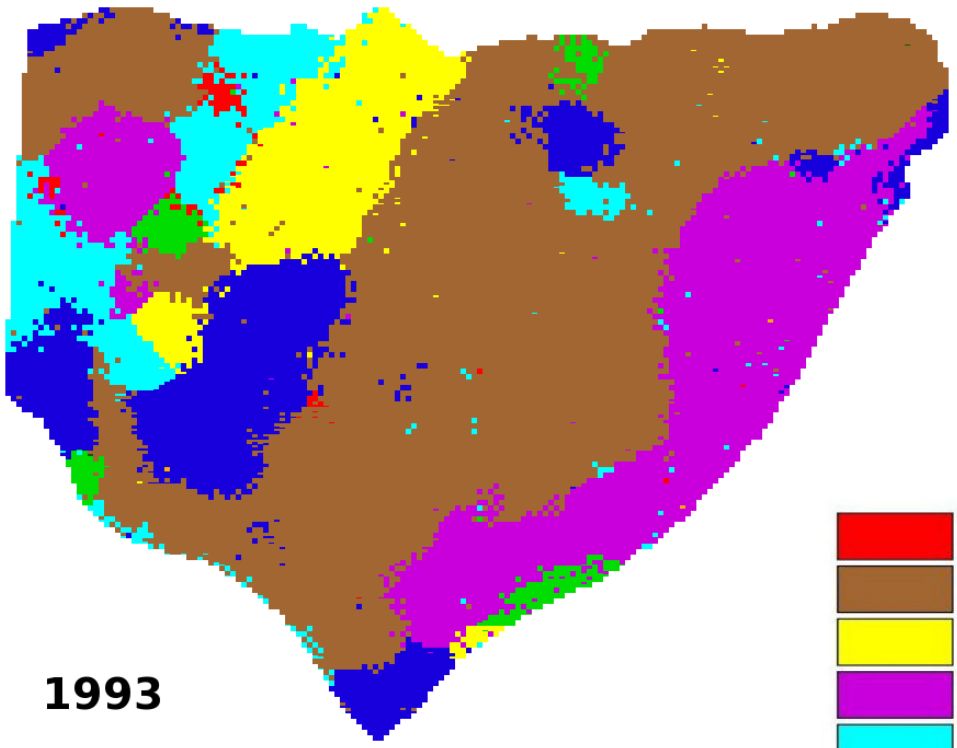

F
D
S
H
E
B
C
R
L

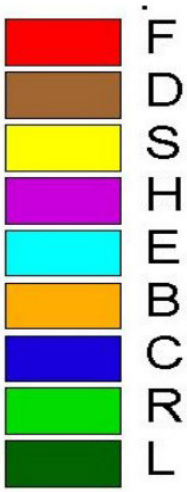


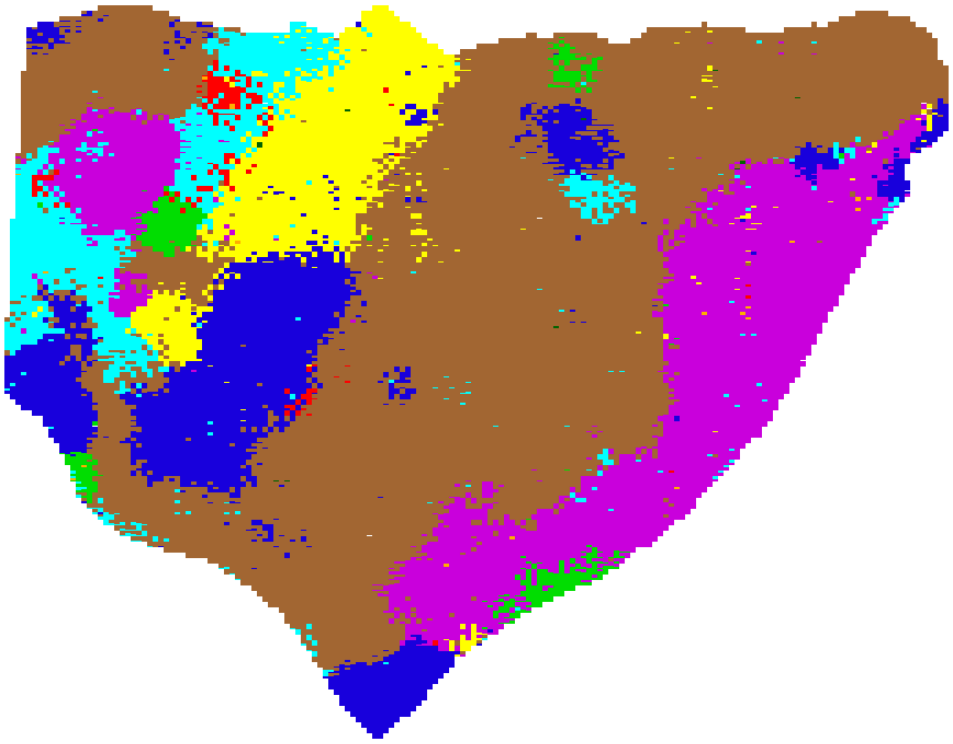

1992

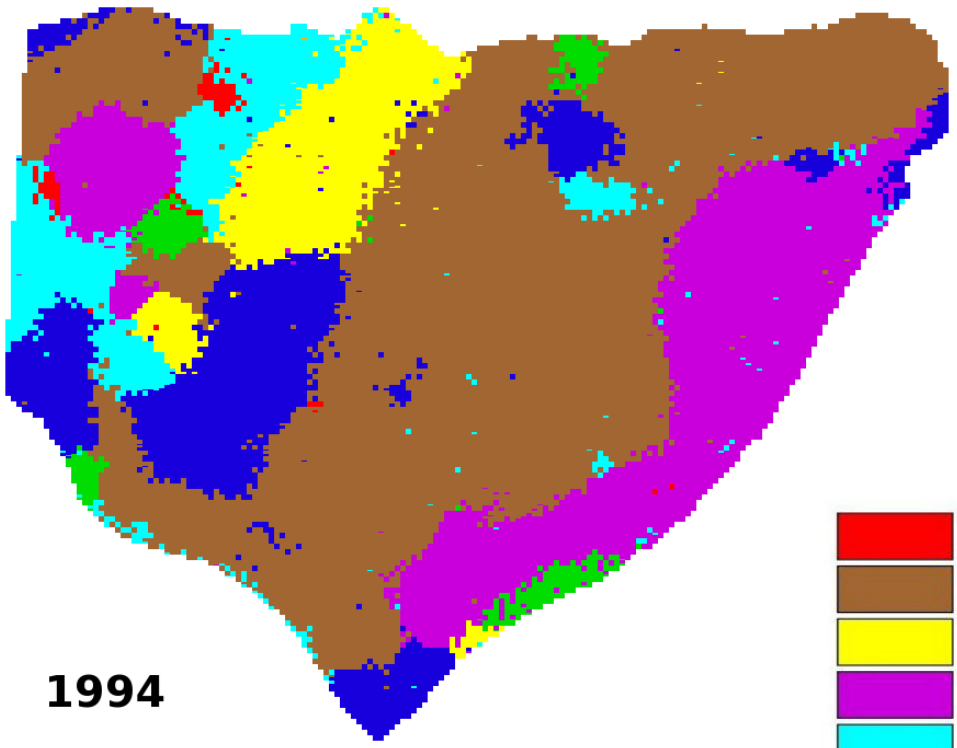

F
D
S
H
E
B
C
R
L

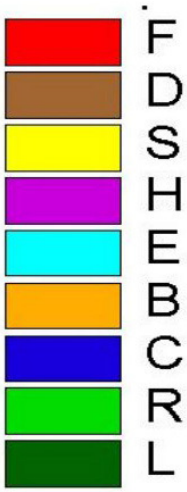


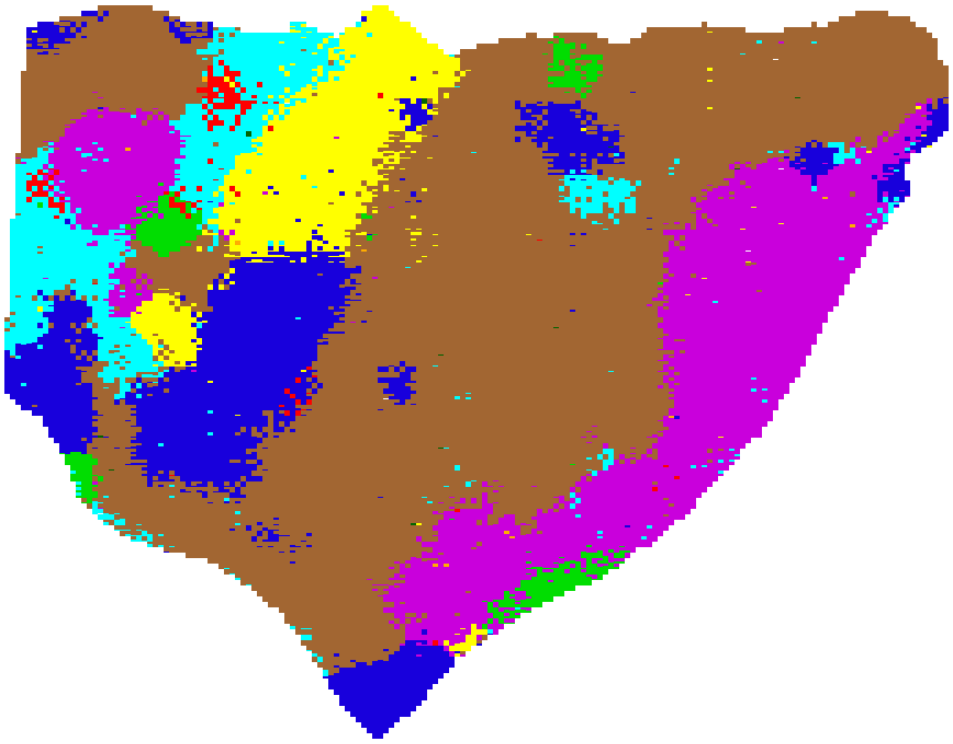

1993

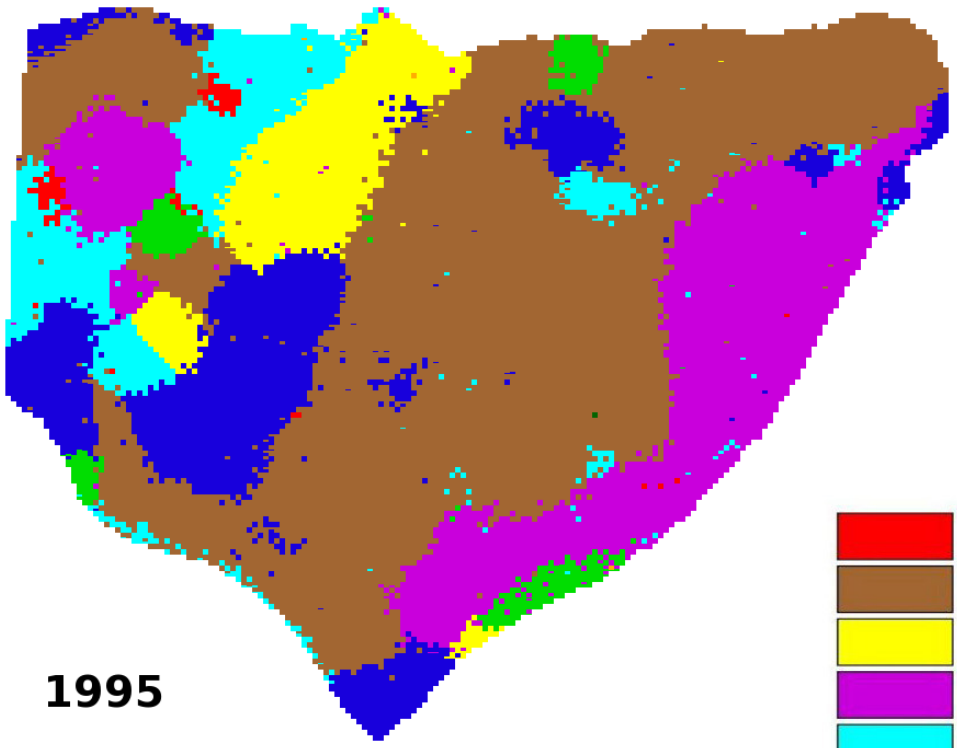

F
D
S
H
E
B
C
R
L

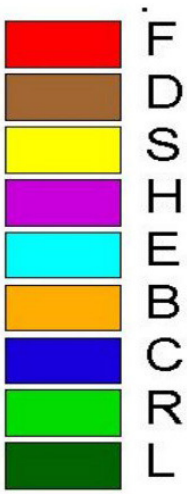


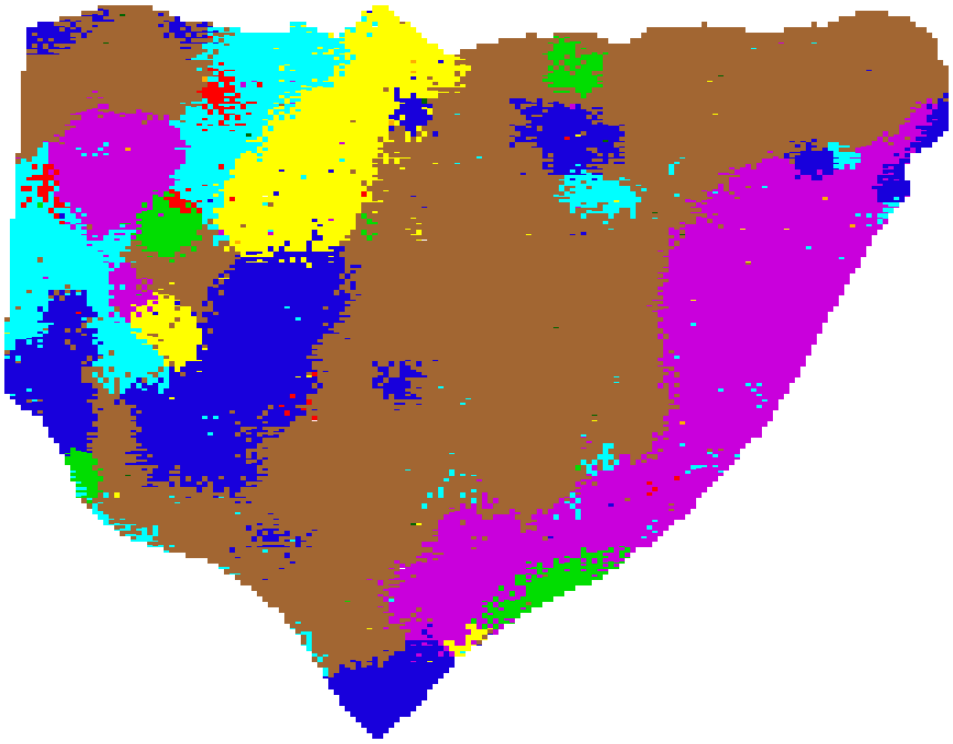

1994

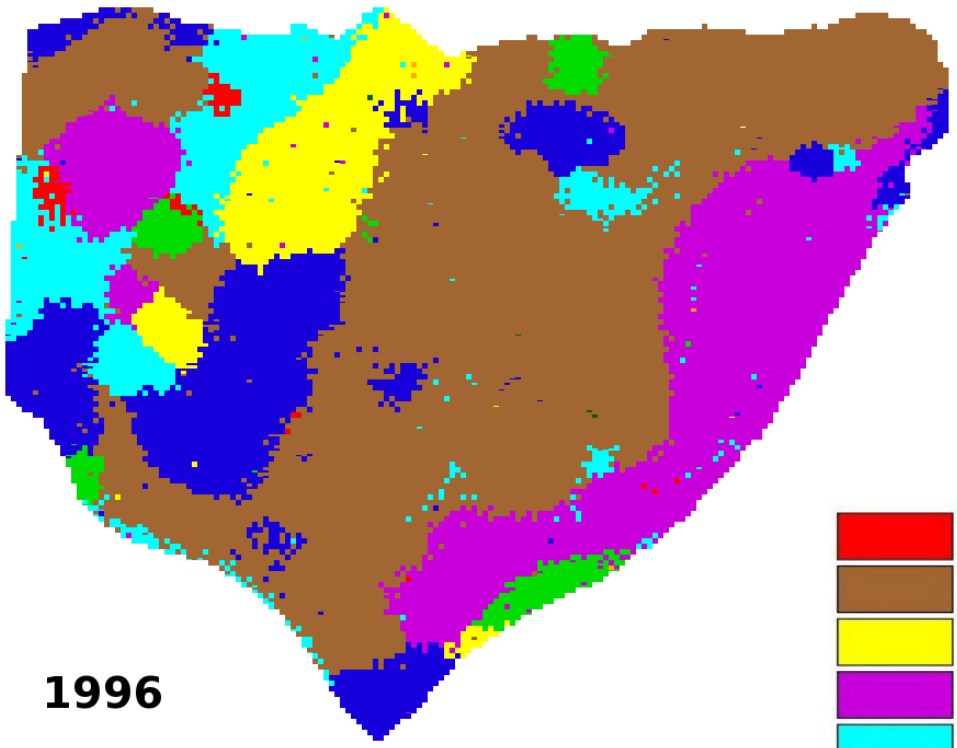

F
D
S
H
E
B
C
R
L

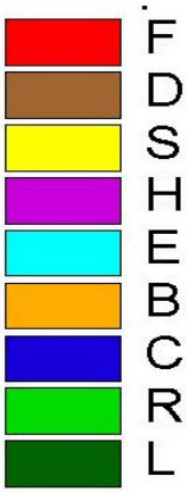


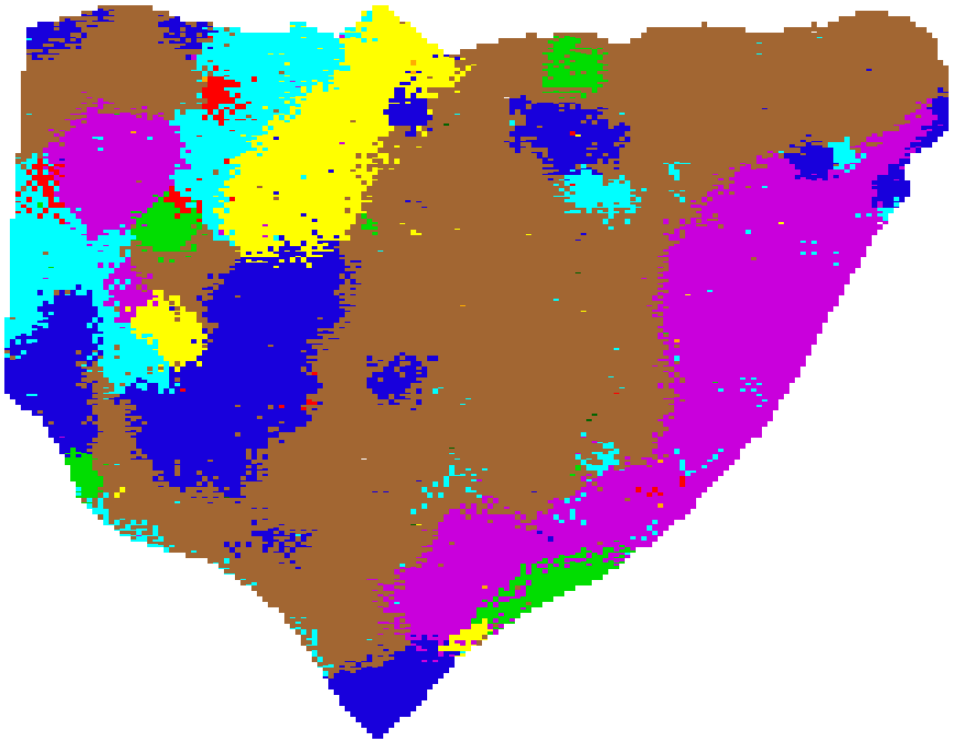

1995

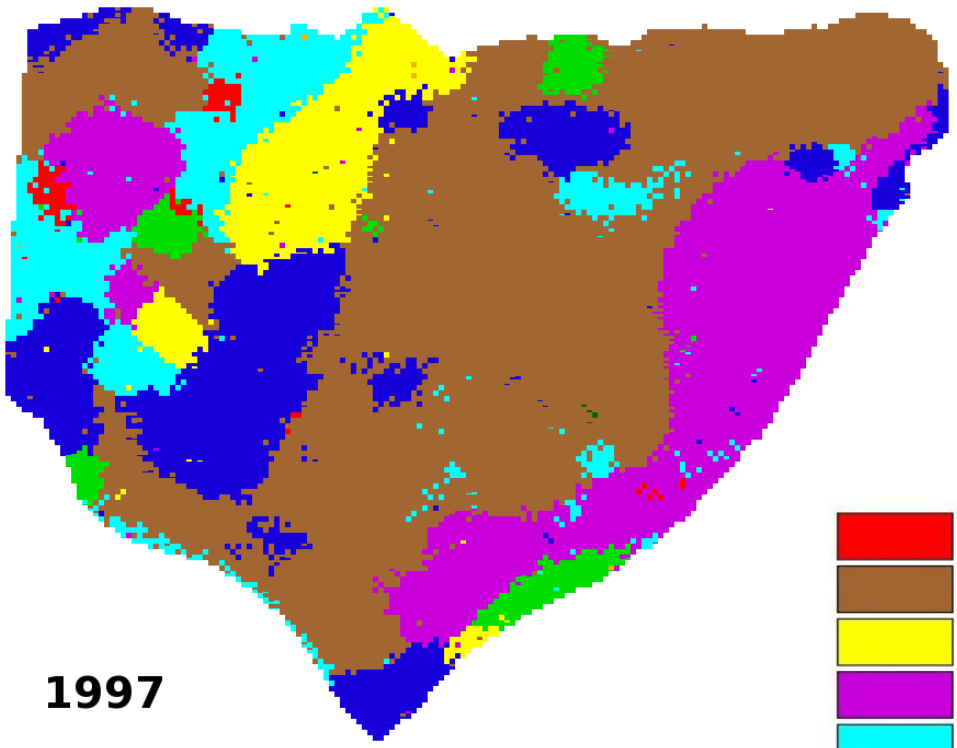

F
D
S
H
E
B
C
R
L

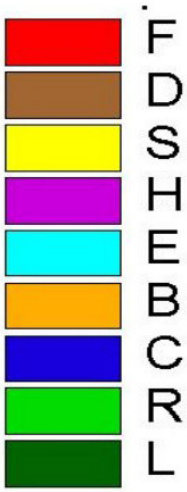


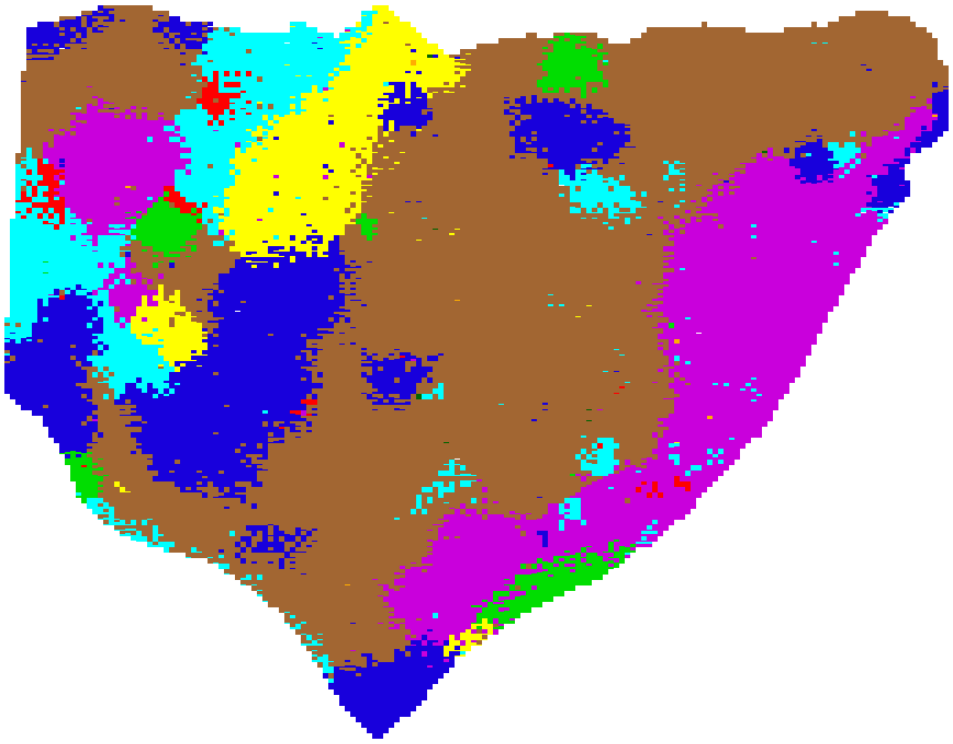

1996

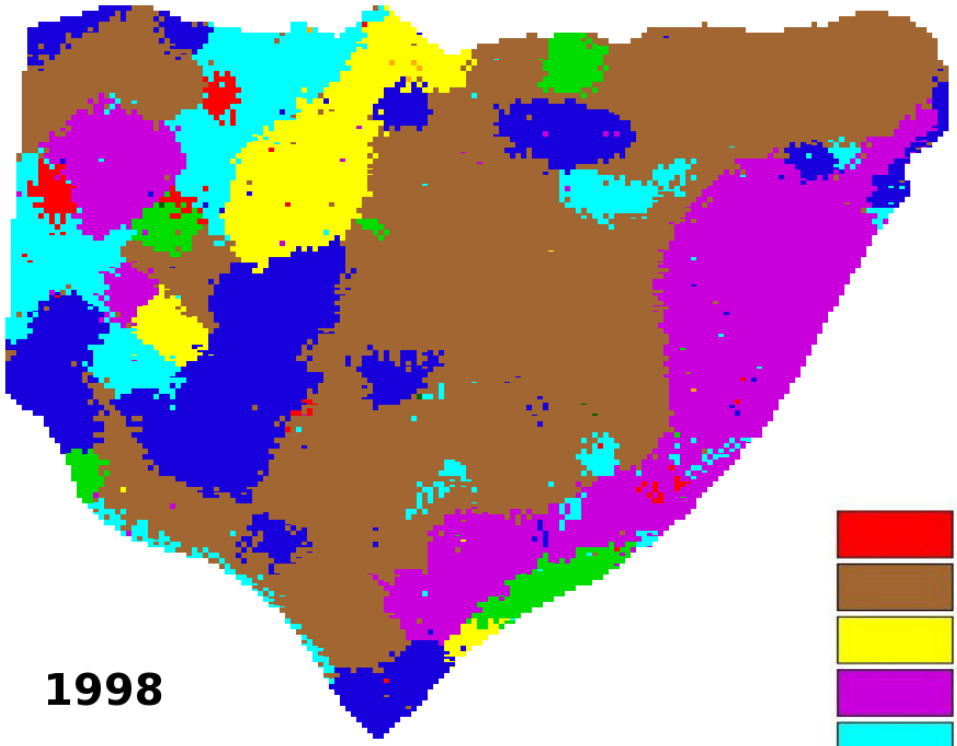

F
D
S
H
E
B
C
R
L

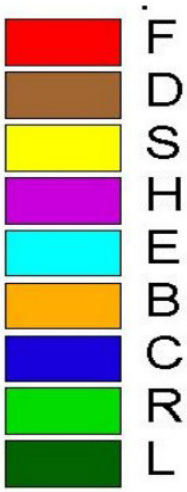


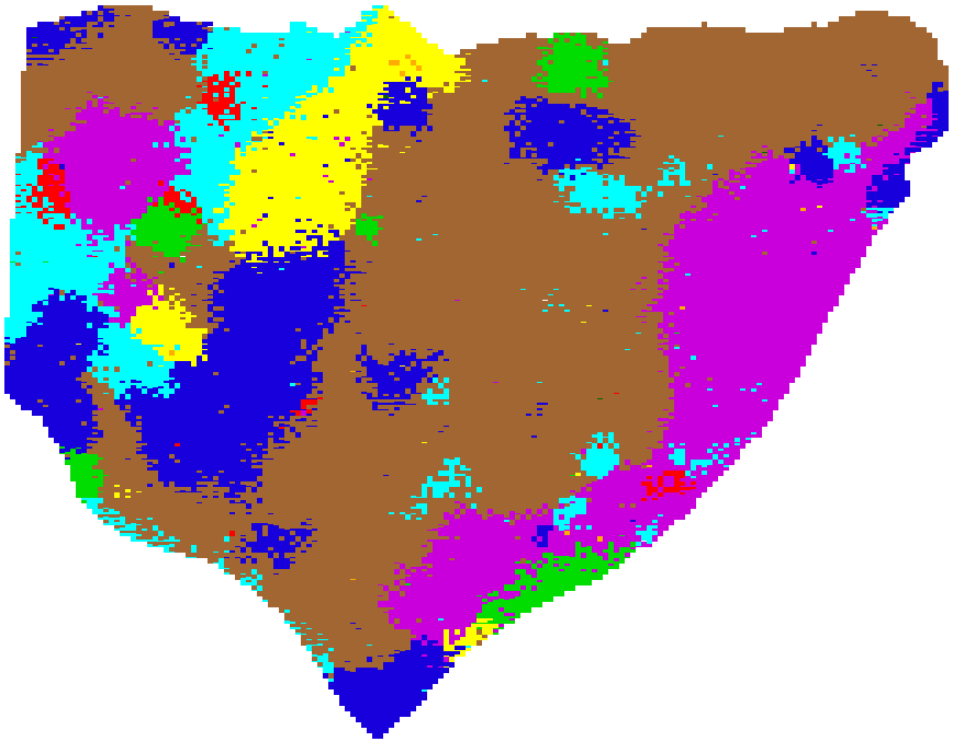

1997

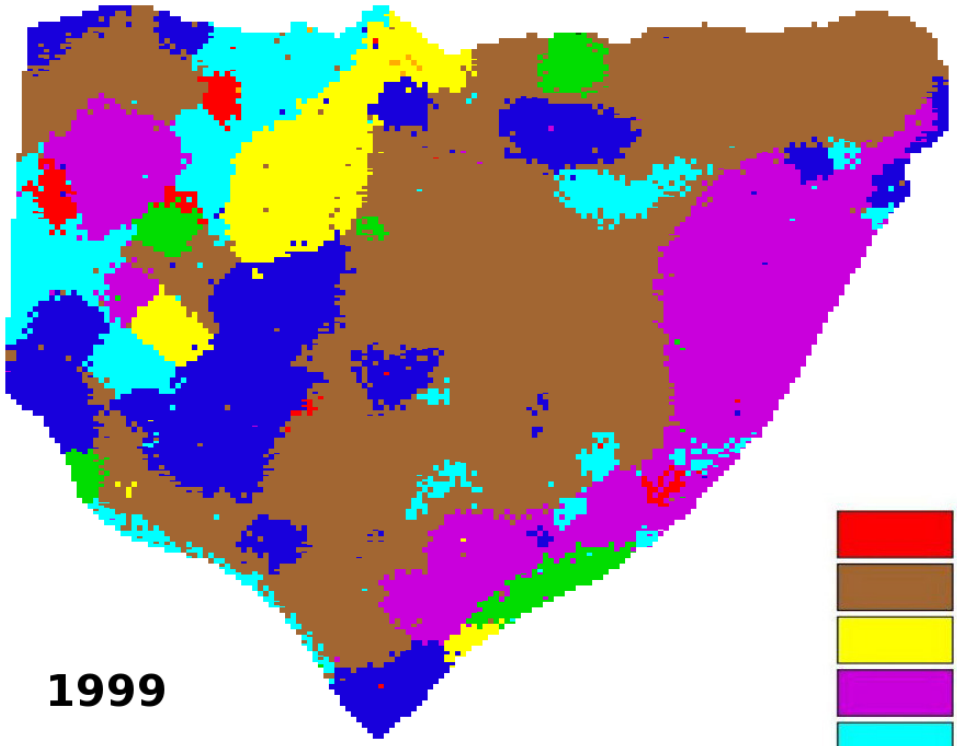

F
D
S
H
E
B
C
R
L

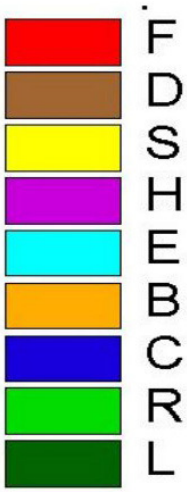


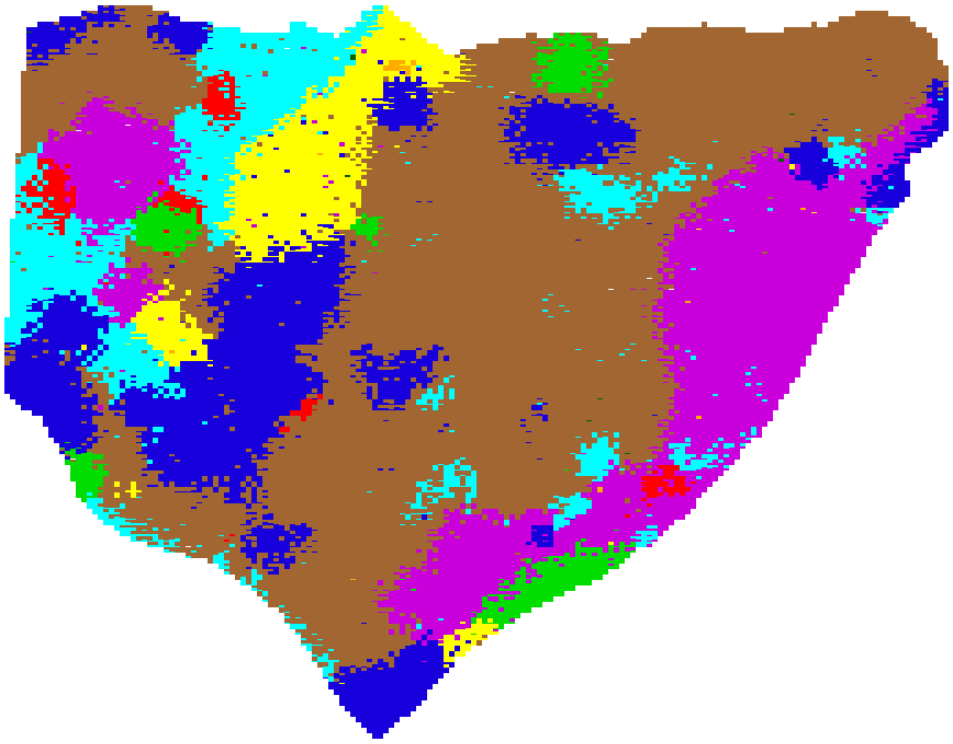

1998

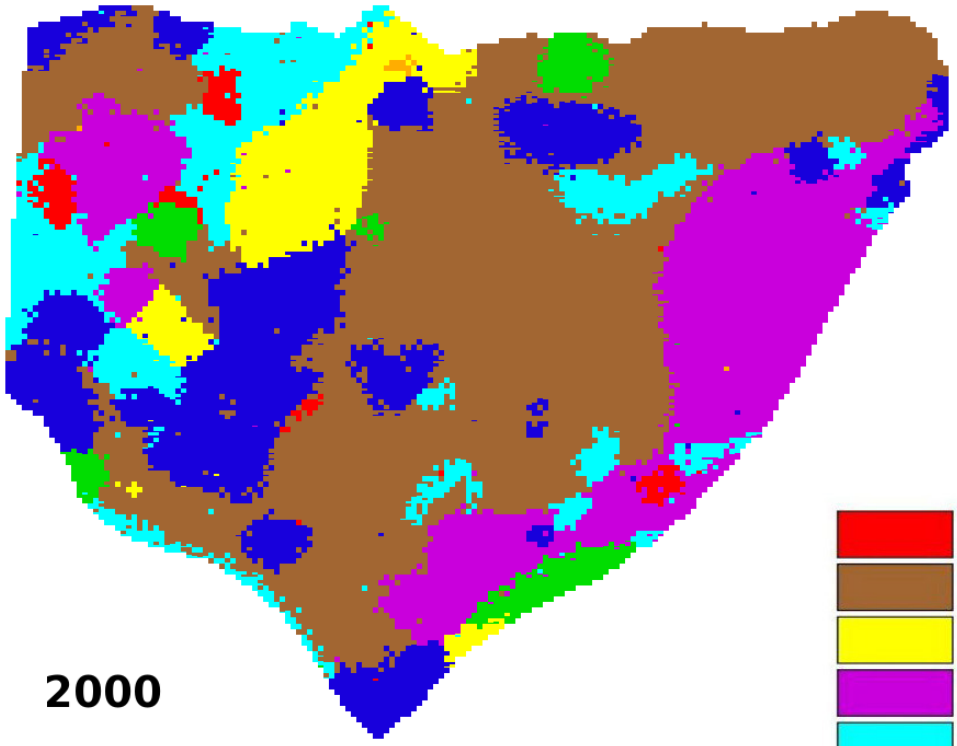

F
D
S
H
E
B
C
R
L

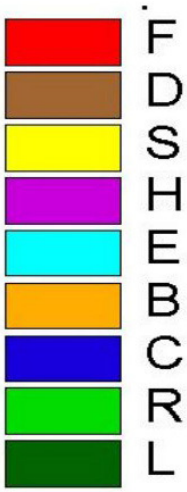


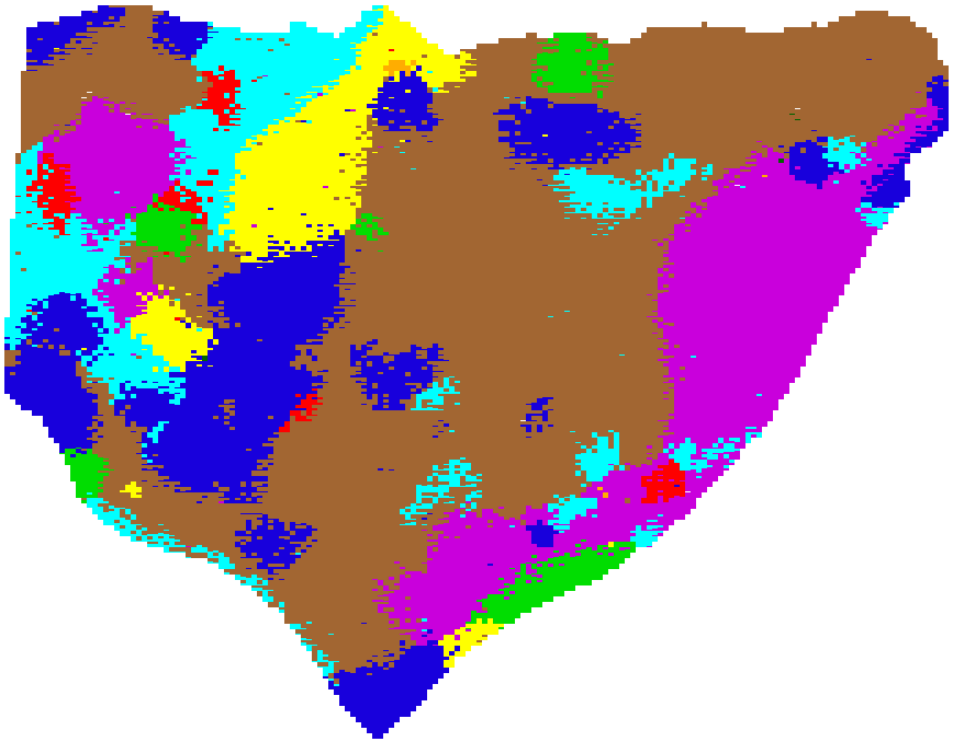

1999

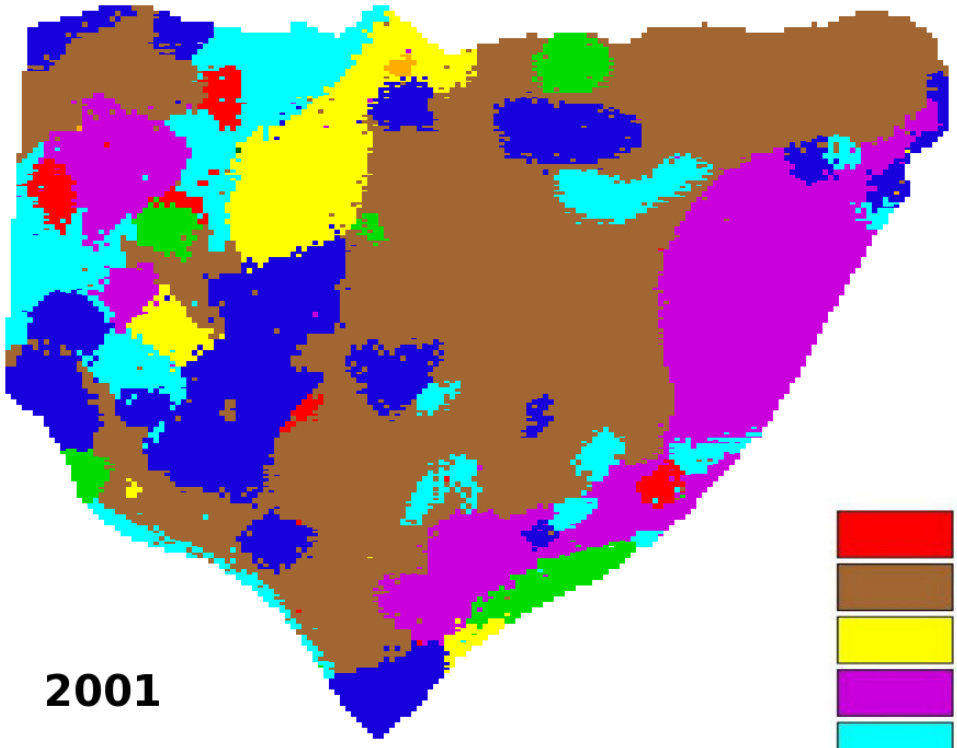

F
D
S
H
E
B
C
R
L

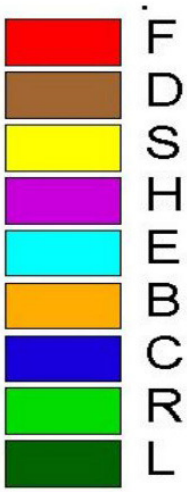


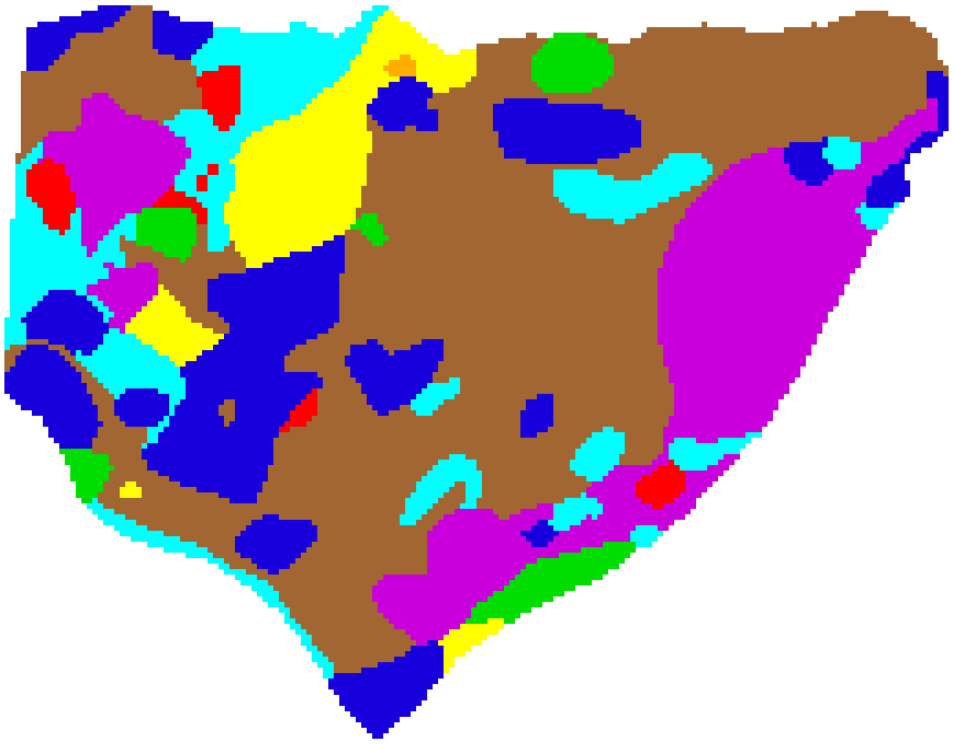

2000

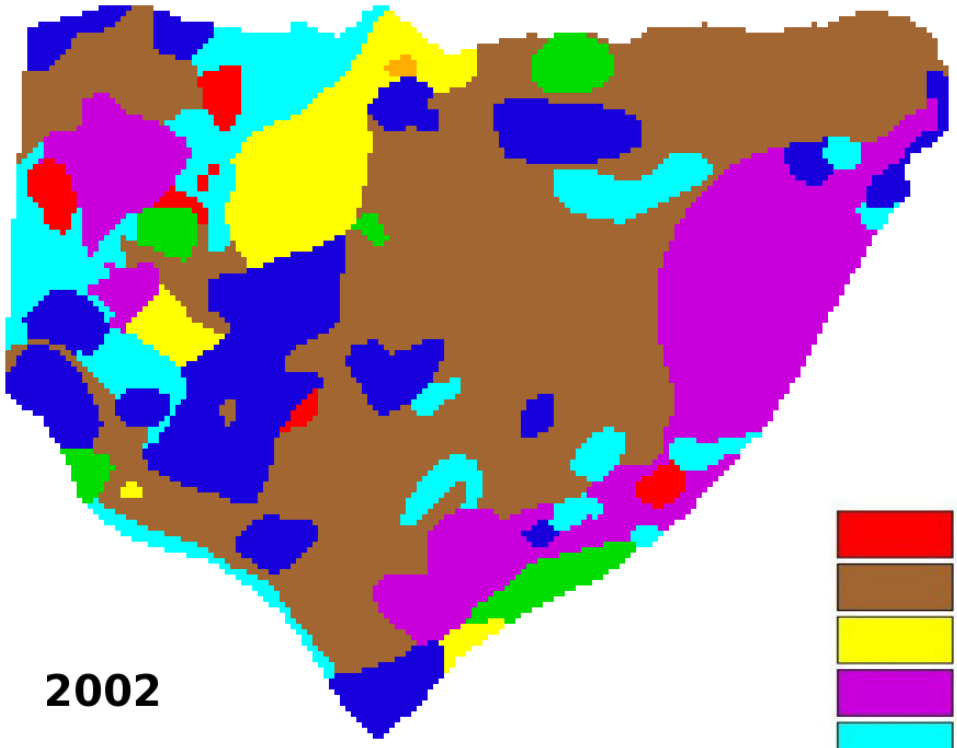

F
D
S
H
E
B
C
R
L

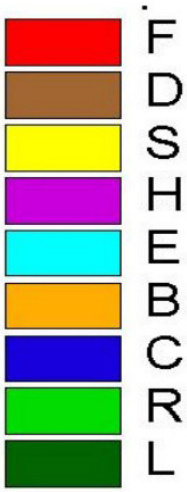



2001


F
D
S
H
E
B
C
R
L







Az utolsó vegetációtérkép, amelyet mindkét szimuláció esetén fixáltunk.