

**LEGELÉS ÉS TŰZ, MINT GYEPDINAMIKAI TÉNYEZŐK:
KÍSÉRLETES VIZSGÁLATOK NYÍLT ÉVELŐ
HOMOKPUSZTAGYEPEKBEN**

Ph.D.-értekezés

Ónodi Gábor

Eötvös Loránd Tudományegyetem

Biológia Doktori Iskola

Ökológia, Konzervációbiológia és Szisztematika Program

Doktori Iskola vezetője: Erdei Anna D.Sc.

Doktori Program vezetője: Podani János D.Sc.

Témavezetők:

Altbäcker Vilmos D.Sc., egyetemi docens (ELTE TTK Etológia Tanszék)

Kertész Miklós Ph.D., tudományos főmunkatárs (MTA ÖBKI)

Magyar Tudományos Akadémia

Ökológiai és Botanikai Kutatóintézet

Vácrátót

2011

TARTALOMJEGYZÉK

Tartalomjegyzék.....	2
Bevezetés és irodalmi kitekintés	4
Motiváció	4
A növényevők mintázatalakító hatása.....	6
A legelés szerepe félszáraz gyepekben – közepes bolygatás és kompenzáció	10
A legelésvizsgálatok típusai.....	12
Bolygatási tényezők összefüggései: növényevők, aszály és tűz.....	13
Bolygatási rendszer és szukcesszió.....	16
Célkitűzés.....	18
Megválaszolandó kérdések	18
Előzetes várakozásaim, elgondolások a kísérletek kezdetekor	19
Anyag és módszerek	21
A vizsgált növényközösség.....	21
Szimulált legelés kompozíciós és produkciós hatásainak vizsgálata.....	26
A kísérleti terület jellemzése.....	26
Kísérleti elrendezés	28
Az adatgyűjtés módszerei	29
Az adatfeldolgozás módszerei	32
Birka- és nyúllegelés hatásainak vizsgálata.....	33
A kísérleti terület rövid jellemzése	33
Kísérleti elrendezés	34
Az adatgyűjtés módszerei	38
Az adatfeldolgozás módszerei	40
Kiskunsági nyílt homokpusztagyeppek tűz utáni másodlagos szukcessziós folyamatainak vizsgálata.....	41
A vizsgálati területek elhelyezkedése és rövid jellemzése.....	41
Vizsgálati elrendezés.....	45
Az adatgyűjtés módszerei	47
Az adatfeldolgozás módszerei	48
A szukcessziós állapotok jellemzésének módszerei	48
Asszociáltsági viszonyok elemzése COCKTAIL módszerrel	49
Cönostátus-átmenetek vizsgálata	51
Eredmények	53
Szimulált legelés kompozíciós és produkciós hatásai.....	53
Birka- és nyúllegelés hatásai.....	60
Tűz utáni másodlagos szukcessziós folyamatok vizsgálatának eredményei	67
Értékelés.....	83
Legelés mint biomassa-eltávolítás	84
A legelés és a tűz hatása a gyep komponensre.....	90
Tűz utáni szukcesszió a homokhátsági nyílt gyepekben.....	93
Tűz hatása tájszinten	101
Természetvédelmi vonatkozások és kitekintés	104
Következtetések	108
Összefoglalás	112
Summary	113

Köszönetnyilvánítás	114
Irodalomjegyzék.....	115

BEVEZETÉS ÉS IRODALMI KITEKINTÉS

MOTIVÁCIÓ

Értekezésem tárgyköréül a bolygatási rendszerek (*disturbance regimes*) kompozíciós és produktív hatásainak vizsgálatát választottam a Duna–Tisza közti homoki erdőssztyepp gyepek komponensében. A bolygatási rendszeren belül a természetes bolygatási tényezőket vizsgáltam terepi kísérletekkel, különböző tér- és időléptékben. A „természetes” szó a vizsgálati objektumom esetében tulajdonképpen a bolygatási tényezők prehistorikus jelenlétére utal, mivel ezek a mai formájukban már erősen antropogén hatás alatt állnak. Ezek a napjainkban egyre erősödő emberi módosító hatások, amik a bolygatási tényezők átalakulását okozzák világszerte, adják tulajdonképpen az itt leírt kutatások aktualitását.

Vizsgálataimban az egyik kiemelt bolygatási tényező a legelési intenzitás, mely a 19. század közepétől kezdve több lépésben változott, jellemzően csökkent a Duna–Tisza közti homokterületeken. Az utóbbi évtizedekben felgyorsult tájhasználat-változás során egész buckás tájrészekeken hagytak fel a legeltetéssel. Ez a változás, valamint az üregi nyulat érintő járványok következtében lecsökkent növényevő tömegesség ráirányította a figyelmet a legelési intenzitás szerepének és hatásainak vizsgálatára. A legeltetett és a felhagyott gyepek vegetációdinamikai folyamatainak megértéséhez különböző állatfajokkal történő legeltetési terepi kísérletek szükségesek. Ezek révén természetvédelmi kezeléseket alapozhatunk meg, és információt nyerhetünk a tájban jelenleg kis populációkban jelen lévő üregi nyúl (*Oryctolagus cuniculus*) legelésének hatásairól.

Értekezésemben a másik kiemelt természetes bolygatási tényező a klímaváltozás következtében várhatóan egyre gyakoribbá váló tüzek, melyek a Duna–Tisza közti Homokhátságon sok négyzetkilométernyi védett területet érintettek az elmúlt évtizedekben, különösen a boróka által sűrűn borított tájrészekben. Nagy jelentősége van a komoly idő- és pénzigényű integrált legeltetési-égetési terepi kísérleteknek, melyek megkönnyítik a rálátást az ökológiai folyamatok összefüggéseire, átfogóbb képet rajzolnak elénk a természetes bolygatási tényezők hosszú távú és táji léptékű hatásairól.

Vizsgálati objektumként a Duna–Tisza közti homoki erdőssztyeppet választottam. Ennek oka egyrészt az, hogy az imént felvetett problémák, a tájhasználat-változás és a természeti területeket érintő tüzesetek, ebben a vegetációtípusban igen erősen fejtik ki a

hatásukat. A mérsékelt övben az erdőssztyepp, mint mozaikosan gyepes-fás rendszer, különösen izgalmas vizsgálati terület a fás-gyep arányt befolyásoló tűz- és legeltetési vizsgálatok szempontjából, akárcsak a trópusokon az intenzíven kutatott fás szavannák, valamint a mediterrán cserjések, a dél-afrikai *fynbos*, a dél-európai *macchia* vagy a kaliforniai *chaparral* vegetáció. Választásom másik oka az volt, hogy a homokhátsági erdőssztyepp vegetáció őrzi hazánk egyik legnagyobb kiterjedésben megmaradt természetközeli gyeptípusát, a mészkedvelő nyílt évelő homokpusztagyepet (Molnár 2003), melynek természetvédelmi értékét növeli az endemizmusokban való gazdagsága, továbbá komoly kutatási múltra tekint vissza.

A NÖVÉNYEVŐK MINTÁZATALAKÍTÓ HATÁSA

A növényevők a növényzeti mintázatokat direkt és indirekt utakon egyaránt befolyásolhatják (Hulme 1996). A növényevők az előbbi esetben a növényi szövetek fogyasztásával, az utóbbiban a talaj bolygatásával (Crawley 1983, 1989) és a tápanyagkörforgás befolyásolásával (Loreau 1995, Mazancourt és mtsai 1998) fejtik ki hatásukat. A fitomassza eltávolításának következményeként a növényevők növelik a kolonizációra alkalmas üres élőhely-foltok számát (Bullock és mtsai 1994, Hulme 1996), ezáltal közvetve a közösség összes fajára hatnak. A legtöbb gyeptársulásban a legelési intenzitás jelentős hatással van a felhalmozódó avar mennyiségére. A holt biomassza mennyiségét a növényevők hiánya növelheti (Gough és Grace 1998), a megnövekedett növényevő-tömegesség pedig csökkenti azt (Holland és mtsai 1992). A felhalmozódó avar mennyisége gyepekben növeli a föld feletti élő és holt biomassza mennyiségét, viszont csökkenti a csíranövények megtelepedésének valószínűségét és a fajgazdagságot (Xiong és Nilsson 1999).

A növényevőknek a növények növekedésére és rátermettségére gyakorolt hatása a hagyományos ökológiai paradigma szerint mindig negatív, mivel hatásukra csökken a fotoszintetizáló illetve a vizet és ásványi anyagokat felszívó felszín, és ezáltal csökken a növény tápanyag-ellátottsága (Belsky 1987). McNaughton azonban két alternatív hipotézist is megfogalmaz, amelyik nem tartja feltétlenül negatívnak a mérsékelt legelési nyomás hatását a növények növekedési képességére nézve (McNaughton 1983a). Az egyik alternatív hipotézis szerint a növények képesek kompenzálni az őket ért károsodásokat a legelés egy bizonyos alacsony szintjéig, azonban e szint fölött rátermettségük csökken. A másik alternatív hipotézis szerint a közepes intenzitású legelés növeli a növények rátermettségét, túlkompensációt okoz, míg ennél erősebb legelés ebben az esetben is káros hatással van a növényekre. McNaughton e második alternatív hipotézis mellett foglal állást. Véleménye szerint a növények és az állatok hosszú koevolúciója során ki kellett alakulniuk olyan növényi válaszmechanizmusoknak, melyek a legelés következtében kompenzációs növekedéshez vezetnek, mint azt későbbi vizsgálatok is igazolták (Frank és McNaughton 1993, Holland és mtsai 1992, McNaughton és mtsai 1998, Painter 1987). Különösen akkor

számíthatunk túlkompenzációra, ha időben és intenzitásában mérsékelt a legelés (Milchunas és Lauenroth 1993).

A kompenzációs növekedés megvalósulásának mechanizmusai igen sokrétűek, belső és külső hatásokra oszthatók (McNaughton 1983a). A belső hatások fiziológiai változásokat jelentenek. Ide sorolható a legelés után visszamaradó levelek nagyobb fotoszintetikus képessége (Detling és mtsai 1979), aminek indukcióját a megnövekedett citokinin koncentráció okozhatja (Pozsár 1980). A citokininnek ezenkívül serkentik a sejtosztódást, elősegítve az eltávolított részek pótlását (McNaughton 1983a). További megfigyelés szerint (van Overbeek 1966) általános jelenség a növények körében a szöveteltávolítás után a nyugvó rügyek hormonális aktiválása, és az asszimilátum transzportja a sérült szövetekből a merisztémákba (Gifford és Marshall 1973). A külső hatások közé tartoznak a környezet módosításán keresztül ható tényezők. Ilyen a lecsökkent párologtató felszín hatása, mely a megmaradt növényi részek jobb vízellátottságát eredményezi (McNaughton 1983b). Ennek hatására száraz klimatikus környezetben meghosszabbodik a vegetáció növekedési periódusa az év során (McNaughton 1979). További külső hatás az alsó levelek élettartamának növekedése annak következtében, hogy a növényevők lecsökkentik a felsőbb levelek árnyékoló hatását (Woledge 1978). Végül ide tartozik a növényevők ürüléke által biztosított tápanyag-visszapótlás, ami javítja a megmaradt szövetek tápanyag-ellátottságát (Batzli 1978).

Noy-Meir (1975) modelljében a növényi produkció és a növényevők által elfogyasztott fitomassza mennyiségének egyensúlyi pontjait vizsgálja. Egyensúly alatt azt az esetet érti, amikor az időegység alatt elfogyasztott és az ugyanezen idő alatt termelődött fitomassza mennyisége egymással megegyezik. Jelentős egyszerűsítéssel élve a legelést térben homogénnek és időben folytonosnak feltételezi, eltekintve a különböző foltokat érő eltérő mértékű legelési intenzitástól és attól, hogy a különböző foltoknak más-más mennyiségű idő állhat a rendelkezésükre az elfogyasztott növényi részek pótlására. Modelljének alapfeltevései, hogy egyrészt van a növényi részeknek egy olyan mennyisége, mely a növényevők által ki nem meríthető (ez alá a szint alá a fitomassza nem süllyedhet), másrészt az állatállomány által elfogyasztott növényi részek mennyisége a területen jelen levő fitomassza mennyiségének növelésével kezdetben nem lineárisan változik. Ezen kívül feltételezi, hogy a primer produkció közepes növényi tömegesség mellett a legmagasabb, ettől kisebb vagy nagyobb fitomassza értékek felé haladva a primer produkció egészen nulláig csökken. A legelés erősségének három szintjét különbözteti meg, így predikciói

különböznek kicsi, közepes és nagy állatállomány-tömegesség esetén. Kicsi és nagy legelési intenzitás mellett csak egy egyensúlyi pont valósulhat meg, viszont közepes legelési intenzitás esetén három egyensúlyi pont is kialakulhat. Ha kicsi a legelési intenzitás, akkor az egyensúly egészen magas növényi tömegesség esetén áll be, amikor a primer produkció igen alacsony szintű a negatív visszacsatolások (pl. árnyékolás, kompetíció a tápanyagokért) miatt. A nagy legelési intenzitás a jelen levő növényi tömegességet az el nem fogyasztható mennyiségig csökkenti, így az egyensúly alacsony primer produkció mellett áll be. A közepes legelési intenzitás egyensúlyi pontjai közül az egyik egy instabil, a másik, a nagy legelési intenzitáshoz hasonló, stabil pont. A harmadik pont viszont egy olyan stabil egyensúlyt jelez, melynél a primer produkció igen magas, a növényi tömegesség nem sokkal haladja meg a maximális produkciót adó mértéket. Noy-Meir modellje szerint tehát közepes bolygatás mellett valósul meg a legnagyobb primer produkcióval jellemezhető stabil egyensúly elfogyasztott és megtermelt fitomassza között. Ez az eredmény érdekes párhuzamban áll a nem sokkal később megfogalmazott közepes bolygatási hipotézissel (IDH), amely közepes bolygatási szint mellett jósolja a fajgazdagság és a belső heterogenitás maximumát (Connell 1978, Miller 1982, Collins 1987, 1992).

Mint azt számos legelészsimulációs és legeltetési kísérlet kimutatta, a legelés erősségétől jelentősen függ a vegetáció válasza (Albertson és mtsai 1953, Bullock és mtsai 1994, Willms és Dormaar 1985). Az intenzív legeltetés általában kompozíciós változásokhoz, a dominancia viszonyok átrendeződéséhez vezet a gyepeken, melynek során kisebb fitomassza-termelésű, korábban alárendelt fajok válnak uralkodóvá (Willms és Dormaar 1985). Tükel (1984) intenzív legeltetés hatására bolygatástűrő fajok elterjedéséről és a domináns *Festuca ovina* visszaszorulásáról számol be. A legeltetés a fajgazdagságot, a preferált növényfajnak a társulásban betöltött szerepétől függően, növelheti és csökkentheti is (Louda és mtsai 1990, Pacala és Crawley 1992, Tilman és Pacala 1993). Ha a legelő állatok hatására a domináns fajok kompetíciós képessége csökken, akkor a fajgazdagság nőni fog. Ha azonban a preferált faj kis kompetíciós képességű és alárendelt, a fajgazdagság várhatóan csökkenni fog (Hulme 1996).

A növényevők kizárása a vegetáció jelentős megváltozását okozhatja (Hulme 1996). Erősen legelt gyepeken a legelés felhagyása az avar borításának növekedését vonhatja maga után (Vogel és van Dyne 1966). Az avarfelhalmozódás nyílt homoki gyepeken, *Festucetum vaginatae* társulásban az eredeti fajkészletre nézve veszélyeztető tényező, mert humusz-

felhalmozódáshoz vezet, ami elősegíti a nyílt homoki gyepfajok kiszorulását és a generalista fajok terjedését (Molnár 1999). A felhagyás utáni változásokat azonban a kizárástól független faktorok is befolyásolhatják, a felhagyott terület növényzete hasonló változásokon eshet át, mint a szomszédos, továbbra is legelt vegetáció (Brady és mtsai 1989). Mivel a gyepekben a domináns fajok leggyakrabban füvek, és mivel ezek levélnövekedést biztosító osztódó szövetei a levelek tövében, a talaj közelében található, a legeléssel illetve levágással (pl. kaszálás) eltávolított növényi részek nagyobb arányban az idősebb hajtásrészek közül kerülnek ki. Ennek következtében az öregedő levelek kis hányada válik csak avarrá. Az ilyen kezelések hiányában, mint azt számos szerző munkájában leírja, az avar felhalmozódásának lehetünk tanúi (Albertson és mtsai 1953, Vogel és van Dyne 1966, Gough és Grace 1998).

A LEGELÉS SZEREPE FÉLSZÁRAZ GYEPEKBEN – KÖZEPES BOLYGATÁS ÉS KOMPENZÁCIÓ

A nyílt homoki gyepeket a 19. század közepétől fogva hagyományosan birkával, azt megelőzően szürke marhával és birkával legeltették (Biró 2003), a vadon élő állatok közül az üregi nyúl legelése emelhető ki (Altbäcker 2005). Azonban a nyílt homoki gyepeknek a legeltetésre illetve a legelés hiányára adott kompozíciós és produkciós válaszai kevésbé ismertek. Bugaci vizsgálatok kimutatták, hogy a bugaci puszta hosszú ideje legelt, változatos domborzatú északi részén a legeltetés ideje alatt a buckatetőkön kis kiterjedésű foltokban jelen lévő mészkedvelő nyílt évelő homokpusztagyep a marhával történő legeltetés felhagyása után terjedni kezdett, továbbá, hogy vezérnövénye, a magyar csenkesz (*Festuca vaginata*) (Simon 2000) kaszálásos kezelés hatására jelentősen visszaszorult, majd annak felhagyása után szintén terjedni kezdett (Margóczy 2001). Túllegeltetés esetén a regeneráció feltétele a legelés felhagyása után, hogy a közelben megfelelő propagulumforrás, természetközeli nyílt homoki gyepközösség legyen (Margóczy és Kelemen 1997). Ezek az eredmények nem támasztják alá, hogy a nyílt homoki gyepek legeltetési kezeléseket igényelnének. Kétséges azonban, hogy a legnagyobb kompozíciós gazdagság nyílt homoki gyepek esetében a legeltetés teljes hiánya esetén valósulna meg, ha elfogadjuk a közepes bolygatási hipotézis jóslatát, miszerint a diverzitás a bolygatás erősségének növekedésével kezdetben mindenképpen növekszik (Collins 1987, Collins és mtsai 1995). Ezzel egybehangzóan Noy-Meir (1975) modellje közepes állatállomány méret esetén jósolja a legnagyobb primer produkciót. Érdekes kérdés továbbá, hogy a legelés szempontjából mi tekinthető közepes bolygatásnak a nyílt homoki gyepekben, amelyek taposásra különösen érzékenyek (Margóczy és Kelemen 1997). A regeneráció szempontjából előnyös, ha a homoki gyepek elég nagy kiterjedésben vannak jelen, és a szélerózió, valamint a buckák mozgása szabadon megvalósulhat (ŠeffEROVÁ StanOVÁ és mtsai 2008). Jelenleg azonban nem ez a helyzet. A 18. századi nyílt homoki gyepek 94 %-a mára átalakult (Biró és mtsai 2008), a buckák mozgása megállt, a homokbuckás területek szigetekként helyezkednek el a Homokhátságban. A kiterjedés az egyik legfontosabb tényező adott bolygatási típus esetén: minél nagyobb területet érint a bolygatás, annál kisebb erősség esetén várható a kompozíciós gazdagság maximuma (Miller 1982). A közepes bolygatási hipotézisnek ez a módosítása a

taposásra érzékeny homoki gyepes esetében tovább csökkentheti a közepesnek tekinthető bolygatási erősséget, figyelembe véve a megmaradt természetközeli buckás élőhelyek kis kiterjedését, ahol egy bolygatási esemény mindenképpen nagy területhányadot érint.

Terepi élményeim és a következő megfigyelések és eredmények alapján is fontosnak tartottam a nyílt homoki gyepesekben a legelés szerepének további vizsgálatát. Egyrészt a Homokhátság buckás területein, a nyílt homokpusztagyepes és nyáras-borókások alkotta erdőssztyepp vegetációban, a mészkedvelő nyílt évelő homokpusztagyep mozaikok a 90-es évek közepéig jellemző tömeges üregi nyúl jelenlét mellett a gyep komponens uralkodó növényzeti típusát adták, tehát a vizsgált növénytársulás és az üregi nyúl koegzisztenciája hosszú távon megvalósult, ezért a társulásalkotó fajok esetében érdemes vizsgálni a legelésre adott kompenzációs választ McNaughton (1983a) hipotéziseinek megfelelően. Másrészt a fragmentáció által jobban sújtott Tece-legelőn végzett terepbejárásaim során megfigyeltem, hogy a területen a legelés hiányában az avar felhalmozódik, csökken a fajgazdagság a mátrixot alkotó fűfajok térközeiben, a hiányfoltokban (*gap*). A kutatási előzmények is a legelés hatásainak részletesebb vizsgálatára, a legelő állat fajának fontosságára hívják fel a figyelmet. Ugyanazon gyepből a birkák elsősorban egyszikűeket (Kelemen 2000), míg az üregi nyulak a kétszikűeket fogyasztják (Csecserits és mtsai 2003), tehát a legelő állatközösség megismerése alapvető jelentőségű a növényzetre gyakorolt hatásuk becslésében.

A LEGELÉSVIZSGÁLATOK TÍPUSAI

A terepi gyakorlatban a legelés hatásának vizsgálatára három módszer különíthető el. Egyik esetben egy kontrollált állatállománnyal végezzük a kezelést, a másik esetben szimulált legelést alkalmazhatunk, a harmadik lehetőség pedig a legelés kizárása.

A legeltetés alkalmazásakor fontos feltüntetni a felhasznált állat fajtát és területegységre vetített egyedszámát. Ez utóbbi történhet az állatállomány számára elkerített egyes területek méretének és a hozzá tartozó állomány tömegességének (Vogel és van Dyne 1966, Willms és Dormaar 1985) vagy egyedszámának (Laycock 1967) megadásával. A legelés intenzitása ezen kívül megadható úgy is, hogy egy szintjéhez (pl. közepes erősségű) hozzárendeljük a vegetáción közvetlenül tapasztalható hatást. Így megadható, hogy az adott kezelés hatására a növényzet magassága hány centiméterrel változott (Bullock és mtsai. 1994) vagy hogy a fitomassza hány százaléka került elfogyasztásra (Schuster 1964). Nagyon fontos a kezelés ideje és időtartama, mert ugyanazon kezelés más időpontban kivitelezve teljesen más hatást okozhat. A legeltetés felhagyásának hatását általában túllegeltetett területeken vizsgálják (Vogel és van Dyne 1966, Brady és mtsai. 1989). Ezekben az esetekben nem mindig ismert a vizsgálat elkezdése előtt alkalmazott állatállomány pontos mérete, gyakran csak a túlzott használat következményeit írják le.

A szimulált legelés a növényzet visszavágását jelenti emberi erővel, melynek célja a legeléshez minél inkább hasonló kezelés kialakítása, általában kísérleti céllal. Kivitelezéséhez, a legeltetéssel szemben, kisebb kísérleti terület szükséges, és rendszerint kevésbé költséges is, mivel nem kell hozzá állatokat vásárolni és kerítések építeni. Ezzel a módszerrel a kezelés finomabb léptékben és nagyobb ismétlésszámban alkalmazható, így a különböző kezeléstípusok elhelyezkedésüket tekintve kisebb területen randomizálhatók, csökkentve ezzel a különböző területek összehasonlításából adódó hibát. Ugyanakkor a vizsgálat eredményeinek érvényességi köre is korlátozottabb, mivel a legelés szimulációja nem egyenértékű a legeltetéssel, nem jelenik meg benne az állati taposás hatása, és általában az állatok egyes növényfajokkal szembeni preferenciáját is figyelmen kívül hagyja. Ennél a kezeléstípusnál szükséges a kezelés frekvenciájának (évente hányszor és mikor), intenzitásának (hány centiméter magasan) és a felhasznált területek méretének, elhelyezkedésének a megadása (Albertson és mtsai. 1953, Semmartin és Oosterheld 2001).

BOLYGATÁSI TÉNYEZŐK ÖSSZEFÜGGÉSEI: NÖVÉNYEVŐK, ASZÁLY ÉS TŰZ

A félszáraz gyepek és gyepes-fás vegetációtípusok mintázatának legfontosabb alakító tényezői, a bolygatási rendszer elemei, a legelés, a tűz és a klimatikus hatások (van Langevelde és mtsai 2003, Ghermandi és mtsai 2004, Feldman és Lewis 2005), finomabb léptékben pedig az állatok fizikai bolygatása (Anderson 1983).

A legtöbb esetben a tűz és a legelés hatásait egymástól függetlenül vizsgálják (Archibald és mtsai 2005), azonban az integrált vizsgálatok száma egyre növekszik (Bachelet és mtsai 2000, Collins 1987, Belsky 1992, Noy-Meir 1995, Boer és Stafford Smith 2003, Harrison és mtsai 2003, Fuhlendorf és Engle 2004, Fynn és mtsai 2005, Archibald és mtsai 2005). Ugyanakkor nagyon kevés kutatás foglalkozik azzal a kérdéssel, hogy miként hat ez a két bolygatási tényező egymásra (Archibald és mtsai 2005). Tekintettel arra, hogy a bolygatási rendszernek két szorosan összefüggő elemét képezi a legelés és a tűz (Noy-Meir 1995) a tájhasználatnak kiemelt jelentősége van a tűzveszély szempontjából.

Feltevésem szerint a nyílt homoki gyepek legeltségi állapota és a tűz terjedése között negatív előjelű összefüggés van, ezért a szigetekké zsugorodott buckásokban a legelés jelentősége felértékelődik. A legeltetett állatállomány, mind a szarvasmarháé, mind pedig a juhé, jelentősen csökkent a Kiskunságban. A 19. század közepétől a 20. század közepéig a homokbuckás vidékeken a szilaj szürkemarhatartás fokozatos megszűnésével a kisparaszti juhlegeltetés vált dominánssá, majd az 1960-as évektől ez a legeltetési forma is háttérbe szorult, a buckásokban a gyepek folyamatos záródása zajlott (Biró és Molnár 1998). A legelési intenzitás csökkenéséhez nagymértékben hozzájárult a Duna–Tisza közi Homokhátságban az üregi nyúl tömegességének drasztikus csökkenése 1994–95 telén. Az üregi és a mezei nyúl közötti indirekt kompetíció (Rau és mtsai 1981) hatására Bugacon az üregiek lecsökkenését követően nálunk is felszaporodtak a mezei nyulak. A természetes fajok populációjának növekedése azonban nem kompenzálja az így elmaradt legelést, a növényzet mennyisége megnövekszik (Katona és mtsai 2004). Mindezek következtében, különösen csapadékos évek után, nagymértékű avar-felhalmozódás várható, ami fokozott tűzveszélyhez vezet, ha feltételezzük, hogy a vizsgált nyílt homokpusztagyepekben is érvényes az összefüggés, amit már zárt gyepekben kimutattak, miszerint a tűz hevességét és terjedését a száraz időjárás és a felszíni éghető anyag mennyiségének növekedése fokozza (Gibson és

mtsai 1990, Whelan 1995). Altbäcker megfigyelései szerint a nyúlvárak térbeli mintázata valamint a tűz mozaikossága térbeli összefüggést mutat. Az üregi nyulak váraikat a borókás erdőfoltokba, dombtető közelébe ássák (Altbäcker és mtsai 1991). A bugaci tűz, amely 1976-ban a Bugactól nyugatra fekvő buckás területen pusztított, főleg a völgyekben terjedt és az akkor még sok aktív nyúlvárral körülvett buckákat kevésbé érintette, mint azokat a buckákat, ahol nem voltak nyúlvárak (Altbäcker 2005).

Az utóbbi évtizedekben a Kárpát-medencében a korábbinál szélsőségesebbé vált az időjárás: különösen csapadékos és aszályos évek követik egymást (Szinell és mtsai 1998). Ez a fluktuáció kompozíciós változásokhoz vezet az alföldi gyepekben, de a vegetáció típusát nem változtatja meg (Körmöczy 1989, 1991). Azonban a csapadékos években felhalmozódott növényi anyag egy későbbi szárazság idején könnyen meggyullad, és növeli a nagy kiterjedésű tüzesetek előfordulásának valószínűségét. A tűzveszélyt tovább növeli a homokhátsági tájban tömeges erdei- és feketefenyő ültetvények jelenléte, melyek a sűrű borókásoknál is nagyobb föld feletti éghető biomasszát képeznek, és igen jól vezetik a tüzet. A klímaváltozás során a 21. század végére várhatóan gyakoribbá fognak válni a nyári szárazságok, a jelenlegi júniusi csapadékmaximum helyett is mind inkább a szárazság lesz jellemző (Bartholy és mtsai. 2007), a hőmérsékletemelkedés a Kárpát-medencében meg fogja haladni a globálisan jellemző mértéket (Bartholy és mtsai. 2009). Mindez, a téli csapadék növekedésével párhuzamosan (Bartholy és mtsai. 2007), várhatóan növelni fogja a tűzveszélyt a nyári időszakban.

A biomassza-produkciót nem csak a csapadék időbeli eloszlása teszi egyenetlenné a Duna–Tisza közti Homokhátság területén, térben is nagy különbségeket tapasztalhatunk, mivel a víz elérhetősége erősen függ a topográfiától. A buckatetők nyílt növényzetével szemben a buckaközökben a zárt, kétszintű gyepi vegetáció kialakulása, illetve a fás szárú növényzeti mozaikok nagyobb borítása jellemző, mely a tűz terjedésének fő útvonalaként szolgált a bugaci tűz esetében (Altbäcker 2005). A durva szemcséjű homoktalaj extrém vízellátottságú élőhelyeket hoz létre nagy vízvezető képessége és kis vízvisszatartó képessége folytán (Kertész 1991, Várallyay 1984), ezáltal felerősíti a Homokhátság klímájának félszáraz jellegét, a buckaoldalakon és buckatetőkön félsivatagi fiziognómiájú vegetációt alkot a cserjésekkel mozaikot. Az elmúlt évtizedekben végbement talajvízszint-csökkenés (Pálfai 1994) és szárazodás (Kertész és Mika 1999) szintén a tűzveszély növekedéséhez vezet.

Az alacsony humusztartalmú homoktalajon fejlődő vegetáció igen érzékeny a fizikai bolygatásra; az állati és emberi hatások évszázadok óta részei a bolygatási rendszernek (Szodfridt 1968; Simon és Rajkai 1985). A Bugaci Ősborókásban a növényzeti mintázat elemzése során a nyolcvanas évek végén merült föl, hogy az üregi nyúl aktivitási mintázata és a növényzet mintázata összefügghet (Kertész és mtsai 1993). A megfigyelések és az előzetes vizsgálatok alátámasztották, hogy a növényevő emlősök okozta bolygatások jelentősen befolyásolják a gyepek, és általában az egész gyeperdő komplex szukcesszióját (Altbäcker és mtsai 1994). Minthogy ebben az időben a leggyakoribb növényevő az üregi nyúl volt, a célzott vizsgálatok ennek a fajnak a növényzetre gyakorolt hatására koncentráltak a nyolcvanas évek végétől kezdve. Szelektív elkerítésekkel bizonyították, hogy a gyepek alacsony borításáért az üregi nyulak rágása a felelős (Katona és mtsai 2004). A legelés hatását a nyulak helyi rágási szokásai is befolyásolták, a bugaci és bócsai nyulak tápnövény-választásában jelentős különbségek voltak kimutathatók (Mátrai és mtsai 1998).

BOLYGATÁSI RENDSZER ÉS SZUKCESSZIÓ

A közép-európai klasszikus szukcessziós koncepció Clements (1916) monoklimax elméletét fogadta el, mely a növényközösségek szintjén értelmezi a szukcessziót. Ennek és a közép- és kelet-európai hagyományoknak (Kerner 1863, Rapaiics 1925) megfelelően a föltételezett szukcessziós útvonalak alapvetően egyirányúak (Krebs 1994), a társulások meghatározott sorrendben követik egymást, és a föltételezett klimax-társulás a klimatikus és edafikus abiotikus tényezők által meghatározott. A szukcesszió folyamatát azonban a növénytársulások időbeli sorozatán (Précsényi 1991) kívül a vizsgált terület fajkészletének (Gleason 1926, Pickett és mtsai. 1987a, b) változásaként is lehet értelmezni. Gleason (1926) individualisztikus elmélete szerint a szukcesszió divergens, annak menetét a fajok tulajdonságai, a környezeti tényezőkkel szembeni igényükből következő betelepülési és kihálási folyamataik szabályozzák. A klasszikus clements-i elképzelés a Kárpát-medencei erdőssztyepp vegetáció esetében nem szolgáltat kielégítő magyarázattal a megfigyelt szukcessziós folyamatokra (Fekete 1992, Margóczy 1993, Bartha 2003). Egyrészt a Kárpát-medencei homoki területek, különösen a Duna–Tisza köziek szukcessziója általában kevésbé szabályos, kevésbé jósolható, mint például a löszterületek szukcessziója (Fekete 1992). Másrészt a lehetséges szukcessziós folyamatokat és a várható klimax társulásokat kizárólag klimatikus és edafikus okokkal magyarázza, figyelmen kívül hagyva a bolygatás jelentőségét.

A Nemzetközi Biológiai Program (IBP) vizsgálatai kimutatták, hogy a természetes gyepes formációk nagy legelő populációkat tartanak el (Coupland 1979). A legelésnek nagy szerepe van a társulások szerkezetének és a szukcessziós folyamatok kialakításában, valamint a diverzitás fenntartásában is (McNaughton 1979, 1983a; Seastedt 1985). A néhány évenként nagy területeket érintő tűz a növényzeti változások másik fő hajtóereje (Conedera és mtsai 2009). Az égés szukcessziós folyamatokat indít, megváltoztatja a fás szárú növények tömegességét a vegetációban a lágyszárúakhoz viszonyítva, mint azt szavannai vizsgálatok (Higgins és mtsai 2000, van Langevelde és mtsai 2003) is kimutatták. A tűz utáni regeneráció másodlagos szukcessziós folyamat. Az elsődleges szukcesszióval szemben a megüresedés után nem csupasz felszínről, hanem a tűz után a talajban túlélő propagulumokból indul a vegetációfejlődés.

A változó klíma és tájhasználat világszerte a füves élőhelyek gyors átalakulásához vezet (Frank és mtsai 1998). A klímaváltozás következtében a hazai gyep-cserjés komplex élőhelyeken is várható a nagy kiterjedésű tüzek gyakoribbá válása, ahogy ez a mediterrán területeken is bekövetkezett (Veblen és mtsai 2003). Az elmúlt évtizedekben a Kiskunsági Nemzeti Park különböző buckás részein több alkalommal jelentős méretű nyáras-borókás és nyílt homoki gyep égett le. Ennek a mozaikos mintázatú tájnak az égésére jellemző, hogy a többé-kevésbé távol álló boróka csoportok között a gyep közvetíti a tüzet, ha az ehhez elég növényi anyagot tartalmaz. Szigetszerű elhelyezkedése miatt egyszerre túlnyomó hányada is leéghet egy nyáras-borókás buckás területnek, mint ahogyan az a Kiskunsági Nemzeti Park orgoványi területén meg is történt 2000-ben. A tüzeset után gyors vegetációs változások indulnak be a gyepben, jellemző a nyársarjak gyors térhódítása, a növényzet megváltozása az ízeltlábú fauna átalakulását vonja maga után (Samu és mtsai 2010). A környező területek jelentős inváziós fertőzöttsége miatt a tűz utáni regenerációban jelentős szerepet kaphatnak az inváziós és egyéb generalista növények, ezért a tűz veszélyezteti a nyílt homoki gyepek természetközeli állapotának fennmaradását.

CÉLKITŰZÉS

Céлом volt megvizsgálni félszáraz élőhelyen a legelés szempontjából a kompenzációs növekedés és a közepes bolygatási hipotézis érvényességét, továbbá a legelés és a tűz vegetációdinamikai hatásait a nyílt homoki gyepek természetvédelmi szempontjainak figyelembe vételével. Az értekezés három terepi kísérletet ölel fel, melyben lépésről lépésre megvizsgáltam a legelés hatását a gyep produkciójára és kompozíciójára, majd a tűz terjedésére, végül a tűz utáni másodlagos szukcesszió jellegzetességeit tárgyalom.

MEGVÁLASZOLANDÓ KÉRDÉSEK

1. Képesek-e kompenzálni a társulásalkotó magyar csenkesz (*Festuca vaginata*) és homoki árvalányhaj (*Stipa borysthénica*) a különböző legelési intenzitásoknak megfelelő hatásokat, azaz milyen erős legeltetést visel el a mészkedvelő nyílt homoki gyep hosszú távon?
2. Milyen intenzitású legelés indukál kompozíciós változásokat, és azok a kompozíciós változások milyen irányúak a közösségben, hogyan változik a fajgazdagság és változnak-e a dominanciaviszonyok?
3. Milyen produkciós és kompozíciós hatásai vannak az avarmennyiség megváltoztatásának?
4. Lehet-e legeltetéssel befolyásolni a tűz terjedését a vizsgált nyílt homokpusztagyepben? Alkalmazható-e a legeltetés természetvédelmi kezelésként a tűzveszély csökkentésére a homokhátsági buckásokban?
5. Mik a tűz rövid távú hatásai a mészkedvelő nyílt homokpusztagyep kompozíciójára nézve?
6. Milyen szukcessziós állapotok valósulnak meg a tűz után, és milyen különbségeket mutatnak ebből a szempontból az égett és a nem égett területek?
7. Mi jellemző a szukcessziós állapotok közötti átmenetekre, a szukcesszió irányára illetve az állapotátmenetek dinamikájára, az égett és nem égett gyepek hosszú távú megfigyelése során?
8. Módosítja-e az üregi nyúl legelése a tűz utáni másodlagos szukcessziós folyamatokat?

9. Hogyan változtatják meg a több száz, illetve több ezer hektáros kiterjedésű tűzesetek a nyílt homoki gyepek és nyáras-borókások alkotta erdőssztyepp vegetációmozaik foltmintázatát, mekkora a regeneráció idősüksége?

ELŐZETES VÁRAKOZÁSAIM, ELGONDOLÁSOK A KÍSÉRLETEK KEZDETEKOR

A bevezetésben ismertetett irodalmi áttekintés alapján a vizsgálatok előtt a következő várakozásaim voltak. A szimulált legelés során a mátrix-fajok vágáskezelése az alárendelt fajok borításnövekedéséhez (Willms és Dormaar 1985) és a fajgazdagság növekedéséhez vezet (Hulme 1996). Nem feltételeztem kompenzációt a vágáskezelések egyik szintje esetén sem, mivel a vágás főként a mátrix-fajokat, a *Festuca vaginatát* és a *Stipa borysthenicát* érintette, melyek a föld feletti fitomassza döntő többségét adták, és a vizsgálati terület félszáraz klímája sem valószínűsítette a kompenzációt (Belsky 1992). Erős vágás hatására a domináns fücsomók pusztulását vártam (Tükel 1984). Az avareltávolítástól az alárendelt fajok borításának és a fajgazdagságnak a növekedését, míg az avarráakástól ezzel ellentétes irányú folyamatokat vártam (Xiong és Nilsson 1999). Szignifikáns interakciókat vártam a vágás és az avarkezelések között, melyek idővel eltűnnek, mivel az avarkezelést csak a kísérlet beállításakor végeztem.

A különböző állatfajokkal történő legeltetési vizsgálat beállítása előtt azt vártam, hogy a mérsékelt legeltetési kezelések, a zárt gyepekhez hasonlóan (Gibson és mtsai 1990, Whelan 1995), csökkentik a tűz terjedését a gyepekben. Ugyanakkor várakozásaim szerint a mérsékelt legelés nem vezet rövid távú kompozíciós változásokhoz a gyepekben, míg az égetéses kezelésnek erős azonnali hatása van a föld feletti növényi részekre.

A mézskedvelő nyílt homoki gyepek szukcessziója szempontjából, a korábbi bugaci terepi tapasztalatokat figyelembe véve, a sűrűn borókás területeket illetve a nyúl által legelt területeket tekintettem stabilabbnak. A nyúllegeltéstől azt vártam, hogy az égett területeken a borókás nem égett részéhez hasonló gypet hoz létre, és aztán azt fenntartja. Ugyanakkor, várakozásaim szerint, nyúlragás hiányában a szukcesszió kiszámíthatatlanabb lesz, az égett területek növényzete érzékenyebb a bolygatásokkal, például aszályal szemben, és a szukcesszió hosszú távon sem vezet az eredeti, nem égett területekre jellemző vegetáció kialakulásához. A tűz után az égett terület nyarasodását (Green és Johnson 1999), továbbá, korábbi terepi tapasztalatok alapján, a vegetatíván szintén jól terjedő siskanádtippan

(*Calamagrostis epigeios*) térhódítását vártam, és a regeneráció több évtizedes időszükségletét feltételeztem.

ANYAG ÉS MÓDSZEREK

A VIZSGÁLT NÖVÉNYKÖZÖSSÉG

Az Alföld klímazonális vegetációja az erdőssztyepp (Boros 1952, Soó 1973, Zólyomi 1989). Az általunk vizsgált Duna–Tisza közti mészkedvelő homokpusztagyeppek és nyáras-borókások mozaikjai (1. ábra) az erdőssztyepp vegetáció legnyugatibb előfordulási helyei közé tartoznak Európában (Kovács-Láng és mtsai 2000). A Duna–Tisza közti Homokhátság növényzetének kétkomponensű fiziognómiáját, a mészkedvelő nyílt homoki gyepfoltok és a nyáras-borókás erdőfoltok együttes, mozaikos jelenlétét, a klimatikus okokon túl edafikus okok is erősítik (Rédei 2005). A homoktalaj jó vízvezető képessége (Várallyay 1984) miatt a gyepben a csapadék könnyen áthalad a gyökérszónán (Molnár 1999), míg a fás vegetáció gyökérszete fel tudja venni a mélyebb rétegekből is a vizet. A gyepekkel borított magasabb térszínek, a buckatető és buckaoldalak fásodása jellemzően vegetatíván, nyárfa (*Populus spp.*) klónok növekedésével, vagy kedvező időjárású, csapadékos évek során történhet meg. Terepi megfigyelések alapján az állatok által terjesztett közönséges boróka (*Juniperus communis*) a nyarasodó területeken a nyárfák alatt, a fákon megülő madarak által elhullatott magvak révén, vagy a legeltetett területen a birkák által terjesztve jelenik meg. A fás vegetáció visszaszorulását az emberi zavarás, valamint az aszály és a tűz is előidézheti a gyeppekkel szemben (Belsky 1992).



1. ábra Erdőssztyepp táj Bócsán (a szerző felvétele)

A homokhátsági erdőssztyepp mozaik jellemző gyepi növénytársulásai, melyek az értekezésemben leírt vizsgálatok során a mintavételi helyeken is előfordultak: a mészkedvelő nyílt évelő homokpusztagyep (*Festucetum vaginatae*, Rapaics ex Soó 1929 em. Borhidi 1996); a sűrű kákás homoki gyep (*Galio veri-Holoschoenetum vulgaris* (Hargitai 1940) Borhidi 1996), melyet korábban az előző társulás szubasszociációjának (*holoschoenetosum*) tekintettek és jellemzően mélyebb buckaközökben fordul elő; továbbá a vadrozs-fedélrozsok gyep (*Secali sylvestris-Brometum tectorum* Hargitai 1940) (Borhidi 2003).

A mészkedvelő nyílt évelő homokpusztagyep Kárpát-medencei endemikus növénytársulás. Legnagyobb kiterjedésben a Duna–Tisza közti Homokhátság homokbuckás területein fordul elő, de kisebb fragmentumokban megtalálható az egész Duna–Tisza közén, valamint a Kisalföldön is. Ez az intrazonális növénytársulás félszáraz klímában, laza szerkezetű, alacsony humusztartalmú meszes homoktalajokon fordul elő. A társulásban a talaj kis víztartó képessége (Kertész 1991) következtében felerősödik az Alföld klímájának kontinentális jellege, ezért a növényzet félsivatagi jellegű, az edafikus tényezők jelentős

befolyásoló hatása jellemző (Molnár 1999). A társulásra jellemző az életformák nagy gazdagsága, benne egyéves és évelő lágyszárúak, hagymás-gumós növények és törpecserjék egyaránt előfordulnak (Fekete és mtsai 1997).

A gyepek szerkezetében alapvetően a nagyobb méretű domináns évelő fűvek, jellemzően *Festuca vaginata*, *Stipa borysthena*, deres fényperje (*Koeleria glauca*), ritkábban kunkorgó árvalányhaj (*Stipa capillata*), rákosi csenkesz (*Festuca wagneri*) és fenyérfű (*Bothriochloa ischaemum*) alkotják az alpmátrixot. A mátrixalkotó fajok közül a *Festuca vaginata* pannóniai szubendemizmus, a mészkedvelő nyílt évelő homokpusztagyepék egyik társulásalkotó faja. Elsősorban a meleg, száraz, mészben gazdag, laza talajokat kedveli. A homok megkötésében a legfontosabb évelő hemikriptofiton fajunk (Jávorka és Soó 1951). Egyedei tömött csomókat képeznek, gyökérszete 60 cm-es mélységig hatol le a talajba. Xeromorf bélyegei jelzik a homoktalaj rossz vízgazdálkodási tulajdonságaihoz való nagy mértékű adaptációját, ilyenek a hengeres levél és a hajtásokat borító viaszbevonat. Májustól júniusig virágzik. A másik társulásalkotó mátrix-faj a *Stipa borysthena*, mely az előző fajnál szélesebb földrajzi elterjedéssel rendelkezik, areája Európa kontinentális területeire terjed ki. Nyílt és záródó homokpusztagyepék domináns hemikriptofiton növénye. Igen jó kolonizációs képességű, egyedei azonban általában csak a *Festuca vaginata* után jelennek meg. Viszonylag kevés xeromorf bélyeget visel, gyökérszete eléri a 80 cm mélységben elhelyezkedő talajréteget is (Kalapos 1994). Májustól júniusig virágzik. Az árvalányhajak dominanciája esetén *stipetosum* szubasszociációról beszélünk.

A mátrixalkotó fajok töveinek térszélén, a hiányfoltokban, kisebb termetű, alárendelt fajok élnek. Ezek közé legnagyobb fajszámban apró egyéves kétszikűek és kis termetű egyéves illetve évelő fűvek tartoznak. A félszáraz klímában a gyakori nyári aszályok átvészelésére a különböző növényfajok eltérő adaptív stratégiákkal rendelkeznek, nagy számban találunk termőhely-specialista évelőket (Borhidi 2003). Ilyen például a molyhosan szőrös levelű, mélyre nyúló karógyökérrel rendelkező báránypirosító (*Alkanna tinctoria*), vagy a homoki gyepek jellegzetes törpecserjéi, a naprózsa (*Fumana procumbens*) és a csikófark (*Ephedra distachya*). Az igen nagy fajszámban jelen lévő téli egyévesek késő ősztől kora tavaszig csíráznak, és nyár elejére már termést érlelnek, ilyenek például a kakukkhomokhúr (*Arenaria serpyllifolia*), a béka madárhúr (*Cerastium semidecandrum*), a berzedt rozsnok (*Bromus squarrosus*), a fedélrozsnok (*Bromus tectorum*), a vadrozsa (*Secale sylvestre*) a homoki útifű (*Plantago arenaria*) és a korai veronika (*Veronica praecox*). A

nyári szárazság során elszáradnak az efemer évelő gumós perje (*Poa bulbosa*) föld feletti részei, míg éppen ebben az időszakban mutatja a legnagyobb növekedési aktivitást több C4-es növény, mint például a fényes poloskamag (*Corispermum nitidum*) vagy a homoki ballagófű (*Salsola kali*). A mészkedvelő nyílt homoki gyepeken jelentős a kriptogámok borítása. A mohák közül a háztetőmoha (*Tortula ruralis*) és a *Tortella inclinata*, míg a zuzmók közül a *Cladonia furcata*, *Cladonia convoluta* és a *Cladonia magyarica* (Simon 2003) a legtömegesebbek.

Elsősorban az állományok életforma összetételében mutat különbséget az egyévesek dominanciájával jellemezhető vadrozs-fedélrozsok gyepe a mészkedvelő nyílt évelő homokpusztagyephez képest. Fajkészletük nagymértékben átfed, a vadrozs-fedélrozsok a Duna–Tisza köze homokjának egyéves homoki gyepe. Korábban az elsődleges szukcesszió kezdőállapotának tartották, Fekete Gábor eredményei alapján azonban világossá vált, hogy a bolygatott homokfelszínen a másodlagos szukcesszió tagjaként jelenik meg (Molnár 2003).

A szürke kákás homoki gyepe fiziognómiai különbségeket is mutat az évelő homokpusztagyephez szemben, bár fajkészletük jelentősen átfed. Fontos különbség, hogy kétszintes, magas, lazán csomós gyepet képez, melyben a felső gyepszintet a szürke káka (*Scirpoides holoschoenus*) mellett néhány magasabb növekedésű fűfaj, mintaterületeinken a siskanádtippán (*Calamagrostis epigeios*) és keskenylevelű perje (*Poa angustifolia*) alkotja, míg az alsó gyepszintben megtaláljuk a homokpusztagyep elemeit is (Borhidi 2003).

Az Alföld klímája nedves kontinentális szubmediterrán hatásokkal (Zólyomi és mtsai 1997). A Kiskunságban évente átlagosan 500-550 mm csapadék esik, a havi középhőmérséklet jellemzően -1,8 °C (január) és +21 °C (július) között változik kecskeméti adatok alapján (Kovács-Láng és mtsai 2000). A félszáraz klímájú homokhátsági tájban az elmúlt évtizedekben zajló szárazodás (Kertész és Mika 1999) fő hajtóereje a múlt század második felében lezajlott nagymértékű talajvízszintsüllyedés (Pálfai 1994), mely a talajnedvesség csökkenésével (Pálfai 1996) járt együtt.

A homokbuckás vidékeken a hagyományos tájhasználat a legeltetés. Ez a török hódoltságtól a 19. század közepéig intenzív szürkemarhatartást jelentett, gyér növényzetű mozgó homokbuckák kialakulását eredményezve. A külterjes legeltetés fokozatos megszűnésével a kispaszti juhlegeltetés vált jellemzővé, mellyel az 1960-as évektől kezdve a legtöbb területen fokozatosan felhagytak (Biró 2003). Ma a Homokhátság egyes buckás területein (például Bugacon és Bócsán) egyáltalán nem folyik legeltetés, míg más területeket

napjainkig erősen legeltetnek (Molnár 2003). A kaszálás inkább a zárt homoki gyepekre jellemző, a buckások nyílt gyepeiben nem alkalmazható (Šefferoová Stanová és mtsai 2008). A tápanyagokban gazdagabb talajú zárt homoki gyepekkel szemben a nyílt homoki gyepeknek csak kis hányadát vonták szántóföldi művelésbe, az erdősítések azonban a nyílt gyepeket is jelentős mértékben érintették. A nyílt homoki gyepek sok endemikus növényfajnak szolgálnak élőhelyül. Az endemikus növényfajok közül a vizsgálati területeimen is előfordul a *Festuca vaginata*, a borzas len (*Linum hirsutum subsp. glabrescens*), a homoki bakszakáll (*Tragopogon floccosus*), a homoki fátyolvirág (*Gypsophila fastigata subsp. arenaria*), a kései szegfű (*Dianthus serotinus*), és a homoki nőszirm (*Iris humilis subsp. arenaria*).

Az értekezésben szereplő mindhárom terepi kísérletet azonos növénytársulásban, mészkedvelő nyílt évelő homokpusztagyepen végeztem; a kiskunsági mintaterületeken a vadrozs-fedélrozsok illetve a szürke kákás homoki gyepek állományaira is kiterjedt a vizsgálat. Értekezésemben az edényes növényfajok esetében Simon (2000), a zuzmók és mohák esetében Simon (2003) nevezéktanát használtam. A kiskunsági mintaterületek talaja gyengén humuszos homok (Simon és Rajkai 1985), melyre jellemző a magas karbonát tartalom, az enyhén lúgos kémhatás, a kis szerves anyag- és agyagtartalom és a sófelhalmozódás hiánya. A Tece-legelő talajtípusa az előbbiekével megegyező, dunai eredetű pleisztocén futóhomokon fekszik (Marosi és Somogyi 1990), azoknál löszben és humuszban kissé gazdagabb (Szabó és Guzzi 1996). A Tece-legelő helyi védettség alá tartozik (Kis Tece Természetvédelmi Terület), a kiskunsági vizsgálatok a Kiskunsági Nemzeti Park területén folytak. Orgoványban a tűz terjedését a buckások szélén található nyáras-borókások és nyílt homoki gyepek alkotta komplexben, a tűz utáni szukcesszió vizsgálatát a bugaci, bócsai és orgoványi buckások fokozottan védett, szentély jellegű területein végeztem.

SZIMULÁLT LEGELÉS KOMPOZÍCIÓS ÉS PRODUKCIÓS HATÁSAINAK VIZSGÁLATA

Vizsgálatomat egy korábban erősen legeltetett, majd évtizedekig a legeltetéstől felhagyott nyílt homokpusztagyepen végeztem. A terepi kísérlet megkezdése előtt a területen nagy mennyiségű felhalmozódott avar volt megfigyelhető, feltehetően a legelés felhagyásának következtében, mivel mennyisége szoros kapcsolatban áll a tájhasználattal. Terepi kísérletet terveztem, melyben vizsgálni kívántam a szimulált legelés különböző szintjeinek a hatását a föld feletti fitomassza mennyiségére és a nyílt homoki gyepek kompozíciós összetételére. Kezeléseket végeztem a felhagyott legelőn, melyekkel egyes direkt legelési hatásokat szimuláltam. Az élő biomassza eltávolításával a növényi részek lerágását, az avarmennyiség megváltoztatásával, a legeltetés felhagyásának hosszú távú hatásaként, az avarfelhalmozódási folyamat különböző stádiumait szimuláltam.

A kísérleti terület jellemzése

Vizsgálati területem a Duna–Tisza köze egyik legészakibb homokterületén, a Tece-legelőn (2. ábra) helyezkedik el, Budapeستől 30 kilométerrel ÉK-re, Vácrátót község határában (N 47° 42,05', E 19° 13,59'). A legelő klímája a kiskunságinál kissé nedvesebb, az éves csapadékösszeg 650 mm körül alakul, területének nagy része mészkedvelő nyílt évelő homokpusztagyep, *Festucetum vaginatae* társulásba tartozik (Kárpáti és Kárpáti 1954). A természetes vegetáció feltehetőleg homokpusztákból és homoki tölgyesekből állhatott (Zólyomi 1989). Vizsgálatomat a legelő *Festuca vaginata* dominálta, rövid fűvű, nyílt részén végeztem. A homokfelszín borítása általában 10% körül volt. A területet az 1950-es évekig birkával, lóval, disznóval és marhával erősen legeltették, ennek hatására a növényzeti borítás jelentősen lecsökkent, a gyepek felnyíltak. A vizsgálat előtti öt évtizedben a gyepeket nem kezelték, a növényzet folyamatos záródása volt megfigyelhető (Bartha és mtsai 2006). A terület jelentős részét a legeltetés felhagyása után fenyővel beerdősítették (*Pinus nigra*, *Pinus sylvestris*).



2. ábra Kísérleti terület a Tece-legelőn 2002-ben (Ónodi Ágnes felvétele)

A területen korábban számos tudományos kutatást végeztek, többek között a niche-felosztást (Fekete és mtsai 1995, Précsényi és mtsai 1979), a reprodukzív allokációt (Fekete és mtsai 1988) és a *Festuca vaginata* morfológiai tulajdonságait (Horánszky és mtsai 1980) vizsgálták. A tecei nyílt homokpusztagyep domináns fűvei a *Festuca vaginata* és a *Stipa borysthénica*. Ez a két fűfaj a gyep szerkezetére jellemző, diszkrét vagy egymásba olvadó, 10-30 cm átmérőjű csomókat alkot. Szintén ilyen méretű tövekkel rendelkeznek az *Alkanna tinctoria* csomói is. Kísérleti területünkön ez a három faj képez nagyobb csomókat, a hiányfoltokban a *Plantago arenaria* és a *Poa bulbosa* tekinthető gyakorinak. A Tece-legelő fajszáma a kiskunsági nyílt évelő homokpusztagyepéhez viszonyítva szerény, de megtalálható rajta az *Alkanna tinctoria*n kívül a homoki imola (*Centaurea arenaria*), a *Fumana procumbens* és a homokviola (*Syrenia cana*) is. Jelentős felületet takar túlnyomórészt a domináns fűfajok elhalt leveleiből képződő avar, valamint igen jelentős a mohaborítás, és helyenként a zuzmóborítás is. A megnövekedett avarborítás és a szerény

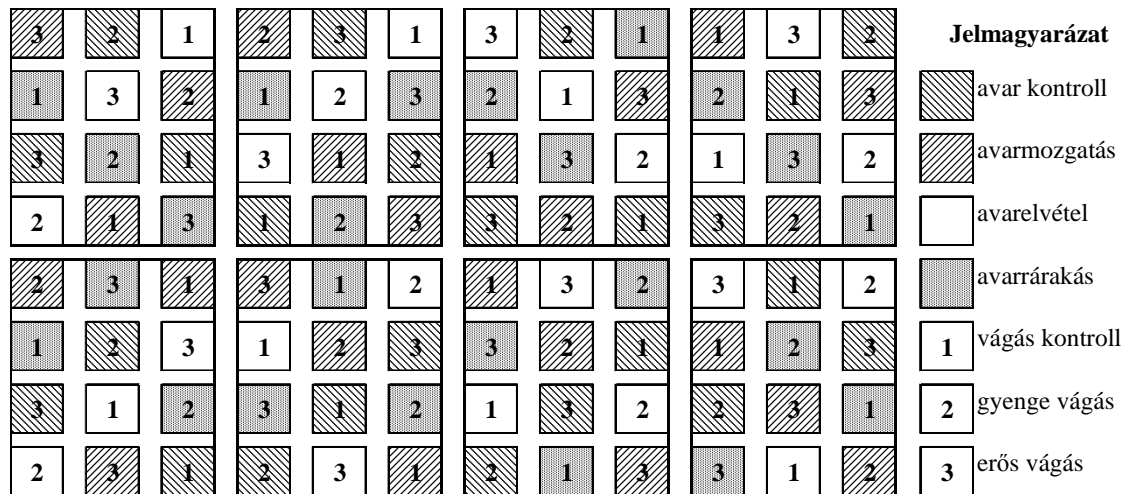
fajkészlet egyaránt degradációra utaló jelek. Területünkön egyetlen mohafaj (*Tortula ruralis*), valamint több zuzmófaj (*Cladonia spp.*) fordult elő.

Kísérleti elrendezés

Kísérletemet 2000 őszétől kezdve az azt követő három vegetációs periódusban, 2003 novemberéig végeztem. A kísérleti területet a Tece-legelőnek egy *Festuca vaginata* dominálta foltján jelöltem ki. Két kezeléstípusból (vágáskezelés és avarkezelés) álló faktoriális vizsgálatot végeztem (3. ábra). A vágáskezeléssel az alapmátrixot alkotó domináns füveket (*Festuca vaginata*, *Stipa borysthénica*) kezeltem. Ezzel a kezeléssel birka (*Ovis aries*) legelését szimuláltam, amely felülről legeli a vegetációt, és ebben a gyeppen leginkább a mátrixfajokhoz fér hozzá. A kétszikűek többnyire kistermetű hiányfolt-fajokként (*gap species*) voltak jelen a területen. Altbäcker és munkatársai (1994) korábban kimutatták, hogy a birka étrendjében nagyobb rész füvek szerepelnek. A vágáskezeléseket 2000 novemberében, 2001 májusában, 2002 májusában és novemberében, valamint 2003 májusában a tavaszi és az őszi aspektus végén végeztem, amikor a föld feletti élő fitomassza mennyisége a legnagyobb az év során. 2001 ősz végén a korán kezdődő hóborítás miatt a kezelést nem tudtam elvégezni. A vágáskezelésnek három szintjét alkalmaztam, ezek: a vágás kontroll, a gyenge vágás és az erős vágás. A kezelés során a mátrix-fajok föld feletti fitomasszáját ollóval vágtam le, és kvadrátonként papírzacskókba helyeztem. A kontroll esetében nem történt vágás, a gyenge vágás esetében a *Festuca* és *Stipa* levelek hosszának körülbelül a felét vágtam le (a föld feletti élő fitomassza körülbelül 50%-át távolítottam el), míg erős vágásnál a leveleket közvetlenül a levélhüvely fölött vágtam le (becslésem szerint a föld feletti élő fitomassza 90%-át távolítottam el). A vágáskezelések során a levágott biomasszát kvadrátonként külön zacskóba gyűjtöttem, laborban súlyállandóságig szárítottam, súlyát lemértem. Szénafogyasztási adatok alapján becsülve a gyenge vágás 2,5 birka/ha, az erős vágás 5 birka/ha legelési nyomásnak felelt meg.

Az avarkezelést a legelés nagyobb időléptékű hiányának szimulálására terveztem, különböző avarfelhalmozódási szintek kialakításával. Az avar eltávolítása óvatosan, vágással illetve kézzel történt. Az avarborítás növelése egyszerűen, kézzel való ráhordás útján történt, ügyeltem a kezelt felület betakarásának egyenletességére (Foster és Gross 1998, Carson és Peterson 1990, Facelli és Facelli 1993, Facelli és Pickett 1991, Hulbert 1969). A kezelést 2000 őszén, egyszeri alkalommal, kézzel végeztem. Négy szintje volt: az avar kontroll, az

avarmozgatás, az avarelvétel és az avarráadás. Az avar kontroll esetében az avarborítást nem változtattam meg, az avarmozgatásnál a következő két kezeléshez hasonló bolygatást végeztem a gyepben, az avart eltávolítottam a kvadrátból, majd rögtön visszahelyeztem ugyanarra a kvadrátra. Az avarelvétel esetén a kvadrátból eltávolítottam az avart, míg az avarráadás estén az avarelvételnél összegyűjtött avart ráhelyeztem a kezelt kvadrátra.



3. ábra A mintavételi kvadrátok kísérleti elrendezése

Mind a 12-féle kezeléskombinációt 8 ismétlésben, összesen 96 db 80 cm x 80 cm-es kvadrátban végeztem. A kvadrátokat egy 12 oszlopos és 8 soros rácshálóban (*grid*) helyeztem el úgy, hogy mindegyiket keskeny út vegye körül. Az utak az oszlopok között 30 cm, a sorok között 20 cm szélesek voltak. A kezeléseket minden kvadrát körül 10 cm-es távolságban is elvégeztem, hogy a széli hatás minél kevésbé befolyásolja eredményeket (Semmartin és Oosterheld 2001). A kijelölt 96 kvadráthoz a kezeléskombinációkat random blokkos elrendezésben rendeltem hozzá. Az ismétlések számának megfelelően a területet 8 db, háromszor négykvadrátos blokkra osztottam. A hozzárendelést úgy végeztem, hogy egy blokkban minden kezeléskombináció egyszer forduljon elő. A blokkokat úgy rendeztem, hogy azonos kezeléskombinációk ne kerülhessenek egymás mellé.

Az adatgyűjtés módszerei

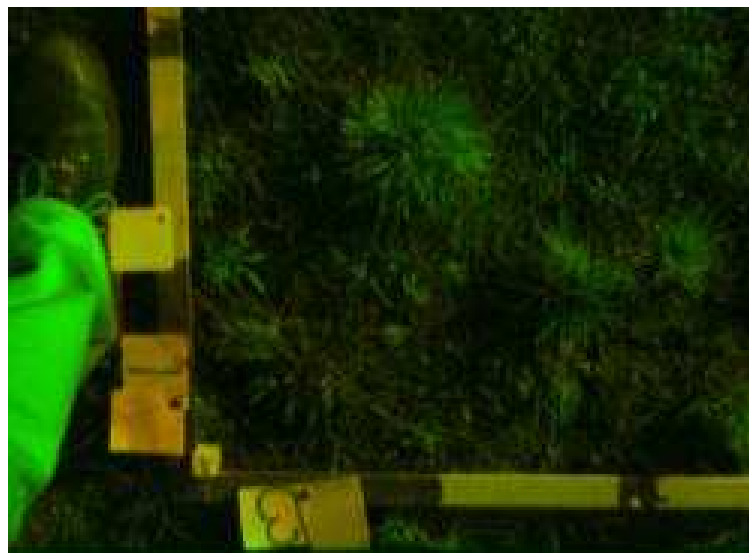
Az egyes növényfajok tömegességi adatait a kvadrátokban vizuális borításbecslési technikával gyűjtöttem. Minden kvadrátban minden egyes növényfajhoz 0 és 100 közötti értéket rendeltem annak megfelelően, hogy az adott faj élő és álló holt (*standing dead*) részei együttesen a kvadrát teljes területének hány százalékát fedték el fölülnézetben. Az avar és a

nyílt homokfelszín mennyiségét hasonlóképpen becsültem. Mivel az egyes hiányfolt-fajok tömegessége a mintavételi kvadrátokban igen kicsi volt, hozzájuk jellemzően 0,01% és 1% közötti, borításértékek tartoztak, a statisztikai tesztekben az összesített borításértéküket vettem figyelembe. Ez azt jelentette, hogy kvadrátonként kiszámítottam az összesített borítást a hiányfolt-fajokra nézve, ami az összes edényest fajt tartalmazta a mátrixalkotó *Alkanna tinctorián*, *Festuca vaginatán* és *Stipa borysthénicán* kívül. A geometriai borításbecslések adatait felhasználva minden felvételezési időpontban kvadrátonként kiszámítottam a borításbecslés során regisztrált virágos növényfajok számát.

A föld feletti élő fitomassza mennyiségét nem-destruktív módon, terepi spektroszkópiai eljárással becsültem (Kertész és mtsai 2001). Ezt a módszert a hazai ökológiai kutatásokban még csak elvétve használják, pedig, mint azt észak-amerikai vizsgálatok (Goodin és Henebry 1998, Hurcom és Harrison 1998, White és mtsai 2000, White és Jentsch 2001) is bizonyítják, hatékonysága és gyorsasága miatt kifejezetten ajánlható. Ezzel a módszerrel a fotoszintetikusan aktív növényi részek tömegességét tudtam becsülni minden kvadrátban, ellentétben a vizuális borításbecslési eljárással, ahol a növénytőhöz kapcsolódó holt részek is beleszámítanak a becslésbe. A spektroszkópiai eljárás során Dycam ADC4 digitális kamerát használtam (© Dycam Inc.) (4. ábra), aminek egyik érzékelője vörös (R) tartományban (0,6-0,75 μm), a másik érzékelője közeli infravörös (NIR) tartományban (0,75-1,25 μm) mér, a képek felbontása 496X365 képpont. A digitális fényképeken kalibrációs célból szürke Teflon © panelt helyeztem el a kvadrát mellett, ami a beérkező sugárzást R és NIR tartományban változatlan intenzitásarányokkal (hózzávetőlegesen 80%-os fényvisszaverés mind vörös, mind közeli infravörös tartományban) verte vissza (White és mtsai 2000). A föld feletti élő fitomassza mennyiségét normalizált differenciális vegetációs indexszel (NDVI) becsültem. Az NDVI-érték a növényzet mennyiségi becslésénél leggyakrabban alkalmazott spektrális adatokból számított, a levélfelület-indexszel korreláló vegetációs index (Roujean és Breon 1995).



4. ábra A Dycam digitális kamera használata a Tece legelőn (Ónodi Ágnes felvétele)



5. ábra Dycam kamerával készült hamisszínes digitális fénykép

A fényképek (5. ábra) elemzésével kapott adatokból a következő egyenlet alapján számoltam az NDVI-értéket:

$$NDVI = (NIR_{obj}/NIR_{panel} - R_{obj}/R_{panel}) / (NIR_{obj}/NIR_{panel} + R_{obj}/R_{panel}),$$

ahol R_{obj} a vizsgált területről, R_{panel} a panelről visszaverődő fény intenzitását fejezi ki vörös hullámhossztartományban, míg hasonló módon NIR_{obj} a vizsgált terület, NIR_{panel} a panel által visszavert fény intenzitását jelzi a közeli infravörös tartományban.

A vágáskezelés során eltávolított biomassza mennyiségét laborban, súlyállandóságig történő szárítás után határoztam meg.

Az adatgyűjtéseket márciusban, májusban és novemberben végeztem 2000 novemberétől 2003 novemberéig. 2001 novemberében a korai hóborítás miatt spektroszkópiai adatokat nem gyűjtöttem. 2003 márciusában, a vegetációs periódus későbbi indulása miatt, adatgyűjtést nem végeztem.

Az adatfeldolgozás módszerei

Minden egyes adatgyűjtési időpontot külön elemeztem. A geometriai borításértékeknek, a kvadrátonkénti fajsúly értékeknek, az NDVI-értékeknek és a levágott növényi részek súlyadatainak az alkalmazott kezeléstől való függését háromfaktoros varianciaanalízissel vizsgáltam. A vágás- és avarkezeléseket fix faktorokként, a blokkot random faktorként kezeltem. Vizsgáltam a fix faktorok, tehát a kezelések interakcióit. A random faktor interakcióit nullának tekintettem, és a teszt erejét növelve a hibához számítottam hozzá. Mivel számos tesztet végeztem, ezért Benjamini-Hochberg korrekciót használtam, ahol a téves szignifikáns eredmények arányát (*false discovery rate*) 5%-ra állítottam be (Verhoeven és mtsai 2005). A szignifikánsan különböző kezelési szintek ($p < 5\%$) közötti eltérések feltárásához Tukey-féle HSD tesztet használtam.

BIRKA- ÉS NYÚLLEGELÉS HATÁSAINAK VIZSGÁLATA

Terepi kísérletet terveztünk annak vizsgálatára, hogy a különböző legelési intenzitások milyen hatással vannak a tűz terjedésére és a fajkompozícióra a félszáraz mészkedvelő nyílt homokpusztagyep közösségben. Vizsgálatunkat a homokhátsági erdőssztyepp komplex gyepfoltjaiban végeztük, mivel a gyep meghatározó szerepet játszik a tűz közvetítésében az egymástól többé-kevésbé elszigetelten álló nyaras-borókás erdőssztyepp foltok között. Kérdésünk volt, hogy vajon a mérsékelt nyúl- illetve birkalegelés képes-e befolyásolni a tűz terjedését a vizsgált nyílt homokpusztagyepben, mint azt kimutatták folyamatos erős legelés esetén zártabb növényközösségekben (Gibson és mtsai 1990, Whelan 1995). A vizsgálatot Dr. Altbäcker Vilmos irányította, a növényzeti felvételezést és az értekezéshez tartozó adatok elemzését én végeztem, a kezeléseknél az ELTE Etológia Tanszék hallgatói és munkatársai működtek közre.

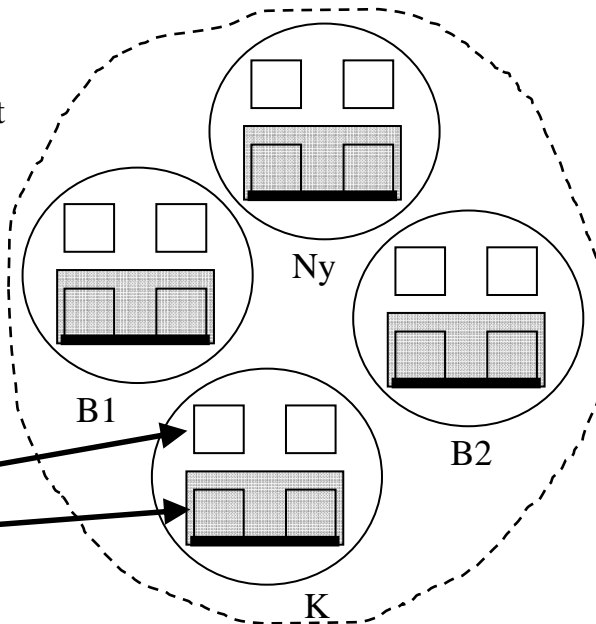
A kísérleti terület rövid jellemzése

Vizsgálati területünk a Kiskunsági Nemzeti Park (KNP) területén, Orgovány határában (N 46° 47,37', E 19° 26,83') helyezkedik el. Kísérleti területünk mészkedvelő nyílt homokpusztagyep foltok és fás foltok mozaikjából állt, ahol a fás vegetációt a közönséges boróka (*Juniperus communis*) cserjéi és a fehér nyár (*Populus alba*) valamint a fekete nyár (*Populus nigra*) kistermetű sarjai alkották. A fátlan részek kiterjedése jóval meghaladta a cserjés részekét. A gyep nagyobb része évelő füvek (*Festuca vaginata*, *Stipa borysthena*, *Koeleria glauca*, *Bothriochloa ischaemum*) által dominált mészkedvelő nyílt évelő homokpusztagyep (*Festucetum vaginatae*, Rapaics ex Soó 1929 em. Borhidi 1996) társulásba tartozott (Borhidi 2003). Kisebb részén az egyévesek dominanciája volt jellemző (*Secali sylvestris-Brometum tectorum*, Hargitai 1940), továbbá foltokban buckaközi jellegű, *Scirpoides holoschoenus* által dominált foltok is előfordultak (*Galio veri-Holoschoenetum vulgaris* (Hargitai 1940) Borhidi 1996).

Kísérleti elrendezés

10 blokk:
4 elkerítés blokkonként
4 kvadrát (1 m x 1 m)
elkerítésenként

Kezelések:
B1= Birka áprilisban
B2= Birka májusban
K= Kontroll
Ny= Nyúl májusban
Nem égett
Égett



6. ábra Kísérleti elrendezés blokkon belül. A tüzet minden elkerítés esetén a vastag vonallal jelzett részről indítottuk, és két kvadráton keresztül engedjük terjedni.

Vizsgálatunkat 2003 folyamán végeztük. Áprilisban a területen egy hozzávetőlegesen 1 hektárnyi részt villanypásztorral körbekerítettünk a kezelésektől független legelési hatások minimalizálása érdekében. A vizsgálati területen belül 10 blokkot jelöltünk ki a nyílt homoki gyepen a nyáras-borókás foltok között. Minden blokk 4 különbözően kezelt gyepfoltot, azaz elkerítést tartalmazott. Ezek a kezelések az áprilisi birkalegeltetés (április közepén), a májusi birkalegeltetés (május végén) (7. ábra), a májusi nyúllegelés (május végén) (8. ábra) és a legelésmentes kontroll voltak (6. ábra). A gyepfoltokat a legeltetés idejére 1 méter magas műanyag kerítéssel kerítettük körbe. Mivel a birkalegeltetés az ember által szorosan kontrollálható, így jól időzíthető kezelés, ezért a nyúllegeléssel szemben ennek hatásait két lehetséges időpontban is vizsgáltuk. A kontroll elkerítésbe nem került legelő állat, a kezelés többi fajtája esetében a legeltetést, vizuális becslés alapján, a föld feletti cönológiai borítás felének eltávolításáig végeztük. Egy elkerítésbe mindig egy állat került, így a nyulak a növényzeti borítás felét 5–7 nap alatt, míg a birkák néhány óra alatt eltávolították. Minden elkerítésen belül 4 darab 1 m x 1 m-es mintavételi kvadrátot helyeztünk el egymástól egy méteres oldaltávolságokkal a 6. ábrán látható elrendezésben. Ezekben a kvadrátokban követtük nyomon a kezeléseknél a vegetációra gyakorolt hatásait. Az elkerítések mindig 8 méter átmérőjűek voltak, a kerítés és

a kvadrátok között hagytunk helyet a legelő állatok számára, hogy mikor nem legelnek, hanem a kerítés mellett sétálnak körbe, taposásukkal ne a mintavételi kvadrátok növényzetét károsítsák. Az egy blokkhoz tartozó elkerítéseket mindig ugyanazon vegetációs foltban belül helyeztük el, így növényzetük a lehető legjobban hasonlított egymásra, és térben is közel helyezkedtek el egymáshoz. Az egyes blokkokat úgy helyeztük el, hogy az egyhektáros területen található gyepek valamennyi vegetációs folt típusát tartalmazzák, azok tömegességi viszonyait reprezentálva. Így a kijelölt blokkok közül négy *Stipa borysthenica*, kettő *Festuca vaginata*, egy fényes sás (*Carex liparicarpos*), egy pedig *Bothriochloa ischaemum* dominálta foltban helyezkedett el, míg kettő blokk egyévesek dominálta (*Brometum tectorum*) foltba került.

Július elején minden elkerítés felén, mely a négyből kettő mintavételi kvadrátot tartalmazott, elvégeztük az égetéses kezelést. A gyepeket egy sávban, a mintavételi kvadrátok mellett, felgyújtottuk, innen a tűz szabadon terjedhetett a mintavételi kvadrátokban (9. ábra). Az égetést az összes elkerítés esetén ugyanazon a napon, gyenge (5-15 km/h) ÉNy-i szél mellett végeztük, minden elkerítésben a szélirány felőli oldalon indítottuk a tüzet. A tűz tovaterjedését az elkerítés köré helyezett 1 méter széles, vízzel átitatott szőnyeggel akadályoztuk meg. Az elkerítések fel nem égetett fele mindig két kvadrátot tartalmazott, ezeket a területeket a legelés utáni regenerációs folyamatok tanulmányozása miatt védtük meg a tüztől.



7. ábra Kontrollált birkalegeltetés (Dr Altbäcker Vilmos felvétele)



8. ábra Kontrollált legeltetés üregi nyúllal (Dr Altbäcker Vilmos felvétele)



9. ábra A tűz terjedésének vizsgálata nyílt homokpusztagyepen Orgoványban (Dr Altbäcker Vilmos felvétele)



10. ábra Terepi távérzékelés a Cropscan spektrométerrel (Dr Altbácker Vilmos felvétele)

Az adatgyűjtés módszerei

A terepi adatok felvételezését három alkalommal, 2003 áprilisában (a legeltetések előtt), júliusban (a legeltetések után és az égetés előtt), valamint szeptemberben (két hónappal az égetés után) végeztem.

Az edényes növényfajok tömegességi adatait a kvadrátokban cönológiai borításbecslési technikával gyűjtöttem. Minden kvadrátban, minden egyes növényfajhoz 0 és 100 közötti értéket rendeltem a kvadrátban elfoglalt területrészeknek megfelelően. Ugyanígy becsültem az avar és a nyílt homokfelszín mennyiségét, valamint az égetés után a leégett terület méretét, azaz a tűz kiterjedését. A vizuális borításbecslési eljárás hibája kicsi az általam alkalmazott kvadrátméret esetén, különösen tápanyagszegény, nyílt élőhelyeken (Klimes 2003). A becslést mindig én végeztem a szubjektív hiba minimalizálása érdekében. A növényzet magasságát vonalzó mentén mértem, kvadrátonként tíz véletlenszerűen leszúrt ponton, a vonalzóhoz hozzáérő legmagasabb növény szár hosszát adtam meg centiméterben.

Minden kvadrátban feljegyeztem a tűz belépésétől a tűz kialvásáig eltelt időt. A leégett terület méretét osztva az égési idővel kiszámoltam a tűz terjedésének sebességét minden égetett kvadrátban (dm^2/s).

A föld feletti élő fitomassza mennyiségét nem-destruktív módon, terepi spektroszkópai eljárással becsültem (Goodin és Henebry 1998, Hurcom és Harrison 1998, White és Jentsch 2001). Ezzel a módszerrel a fotoszintetikusan aktív növényi részek tömegességét tudtam becsülni minden kvadrátban. A spektroszkópai eljárás során Cropscan MSR87 többcsatornás sugármérőt használtam (© Cropscan Inc.), amellyel egy időpillanatban nyolc hullámhossztartományban mértem a Napból érkező és a felszínről visszaverődő fény intenzitását (10. ábra). Vizsgálatomhoz a vörös (R, 660 nm) és a közeli infravörös (NIR, 810 nm) tartományban mérő szenzorok adatait használtam fel. A föld feletti élő fitomassza mennyiségét normalizált differenciális vegetációs indexszel (NDVI) becsültem. A fényképek elemzésével kapott adatokból a következő egyenlet alapján számoltam az NDVI-értéket:

$$\text{NDVI} = (\text{NIR}_{\text{ref}}/\text{NIR}_{\text{inc}} - \text{R}_{\text{ref}}/\text{R}_{\text{inc}}) / (\text{NIR}_{\text{ref}}/\text{NIR}_{\text{inc}} + \text{R}_{\text{ref}}/\text{R}_{\text{inc}}),$$

ahol R_{ref} a vizsgált területről visszaverődő, R_{inc} a Napból érkező fény intenzitását fejezi ki vörös hullámhossztartományban, míg hasonló módon NIR_{ref} a vizsgált területről visszaverődő, NIR_{inc} a Napból érkező fény intenzitását fejezi ki közeli infravörös tartományban. A terepi spektroszkópia és az űrtávérzékelési adatokkal összevethető NDVI-értékek használata fontos új lehetőség a föld feletti zöld biomassza mennyiségének nem szubjektív becslésére.

A legeltetéshez 1 birkát és 10 házinyulat használtunk. A birka egy ivarérett hím volt, a kísérletet megelőzően a Gödi Biológia Állomás egy negyedhektáros füves elkerítésében tartottuk, és minden nap friss vizet adtunk neki. A nyulak 3 hónapos ivartalanított nőstény állatok voltak. Az ivartalanításra azért volt szükség, hogy egy esetleges szökés esetén se tudjanak a terület üregi nyúl állományával keveredni. Az állatokat, a kísérletet megelőzően az ELTE Etológia Tanszék gödi tenyészházában tartottuk. Itt táplálékként a kísérletet megelőző két hétig nyúltápot (Monori takarmány) kaptak, majd az utolsó két hétben kétnaponta homokpusztagyepi fűfajokkal etettük őket. A kísérlet során az állatok már nem kaptak tápot, csak a terület növényfajait rághatták, vizet azonban rendelkezésükre bocsátottunk. Ezen kívül a nyári meleg miatt árnyékot is biztosítottunk nekik, mely egy növényekből készített sátor

volt, ami alá beásták magukat és a legmelegebb órákat itt töltötték. A legeltetés során a birkát pórázon tartottuk, így vittük egyik elkerítésből a másikba, míg a nyulakat több napon keresztül, a föld feletti cönológiai borítás felének eltávolításáig az elkerítésben tartottuk. A kísérlet végeztével mind a birkát, mind a nyulakat visszavittük a Biológiai Állomásra.

Az adatfeldolgozás módszerei

A növényzet összesített borításának, az avarborításnak, a fajszámnak és az NDVI-értékeknek a kezelésektől és a mintavétel időpontjától való függését háromtényezős ismételt méréses varianciaanalízissel vizsgáltam, ahol a két fix faktor, a kezelések (legelés, égetés) mellett random faktorként a blokkot is figyelembe vettem. Feltételeztem, hogy a random faktornak nincs interakciója a többi tényezővel, ezért csak az időpont és a fix faktorok interakcióit építettem be a modellbe. A növényzet közvetlenül az égetés előtt mért magasságát, a tűz kiterjedését és a tűz terjedési sebességét, tehát azokat a változókat, melyeket csak az égetés napján és csak a leégetett kvadrátokban mértünk, az előzőtől különböző, kéttényezős varianciaanalízissel vizsgáltam, ahol fix faktor volt a legelés és random faktor a blokk. A szignifikánsan különböző kezelési szintek közötti eltérések feltárásához mindkét esetben Tukey-féle HSD tesztet használtam. A mért változók közötti összefüggések feltárásához Spearman-féle rangkorrelációt számoltam. Az adatelemzéseket a Statistica 6.0 (© StatSoft Inc.) szoftverrel végeztem.

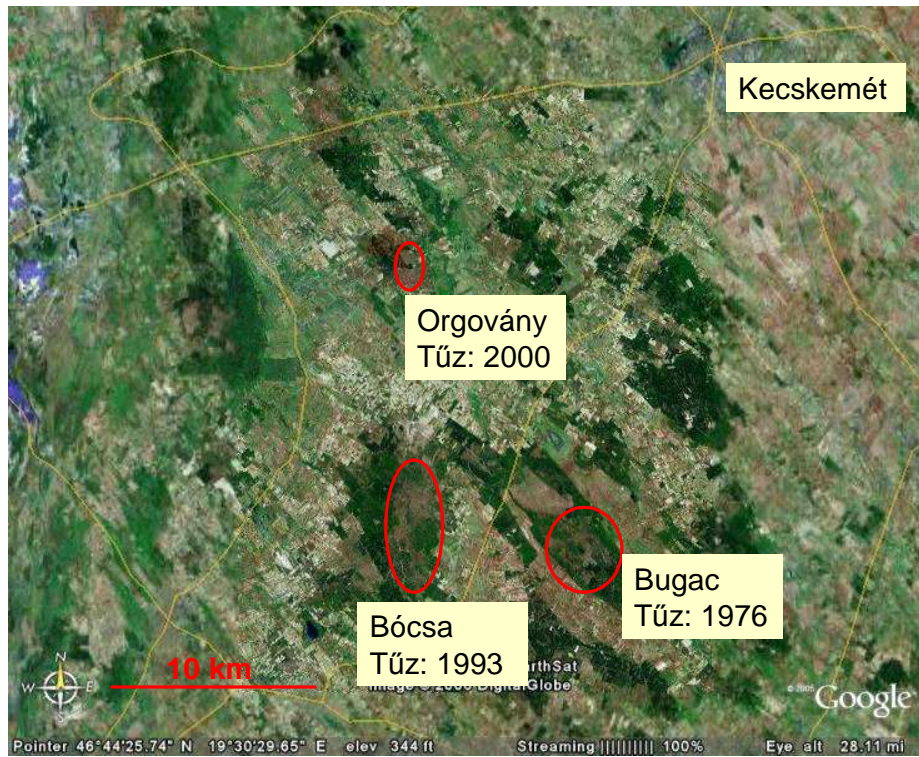
KISKUNSÁGI NYÍLT HOMOKPUSZTAGYEPEK TŰZ UTÁNI MÁSODLAGOS SZUKCESSZIÓS FOLYAMATAINAK VIZSGÁLATA

Az alföldi buckások nyílt homoki gyepei ma is közel természetes állapotúak, és kiemelkedően sok endemikus növényfaj található bennük. Ezek miatt, valamint módszertani okokból a hazai vegetációkutatás kiemelten fontos objektumai. A bugaci 1976-os, majd a bócsai ősbörökás területét 1993-ban károsító tűz hívta fel a figyelmet arra, hogy a néhány évtizedenként nagy területeken pusztító tűz, és az ezt követő regenerációs folyamatok is nagy szerepet játszhatnak a hazai borókások mozaikosságának létrejöttében (Altbäcker 1998).

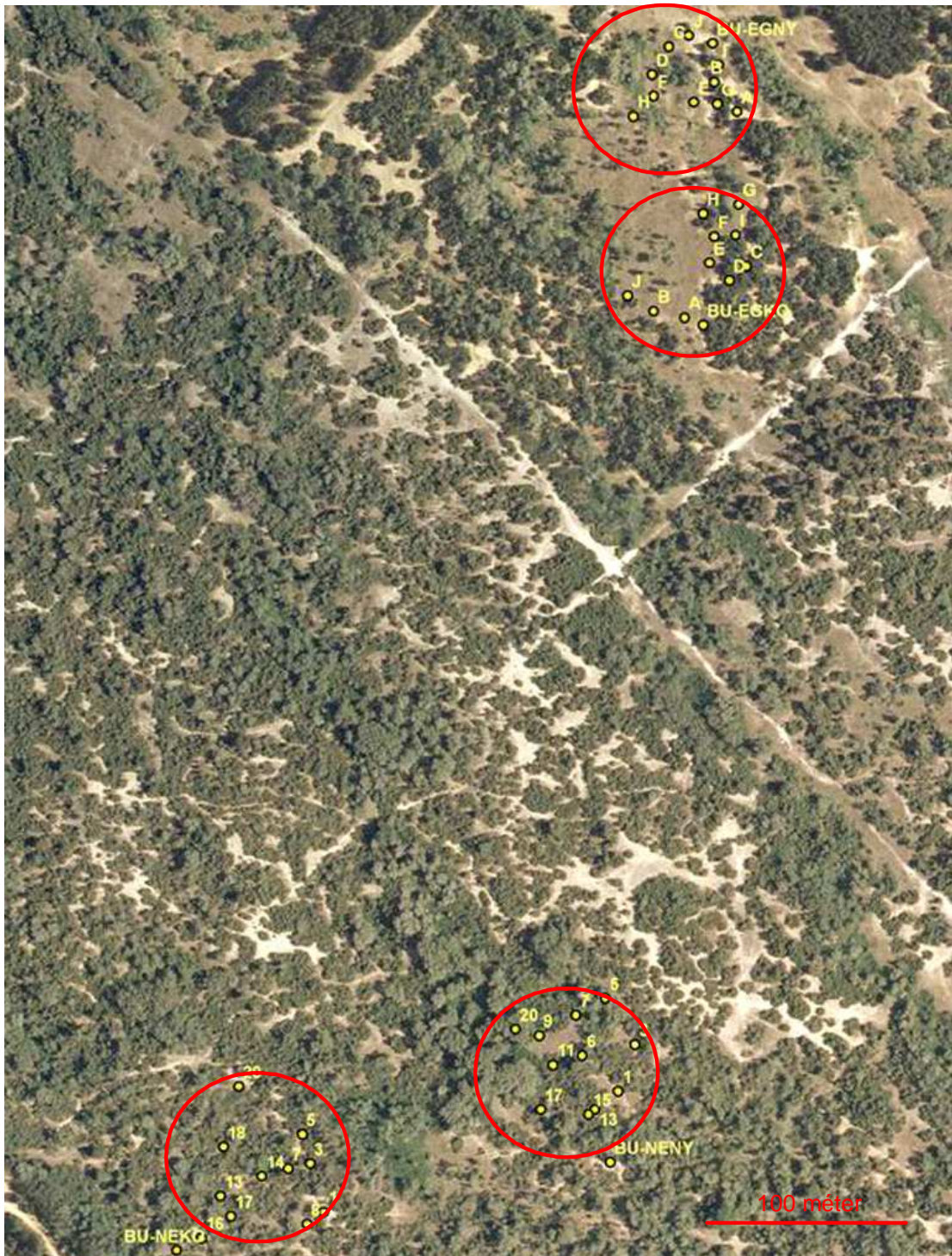
A vizsgálati területek elhelyezkedése és rövid jellemzése

A Kiskunsági Nemzeti Park három leégett homokbuckás területén (11. ábra) folytatunk hosszú távú monitorozó munkát 1997 óta, ötvözve a tér-idő helyettesítés (*space-for-time substitution*) elvét (Pickett 1989) és a hosszú távú (Kovács-Láng és Fekete 1995), állandó kvadrátos (Bakker és mtsai 1996) ökológiai kutatást. A vizsgálat beállítása 1994-ben kezdődött meg Bugacon, nem égett területek monitorozásával (Altbäcker és mtsai 1999). 2000-ben kapcsolódtam be a vizsgálatokba, azóta minden felvételezésben részt veszek, és 2003 óta én kezelem az adatbázist. A bugaci terület 1976-ban, a bócsai terület 1993-ban égett le, ezeken a területeken 1997 óta vizsgáljuk a tűz hatásait, míg az orgoványi terület 2000-ben égett le és 2002-től indultak a vizsgálatok. A tűz mindhárom mintaterület esetében több négyzetkilométeres kiterjedésű volt, egyaránt érintve faültetvényeket és természetes erdőssztyepp élőhelyeket. Az orgoványi, 200 hektáros kiterjedésű tűzben a hozzávetőlegesen 100 hektár kiterjedésű orgoványi nyáras-borókásnak több mint 80%-a leégett, Bócsán a tűz 1800 hektáron pusztított a nyáras-borókás területen. Bugacon a közelben akkor működő szovjet katonai lőtér miatt a pontos adatok nem ismertek, becslések szerint több mint 1000 hektár nyáras-borókás égett le.

A vizsgálati területek mindhárom mintaterület esetében mészkedvelő nyílt homokpusztagyep foltok és nyáras-borókás foltok mozaikjából állnak. A nyáras-borókás foltok részaránya a három mintaterületen a bugaci nem égett területeken a legnagyobb. A vizsgált homokpusztagyepi vegetációfoltok részletes növényzeti leírását az eredmények és az értékelés részek tartalmazzák.



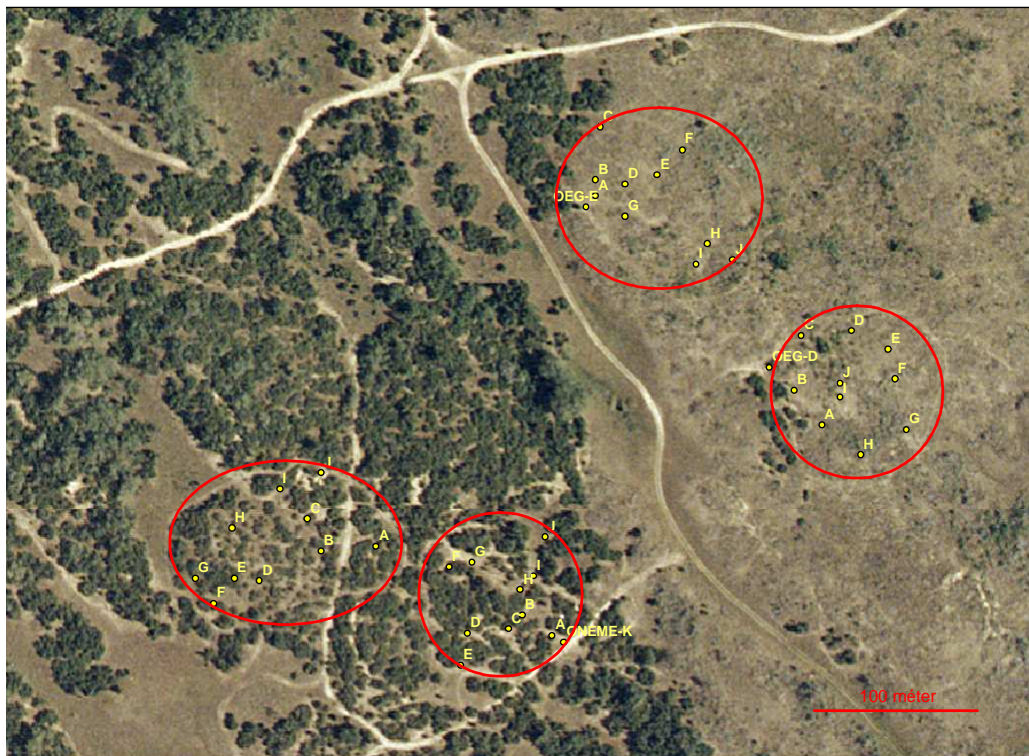
11. ábra A vizsgálati területek elhelyezkedése a Kiskunságban



12. ábra A bugaci nem égett és égett mintaterületek 2005-ös légifotón. A kerítések nyomvonalát piros körvonalak, a mintavétel helyéül szolgáló tisztásokat sárga betű- illetve számkódok jelzik.



13. ábra A bócsai égett mintaterületek 2005-ös légifotón. A kerítések nyomvonalát piros körvonalak, a mintavétel helyéül szolgáló tisztásokat sárga betűkódok jelzik.



14. ábra Az orgoványi nem égett és égett mintaterületek 2005-ös légifotón. A kerítések nyomvonalát piros körvonalak, a mintavétel helyéül szolgáló tisztásokat sárga betűkódok jelzik.



15. ábra A legelő állatok létszámát szabályozó kerítés Bugacon (a szerző felvétele)

Vizsgálati elrendezés

A vizsgálatba eredetileg a tűz és a nyúllegelés kombinált hatását akartuk beépíteni, ezért egyrészt égett és nem égett területeket is bevontunk a monitorozásba, másrészt mindig egymáshoz közel kettő elkerítést alakítottunk ki, egy nyúl által legelt és egy legelés kontroll elkerítést. Az elkerítések területe hozzávetőlegesen mindig egy hektár volt. A kerítések (15. ábra) eredetileg az üregi nyúl kizárására létesültek, amely 1994-ben, a bugaci mintavételi terület kiépítésének kezdetén nagy egyedszámban élt a területen. Az eredeti terv szerint mind a kezelési területet, ahonnan kizártuk a nyulat, mind pedig a kontroll területet, ahová ismert számú nyulat kívántunk elhelyezni, egyaránt elkerítettük. Utólag szerencsés döntésnek bizonyult a kontroll terület teljes elkerítése. Mivel a vizsgálat időszaka alatt a nyulak száma lecsökkent a környező területen, majd teljesen eltűntek, a későbbiekben a nyulas területet neveztük kezelésnek, és a tágabb környékéhez hasonlóan nyúlmentes kontrollnak. A vizsgálati elrendezést a később létrehozott mintaterületeken is megtartottuk, a bócsai és az

orgoványi mintaterületek kiépítésénél is létrehoztuk a kezelt-kontroll elkerítéspárokat. A nem égett elkerítésekben értelemszerűen mindig nem égett tisztásokat jelöltünk ki, viszont az égett elkerítéseket úgy alakítottuk ki, hogy a mozaikosan égett tájra jellemző nem égett nyáras-borókás tömböket is tartalmazzanak. A tisztások égettségi állapotát a következő algoritmus alapján állapítottam meg: csak az a tisztás tekinthető nem égettnek, amelyiktől két ellentétes irányba elindulva hamarabb ütközünk idős boróka egyedbe, mint bármilyen más fás szárú növény üszkös maradványába, és az így kijelölt tengelyre merőlegesen elindulva sem találunk égett növényi részeket 10-10 méteren belül. A nem égett részeken a borókák koreloszlása alapján megállapítható, hogy Bugacon található a legtöbb 50 évnél idősebb egyed, de mindhárom mintaterületen található 80 évnél idősebb példányok (Markó és mtsai 2008), ami alapján valószínűsíthető, hogy az általam nem égettnek nevezett vizsgálati területeken a monitorozás beállítása előtti évtizedekben nem volt számottevő méretű tüzeset.

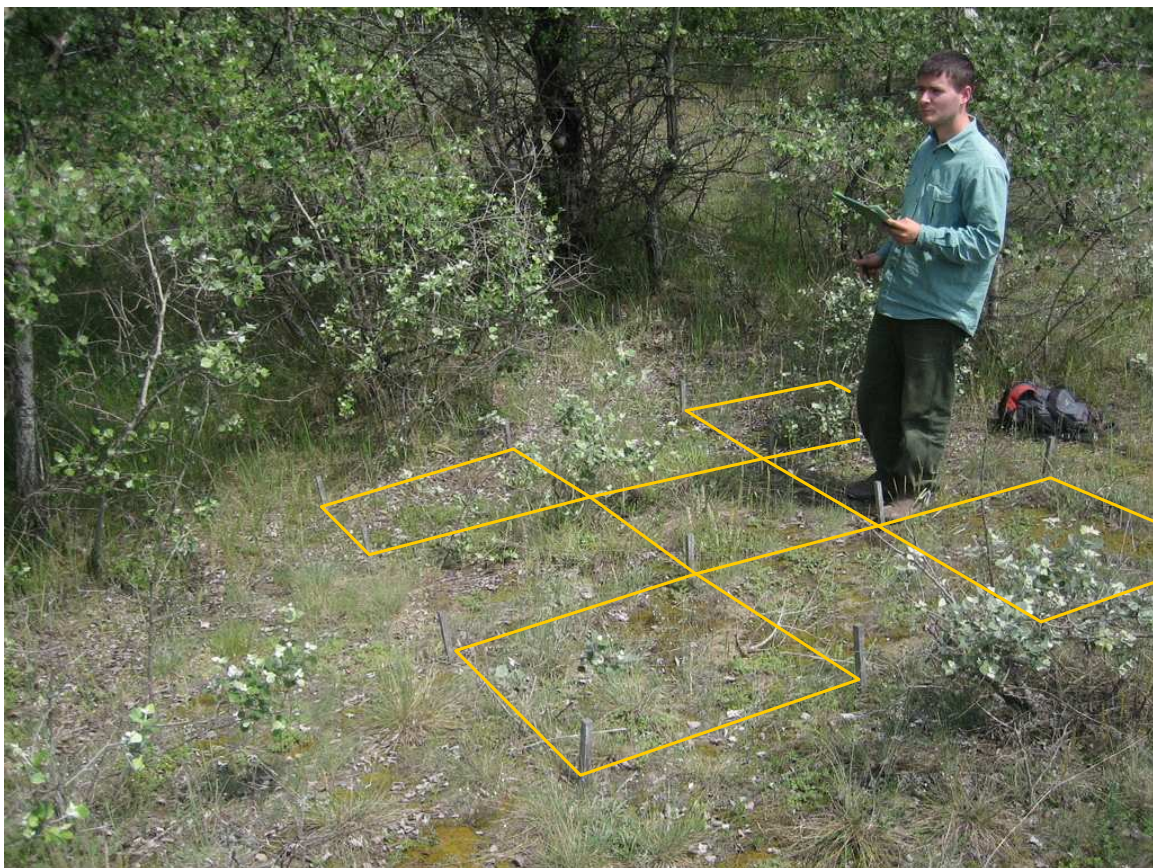
A 12. ábrán pirossal bekarikázva négy darab egyhektáros elkerítés látható a bugaci mintaterületen. A felső kettő az 1976-ban égett területen helyezkedik el, és mindkettő magába foglal a nem égett borókásból is egy-egy részt. Az északi elkerítés a nyúl által legelt, tehát kezelt (N 46° 39,30', E 19° 36,49'), a déli a legelés kontroll (N 46° 39,20', E 19° 36,48'), ahol a koordináták mindig a kerítésen található bejárati ajtó helyére vonatkoznak. Az alsó kettő elkerítés nem égett területen helyezkedik el, a keleti a kezelt (N 46° 38,91', E 19° 36,43'), a nyugati a legelés kontroll elkerítés (N 46° 38,88', E 19° 36,21') lett. A nem égett elkerítésekben 1994-ben 21-21 tisztás vizsgálatával indult meg a munka. Az égett elkerítésekben 1997-ben 8-8 tisztás lett kijelölve. 2002-ben egységesítettem az elkerítésenkénti tisztásszámot, az égett elkerítésekben további 2-2 tisztást jelöltem ki, míg a nem égett elkerítésekben 10-10 tisztás lett random kiválasztva, így minden bugaci elkerítésben, a bócsai és orgoványi elkerítésekhez hasonlóan, 10-10 tisztáson folyik a hosszú távú monitorozó munka 2002 óta. A 2002-es tisztásszám-korrekció előtt 5 égett és 3 nem égett tisztáson folyt a munka az égett elkerítésekben, a korrekció után ez 6 égett és 4 nem égett tisztásra bővült.

A bócsai mintaterületen csak égett elkerítéseket alakítottunk ki (13. ábra), mindkét elkerítésben nem égett borókás résszel. Az északi elkerítés (N 46° 38,68', E 19° 28,08') lett a kezelt, a déli a legelés kontroll (N 46° 38,60', E 19° 28,03'). Mindkét elkerítésben 8 tisztáson indultak meg a vizsgálatok 1997-ben (5 égett és 3 nem égett arányban), amit 2002-ben 10-10 tisztásra egészítettem ki (7 égett és 3 nem égett arányban).

Az orgoványi mintaterületen, a bugacihoz hasonlóan, négy elkerítést hoztunk létre. A 14. ábrán látható, hogy itt az égett területen nem maradtak érintetlen borókás mozaikok, ezért a vizsgálati terület kijelölésekor, 2002-ben nem tudtam nem égett tisztásokat kijelölni az égett területen. Tehát mind a négy elkerítésben 10-10, az elkerítés égettségének megfelelő állapotú tisztás található. Az égett részen az északi elkerítés a legelés kontroll (N 46° 47,76', E 19° 27,31'), a déli a kezelt (N 46° 47,72', E 19° 27,37') lett, míg a nem égett területen a nyugati lett a kontroll (N 46° 47,67', E 19° 27,23') és a keleti lett a kezelt (N 46° 47,65', E 19° 27,30').

Az adatgyűjtés módszerei

Mintavételi egységeink 1 m x 1 m-es kvadrátok, melyeket a tisztás alakjától függő térbeli elrendezésben helyeztünk el a gyepben, minden tisztáson 5-ös csoportban (16. ábra). A csoport geometriája és a kvadrátok távolsága a tisztások nagyságától függött. A csoportokat úgy jelöltük ki, hogy reprezentálják a gyepfoltok változatosságát.



16. ábra Mintavételi kvadrátok egy tisztáson, Bócsán (Dr Kertész Miklós felvétele alapján)

Az orgoványi, a bócsai és a bugaci területen jelenleg összesen 500 állandó kvadrát van, melyeket évente két alkalommal, május és szeptember végén, százalékos borításbecsléssel felvételezünk. A tavaszi felvételezés a különböző években május 15. és június 6. közé esett, míg az őszi szeptember 20. és október 10. közé. Igyekeztünk úgy időzíteni a felvételek időpontját, hogy a tavaszi felvételezés a téli egyéves aszpektus lefutása utánra, de még a nyári szárazság előtti időszakra essen, míg az őszi felvételezés a nyári egyéves aszpektus csúcsán legyen. A mintavétel során följegyeztük az edényes növényfajok százalékos cönológiai borítását, valamint a mohák, a zuzmók, a csupasz homokfelszín, az avar és a törmelékes avar százalékos geometriai borítását. A felvételezést, a nagy kvadrátszám miatt, egyidejűleg mindig két-három párban végezzük, lehetőleg ugyanazok a kutatók, akik a vizsgálat elején is dolgoztak a területeken. Figyelünk arra, hogy minden alkalommal közös felvételek készítésével minimalizáljuk az eltérő becslési tulajdonságokból eredő hibát.

Az adatfeldolgozás módszerei

A szukcessziós állapotok jellemzésének módszerei

Az egy hektáros elkerítésekben vizsgált szukcessziós folyamatok térleptékéül a tisztásokat választottam, melyeket az öt mintavételi kvadrát reprezentál. A választott térleptéket egyrészt alkalmasnak tartom a szukcessziós vizsgálatok elvégzéséhez, másrészt viszont fontosnak tartom megjegyezni, hogy igen erős történeti kényszerek hatottak az adatfeldolgozás módszereinek kialakításakor, hiszen azokat egy már tíz éve zajló hosszú távú felvételsorozatra adaptálva kellett kialakítani. A szukcesszióban résztvevő elemi egységek, a tisztások növényzeti állapotának és állapotváltozásainak leírására a cönostátusok (Juhász-Nagy 1986) használatát választottam, melyeket homoki gyepekben Bartha (2000) már eredményesen alkalmazott. Az absztrakt cönostátus-tér alkalmazása hatékony tér- és időbeli mintázatelemző módszer a társulásszintű vegetációdinamikai folyamatok leírására (Bartha és mtsai 1998, Bartha 2000, Virágh és mtsai 2008). Előnye az egyes növényfajok tömegességének idősor-elemzésével szemben, hogy a fajcsoportok kijelölésével lehetővé teszi a helyettesítés folyamatának diszkrét és kevés számú állapotokkal való leírását (Fekete 1985), és egy átfogó elemzés kialakítását, amely az egyes kiemelt fajok vizsgálata esetén nehezen megoldható, és sok kérdőjelet hagy maga után. A cönostátus-tér meghatározásához szükséges a növényfajok közötti asszociáltsági viszonyok vizsgálata, amit az idézett

irodalmaktól eltérő módszertannal, a következő alfejezetben leírt COCKTAIL módszerrel (Bruehlheide 2000) végeztem, melynek alkalmazhatósága mészkedvelő nyílt homoki gyepekben ismert (Rédei 2005), cönostátusok meghatározására azonban eddig még nem használták.

A további adatelemzéshez, így az asszociáltság-vizsgálathoz és a cönostátusokba soroláshoz is, szükséges volt a tavasz végi és őszi felvételek egyesítése kvadrátonként, hiszen a naptári éven belüli felvételek a vegetációs perióduson belüli különböző aspektusok leírására szolgálnak, viszont a szukcesszió vizsgálata során a szezonális változásokat nem értelmezzük. Ennek megfelelően minden kvadráthoz minden évben, az adott évi tavaszi és őszi felvételpár felhasználásával, minden felvételezett taxon esetében borításértéket kellett rendelni. Ezt a feladatot úgy végeztem el, hogy minden taxonhoz az adott évben elért maximális borításértékét rendeltem. Azért választottam a maximum értékek módszerét, mert megmutatja, hogy az adott növény vagy növénycsoport mekkora tömegességet tudott elérni az adott évben, szemben az átlagolással számolt értékekkel, ahol előnyt élveznének azok a fajok, akik mindkét aspektushoz tartoznak, továbbá feltárja az eltérő aspektusokban megjelenő, de azonos élőhellyel rendelkező taxonok közötti kapcsolatokat. Tisztásonként az öt kvadrát borításértékeit taxononként átlagoltam, így kaptam meg az adott tisztást az adott vegetációs periódusban jellemző borításértékeket.

Asszociáltsági viszonyok elemzése COCKTAIL módszerrel

A COCKTAIL módszer (Bruehlheide 2000) a JUICE programcsomag része (Tichy 2002), melyet nagy klasszikus cönológiai adatbázisok feldolgozására fejlesztettek ki beleépítve a fajok koegzisztenciájának vizsgálatát szolgáló funkciókat. Vizsgálatomban a JUICE 7.0.45-es verzióját használtam. Azért választottam ezt a módszert, mert a fajkoalíciók feltérképezéséhez hatékonynak bizonyult a tisztások léptékében. Az egyes tisztások növényzeti hasonlóságának vizsgálata, továbbá a tisztások rokonságának és szukcessziós sorba állításának kutatása valamint a szukcessziós folyamatot szabályozó háttérváltozók felfedezése csábító kutatói feladatok, melyeket sokváltozós adatfeltárási módszerekkel el is végezhetünk. Az eredmények azonban félrevezetőek lehetnek, ha előtte nem ismerjük meg kellő mélységben magát a szukcessziós folyamatot, a jellemző állapotokat és átmeneteket. Értekezésemben a cönostátusok és az állapotátmenetek mélyebb megismerésére törekedtem.

A COCKTAIL módszer a fajok együttes előfordulását egymáshoz való fidelitásukkal jellemzi (Bruehlheide és Chytrý 2000). A fidelitást a két faj prezencia/abszencia

adatait tartalmazó 2 x 2-es kontingenciatáblázat alapján számított fidelitás indexekkel méri. A lehetőségek közül a statisztikai tesztelésére is alkalmas hipergeometrikus u-értéket választottam (Chytry és mtsai 2002). A módszer a fajok együtt előforduló csoportjait iteratív algoritmussal deríti fel, a lépéseket a felhasználónak kell a következő algoritmus alapján végrehajtani: A csoportot indító faj kiválasztása után a program megkeresi a pozitív fidelitást mutató fajokat, amelyek közül a legnagyobb u-értékkel jellemezhető fajt a csoporthoz rendeljük. A program a fajok egyenkénti előfordulási gyakorisága alapján számítja ki a fajok együttes előfordulásának valószínűségét, és ehhez a nullmodellhez hasonlítja a terepen talált együttes előfordulások számát. Ha $u > 2$, akkor szignifikánsan nagyobb, mint a véletlen érték ($p < 5\%$). Vizsgálatomban én ennél szigorúbb kritériumot alkalmaztam, az analízis elindítása előtt, előzetes tapasztalatok alapján, úgy határoztam, hogy a hozzárendelési lépéseket addig folytatom, míg $u > 5$ a soron következő hozzárendelendő fideális faj esetén, vagy amíg a képzett csoportot nem bontja meg legalább egy olyan kívülálló faj, amely hűségesebb, mint a csoportot alkotó fajok valamelyike.

A módszert eredetileg társulások definiálására alkalmas fajcsoportok keresésére dolgozták ki preferenciális felvételekből álló adatbázisban. Én ettől eltérően használtam a módszert, nem-preferenciális felvételekben az összes jelentős fajcsoportot fel kívántam térképezni. Ennek érdekében a COCKTAIL módszerrel feldolgoztam a teljes tizenkét éves adatbázist, mely az 1997-től 2008-ig tartó felvételsorozatunk összes tisztásának borításadatait tartalmazta. Csoportot indító fajnak az összes olyan fajt kipróbáltam, amely a felvételek legalább öt százalékában jelen volt a tizenkét év során. Ez a gyakorlatban 25 indító fajt jelentett a 113 előforduló edényes faj közül. A csoporthoz azonban már valamennyi fideális fajt hozzárendelhettem, függetlenül a felvételekben elért gyakoriságtól. Ezzel a módszerrel igyekeztem kiszűrni a kis fajszerű és ritka fajokból álló csoportok kialakulását, amelyek nem alkalmasak cönostátusok meghatározására, vagy ilyen szempontból félrevezetőek lehetnek. Mivel az eltérő kiindulások gyakran vezetnek erősen átfedő, sőt gyakran teljesen azonos fajkoalíciókhoz, és mivel a vizsgálati területeken zajló szukcessziót véges számú állapotokkal és a közöttük lezajló áttekinthető számú átmenettel kívántam leírni, ezért a több mint ötven százalékban átfedő fajkészletű csoportokat összevontam. Ennél kisebb mértékű átfedéseket a csoportok között megengedtem.

Cönostátus-átmenetek vizsgálata

A vizsgálati területeken előforduló cönostátusok meghatározása során figyelmet fordítottam az edényes fajok abszenciája esetén kialakuló állapotokra is. A mészkedvelő nyílt homokpusztagyepekben gyakran és jelentős kiterjedésben találkozunk olyan foltokkal, melyeket igen gyér növényzet borít. Ezekben a foltokon gyakori a kriptogámok tömeges jelenléte, melyet a *Tortula ruralis*, mint egyik legközelebbi kriptogám faj, száraz állapotának jellemző színéről fekete foltok nevezünk. Fontosnak tartottam ezért az ilyen, edényes fajok hiányával jellemezhető foltoknak a cönostátus szintre emelését, mint azt Bartha Sándor szukcessziós gráfjában is megfigyelhetjük (Bartha 2000). Azokat a foltokat tehát, ahol az edényes növények összesített cönológiai borítása, leszámítva a tisztások széléről a kvadrátok fölé hajló *Juniperus communis* ágak borítását, nem éri el az öt százalékot, előzetes szakértői döntés alapján vagy az „Üres” vagy a „Fekete folt” cönostátusba soroltam, aszerint, hogy a mohák és a zuzmók összesített borítása ötven százalék alatt van-e, vagy eléri, illetve meghaladja azt. Abban az esetben, ha az edényes fajok összesített cönológiai borítása elérte az öt százalékot, a tisztást abba a cönostátusba soroltam, amelyikre jellemző fajkoalíció a legnagyobb tömegességet érte el a tisztáson. A növényzeti változások áttekinthetővé tétele érdekében a cönostátusokat az egyes mintavételi területeken évenkénti és tisztásonkénti felbontásban ábrázoltam (28-30. ábrák).

A cönostátusok egymásba alakulásából a három vizsgálati területre a kezelt és kontroll állapotoknak megfelelően 3 x 2 darab átmeneti mátrixot képeztem mind az égettségi, mind a legeltségi állapotnak megfelelően csoportosítva a tisztásokat. Az átmeneti mátrixokat az égettségi állapotok szerinti csoportosításban a 32. és a 35. ábra mutatja be. Ezekben az átmeneti mátrixokban feltüntettem a vizsgálat teljes ideje alatt megvalósult cönostátus-átmenetek darabszámait. Kiszámítottam a cönostátusok függetlensége esetén várható elméleti átmeneti mátrixokat. A megvalósult és az elméleti átmeneteket tartalmazó mátrixok azonos celláiban szereplő cönostátus-átmeneti gyakoriságok eltérését khi-négyzet teszttel vizsgáltam. Szignifikáns eredmény esetén minden cellára kiszámítottam a Freeman-Tukey eltéréseket (Sokal és Rohlf 1981). A megvalósult cönostátusokat szukcessziós gráfokon ábrázoltam (31. és 34. ábra), a gráf éleit az első fajú hiba Freeman-Tukey eltérések alapján számolt valószínűségének megfelelően súlyoztam (33. és 36. ábra).

Minden egyes mátrix esetében, mely a megvalósult cönostátus-átmeneteket tartalmazta, vizsgáltam a tisztások cönológiai stabilitását, tehát azt a tulajdonságát, hogy az

egymást követő évek között milyen arányban voltak azok a tisztások, melyek nem változtatták meg az állapotukat. A mátrixok főátlójában szereplő önbehelyettesítések összegét osztottam a mátrix főösszegével, tehát az összes vizsgált átmenet számával. Az így kapott arányokat az azonos vizsgálati területen elhelyezkedő páronként, tehát például a bugaci égett tisztásokat a bugaci nem égett tisztásokkal párosítva, kétmintás u-próbával hasonlítottam össze (Zar 1999) (37. ábra).

Az 1998-as évtől kezdve minden évre kiszámítottam az égett és nem égett, illetve legelt és nem legelt tisztásokra az előző évhez képest megváltozott cönostátussal rendelkező tisztások arányát. Ennél az elemzésnél összevonva kezeltem a három vizsgálati területhez tartozó kezelt és kontroll tisztásokat. Lineáris regresszióanalízist végeztem R (R Development Core Team 2009) programmal, mellyel vizsgáltam az előző év utolsó cönológiai mintavételétől, tehát október elejétől a tárgyév utolsó adatgyűjtéséig, tehát szeptember végéig eltelt 12 havi csapadékösszeg hatását a tárgyévben realizált cönostátus-átmeneti gyakoriságokra (38. és 40. ábrák). A havi csapadékadatokat, melyekből a 12 havi csapadékösszeget számítottam, 2002 októberétől kezdve az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézetének az orgoványi mintaterületünktől mintegy 10 kilométerrel északra elhelyezkedő fülöpházi mérőállomásáról szereztem be, a korábbi évekre vonatkozóan az Országos Meteorológiai Szolgálat kecskeméti mérőállomásának adatait használtam.

EREDMÉNYEK

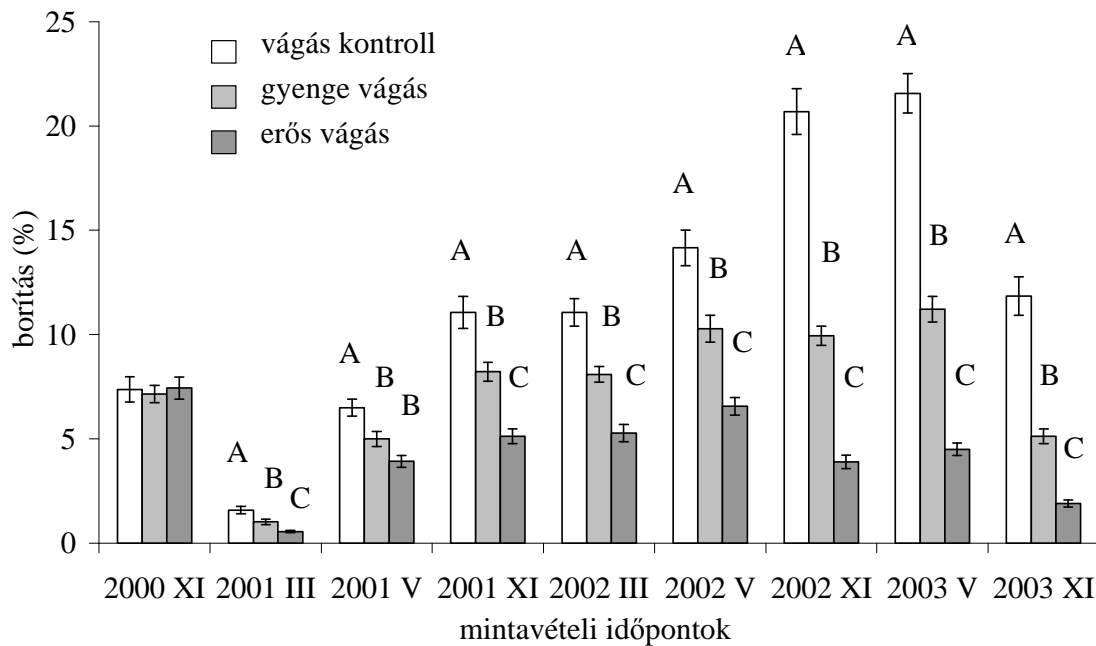
SZIMULÁLT LEGELÉS KOMPOZÍCIÓS ÉS PRODUKCIÓS HATÁSAI

A vágáskezelés és az avarkezelés között szignifikáns interakciót nem találtam, ezért hatásaikat külön-külön mutatom be (1. táblázat).

változó	időpont	vágás	avar	interakció
Szabadsági fokok		2, 14	3, 21	6, 42
<i>Festuca vaginata</i> borítása	2000. november	0,08	1,30	1,65
	2001. március	18,02**	3,12	0,12
	2001. május	15,33**	3,22	1,53
	2001. november	30,88***	0,85	1,02
	2002. március	37,97***	0,20	1,44
	2002. május	21,02***	1,06	1,60
	2002. november	95,04***	0,63	0,45
	2003. május	119,55***	0,42	0,58
	2003. november	70,46***	0,91	0,80
Hiányfolt-fajok borítása	2000. november	1,31	0,34	0,81
	2001. március	0,20	15,16***	0,54
	2001. május	0,02	0,18	0,87
	2001. november	8,26*	0,72	0,93
	2002. március	3,99	0,58	0,47
	2002. május	5,11	0,68	0,49
	2002. november	10,04*	1,75	0,74
	2003. május	5,59	1,31	1,43
	2003. november	10,43*	0,72	0,29
Fajsám	2000. november	0,08	0,80	0,52
	2001. március	1,58	1,035	1,22
	2001. május	0,69	0,02	1,26
	2001. november	2,25	0,80	0,38
	2002. március	1,06	0,37	0,31
	2002. május	0,75	3,32	0,21
	2002. november	18,50**	1,25	0,67
	2003. május	20,92***	3,23	1,37
	2003. november	7,15*	0,11	0,90
NDVI	2000. november	4,52	1,34	1,83
	2001. március	1,21	65,00***	2,47
	2001. május	5,00	3,38	1,59
	2002. március	1,83	2,55	0,73
	2002. május	2,23	2,20	1,11
	2002. november	8,28*	1,14	1,24
	2003. május	16,84**	0,64	2,43
	2003. november	2,34	7,75**	2,26
Levágott biomassza mennyisége	2000. november	133,11***	0,59	1,52
	2001. május	135,23***	0,86	1,56
	2002. május	15,35*	0,74	1,09
	2002. november	39,37**	2,99	1,03
	2003. május	35,91**	3,64	0,86

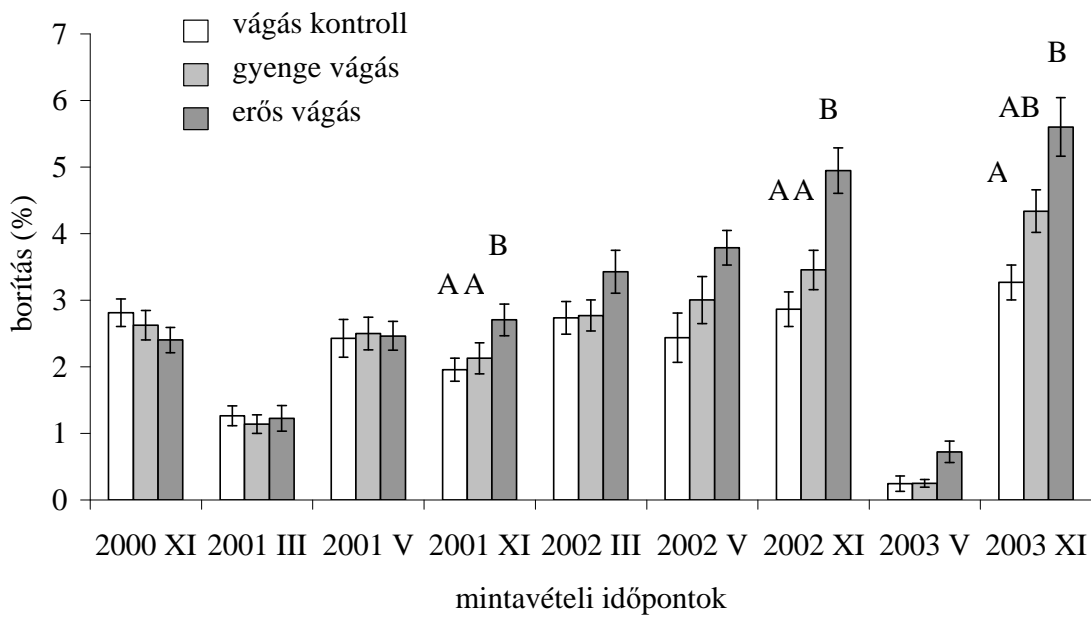
1. táblázat A vizsgált változókhoz tartozó F-értékek és szignifikancia szintek az egyes felvételezési időpontokban (* esetén $p < 0,05$; ** esetén $p < 0,01$; *** esetén $p < 0,001$)

A *Festuca vaginata* tömegessége a vágáskezelések hatására már az első vegetációs periódus elején lecsökkent. Az erős vágás a gyenge vágáshoz képest nagyobb mértékű borításcsökkenést okozott. Ezt a hatást a legtöbb felvételi időpontban megtaláltam (17. ábra).



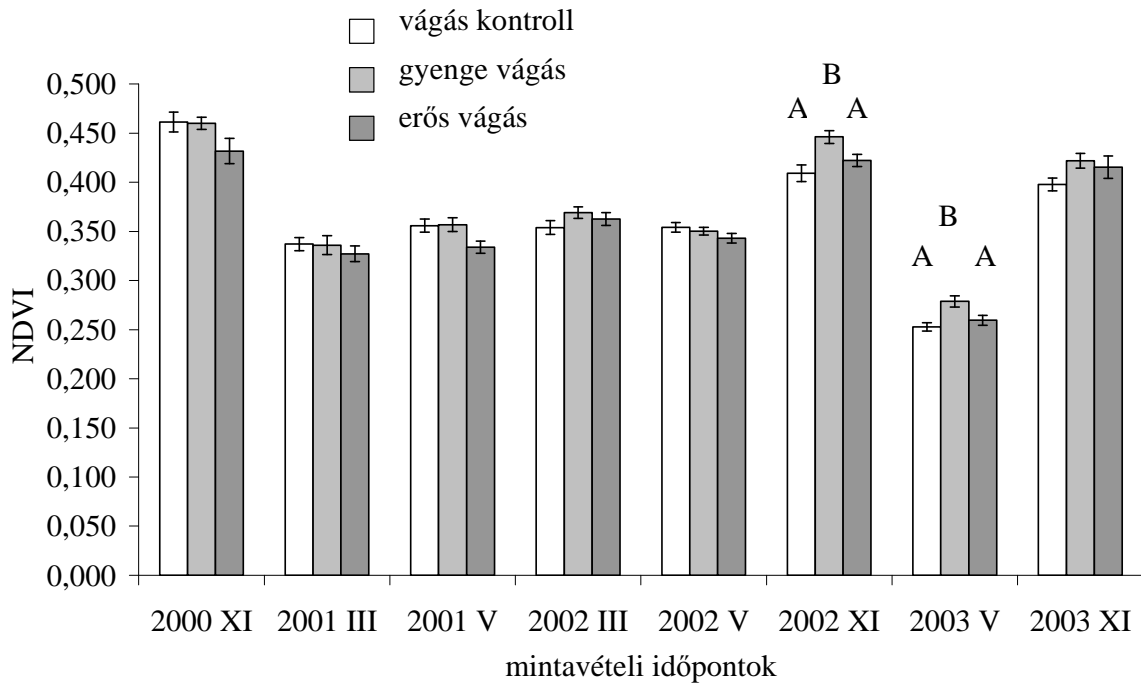
17. ábra A *Festuca vaginata* borítása (avg +/- SE) a vágáskezelés szintjei szerint az egyes felvételi időpontokban. Az eltérő betűk a kezelési szintek közötti szignifikáns különbséget jelölik (Tukey-féle HSD teszt, $p < 0,05$) az adott időpontban.

A hiányfolt-fajok borítását vizsgálva az erős vágás serkentő hatását tapasztaltam a vágás kontrollhoz képest. Ez a hatás az első vegetációs periódus végétől kezdve tartott a vizsgálat végéig, szignifikáns különbségeket azonban mindig csak a novemberi felvételezés esetén kaptam. A gyenge vágás nem befolyásolta a hiányfolt-fajok borítását (18. ábra).



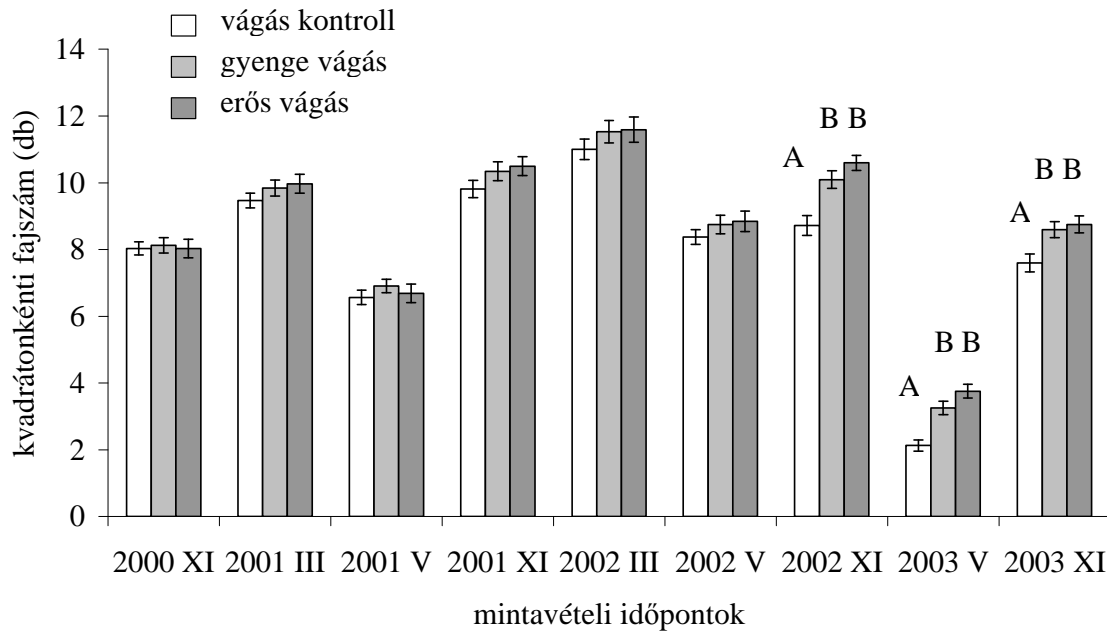
18. ábra A hiányfolt-fajok borítása (avg +/- SE) a vágáskezelés szintjei szerint az egyes felvételi időpontokban. Az eltérő betűk a kezelési szintek közötti szignifikáns különbséget jelölik (Tukey-féle HSD teszt, $p < 0,05$) az adott időpontban.

A gyenge vágás szignifikánsan növelte az NDVI-értékeket a mintavételi kvadrátokban 2002 novemberében és 2003 májusában. Az erős vágásnak nem volt hatása a mért NDVI-értékekre (19. ábra).



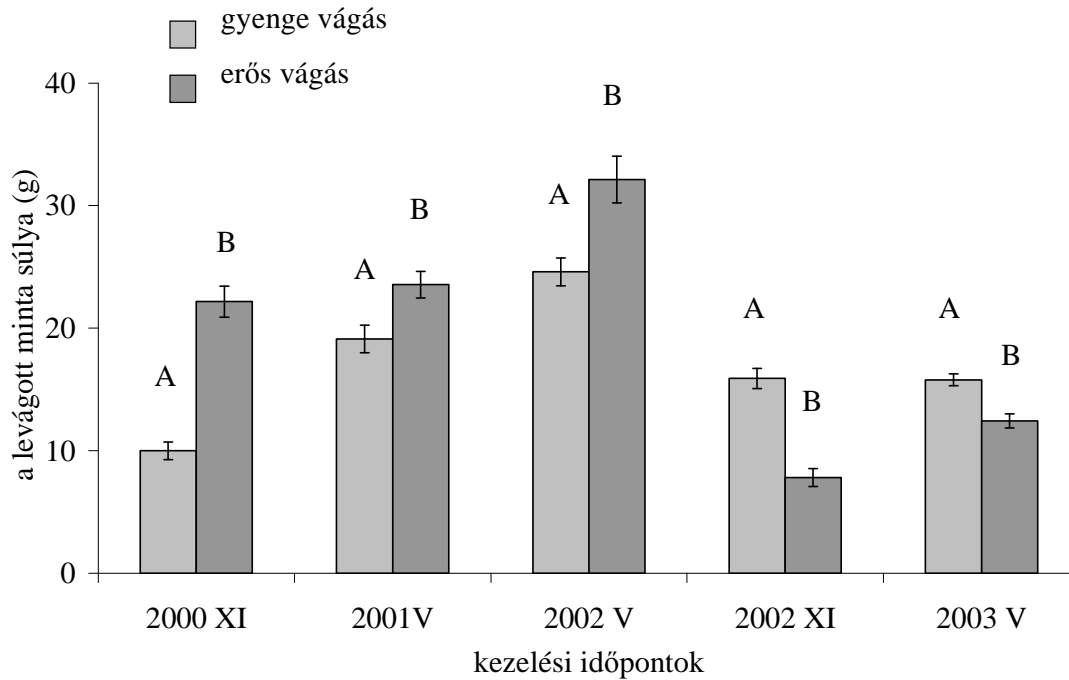
19. ábra Az NDVI-értékek (avg +/- SE) a vágáskezelés szintjei szerint az egyes felvételi időpontokban. Az eltérő betűk a kezelési szintek közötti szignifikáns különbséget jelölik (Tukey-féle HSD teszt, $p < 0,05$) az adott időpontban.

Mindkét visszavágási szint hatására nagyobb volt a kvadrátonkénti fajszám a második vegetációs periódus végén. Az első vegetációs periódusban a kezelések nem befolyásolták a fajszámot (20. ábra).



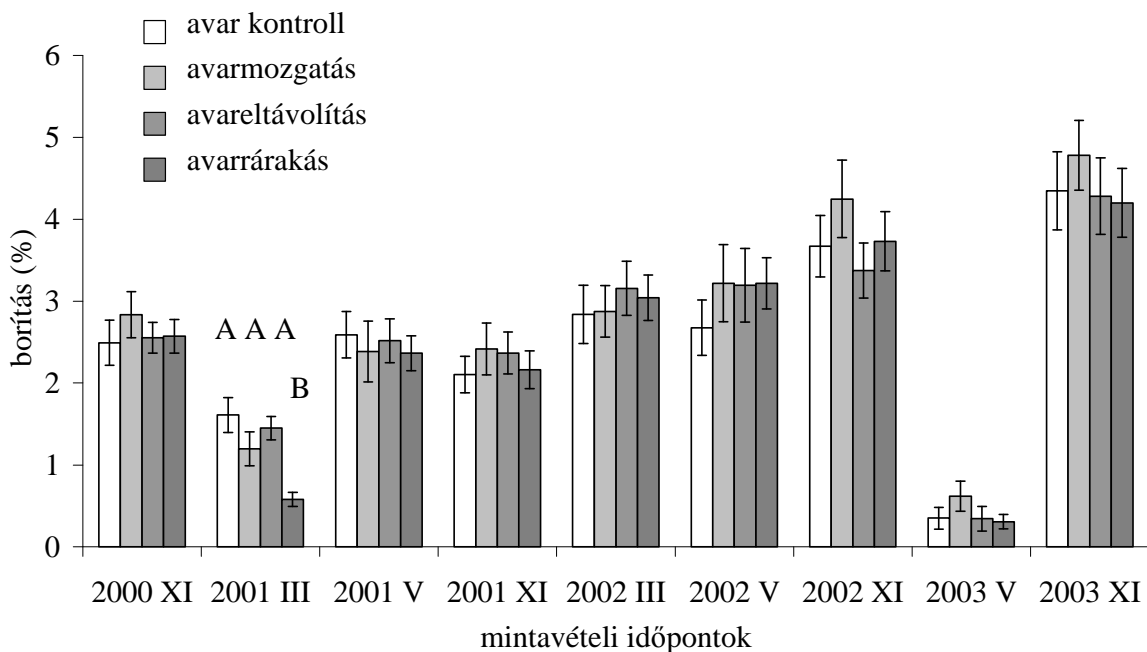
20. ábra A kvadrátonkénti fajszám (avg +/- SE) alakulása a vágáskezelés szintjei szerint az egyes felvételi időpontokban. Az eltérő betűk a kezelési szintek közötti szignifikáns különbséget jelölik (Tukey-féle HSD teszt, $p < 0,05$) az adott időpontban.

2002 májusáig az erős vágásnál mindig több fitomasszát távolítottam el, mint a gyenge vágás esetén. 2002 novemberétől kezdve azonban gyenge vágás esetén távolítottam el több fitomasszát (21. ábra).



21. ábra A vágáskezelések (avg +/- SE) során eltávolított biomassza mennyisége a vágáskezelés szintjei szerint. Az eltérő betűk a kezelési szintek közötti szignifikáns különbséget jelölik (Tukey-féle HSD teszt, $p < 0,05$) az adott időpontban.

Az első vegetációs periódus kezdetén az avarrákos kezelés csökkentette a hiányfolt-fajok tömegességét, a kontrollhoz képest kisebb volt a hiányfolt-fajok borítása tavasz elején (22. ábra). A tavasz során ez a hatás kiegyenlítődt, és később sem találtam szignifikáns különbséget a hiányfolt-fajok tömegességében a vágáskezelés szintjei között. Az avarkezelés a *Festuca vaginata* borításértékeit jelentősen nem befolyásolta (1. táblázat). A föld feletti fitomassza becsült értéke függött az avarkezelés szintjétől 2001 márciusában és 2003 novemberében. A kvadrátonkénti fajszámot az avarkezelés nem változtatta meg.



22. ábra A hiányfolt-fajok borítása (avg +/- SE) az avarkezelés szintjei szerint az egyes felvételi időpontokban. Az eltérő betűk a kezelési szintek közötti szignifikáns különbséget jelölik (Tukey-féle HSD teszt, $p < 0,05$) az adott időpontban.

BIRKA- ÉS NYÚLLEGELÉS HATÁSAI

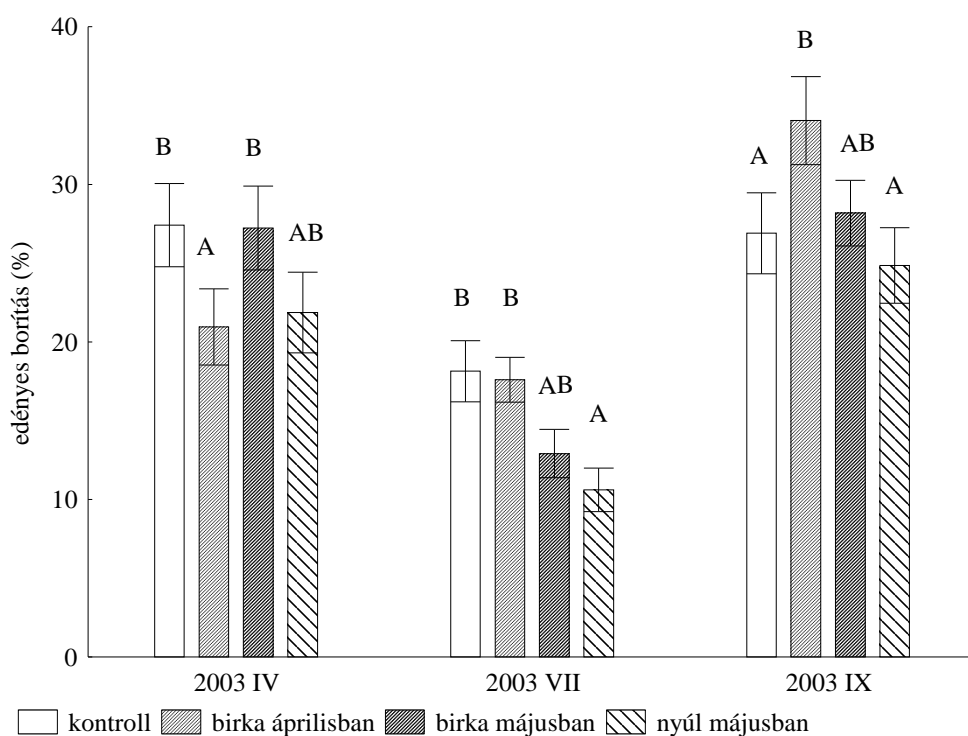
	Legelés	Tűz	Idő	Legelés × Tűz	Legelés × Idő	Tűz × Idő	Legelés × Tűz × Idő
Szab. fok ¹	3, 143	1, 143	2, 18	3, 143	6, 286	2, 286	6, 286
Avar ¹	0,22	22,30***	19,98***	1,99	3,37**	45,94***	0,82
Edényes borítás ¹	5,04**	16,06***	8,42**	0,42	6,50***	29,12***	0,95
NDVI ¹	4,12**	12,18***	51,90***	0,80	4,71***	21,71***	0,93
Edényes fajsám ¹	2,90*	3,25	45,94***	1,38	1,726	12,47***	0,64
Szab. fok ²	3, 67						
Növ. magas. ²	4,30**						
Égett terület ²	5,68**						
Tűzterj. sebes. ²	3,28*						

2. táblázat Szabadsági fokok, F-értékek és szignifikancia szintek a háromtényezős ismételt mérés varianciaanalízissel vizsgált, áprilistól szeptemberig mért változók¹ esetében, és a kéttényezős varianciaanalízissel vizsgált, csak júliusban mért változók² esetében (*p<0,05; **p<0,01; ***p<0,001).

A kísérletben a legelésnek és a tűznek a vizsgált változók többségére gyakorolt hatása felvételi időpontonként változott, azzal szignifikáns interakciót adott (2. táblázat). A legelésnek nem volt a tűzzel interakciója.

Az avarborítás tekintetében a legeltetési kezelések között egyik felvételezési időponton belül sem volt szignifikáns különbség (2. táblázat). Április és július között az avarborítás a kontroll kvadrátokban szignifikánsan megnövekedett, ugyanakkor a legeltetett kvadrátokban nem volt szignifikáns az avarborítás növekedése. A tűznek erős azonnali hatása volt a száraz növényi részek borítására, az égés után két hónappal szignifikánsan kevesebb avart találtam az égett kvadrátokban, mint a nem égettekben.

Az összesített edényes borítás a kísérlet kezdetekor, 2003 áprilisában, szignifikáns különbségeket mutatott a leendő legelési kezelés típusai szerint (23. ábra), nevezetesen az áprilisi birkalegelés esetén alacsonyabb értékeket mértem a kontrollhoz képest. Nyár közepére az áprilisi birkalegelés kivételével minden legelési típusban, beleértve a kontrollt is, szignifikánsan lecsökkent az edényes növények borítása. Ekkor, az égetéses kezelés előtt, a kontroll és az áprilisi birkalegelés nem különbözött egymástól, míg ezekhez képest a májusi nyúllegelés esetében szignifikánsan kevesebb edényes növényt találtam. A májusi birkalegelés a kontrollnál jelentősen kisebb borításértékeket eredményezett, de hatása 5%-os szignifikancia szint mellett nem különbözött a többi legelési típus hatásától. Őszre a borításértékek valamennyi legelési típus esetén megnöttek, azonban az áprilisi birkalegelés a kontrollnál szignifikánsan magasabb borításértékeket eredményezett.



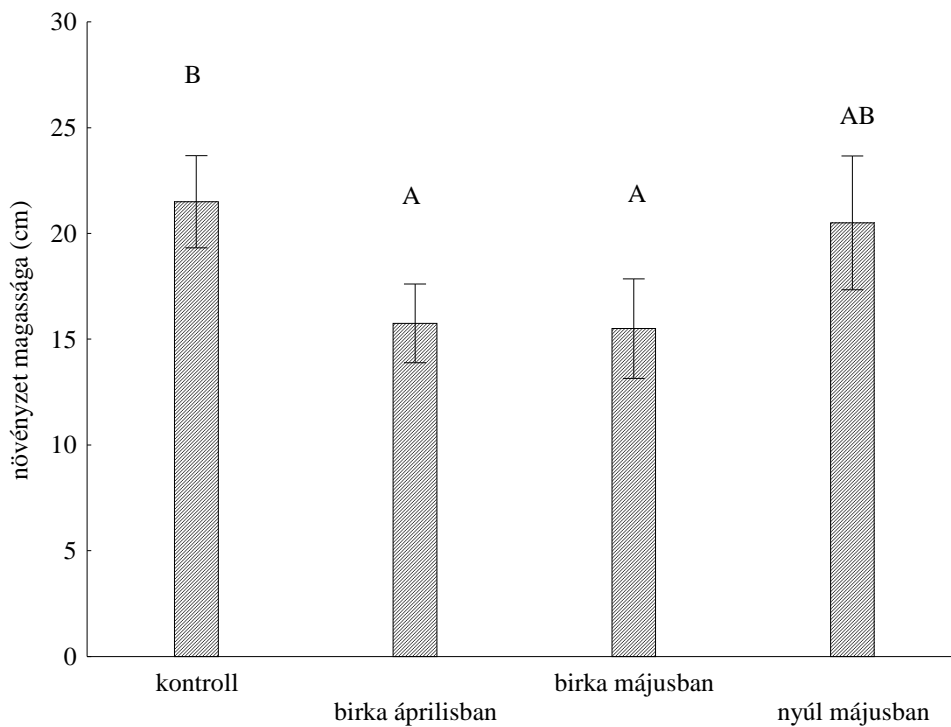
23. ábra Az edényes növényfajok összesített borítása (átlag +/- SE) a legelési kezelés típusai szerint az egyes felvételi időpontokban, áprilisban a legeltetés előtt, júliusban a legeltetés után és az égetés előtt és szeptemberben, az égetés után 2 hónappal. A betűjelzések a Tukey-féle HSD teszt eredményeit mutatják, a különböző betűjelzések a kezelési szintek közötti szignifikáns különbséget jelölik az egyes felvételezési időpontokon belül.

A föld feletti élő biomassza becsült mennyiségében nem volt szignifikáns különbség áprilisban, a kísérlet kezdetekor. Az égetés előtt, júliusban az összesített edényes borításhoz

hasonló mintázatot mutattak az NDVI-értékek, az eltérés azonban továbbra sem volt szignifikáns. A tűz után két hónappal az áprilisi birkalegelés esetében, az összesített edényes borításhoz hasonlóan, az NDVI-érték is szignifikánsan magasabbak voltak kontrollhoz képest.

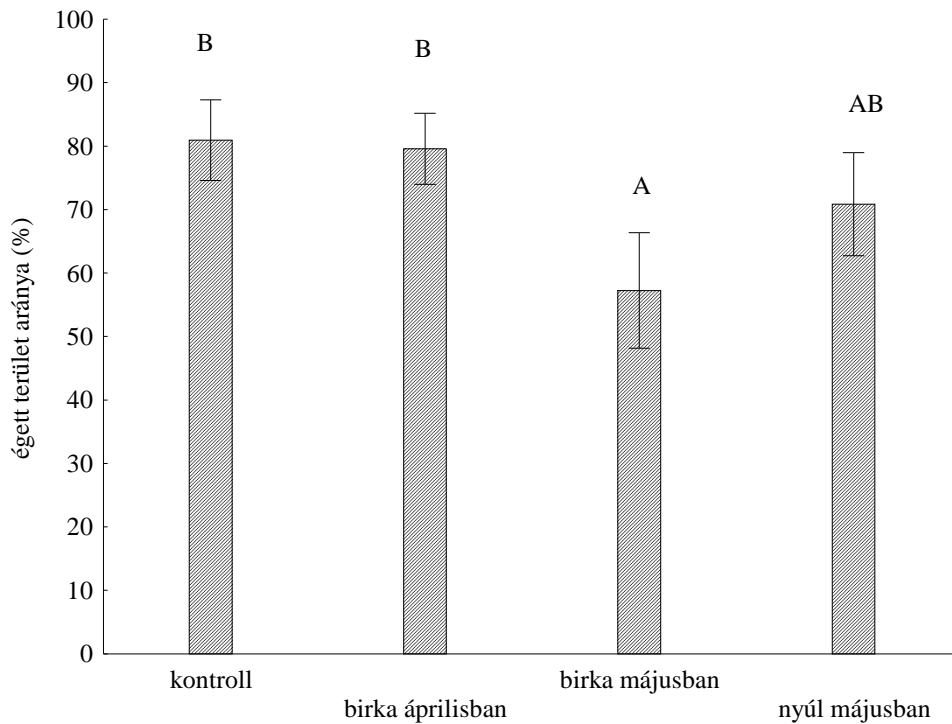
A tűz után két hónappal még nem regenerálódott az edényes növények borítása és a föld feletti élő biomassza mennyisége. Az égett területeken szignifikánsan kisebb borítás- és NDVI-értékeket mértem (1. táblázat).

Az áprilisi és a májusi birkalegelés szignifikánsan csökkentette a növényzet júliusi magasságát, míg a nyúllegetés hatása köztes eredményt adott (24. ábra).



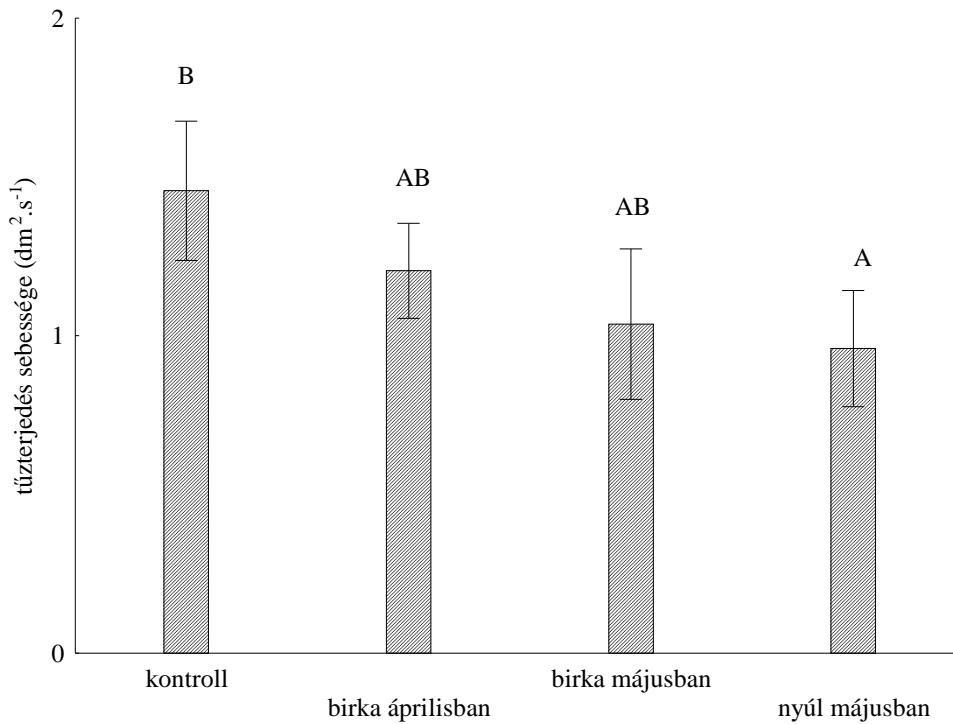
24. ábra A növényzet magassága (átlag +/- SE) a legelési kezelés típusai szerint az égetés előtt. A betűjelzések a Tukey-féle HSD teszt eredményeit mutatják, a különböző betűjelzések a kezelési szintek közötti szignifikáns különbséget jelölik.

A májusban birkával legeltetett kvadrátoknak kisebb területhányada égett le az égetés során, mint a kontroll és az áprilisi birkalegelés esetén. A májusi nyúllegelés köztes eredményt adott (25. ábra).



25. ábra Az égett terület aránya (átlag +/- SE) a legelési kezelés típusai szerint az égetés után. A betűjelzések a Tukey-féle HSD teszt eredményeit mutatják, a különböző betűjelzések a kezelési szintek közötti szignifikáns különbséget jelölik.

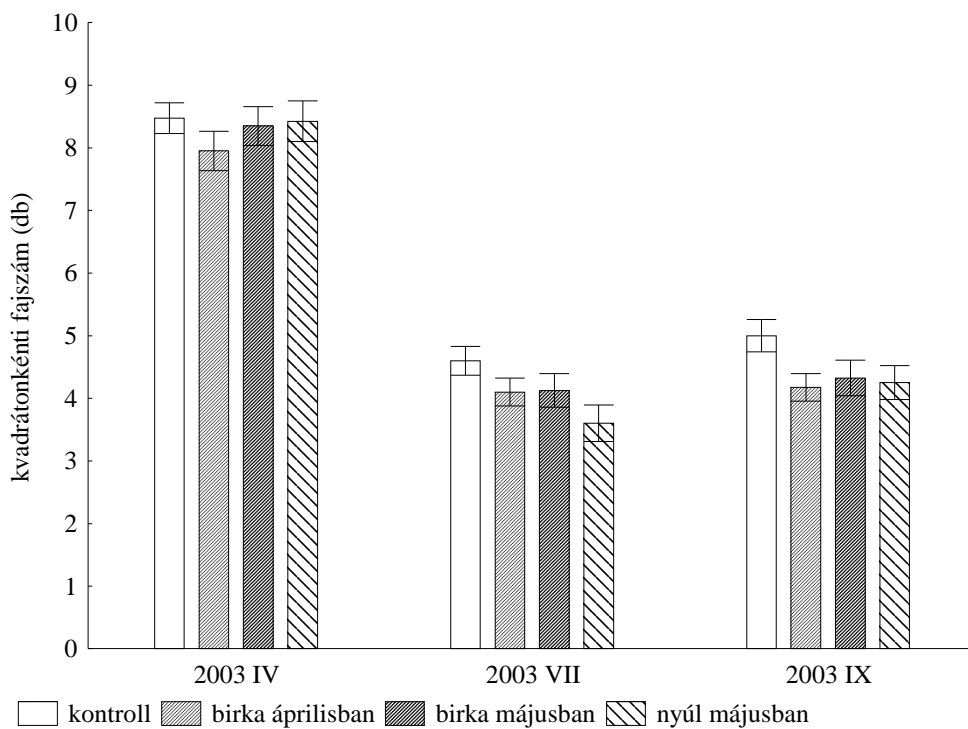
A tűz terjedési sebességét a nyúllegelés hatása szignifikánsan csökkentette a kontrollhoz képest (26. ábra).



26. ábra A tűz terjedési sebessége (átlag +/- SE) a legelési kezelés típusai szerint az égetés során. A betűjelzések a Tukey-féle HSD teszt eredményeit mutatják, a különböző betűjelzések a kezelési szintek közötti szignifikáns különbséget jelölik.

A legelési kezelések típusai a fajszám tekintetében szignifikánsan különböztek egymástól. Azonban a legelés és a vizsgálati időpont interakcióját nem találtam szignifikánsnak a kísérletben, tehát maga a birkalegeltetés illetve a nyúllegelés nem befolyásolta időben a fajszámot, hanem a mintavételi helyek kiválasztásából adódó különbségről van szó, amely már az áprilisi birkalegeltetés előtt is fennállt és a kísérlet során végig megmaradt (27. ábra).

A tűz után két hónappal szignifikánsan alacsonyabb fajszámot mértem az égett kvadrátokban (4 edényes növényfaj kvadrátonként), mint a kontroll kvadrátokban (5 edényes növényfaj kvadrátonként) (2. táblázat).



27. ábra A kvadrátonkénti fajszám (átlag +/- SE) a legelési kezelés típusai szerint az egyes felvételi időpontokban, áprilisban a legeltetés előtt, júliusban a legeltetés után és az égetés előtt és szeptemberben, az égetés után 2 hónappal.

Szignifikáns korrelációt találtam az égetés előtti avarborítás és az égett terület aránya (Spearman-korreláció $N=80$, $\rho=0,7505$, $p<0,0001$), valamint a tűz terjedési sebessége (Spearman-korreláció $N=80$, $\rho=0,6717$, $p<0,0001$) között. Hasonló összefüggést találtam az égetés előtti összes edényes borítás és az égett terület aránya (Spearman-korreláció $N=80$, $\rho=0,5302$, $p<0,0001$), valamint a tűz terjedési sebessége (Spearman-korreláció $N=80$, $\rho=0,5338$, $p<0,0001$) között. Továbbá a növényzet magassága is szignifikánsan korrelált az égett terület arányával (Spearman-korreláció $N=80$, $\rho=0,5581$, $p<0,0001$) és a tűz terjedési sebességével (Spearman-korreláció $N=80$, $\rho=0,4466$, $p<0,0001$).

TŰZ UTÁNI MÁSODLAGOS SZUKCESSZIÓS FOLYAMATOK VIZSGÁLATÁNAK EREDMÉNYEI

Az edényes növényfajok közötti asszociáltsági viszonyok elemzésével hét csoportot sikerült elkülönítenem, a csoportokba tartozó taxonok a következők:

1. csoport: *Conyza canadensis*, *Setaria pumila*, *Viola kitaibeliana*, *Bromus tectorum*, *Tragus racemosus*, *Crepis rhoeadifolia*, *Senecio vernalis*, *Secale sylvestre*, *Linum hirsutum* ssp. *glabrescens*, *Veronica praecox*
2. csoport: *Festuca vaginata*, *Koeleria glauca*, *Fumana procumbens*, *Bothriochloa ischaemum*, *Thymus glabrescens* ssp. *glabrescens*, *Gypsophila fastigiata* subsp. *arenaria*, *Polygonum arenarium*, *Alyssum tortuosum*, *Potentilla arenaria*, *Minuartia verna*
3. csoport: *Polygonum arenarium*, *Euphorbia seguieriana*, *Linaria genistifolia*, *Bothriochloa ischaemum*, *Gypsophila fastigiata* subsp. *arenaria*, *Tragus racemosus*, *Stipa* sp.
4. csoport: *Carex liparicarpos*, *Potentilla arenaria*, *Iris humilis* ssp. *arenaria*, *Thymus glabrescens* ssp. *glabrescens*, *Bothriochloa ischaemum*, *Viola rupestris*, *Gypsophila fastigiata* subsp. *arenaria*, *Sedum hillebrandtii*
5. csoport: *Arenaria serpyllifolia*, *Poa bulbosa*, *Bromus tectorum*, *Viola kitaibeliana*, *Veronica praecox*, *Senecio vernalis*, *Cerastium semidecandrum*, *Holosteum umbellatum*, *Poa angustifolia*, *Taraxacum officinale*
6. csoport: *Calamagrosis epigeios*, *Poa angustifolia*
7. csoport: *Poa angustifolia*, *Ligustrum vulgare*, *Iris humilis* ssp. *arenaria*, *Viola rupestris*, *Teucrium chamaedris*, *Euphorbia cyparissias*, *Potentilla arenaria*, *Allium* sp.

A módszereknél leírt algoritmust követve a hét fajcsoport felhasználásával kilenc cönostátust különítettem el:

1. cönostátus: „Üres” - 5 százaléknál kisebb edényes borítás és 50 százaléknál kisebb kriptogám borítás.
2. cönostátus: „Fekete folt” - 5 százaléknál kisebb edényes borítás és 50 százalék vagy annál nagyobb kriptogámborítás.
3. cönostátus: „Egyéves” - 5 százalék vagy annál nagyobb edényes borítás és az 1. fajcsoport összesített borításértéke a legnagyobb a hét fajcsoport közül.

4. cönostátus: „Festucás” - 5 százalék vagy annál nagyobb edényes borítás és a 2. fajcsoport összesített borításértéke a legnagyobb a hét fajcsoport közül.
5. cönostátus: „Stipás” - 5 százalék vagy annál nagyobb edényes borítás és a 3. fajcsoport összesített borításértéke a legnagyobb a hét fajcsoport közül.
6. cönostátus: „Carexes” - 5 százalék vagy annál nagyobb edényes borítás és a 4. fajcsoport összesített borításértéke a legnagyobb a hét fajcsoport közül.
7. cönostátus: „Poa bulbosás” - 5 százalék vagy annál nagyobb edényes borítás és az 5. fajcsoport összesített borításértéke a legnagyobb a hét fajcsoport közül.
8. cönostátus: „Calamagrostis” - 5 százalék vagy annál nagyobb edényes borítás és a 6. fajcsoport összesített borításértéke a legnagyobb a hét fajcsoport közül.
9. cönostátus: „Poa angustifoliás” - 5 százalék vagy annál nagyobb edényes borítás és a 7. fajcsoport összesített borításértéke a legnagyobb a hét fajcsoport közül.

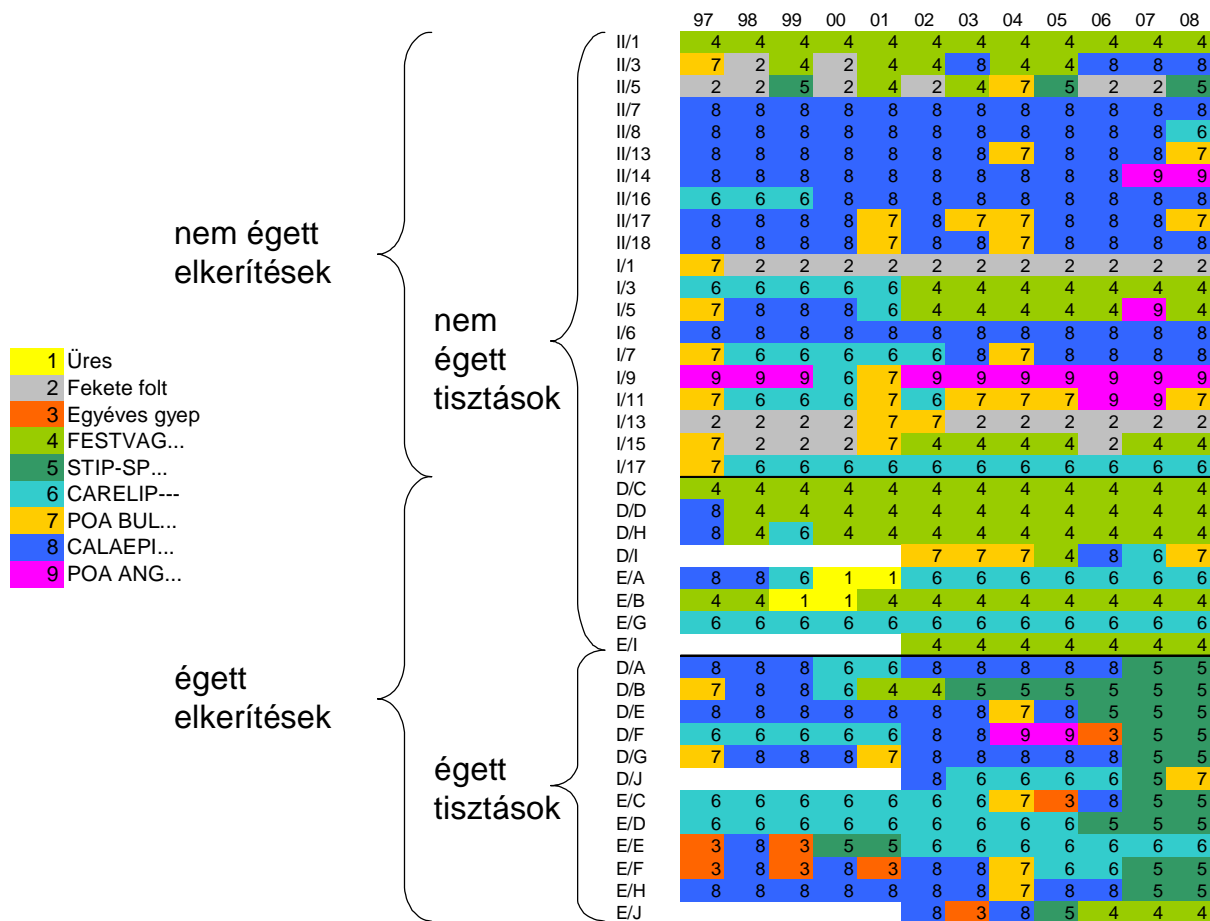
Minden tisztáshoz minden évben cönostátust rendeltem, és a hozzárendelési szabályokat úgy alakítottam ki, hogy egy tisztás egy évben egyetlen állapotot vehessen fel. Az egyértelmű hozzárendelési algoritmust azért tartom nagyon fontosnak, mert a cönostátus hiányok éppúgy problémát jelentettek volna az adatok további elemzésénél és az eredmények értelmezésénél, mint a többszörös besorolások, vagy átmeneti típusok tömeges megjelenése. A fajcsoportok összesített borításértékének egyezősége esetén, ha ez a cönostátusokba való sorolásnál számított, mindig a nagyobb számmal jelzett cönostátusba soroltam a tisztást. Mivel cönostátusok a növényzet záródottságának sorrendjében állnak, a tisztáshoz ilyen esetben a zártabb típust rendeltem. Megjegyzendő azonban, hogy ilyen egyezés az 1050 besorolásból összesen 2 esetben fordult elő, egyszer „Festucás”, másodszer „Carexes” cönostátussal szemben kedveztem a „Calamagrostis” cönostátus javára a besorolási szabály alkalmazásával. Megállapítható tehát, hogy a hozzárendelési szabályok igen hatékonyan bizonyultak.

A 28. ábrán a bugaci tisztások cönostátus állapotait jelenítettem meg 1997-től 2008-ig. Alul láthatóak a 20-30 éve égett felül a nem égett tisztások. Az égettek között nincs olyan tisztás, ahol ne változott volna legalább egyszer a cönostátus a vizsgálat során, míg a nem égettekben hat ilyen is találunk, egyenlő arányban a nyúl által időszakosan legelt és nem legelt elkerítésekben. Az átmeneteknek nem látszik irányultsága valamely cönostátus felé, talán az

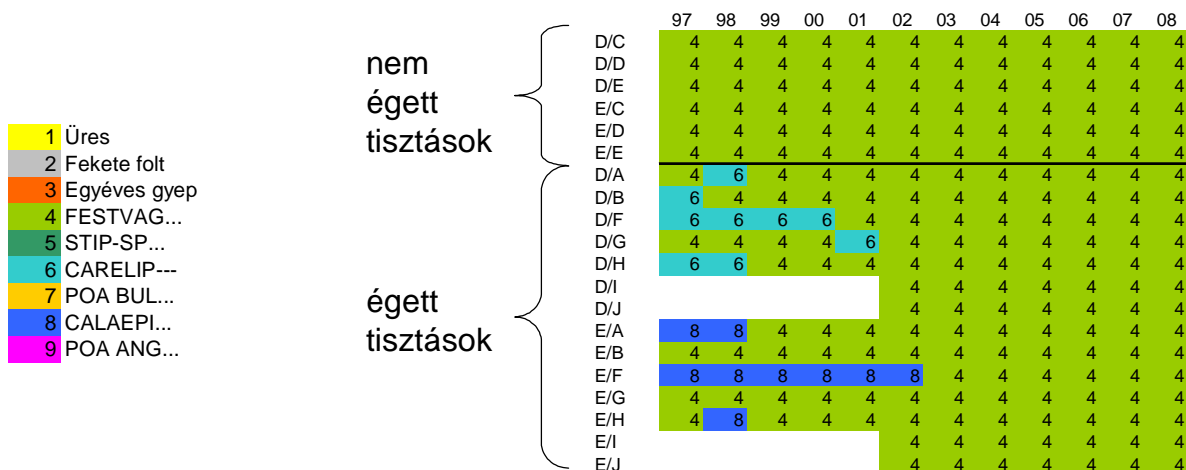
égettben egy *Stipásodás*, amit nehéz lenne a tűz direkt hatásának tekinteni, 25-30 évvel az esemény után.

Bócsa (29. ábra) esetében a nem égett tisztásokon nem volt cönostátus-változás a vizsgálat során, akár legelt vagy nem legelt elkerítésben helyezkedtek is el, míg a 3-15 éve égettben az időszak elején voltak változások, „*Calamagrostis*” és „*Carexes*” foltok váltak „*Festucás*”-sá, tehát a bugacihoz hasonlóan itt is a nem égett területek bizonyultak kevésbé dinamikusnak.

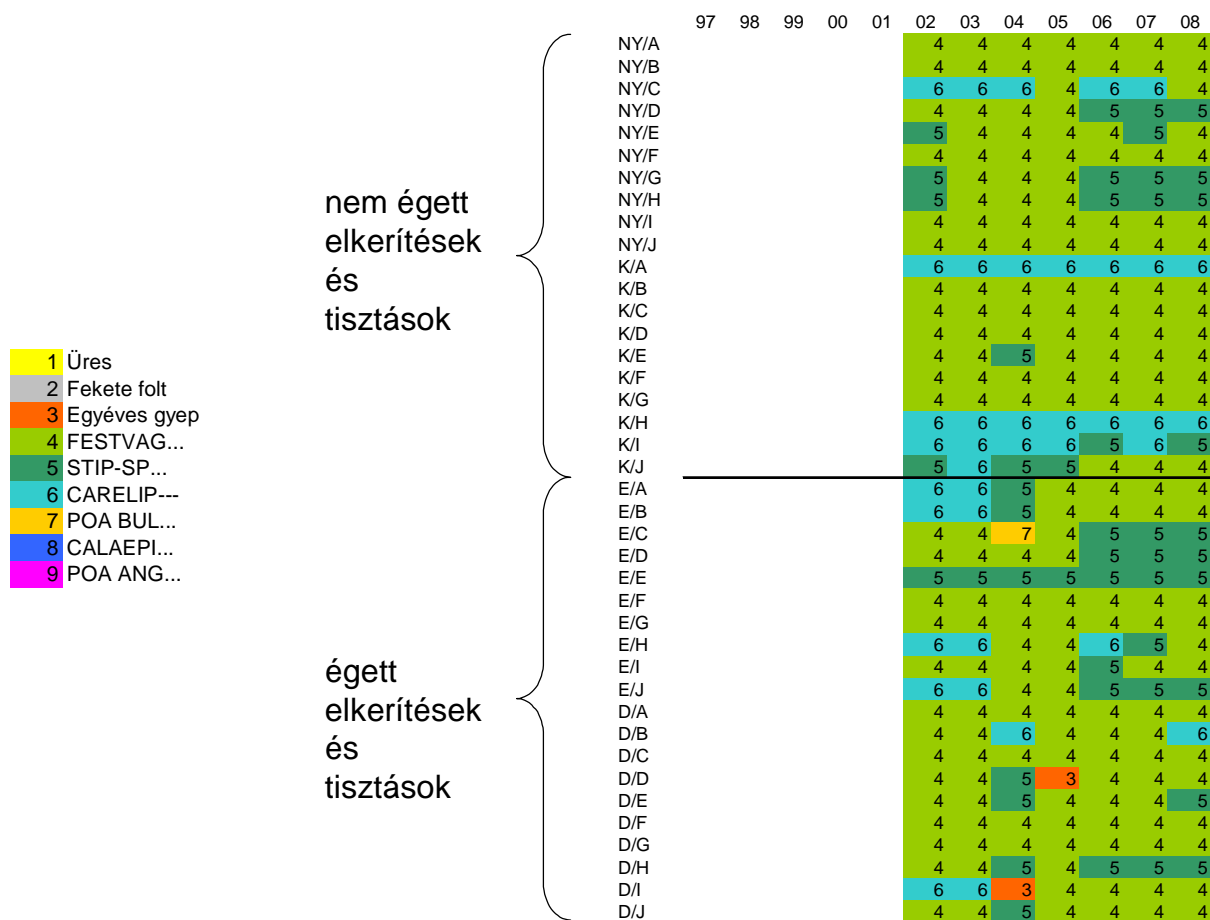
Orgoványban (30. ábra) is a nem égett tisztások között több a változatlan, nevezetesen kétszer annyi, mint az alsó, égett tisztásokon. Az időszakos nyúllegelésnek itt sincs szembetűnő hatása a cönostátusokra nézve. A 2-8 éve égett tisztásokon az „*Egyéves*” cönostátus kétszer is megjelenik, míg a nem égettben, a bugacihoz hasonlóan, egyszer sem.



28. ábra Cönostátusok a bugaci elkerítésekben. Az oszlopokban a naptári évek utolsó két számjegye, a sorokban a tisztások szerepelnek, a színkódolás a cönostátus-átmenetek vizualizációját segíti, nincs többletjelentése a számkódoláshoz képest. A legelső oszlopban a tisztások azonosítói olvashatóak, melyek az elkerítések azonosítójával kezdődnek, majd a ‘/’ jel után a tisztás elkerítésen belüli azonosítójával folytatódnak. A nyíl által időszakosan legelt elkerítések azonosítója ‘I’ és ‘E’ betűkkel, a nem legelt elkerítések azonosítója ‘II’ és ‘D’ betűkkel kezdődik. A D/I, D/J, E/I és E/J tisztások felvételezése 2002-ben indult, amikor az égett elkerítésekben is 10-re bővíttem az ismétlésszámot.



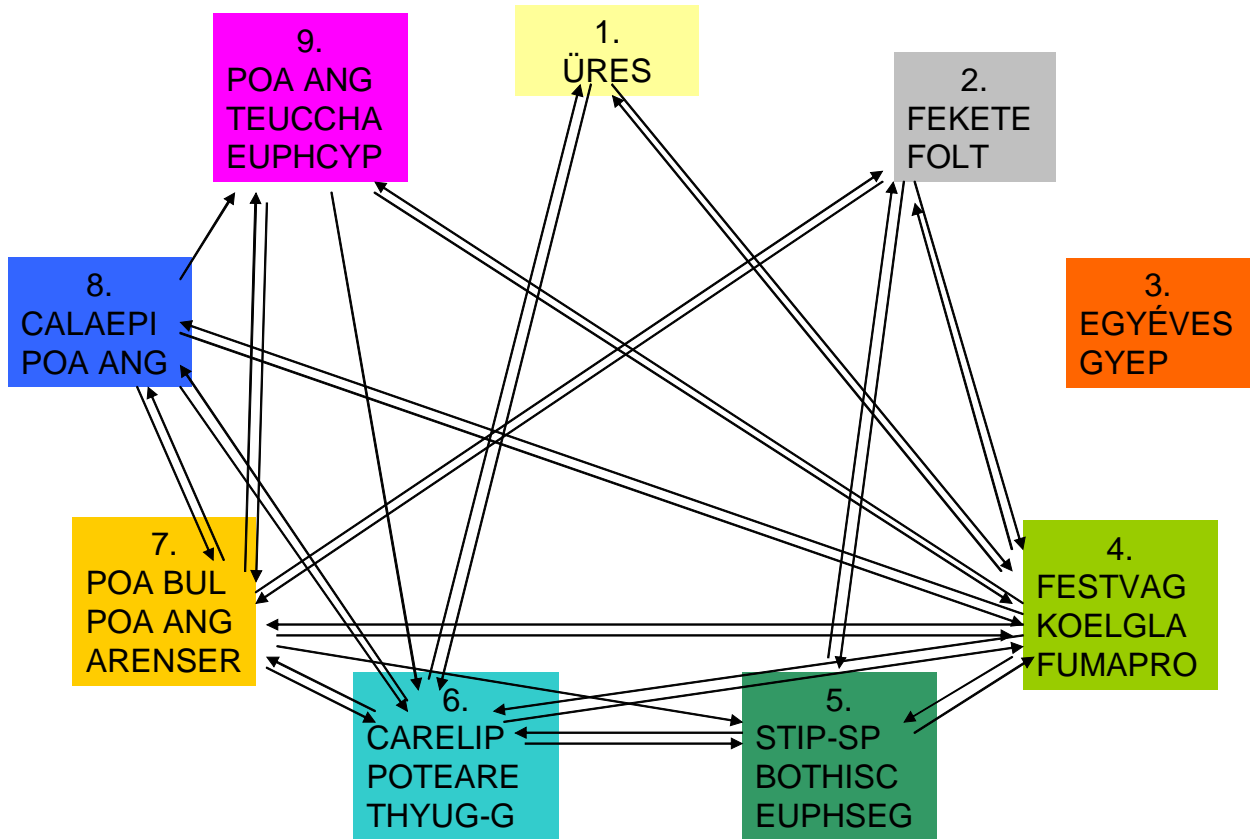
29. ábra Cönostátusok a bócsai elkerítésekben. Az oszlopokban a naptári évek utolsó két számjegye, a sorokban a tisztások szerepelnek, a színkódolás a cönostátus-átmenetek vizualizációját segíti, nincs többletjelentése a számkódoláshoz képest. A legelső oszlopban a tisztások azonosítói olvashatóak, melyek az elkerítések azonosítójával kezdődnek, majd a ‘/’ jel után a tisztás elkerítésen belüli azonosítójával folytatódnak. A nyíl által időszakosan legelt elkerítés azonosítója ‘E’ betűvel, a nem legelt elkerítés azonosítója ‘D’ betűvel kezdődik. A D/I, D/J, E/I és E/J tisztások felvételezése 2002-ben indult, amikor az égett elkerítésekben is 10-re bővítettem az ismétlésszámot.



30. ábra Cönostátusok az orgoványi elkerítésekben. Az oszlopokban a naptári évek utolsó két számjegye, a sorokban a tisztások szerepelnek, a színkódolás a cönostátus-átmenetek vizualizációját segíti, nincs többletjelentése a számkódoláshoz képest. A legelső oszlopban a tisztások azonosítói olvashatóak, melyek az elkerítések azonosítójával kezdődnek, majd a '/' jel után a tisztás elkerítésen belüli azonosítójával folytatódnak. A nyíl által időszakosan legelt elkerítések azonosítója 'K' és 'D' betűkkel, a nem legelt elkerítések azonosítója 'Ny' és 'E' betűkkel kezdődik.

A nem égett területekre készült szukcessziós gráf (31. ábra) a cönostátusok közötti hálózatos átmeneteket mutatja be, kiemelendő az „Egyéves” cönostátus hiánya. Az átmeneti mátrixokat és a mátrixokból számított Freeman-Tukey eltérések értékeit a 32. ábrán részletezem. Az ez alapján megállapított szignifikánsan gyakori illetve ritka átmeneteket súlyozott éllel rendelkező szukcessziós gráf (33. ábra) készítésére használtam fel, mely a várható, de meg nem valósult átmeneteket is tartalmazza. Ez a gráf a nem égett területek esetében a kilencből nyolc cönostátus szignifikáns stabilitását mutatja, tehát nyolc állapot

esetében az önbehelyettesítés a cönostátusok függetlensége esetén várható cönostátus-átmeneti gyakoriságnál szignifikánsan gyakrabban következett be.



31. ábra Szukcesszós gráf nem égett, mészkedvelő nyílt homokpusztagyepekre. A nyilak a legalább az egyik vizsgálati területen megvalósult cönostátus-átmeneteket jelölik.

Bugac nem égett										
Átmeneti mátrix - megvalósult átmenetek										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	2	0	0	1	0	1	0	0	0	4
2	0	22	0	5	2	0	2	0	0	31
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	1	3	0	70	0	1	1	3	1	80
5	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
6	1	0	0	3	0	39	4	2	0	49
7	0	4	0	2	1	4	6	7	2	26
8	0	0	0	3	0	4	8	77	1	93
9	0	0	0	1	0	1	1	0	10	13
	4	31	0	85	3	50	22	89	14	298

Bócsa nem égett										
Átmeneti mátrix - megvalósult átmenetek										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	66	0	0	0	0	0	66
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	66	0	0	0	0	0	66

Orgovány nem égett										
Átmeneti mátrix - megvalósult átmenetek										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	76	5	1	0	0	0	82
5	0	0	0	6	7	2	0	0	0	15
6	0	0	0	2	3	18	0	0	0	23
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	84	15	21	0	0	0	120

Bugac nem égett										
Átmeneti mátrix - elméleti átmenetek										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0,05	0,42	0	1,1	0	0,7	0,3	1,2	0,2	4
2	0,42	3,22	0	8,8	0,3	5,2	2,3	9,3	1,5	31
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	1,07	8,32	0	23	0,8	13	5,9	24	3,8	80
5	0,03	0,21	0	0,6	0	0,3	0,1	0,6	0,1	2
6	0,66	5,1	0	14	0,5	8,2	3,6	15	2,3	49
7	0,35	2,7	0	7,4	0,3	4,4	1,9	7,8	1,2	26
8	1,25	9,67	0	27	0,9	16	6,9	28	4,4	93
9	0,17	1,35	0	3,7	0,1	2,2	1	3,9	0,6	13
	4	31	0	85	3	50	22	89	14	298

Bócsa nem égett										
Átmeneti mátrix - elméleti átmenetek										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	66	0	0	0	0	0	66
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	66	0	0	0	0	0	66

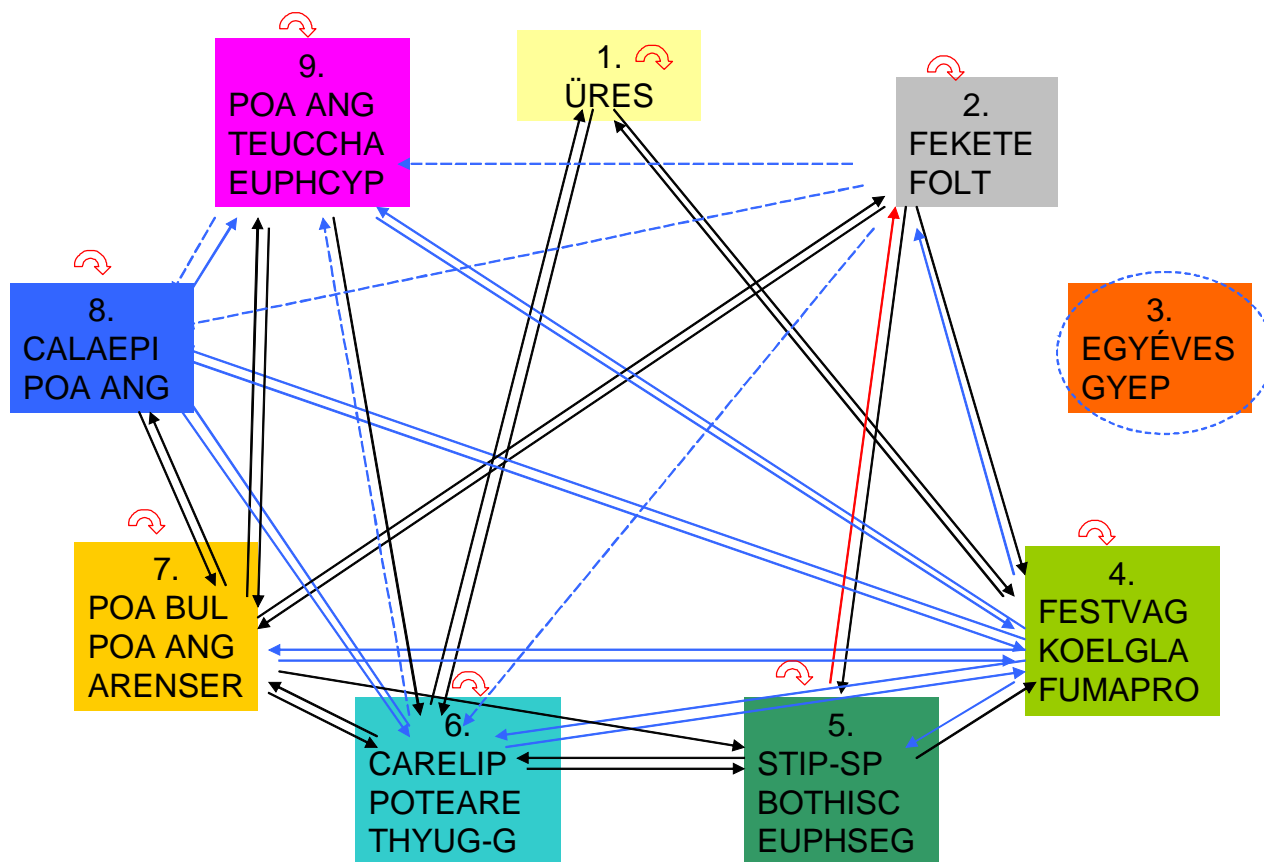
Orgovány nem égett										
Átmeneti mátrix - elméleti átmenetek										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	57	10	14	0	0	0	82
5	0	0	0	11	1,9	2,6	0	0	0	15
6	0	0	0	16	2,9	4	0	0	0	23
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	84	15	21	0	0	0	120

Bugac nem égett										
Freeman-Tuckey eltérések (ti):										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	2,04	-0,6	0	0,1	-0,1	0,5	-0,5	-1,4	-0,3	
2	-0,6	5,76	0	-1,3	1,6	-3,7	-0	-5,2	-1,6	
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
4	0,11	-2,1	0	7,2	-1,1	-5	-2,5	-6,1	-1,6	
5	-0,1	1,79	0	-0,8	-0	-0,5	-0,3	-0,8	-0,2	
6	0,51	-3,6	0	-3,8	-0,7	6,7	0,3	-4,6	-2,2	
7	-0,5	0,8	0	-2,4	1	-0,1	2,1	-0,2	0,7	
8	-1,4	-5,3	0	-6,6	-1,2	-3,7	0,5	7	-1,9	
9	-0,3	-1,5	0	-1,6	-0,2	-0,7	0,2	-3,1	4,6	

Bócsa nem égett										
Freeman-Tuckey eltérések (ti):										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Orgovány nem égett										
Freeman-Tuckey eltérések (ti):										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
4	0	0	0	2,3	-1,8	-5,2	0	0	0	
5	0	0	0	-1,5	2,6	-0,2	0	0	0	
6	0	0	0	-4,9	0,2	4,5	0	0	0	
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

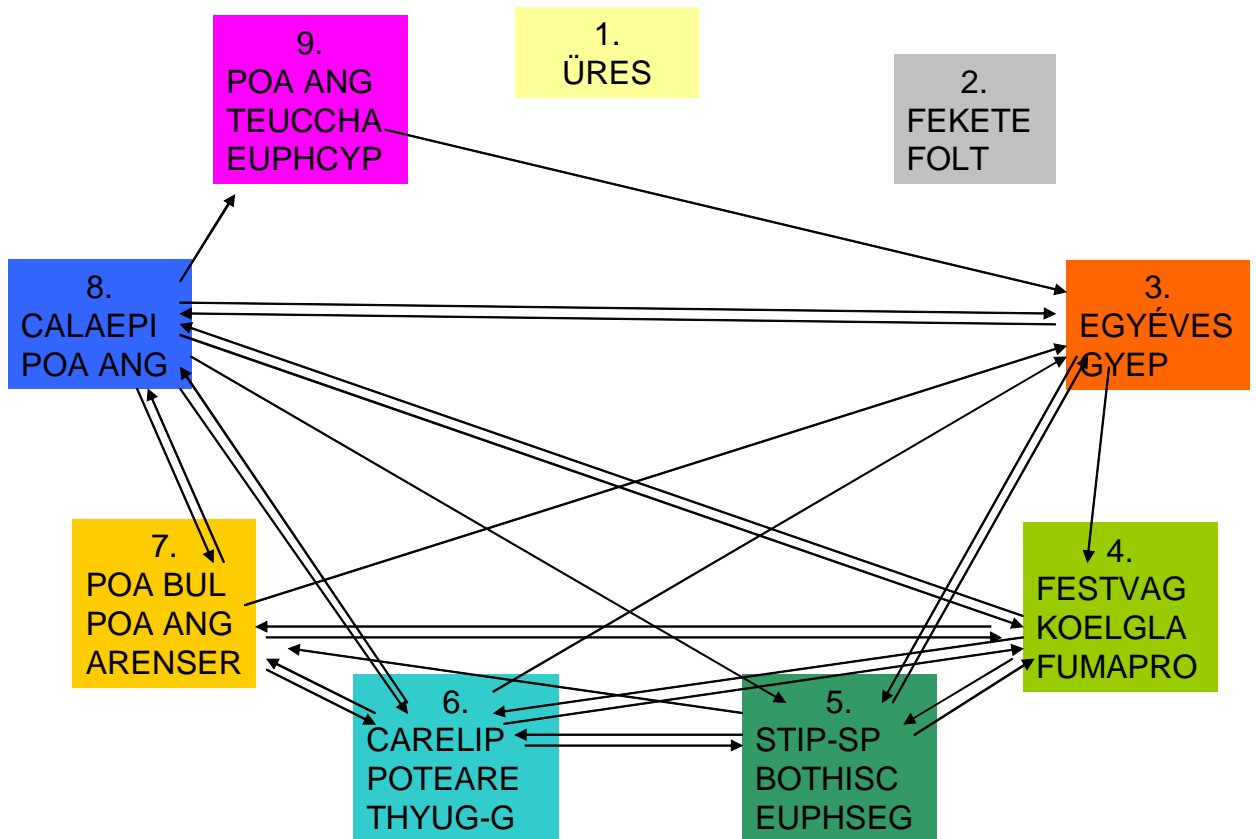
32. ábra Cönostátus-átmenetek a nem égett tisztásokon. Az első sorban szereplő mátrixok sorrendben a bugaci, a bócsai és az orgoványi nem égett tisztásokon 1997 és 2008 között megvalósult cönostátus-átmenetek darabszámait, továbbá a sorösszegeket, oszlopösszegeket és a mátrix főösszegét tartalmazzák. A sorokban szerepelnek azoknak a cönostátusoknak a sorszámai, amelyekből az átalakulások kiindultak, az oszlopokban azok a cönostátusok szerepelnek, amivé alakult a tisztások növényzete. A második sorban szereplő mátrixok a cönostátusok függetlensége esetén számított várható átalakulási gyakoriságokat tartalmazzák. A harmadik sorban szereplő mátrixok tartalmazzák a Freeman-Tukey eltérések értékeit, melyek alapján megállapítható minden mintaterület esetében a megfigyelt és az elméleti mátrixok azonos cellái közötti eltérésekre az első fajú hiba valószínűsége. A 9x9-es mátrixok esetében a $t_i < -1,742$ értékek esetén szignifikánsan ritka (ezt kék színezéssel jelöltem), míg a $t_i > 1,742$ értékek esetén szignifikánsan gyakori (ezt piros színezéssel jelöltem) átalakulásokról beszélhetünk ($\alpha=0,05$). A középső oszlopban a sok azonos (zéró) értéket az magyarázza, hogy a bócsai nem égett tisztásokon a teljes vizsgálati időszakban nem volt cönostátusváltozás és a tisztások mindvégig „Festucás” állapotban voltak.



33. ábra Szukcesszós gráf nem égett, mészkedvelő nyílt homokpusztagyepekre. A kék nyilak a cönostátusok függetlensége esetén várható cönostátus-átmeneti gyakoriságnál szignifikánsan ($p=5\%$) ritkábban megvalósult átalakulási gyakoriságokat jelölik, szaggatottal szedve a meg nem valósult átmeneteket. A kék karika a meg nem valósult cönostátust jelzi. A piros nyilak a cönostátusok függetlensége esetén várható cönostátus-átmeneti gyakoriságnál szignifikánsan gyakrabban megvalósult átalakulásokat jelölik, a cönostátusok önmagukba való átalakulását a föléjük helyezett ívelt nyíllal jelöltem, ha az a várhatónál szignifikánsan gyakoribbnak bizonyult ($\alpha < 0,05$). Szignifikánsan ritkának vagy gyakorinak tekintetem egy cönostátus-átmenetet, ha az a három vizsgálati területből legalább egyen annak bizonyult, és a másik két területen sem született ellenkező irányú szignifikáns eredmény.

Az égett tisztásokon megvalósult cönostátus-átmenetek (34. ábra) szintén a hálózatos, többirányú szukcessziós átalakulások képét mutatják, az „Üres” és a „Fekete folt” cönostátusok hiányával. Az átmeneti mátrixokat és a mátrixokból számított Freeman-Tukey eltérések értékeit a 35. ábra mutatja be. A súlyozott élekkel rendelkező gráf (36. ábra) a

kilencből négy cönostátus szignifikáns stabilitását, továbbá a cönostátusok gyakorisága alapján várható, de meg nem valósult átmeneteket mutatja.



34. ábra Szukcesszós gráf égett, mészkedvelő nyílt homokpusztagyepekre. A nyilak a legalább az egyik vizsgálati területen megvalósult cönostátus-átmeneteket jelölik.

Bugac égett										
Átmeneti mátrix - megvalósult átmenetek										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	2	0	0	0	6	0
4	0	0	0	3	1	0	0	0	0	4
5	0	0	0	1	16	1	1	0	0	19
6	0	0	0	1	3	29	1	2	0	36
7	0	0	1	0	0	1	0	5	0	7
8	0	0	4	0	6	3	4	28	1	46
9	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2
	0	0	6	5	28	34	6	41	2	122

Bócsa égett										
Átmeneti mátrix - megvalósult átmenetek										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	113	0	2	0	1	0	116
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	5	0	4	0	0	0	9
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	3	0	0	0	6	0	9
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	121	0	6	0	7	0	134

Orgovány égett										
Átmeneti mátrix - megvalósult átmenetek										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
4	0	0	0	69	10	3	1	0	0	83
5	0	0	1	7	14	0	0	0	0	22
6	0	0	1	3	3	5	0	0	0	12
7	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	2	82	27	8	1	0	0	120

Bugac égett										
Átmeneti mátrix - elméleti átmenetek										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0,39	0,33	1,84	2,23	0,39	2,69	0,13	8
4	0	0	0,2	0,16	0,92	1,11	0,2	1,34	0,07	4
5	0	0	0,93	0,78	4,36	5,3	0,93	6,39	0,31	19
6	0	0	1,77	1,48	8,26	10	1,77	12,1	0,59	36
7	0	0	0,34	0,29	1,61	1,95	0,34	2,35	0,11	7
8	0	0	2,26	1,88	10,6	12,8	2,26	15,5	0,75	46
9	0	0	0,1	0,08	0,46	0,56	0,1	0,67	0,03	2
	0	0	6	5	28	34	6	41	2	122

Bócsa égett										
Átmeneti mátrix - elméleti átmenetek										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	105	0	5,19	0	6,06	0	116
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	8,13	0	0,4	0	0,47	0	9
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	8,13	0	0,4	0	0,47	0	9
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	121	0	6	0	7	0	134

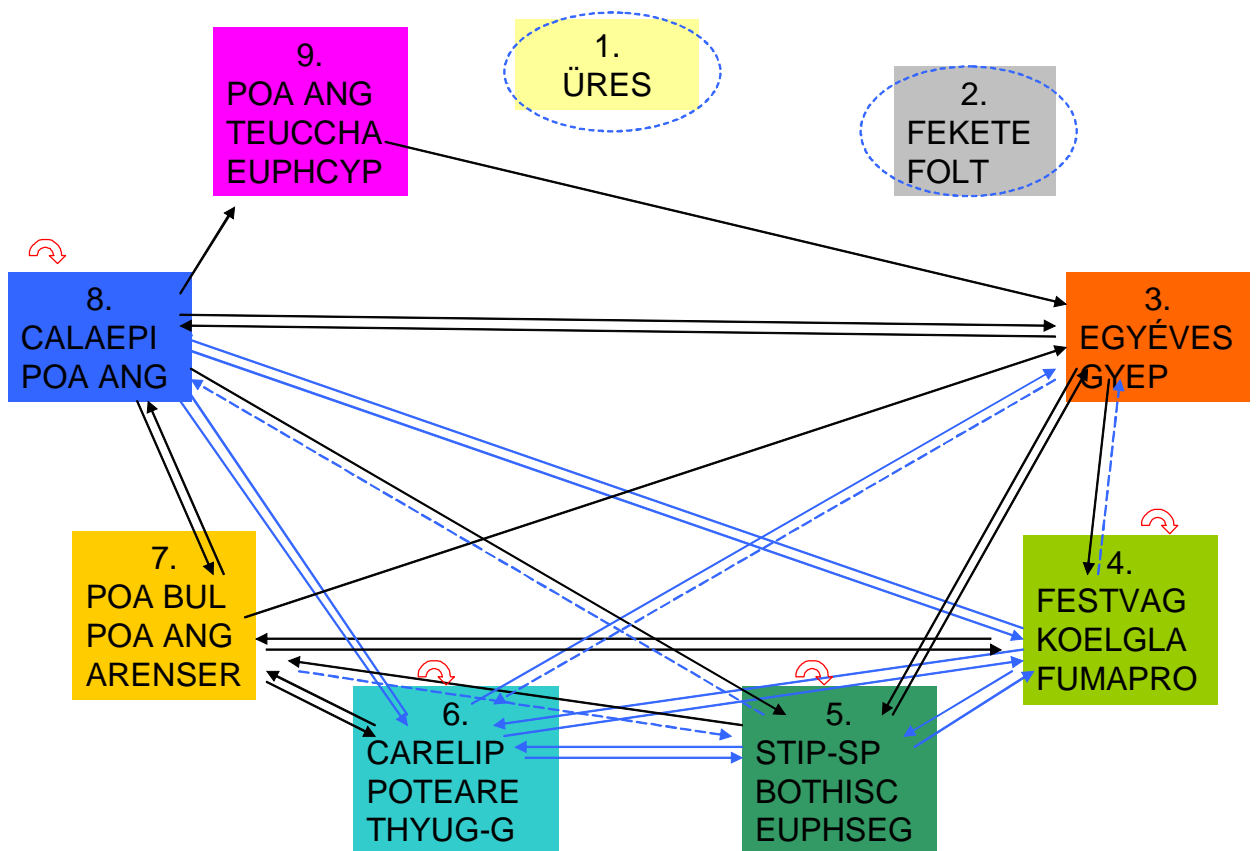
Orgovány égett										
Átmeneti mátrix - elméleti átmenetek										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0,03	1,37	0,45	0,13	0,02	0	0	2
4	0	0	1,38	56,7	18,7	5,53	0,69	0	0	83
5	0	0	0,37	15	4,95	1,47	0,18	0	0	22
6	0	0	0,2	8,2	2,7	0,8	0,1	0	0	12
7	0	0	0,02	0,68	0,23	0,07	0,01	0	0	1
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	2	82	27	8	1	0	0	120

Bugac égett										
Freeman-Tukey eltérések (ti):										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	-0,6	-0,5	0,26	-2,1	-0,6	1,67	-0,2	
4	0	0	-0,3	2,45	0,25	-1,3	-0,3	-1,5	-0,1	
5	0	0	-1,2	0,39	3,83	-2,3	0,24	-4,2	-0,5	
6	0	0	-1,8	-0,2	-2,1	4,45	-0,4	-3,9	-0,8	
7	0	0	0,87	-0,5	-1,7	-0,6	-0,5	1,46	-0,2	
8	0	0	1,07	-1,9	-1,5	-3,5	1,07	2,75	0,41	
9	0	0	1,23	-0,2	-0,7	-0,8	-0,2	-0,9	1,35	

Bócsa égett										
Freeman-Tukey eltérések (ti):										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0,81	0	-1,5	0	-2,6	0	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	-1,1	0	2,62	0	-0,7	0	
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	-2,1	0	-0,6	0	3,4	0	
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Orgovány égett										
Freeman-Tukey eltérések (ti):										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	-0,1	0,6	-0,7	-0,2	-0	0	0	
4	0	0	-1,6	1,58	-2,2	-1,1	0,47	0	0	
5	0	0	0,84	-2,3	3,05	-1,6	-0,3	0	0	
6	0	0	1,07	-2,1	0,3	2,64	-0,2	0	0	
7	0	0	-0,48	-0,4	-0,1	-0	0	0	0	
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

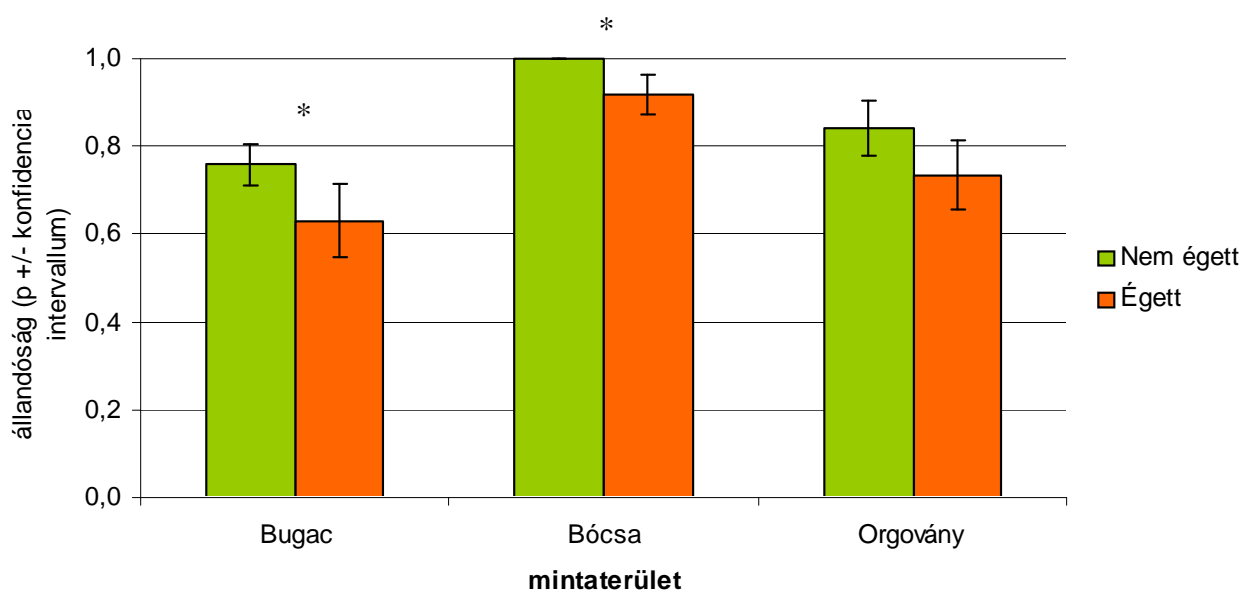
35. ábra Cönostátus-átmenetek az égett tisztásokon. Az első sorban szereplő mátrixok sorrendben a bugaci, a bócsai és az orgoványi égett tisztásokon 1997 és 2008 között megvalósult cönostátus-átmenetek darabszámait, továbbá a sorösszegeket, oszlopösszegeket és a mátrix főösszegét tartalmazzák. A sorokban szerepelnek azoknak a cönostátusoknak a sorszámai, amelyekből az átalakulások kiindultak, az oszlopokban azok a cönostátusok szerepelnek, amivé alakult a tisztások növényzete. A második sorban szereplő mátrixok a cönostátusok függetlensége esetén számított várható átalakulási gyakoriságokat tartalmazzák. A harmadik sorban szereplő mátrixok tartalmazzák a Freeman-Tukey eltérések értékeit, melyek alapján megállapítható minden mintaterület esetében a megfigyelt és az elméleti mátrixok azonos cellái közötti eltérésekre az első fajú hiba valószínűsége. A 9x9-es mátrixok esetében a $t_i < -1,742$ értékek esetén szignifikánsan ritka (ezt kék színezéssel jelöltem), míg a $t_i > 1,742$ értékek esetén szignifikánsan gyakori (ezt piros színezéssel jelöltem) átalakulásokról beszélhetünk ($\alpha=0,05$).



36. ábra Szukcessziós gráf égett, mészkedvelő nyílt homokpusztagyepekre. A kék nyilak a cönostátusok függetlensége esetén várható cönostátus-átmeneti gyakoriságnál szignifikánsan ($p=5\%$) ritkábban megvalósult átalakulási gyakoriságokat jelölik, szaggatottal szedve a meg nem valósult átmeneteket. A kék karika a meg nem valósult cönostátust jelzi. A piros nyilak a cönostátusok függetlensége esetén várható cönostátus-átmeneti gyakoriságnál szignifikánsan gyakrabban megvalósult átalakulásokat jelölik, a cönostátusok önmagukba való átalakulását a föléljük helyezett ívelt nyíllal jelöltem, ha az a várhatónál szignifikánsan gyakoribbnak bizonyult ($\alpha < 0,05$). Szignifikánsan ritkának vagy gyakorinak tekintetem egy cönostátus-átmenetet, ha az a három vizsgálati területből legalább egyen annak bizonyult, és a másik két területen sem született ellenkező irányú szignifikáns eredmény.

A szukcessziós gráfokat csak a tűz hatásának megértése céljából készítettem el, a legelés nem bizonyult kellően intenzívnek a szukcessziós átmenetek befolyásolásához, mint azt a további eredmények is bizonyítják.

A 37. ábra a stabilitást, tehát annak a valószínűségét mutatja meg, hogy egyik évről a másikra egy tisztás cönostátusa nem változik meg. Kétmintás u-próbával megállapítottam, hogy Bugacon ($Z_c=2.52$, $p<0,05$, ahol $Z_{0,05}= 1,96$) és Bócsán ($Z_c =2.06$, $p<0,05$, ahol $Z_{0,05}= 1,96$) az égett tisztásokon szignifikánsan több a cönostátus-változás, míg a tűz időpontjához legközelebb eső orgoványi tisztásokban hasonló a tendencia, de nem szignifikáns ($Z_c =1,89$, $p>0,05$, ahol $Z_{0,05}= 1,96$) az eredmény.



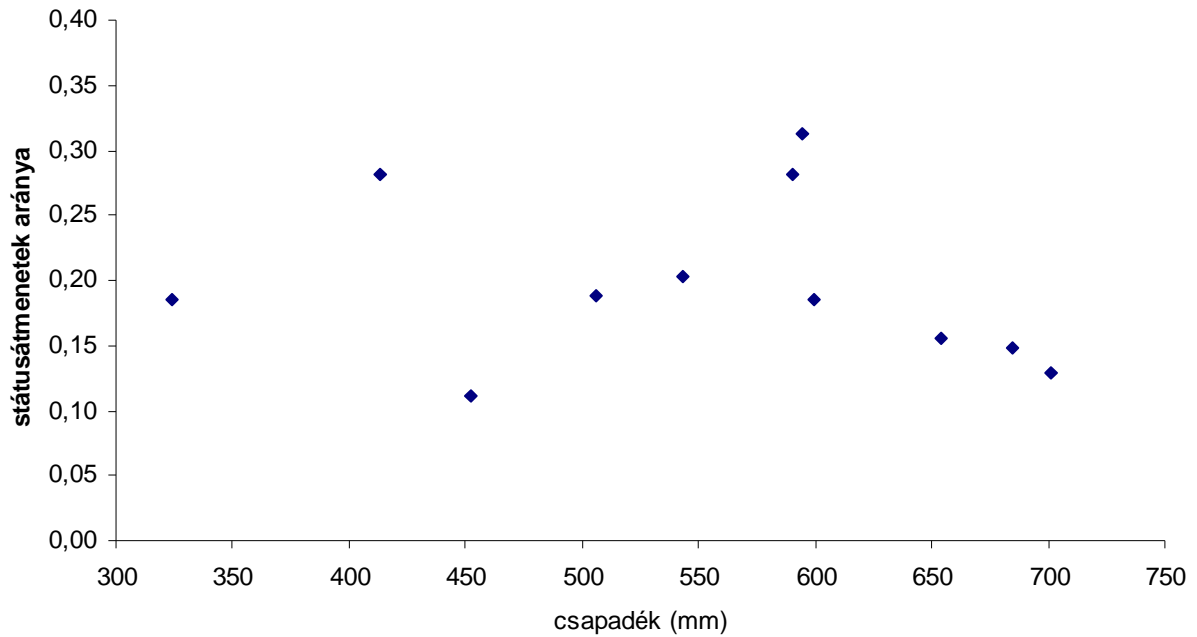
* = szignifikáns különbség az égett és nem égett csoportok között, $p<0,05$

37. ábra Az egymást követő évek között változatlan cönostatusok aránya az egyes kísérleti területeken.

A stabilitásban a nyúllegelés és a legelésmentes kontroll esetében nem találtam szignifikáns különbséget. A kétmintás u-próba eredményei Bugacon: $Z_c =0,20$, $p>0,05$, ahol $Z_{0,05}= 1,96$, Bócsán: $Z_c =0,10$, $p>0,05$, ahol $Z_{0,05}= 1,96$, Orgoványban: $Z_c =0,32$, $p>0,05$, ahol $Z_{0,05}= 1,96$.

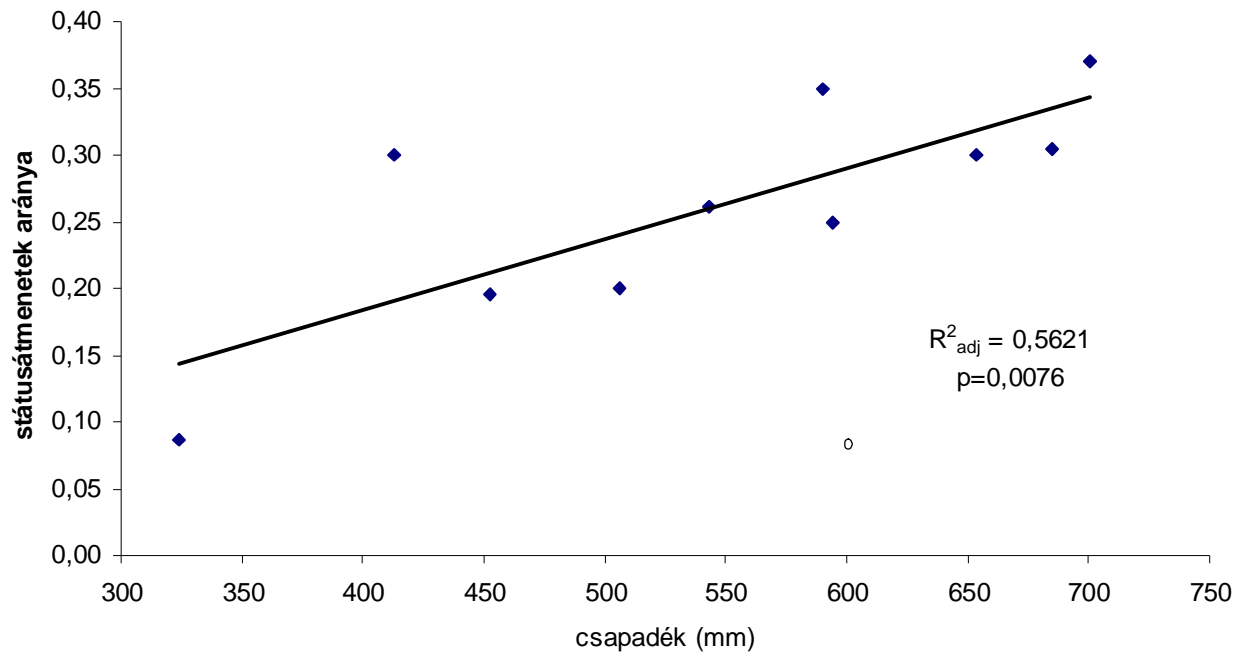
Mivel a tűzön és a legelésen kívül az aszály a legfontosabb mintázatalakító tényezője a félszáraz gyepeknek, és ez homoktalajon fokozottan érvényesül, megvizsgáltam a

csapadékmennyiség hatását a cönostátus-átmenetek relatív gyakoriságára, tehát arra, hogy egy adott évben hány új cönostátus keletkezett osztva a tisztások számával. Az x-tengelyen a felvételezések időpontjához igazodva az előző év októberétől tárgyév szeptemberéig mért csapadékösszeget tüntettem fel. A nem égett területeken (38. ábra) nem találtam összefüggést ($R^2_{adj} = -0,0798$, $p=0,6217$).



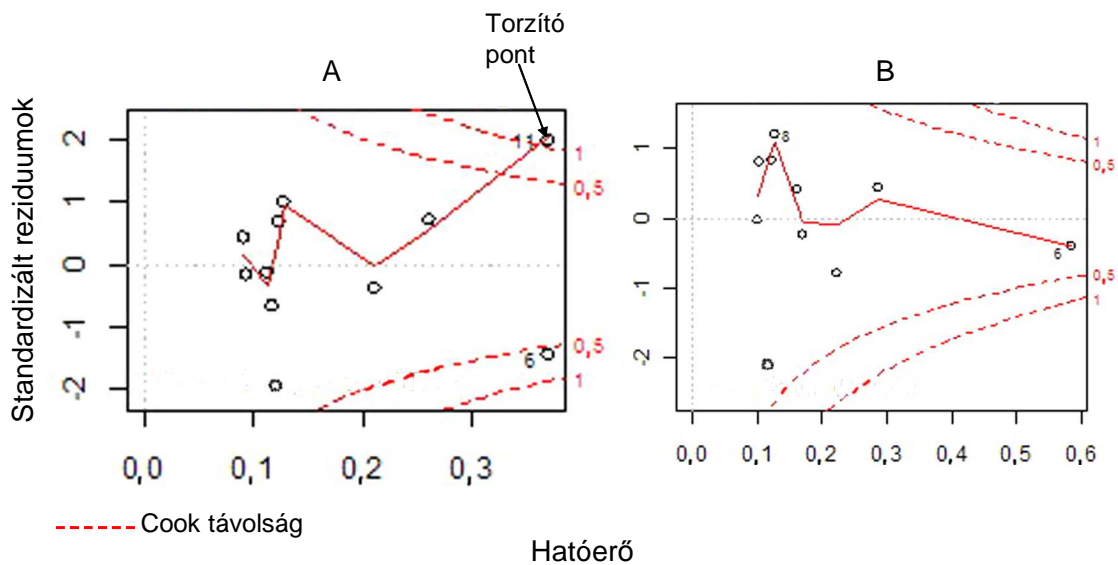
38. ábra A csapadékösszeg hatása a cönostátus-változások arányára a nem égett területeken.

Az égett területeken viszont szignifikánsan növekszik az átmenetek gyakorisága a csapadékmennyiség növekedésével ($R^2_{adj} = 0,5621$, $p=0,0076$) (39. ábra). Mivel terepi élményeimben inkább az aszályokhoz kötődnek a vegetációs változások, a gyep mátrixát alkotó fűvek tömeges pusztulási eseményei, ezért alaposabban megvizsgáltam, hogy a regresszióban szereplő pontok melyik évekhez is tartoznak. A legszárazabb és egyben a legkisebb átmeneti aránnyal jellemezhető év az aszályos 2003-as esztendő volt, míg a legnagyobb megváltozási arányt az aszályt követő csapadékos 2004-es évben tapasztaltam. A lineáris regresszió során a 2008-as év, a 11-es pont a standardizált reziduum-hatóerő ábrán (40. ábra), torzító pontnak bizonyult, mert a Cook-féle D értéke meghaladta a határértéket ($D > 1$) (Reiczigel és mtsai. 2007).



- A regresszió egy torzító pont kihagyásával készült, torzító ponttal $p=0,0673$, $R^2_{adj}=0,2495$.

39. ábra A csapadékösszeg hatása a cönostátus-változások arányára az égett területeken.



40. ábra Az égett területekre vonatkozó lineáris regresszió standardizált reziduuum-hatóerő ábrái (A) torzító ponttal ($D > 1$) és (B) torzító pont nélkül.

A nyúllegelés szempontjából nem találtam szignifikáns összefüggést a csapadék mennyisége és a cönostátus-átmenetek aránya között, sem a legelés kontroll ($R^2_{adj} = 0,0505$, $p > 0,05$), sem az időszakosan legelt ($R^2_{adj} = 0,1165$, $p > 0,05$) elkerítések esetében.

ÉRTÉKELÉS

A Duna–Tisza közti mészkedvelő nyílt homokpusztagyeppek a nyáras-borókás-homoki gyep élőhelykomplex részeként az erdőssztyepp övhöz, tehát egy átmeneti biomhoz tartoznak, az erdőssztyepp öv nyugati kiterjedésének peremén helyezkednek el Európában (Kovács-Láng és mtsai 2000). A kiskunsági Homokhátság hazánk legnagyobb kiterjedésű homokvidéke, növény- és állatvilágát tekintve is önálló egységet képez az Alföldön belül (Molnár 2003). A buckások növényzetének napjainkban megfigyelhető kétkomponensű fiziognómiáját, a mészkedvelő nyílt homoki gyepfoltok és a nyáras-borókás erdőfoltok együttes, mozaikos jelenlétét, klimatikus és edafikus okok együttesen határozzák meg (Rédei 2005). Az Alföld kontinentális éghajlata a kiskunsági Homokhátság homoktalajának jó vízvezető képessége (Molnár 1999) miatt felerősödik, ami félszáraz élőhelyek, a buckás területeken félsivatagi fiziognómiájú vegetáció (Molnár 2003) kialakulását eredményezi. A kétkomponensű rendszer, melyben a fás és gyepi mozaikok dinamikus átalakulásban vannak, a bolygatásokra, a tűzre, legelésre és aszályra érzékenyen reagál (Kertész és mtsai 1993, Katona és mtsai 2004).

Az elmúlt évszázadok antropogén hatásai sokféleképpen befolyásolták a Homokhátság növényzetét (Molnár 2003). A csatornázások folyamányaként bekövetkezett talajvízszint-süllyedés (Pálfai 1994) napjainkban a buckaközi élőhelyek fokozatos visszaszorulását eredményezi, a „*Holoschoenus*” buckaközök eltűnésével a korábban háromkomponensű fiziognómiával rendelkező rendszer felvette a ma megfigyelhető kétkomponensű képét. A termelésbe vonás és erdősítés izoláló hatása miatt a Homokhátságban a természetközeli nyáras-borókások szigetekké zsugorodtak. A 19. század közepéig a szilaj szürkemarhatartás, majd annak fokozatos megszűnésével a 20. század közepéig jellemző kispaszti juhlegeltetés (Biró és Molnár 1998) nagy legelési intenzitást jelentett a homokhátsági tájban. A legelési intenzitás lecsökkenése az 1960-as évektől fokozza a tűzveszélyt, különösen azokban a buckásokban, például Bugacon és Bócsán, ahol ma egyáltalán nem folyik legeltetés. Fontos kiemelni, hogy ebben a rendszerben a tűz nem természetes bolygatás, hanem antropogén hatás. Nem tudunk természetes keletkezésű kiterjedt tüzesetről a Kiskunságban, az általam vizsgált tüzesetek mind gondatlanság vagy gyújtogatás eredményei. A vizsgált növényközösség összetétele is alátámasztja ezt, hiszen a fás vegetációból a boróka nem adaptálódott a tűzhez.

LEGELÉS MINT BIOMASSZA-ELTÁVOLÍTÁS

A Tece-legelőn az általam tanulmányozott homokpusztagyep állomány alpmátrixa az alkalmazott erős vágáskezelésre várakozásaimnak megfelelő érzékenységgel reagált. Kísérletemben az erős vágás megváltoztatta a gyep szerkezetét, míg a gyenge vágásnak nem volt ilyen hatása. Az erős vágás esetében a lecsökkent méretű *Festuca*-tövek között elhelyezkedő hiányfoltok kiterjeszkedtek. Ezt a folyamatot erősítette, hogy az erős vágás pozitívan befolyásolta a hiányfolt-fajok borítását. A gyenge vágás a gyep szerkezetét és a dominancia viszonyokat nem változtatta meg. Kísérletemhez hasonlóan Bullock és munkatársai (1994) megnövelt birkalegelési intenzitás hatására, nedves gyepben, a kétszikűek abundanciájának és fajgazdagságának jelentős növekedését találták.

A vágáskezelések során eltávolított biomassza mennyiségének alakulása az első évben triviális eredmény, az erős vágás a gyenge vágáshoz képest értelemszerűen nagyobb mennyiségű biomassza eltávolításával járt együtt. Fontos azonban, hogy a második vegetációs periódus végétől kezdve már gyenge vágás esetén távolítottam el több biomasszát, pedig az erős vágás a biomassza közel kétszeres hányadának eltávolítását jelentette. Ez az eredmény az erős vágás negatív hatását mutatja a *Festuca vaginata* esetében. Ezt terepi megfigyeléseim is alátámasztják, a másik két kezelési szinthez képest az erős vágásban a domináns fűfaj tövei ritkásabbnak és kisebbnek látszottak. Albertson (1953) kísérletének első évében az erős vágás pozitívan befolyásolta a domináns füvek növekedését rövid fűvű prérin, míg hosszabb távon a domináns fűfajok tömegességének csökkenését kapta. Albertson eredményeihez hasonlóan kísérletemben az első vegetációs periódusban az eltávolított biomassza mennyisége még nem mutat csökkenést, viszont a *Festuca vaginata* borítása már szignifikánsan lecsökkent, míg hosszabb távon, a második vegetációs periódustól kezdve mindkét változó drasztikus csökkenését tapasztaltam. Véleményem szerint az általam szimulált erős legelés már néhány év elmúltával a mészkedvelő nyílt homoki gyep mátrix-fajainak visszaszorulásához vezet.

A mért NDVI-értékek és a vizuális borításbecslés eredményei látszólagos ellentmondásban állnak egymással a második vegetációs periódus végétől kezdve. Ebben az időszakban a gyenge vágáskezelés magasabb NDVI-értékeket eredményezett a kontrollhoz képest, ugyanakkor szignifikánsan csökkentette a *Festuca vaginata* borításértékeit, és nem

okozott szignifikáns növekedést a kis biomasszával jelen lévő hiányfolt-fajok esetében. Az eltérőnek látszó eredményeket az magyarázza, hogy az NDVI kizárólag a zöld növényi felületet becsli, míg a borításba ezen kívül az azévi, nem fotoszintetizáló álló holt részek is beletartoznak. Tehát eredményeim azt mutatják, hogy a kontroll kvadrátokban a *Festuca vaginata* nagyobb borításértékeiért a felhalmozódott álló holt részek voltak felelősek, míg a mérsékelt legelési intenzitás esetén sokkal kevesebb álló holt rész volt a gyeppen. Terepi megfigyelésem alátámasztja a gyenge vágás NDVI által kimutatott serkentő hatását; a gyengén vágott kvadrátokban a *Festuca vaginata* tövei tömöttebbnek és zöldebbnek látszottak, mint a kontrollban. A vizsgált társulásban rendszerint novemberben mértem a legmagasabb NDVI-értékeket, ami a legnagyobb becsült zöld levélfelület-értékeket jelenti. Kovács-Láng és Simon mérései alapján a föld feletti élő növényi részek mennyisége kettős, egy május-júniusi és egy szeptemberi, maximumot mutat társulásunkban (Kovács-Láng 1974, Simon és Kovács-Láng 1972). Eredményem a föld feletti élő fitomassza mennyiségének tekintetében a közepes bolygatás kedvező hatását mutatja. Ez egybevág Noy-Meir (1975) modelljének jóslásával, amelyben különböző legelési intenzitások mellett a növényzet növekedésének egyensúlyi pontjait vizsgálja. Modelljében közepes legelési intenzitás mellett valósul meg az az egyensúlyi pont, amihez a legnagyobb növényzeti növekedés tartozik. A növényevőket az életközösség természetes részének tekintjük, hatásuk nélkül degradációs folyamatok indulhatnak be (Clark 1981, Delibes és Hiraldo 1981). Megjegyzendő, hogy kísérlemben három év elteltével beállt egyensúlyról még nem beszélhetünk. A gyenge vágás a kontroll és az erős vágás közötti legelési intenzitást szimulált. Egyik vágási szint sem nevezhető abszolút értékben erős bolygatásnak, mivel évente összesen kétszeri beavatkozást jelentettek, és a legelő állatok taposását nem szimuláltam.

Az eltávolított biomassza mennyiségétől és a kompenzáció erősségétől függően a produkció csökkenhet, de nőhet is legelés hatására. Semmartin és Oesterheld (2001) a növényi részek 50%-os levágásának hatására a primer produkció csökkenéséről számolt be. Frank és McNaughton (1993) a Yellowstone National Park (USA) területén nagy testű növényevők primer produkcióra gyakorolt hatását vizsgálta; legeltetés hatására a produkció növekedését találta. A legeltetésre adott kompenzációs válasz intenzitása erősen függ az élőhely vízellátottságától. A túlkompenzációs válasz sokkal valószínűbb jobb vízellátottságú füves élőhelyeken, mint szárazabb gyepekben (Belsky 1987). Vizsgálatomban, várakozásaimtól eltérően, az NDVI-értékek azt mutatják, hogy a hiányfolt-fajokat is magába

foglaló összes föld feletti zöld fitomassza mennyisége kompenzálta a vágási szintek hatásait, sőt gyenge vágásnál túlkompenzációról beszélhetünk (19. ábra). A túlkompenzációt a későbbiekben még értelmezni fogom a valódi legelési hatás függvényében is. Szintén kompenzációt tapasztaltunk gyenge vágás esetén a vágáskezeléssel eltávolított, a domináns fűfajok élő és álló holt részeit tartalmazó, biomassza értékeket összevetve az első (2000. XI.) és az utolsó (2003. XI.) kezelési időpontok között (21. ábra). Ugyanekkor az eltávolított biomassza értékek erős vágás esetén a kompenzáció elmaradását mutatják. Az időszak végén kevesebb, mint fele annyi biomasszát tudtam eltávolítani az erősen vágott kvadrátokból, mint az időszak elején. A nem-destruktív terepi spektroszkópiai és a destruktív vágásos biomassza becslések eredményeit összevetve a gyepek kompenzálta a gyenge vágás biomassza-eltávolító hatását, míg erős vágás esetén csak a teljes fitomassza-termelés tekintetében beszélhetünk kompenzációról: a domináns *Festuca vaginata* nem tudta kompenzálni az erős vágás hatását a második vegetációs periódus végétől kezdve. Eredményeim rávilágítanak arra, hogy előzetes várározásaimmal ellentétben a legelés hatásának kompenzációja félszáraz közösségben is előfordulhat, és, mint azt a bevezetésben McNaughton (1983a) első alternatív hipotéziseként említettem, a *Festuca vaginata* kompenzálta a gyenge legelési intenzitásnak megfelelő gyenge vágáskezelések hatását.

Várározásaimnak megfelelően mind a gyenge, mind az erős legelésnek kedvező hatása volt a kvadrátonkénti fajszám tekintetében. Nem csak az erős vágás, hanem még a kezelés gyenge szintje is csökkentette a *Festuca* tövek térfoglalását, mivel azok kevesebb álló holt részt tartalmaztak a kezelés után. Tehát a gyepeket már a gyenge vágás is nyíltabbá tudta tenni, ezzel nagyobb életteret biztosítva a hiányfolt-fajok számára. A *Festuca vaginata* a kezelés erős szintje hatására elvesztette dominanciáját, az így kezelt kvadrátokban kodominánssá vált a korábban alárendelt *Poa bulbosa* és virágzásuk idején a tömegesebb kétszikű egyévesek (pl. *Arenaria serpyllifolia*, *Cerastium semidecandrum*, *Plantago arenaria*) borítása is jelentőssé vált. Eredményeimmel egybevetve, hogy Schuster (1964) szarvasmarha legelés hatására, rövid fűű, félszáraz gyepekben erős legelési szint mellett szintén a kétszikűek tömegességének növekedését tapasztalta. Az erős vágás a kezelés gyenge szintjéhez képest nem növelte a kvadrátonkénti fajszámot, viszont jelentős degradációt okozott a közösség hiányfolt-struktúrájában a mátrix-fajok tömegességének visszavetésével. Mindezeket összevetve a gyenge legelés kedvező hatását láthatjuk az

alárendelt fajok szempontjából, ami fontos hatás a fragmentált és avarosodó homokpusztagyep állományokban élő számos védett faj fennmaradása szempontjából.

Lényeges különbség van továbbá a két vágáskezelésnek a fajgazdagságra gyakorolt hatása között. Az erős vágásnál a kvadrátonkénti fajszám növekedését a hiányfolt-fajok borításának növekedése kísérte, míg a gyenge vágásnál csak a fajszám növekedett szignifikánsan. Megjegyzendő, hogy a kísérleti területem fajkészletében nem történt változás a vizsgált három vegetációs periódusban, ezért a vágáskezelések következtében megnövekedett fajgazdagságot a fajsűrűség növekedésének tekintem.

Várakozásaimmal ellentétben az avarkezelés a gyep fajösszetételét kezdetben kismértékben, később egyáltalán nem befolyásolta. Bosa és Reader (1995) eredményei alapján a füvek avara gyakran limitálja a lágyszárú kétszikűek tömegességét. Fajtól függően több mechanizmus is szerepet játszhat ebben. Az avar mennyisége befolyásolja a fizikai környezetet, az avar alatt alacsonyabb a hőmérséklet és kevesebb fény jut el a talajfelszínig (Facelli és Pickett 1991). Az avar kémiai összetevői a csapadékvízzel az elhalt részekből kimosódnak a talajba, és onnan más növények csíráiba jutva, azok fejlődését jelentősen gátolhatják. Ilyen allelopatikus hatásról számol be terepi vizsgálatai kapcsán Werner (1975) és laborkísérletei alapján Rice (1972). Az avar jelentős mechanikai gátló tényező, ami az újonnan megtelepedett növényegyedek növekedését akadályozza (Al-Mufti és mtsai. 1977). Kísérletemben az avarráadás az első vegetációs periódus elején késleltette a hiányfolt-fajok intenzív tavaszi növekedésének megindulását. Véleményem szerint az avarráadás hatására tapasztalt késleltetést a megnövekedett árnyékolás magyarázza, ami miatt a vegetációs periódus kezdetén kevesebb fény és hő jutott a csíranövényekhez. A vegetációs periódus későbbi szakaszában az időszakos fénylimitáltság megszűnt ezekben a kvadrátokban, a hiányfolt-fajok növekedési hátrányukat behozták. A kisebb termetű egyévesek (*Arenaria serpyllifolia*, *Cerastium semidecandrum*, stb.) és az alárendelt fűfaj (*Poa bulbosa*) keresztül nőttek az avartakarón, az erőteljesebb növekedésű kétszikűek (*Syrenia cana*, *Plantago arenaria*) megbontották azt. A megnövelt avartakarónak már az első vegetációs periódus közepétől nem volt negatív hatása a hiányfolt-fajokra nézve, ezért a *Festuca vaginata* és *Stipa borysthena* avarjának feltételezhetően nincs allelopatikus hatása. Az avarlevételnek és az avarmozgatásnak a hiányfolt-fajok tömegességére és a fajszámra nézve semmilyen serkentő hatását nem tapasztaltam, ellentétben Carson és Peterson (1990) eredményeivel, akik avarlevétel esetén a fajszám növekedését mutatták ki.

Eredményeimmel megegyezően az avar mennyisége a föld feletti fitomassza mennyiségére nézve egyes szerzők eredményei alapján semmilyen hatással sincs (Carson és Peterson 1990, Foster és Gross 1998, Xiong és Nilsson 1999). Hulbert (1969) eredményei alapján azonban az avareltávolítás rövid időtávon belül jelentősen növelte a föld feletti fitomassza mennyiségét. Hulbert a száraz gyepek leégése után tapasztalható produkciónövekedés lehetséges okait vizsgálta. Olyan avareltávolításos kezeléseket alkalmazott, melyek lehetőséget nyújtottak a tűz okozta főbb hatások elkülönített megfigyelésére. A kontrollon kívül így háromféle kezelést végzett. Az egyikben leégette a föld feletti részeket (a vegetációs periódus elején, mikor még jórészt holt növényi részeket ért közvetlenül a tűz), itt a tűz minden hatása jelen volt. A másodikban eltávolította az avar, elkülönített helyen elégette, majd a hamut visszaszórta a megfelelő területre. Ebben az esetben a tűzzel járó hőhatást választotta el a többi hatástól. A harmadik esetben pedig csak avareltávolítást végzett, így nem érte hőhatás a növényzetet, és a szerves anyagok sem jutottak vissza a talajba. Az első évben a primer produkció mindhárom esetben szignifikánsan nagyobbak bizonyult a kontrollhoz viszonyítva, ugyanakkor az egyes kezeléstípusok között semmilyen különbséget nem talált. Ez, értelmezése szerint, azt jelenti, hogy a tűz rövid távú produkciónövelő hatása kizárólag az avar eltávolításának következménye. Xiong és Nilsson (1999) az avar különböző környezeti feltételek mellett okozott lehetséges hatásait dolgozták fel összefoglaló munkájukban, ami sivatagokban, természetes gyepekben, felhagyott szántókon és erdőkben végzett kísérleteket egyaránt magába foglal. A feldolgozott sok vizsgálat alapján összességében kijelenthető, hogy az avarmennyiség nagyobb hatással van egy terület fajgazdagságára, mint a növényzet felszín feletti produktivására. Vizsgálatomban az avarkezelések sem a fajgazdagságot, sem a föld feletti produkciót nem befolyásolták. Az első vegetációs periódus elején avarráadás mellett mért alacsonyabb NDVI-értékek véleményem szerint nem vegetációdinamikai változásokkal magyarázhatók, hanem a szélsőségesen módosított avarborítás-értékek spektroszkópiai adatokat befolyásoló hatásának tudható be, ami az avartakaró felbomlásával és a zöld részek láthatóvá válásával később eltűnt.

Kísérletemben a kezeléseknél időben eltérő volt a hatásuk. Az avarkezeléseknek csak az első vegetációs periódusban, közvetlenül a kezelés után volt tömegességi mintázat befolyásoló hatása. A vágáskezelések hatása a fajszámra, a becsült föld feletti élő fitomassza

mennyiségére és a vágáskezelések során eltávolított biomassza mennyiségére csak a második vegetációs periódus végétől kezdve fejeződött ki.

A LEGELÉS ÉS A TŰZ HATÁSA A GYEP KOMPONENSRE

A növényevők sokoldalúan befolyásolják az erdőssztyepp komplex dinamikáját (Bender és mtsai 1984): megváltoztatják a gyepfoltok borítását, a gyepen belüli tápanyagforgalmat és az erre visszavezethető heterogenitást, a boróka szaporodását (Mátrai és mtsai 1998), valamint egyes folthatárok élességét (Kertész és mtsai 1993). A tecei kísérletben nem vizsgáltam a legeltetés hatásait minden lehetséges oldalról. Egy erősen szelektív legelési nyomást szimuláltam, mely számára csak a mátrix-fajok hozzáférhetőek. A 2003-ban végzett egyéves terepi vizsgálat a szimulált legelést valódi legeltetési kezelésekkel váltotta fel, és ezt kombinálta a tűz hatásainak vizsgálatával. A tecei eredményeknek megfelelően minden kezelés esetén a nyílt homoki gyep szerkezetét nem károsító mérsékelt legelési intenzitást állítottunk be. A vizsgált növényközösség szempontjából fenntartható legelési intenzitások és a tűz terjedési tulajdonságainak illetve hatásának kombinált vizsgálata a bolygatások szerepének mélyebb és átfogóbb értékelését teszi lehetővé.

Eredményeim alapján a birkalegelésnek a tűz kiterjedésére kifejtett hatása a legelési kezelés időzítésétől függ. Előzetes feltevésnek megfelelően a késő tavaszi birkalegeltetés csökkentette a tűz kiterjedését a nyár derekán, a 2003-as aszályos évben. Ugyanakkor ellentmond előzetes várakozásaimnak az a tény, hogy az áprilisi birkalegeltetésnek nem volt a tűz terjedési tulajdonságait mérséklő hatása. Mindezek oka alighanem abban keresendő, hogy az áprilisban birkával legelt gyepfoltoknak elég idejük állt rendelkezésre a tavasz során a regenerációra, és ennek eredményeként az edényes fajok összesített borítása a kontrollhoz hasonló értékeket vett fel az égetés előtt. Az edényes fajok összesített borítása a május végi legeltetések esetén, történt az akár birkával vagy nyúllal, nem tudott regenerálódni júliusig, csak szeptemberig. Izgalmas és váratlan eredmény, hogy az áprilisi birkalegeltetés túlkompensációt okozott a gyepben; szeptemberben az edényesek összesített borítása a tavasz közepén történt legeltetés esetében szignifikánsan magasabbnak bizonyult, mint a kontrollban. Növeli ennek az eredménynek a súlyát az, hogy éppen az áprilisi birkalegeltetés volt az a kezelés, amely a legeltetési kezelések előtt szignifikánsan alacsonyabb borításértékekkel rendelkezett, mint a kontroll. A korábbi, tecei szimulált legeltetési kísérletben is kimutattam, hogy a nyílt homoki gyepben az évenként kétszeri legeléskezelés hatására előfordulhat a túlkompensáció jelensége. Ebből egyrészt az

következik, hogy a szimulált legeltetéssel konzisztens a mérsékelt birkalegeltetés, ami bizonyítja, hogy a szimulált legeltetés megfelelő módszer a probléma vizsgálatára, másrészt viszont az látszik, hogy nem elégséges egy, a legeltetésre vonatkozó átfogó kép megalkotásához, mivel nem vizsgálta a különböző állatfajok és különböző időzítésű legeltetések hatásait. Vizsgálatom szerint tehát az áprilisi birkalegtetésnek az összesített edényes borítás tekintetében éppen serkentő hatása volt a vegetációs periódus második felére. Következésképpen emiatt az áprilisi legeltetés a következő vegetációs periódusban növelheti egy esetleges tűz terjedésének esélyét, így ez a kezelés a tűz terjedésének tekintetében a nem kívánt irányba, serkentőleg is hathat. Ezzel szemben a későtavaszi legeltetések nem eredményeztek túlkompenzációt szeptemberre a növényzet borításában. Prérin végzett vizsgálatok kimutatták, hogy hosszú távon az erős legeltetésnek negatív hatása van a tűz terjedésére, mert hatására felszakadozik a gyepten az élő és holt részekből álló, összefüggő fűtakaró (Gosz és Gosz 1996, Archibald és mtsai 2005). Eredményeim alapján már a mérsékelt legeltetés is csökkent tűzterjedést okoz a mészkevelő nyílt homoki gyepten. A legelés nem csak eltávolítja az éghető anyagot a gyeptől, hanem a taposás meg is bontja az avartakarót és a felszint helyenként összefüggően borító kriptogám réteget, ami hiányfoltképződéshez vezet a homoki gyepten a homoktalaj kis mechanikai ellenálló képessége miatt.

A legelő állat faja is fontosnak bizonyult a tűz terjedő képessége szempontjából, mivel csak a nyúllegelés csökkentette szignifikánsan a tűz terjedési sebességét a gyepten, és csak a májusi birkalegeltetés okozott szignifikáns csökkenést a tűz kiterjedésében. A két faj eltérő legelési szokásainak köszönhetően az áprilisi és májusi birkalegtetés a növényzet magasságát, a nyúllegelés az edényes növényfajok borítását csökkentette erősebben, mivel a birka felülről, addig a nyúl a növényzet belsejében legel. Eredményeim azt mutatják, hogy a tűz terjedésében mind az éghető biomassza mennyisége (élő és holt részek együttesen), mind a növényzet struktúrája, azon belül a magassága meghatározó szerepet játszanak. A száraz biomassza mennyisége csak a legelés hiánya esetén tudott áprilistól júliusig szignifikánsan növekedni. A tavaszi legeltetések eltávolították az élő növényi részek hozzávetőlegesen 50 százalékát, és így a nyári aszály idejére ezekből nem keletkezett avar, csökkentve a kontrollal szemben a tűzveszélyt a gyepten. Cheney és mtsai (1993) eredményei alapján a szélesebbég a legfontosabb szabályozó faktor a tűzterjedés szempontjából. Eredményeim mérsékelt légmozgás mellett a föld feletti fitomassza magasságának és mennyiségének serkentő hatását mutatják a tűz terjedési sebességére és kiterjedésére.

A fajgazdagság kialakításában az alárendelt kétszikűek játsszák a fő szerepet sok gyepi életközösségben (Bakker és Olf 2003), így az általam vizsgált homoki gyepekben is. A birka és a nyúl legelését megfigyelve azt tapasztaltam, hogy a birka felülről legelve inkább a gyepben domináns egyszikűeket fogyasztotta, míg a nyúl a gyep belsejében legelve sok kistermetű kétszikűt is le tudott csipegetni. Ezek szerint nem mindegy, hogy egy terület milyen legelési mintázat valósul meg, hiszen ez szabja meg a növényzetben a friss és elszáradt részek aránya mellett a faji összetételt is (Milchunas és mtsai 1989). Kísérletem során, rövid időtávon belül nem következett be változás a kvadrátonkénti fajszámában a legeléskezelések hatására, hasonlóan Zaady és mtsai (2001) eredményeihez. Ez az eredmény összhangban van a szimulált legeltetési vizsgálat eredményével, ahol a kezelések megkezdése utáni második vegetációs periódus végétől kezdve növelte a legelés a kvadrátonkénti fajszámot, addig pedig nem volt befolyásoló hatása. Kísérletemben a tűz néhány hónapos időtávlatú, fajszámot csökkentő hatása arra vezethető vissza, hogy az égett kvadrátokban nem tudtak regenerálódni az ősz eleji egyéves aszeptushoz tartozó növényegyedek. Prérin folytatott hosszabb időtávú vizsgálatában Collins (1987), a legelés és a tűz kombinált alkalmazása esetén, a fajgazdagság növekedését kapta eredményül. A legeltetés időzítésének fontosságára hívja fel a figyelmet Laycock (1967) a fajkompozíció szempontjából. Többek között vizsgálta egy 1924 és 1949 között csak tavasszal legelt gyepreszen a legelés időpontjában bekövetkező változtatás hatását. A fent említett időszakban a vizsgált üröm faj (*Artemisia tripartita*) tömegessége nagyon megnőtt a gyepen, visszaszorítva ezzel az egyéb kétszikűeket és az addig domináns füveket. A kezelés időpontját őszi időpontra változtatva a folyamat megfordult. Laycock azzal magyarázza a bekövetkezett változást, hogy a fűfajok a tél utáni megújulásuk miatt tavasszal, az *Artemisia tripartita* viszont, mivel őszi is jelentős növekedési aktivitást mutat, őszi voltak érzékenyek a legelésre. Ebből a vizsgálatból kitűnik, hogy a vegetáció szempontjából esetleg károsnak bizonyuló legeltetés megfelelő időzítéssel korántsem bír negatív hatással.

TŰZ UTÁNI SZUKCESSZIÓ A HOMOKHÁTSÁGI NYÍLT GYEPEKBEN

Vizsgálatomat mindhárom mintaterületen azonos élőhelyen, mészkedvelő nyílt homokpusztagyepen végeztem. Az egyes mintaterületek fajkészletében jelentős átfedést találtam. A három mintaterületen a tizenkét év alatt összesen 113 edényes növényfaj fordult elő, ebből Bugacon 91, Bócsán 79, Orgoványban pedig 84 fajt találtam meg. 30 olyan fajt találtam, amely csak egy mintavételi területen került bele a mintavételei egységekbe. Ezek egy részét a gyeppen esetlegesen előforduló, de a tájban gyakori fás szárúak magoncai (egybibéjű galagonya-*Crataegus monogyna*, kökény-*Prunus spinosa*, nyugati ostorfa-*Celtis occidentalis*), más részüket ritka fajok adják (mint például a csak Orgoványban felvételezett *Ephedra distachya*), amelyek előfordulása a másik két mintaterületen is ismert, sokszor akár az elkerítések belsejéből is (például az *Ephedra distachya* bugaci előfordulása), de csak az egyik mintaterületen kerültek bele a mintavételi kvadrátokba. Tehát a három mintaterület növényzeti szempontból igen hasonlóknak mondható, mindhárom esetben mozaikos a vegetáció, jelentős a nyáras-borókás foltok térfoglalása a nem égett részeken és nyársarjakat találunk az égett részeken. Különbség viszont, hogy az orgoványi égett területen a tűz sokkal kevésbé mozaikosan pusztított, mint a bugaci vagy bócsai területeken. Ennek valószínű magyarázata az, hogy az orgoványi tűz az üregi nyulak kipusztulása után, míg a másik két esetben az üregi nyulak által legelt területen terjedt, és az aktív nyúlvarak közelében elhelyezkedő borókás foltok közül sokat megvédett az égéstől a nyulak által ritkásra legelt gyepi vegetáció (Altbäcker 2005).

Az üregi nyulak pusztulása több jelentős mortalitási faktor egybeesése miatt következett be nemcsak a Duna–Tisza közén, hanem az egész országban. A nyulak számát az 1994 nyarán kitörő myxomatózis megfelezte, amellyel szemben kezdtek ellenállóvá válni (Trout 1989), minthogy ez már a harmadik myxomatózis járvány volt egymást követően. A maradék legyengült állat elhullásához vezetett két további faktor, egyrészt a házinyúl-kereskedelmen keresztül hozzánk érkező új járvány, a nyulak vérzések betegség (Calici-vírus) ugyanazon őszön, másrészt az átlagosnál hosszabb hóborítású tél 1995-96-ban. A bekerítésekbe az állatainkat Bugacon myxomatózis ellen beoltva helyeztük ki, de a havas tél illetve a vérzések betegség háromszor is kipusztította őket. A későbbiekben Bugacon, Bócsán és Orgoványban is több alkalommal helyeztünk ki üregi nyulakat a kezelt elkerítésekbe, azok

azonban általában néhány héten belül ragadozók zsákmányává váltak. Mindezek a faktorok közvetlenül befolyásolták a bekerítéses kísérleteket. A tervezettnél kisebb és egyenetlenebb intenzitású legelés hatását a növényzet a tavaszi és őszi növekedési periódusban képes volt kompenzálni, ezért a legelésnek vizsgálatomban nem volt kimutatható hatása a növényzetre.

A klasszikus szukcessziós koncepció szerint a homoki szukcesszió első két állapota, a *Secali sylvestris-Brometum tectorum* és a *Festucetum vaginatae*, melyek közeli rokonságára utal, hogy a jellemző fajaik mind kis W-értékekkel jellemezhetők (Précsényi 1995). Vizsgálatomban a *Secali sylvestris-Brometum tectorum* társulással leginkább az „Egyéves” cönostátus rokonítható (3. cönostátus), míg a legnagyobb fajszámmal rendelkező „Festucás” cönostátus a *Festucetum vaginatae* asszociáció *typicum* és *fumanetosum* szubasszociációit fogja össze (4. cönostátus). Az „Egyéves” cönostátus nem fordult elő a vizsgálat 12 éve alatt a nem égett tisztásokon, az égett tisztásokon azonban többször is kialakult, majd a következő évben mindig át is adta a helyét valamely évelő növényfaj által dominált típusnak. A többi nyolc cönostátus esetében viszont gyakran figyeltem meg önhelyettesítést, tehát igen nagyfokú stabilitást a nem égett tisztásokon. A „Stipás” cönostátus a *Festucetum vaginatae stipetosum* szubasszociációnak felel meg (5. cönostátus). Fajkészlete alapján a *Festucetum vaginatae* társuláshoz tartozik a 6. cönostátus is. Érdekes azonban, hogy ehhez a *Carex liparicarpos*, *Bothriochloa ischaemum* és számos évelő kétszikű által kodominált típushoz nincs külön cönológiai kategória rendelve. Vizsgálatomat megelőzően, homoki szukcessziót leíró munkájában már Bartha (2000) is külön cönostátusként írja le a *Carex liparicarpos* dominálta foltot. A zártabb buckahajlati, buckaközi szürke kákás homoki gyepvel (*Galio veri-Holoschoenetum vulgaris*, korábban a *Festucetum vaginatae holoschoenetum* szubasszociációja) mutat rokonságot a fajszegény *Calamagrostis epigeios-Poa angustifolia* dominálta folt (8. cönostátus) és az évelő kétszikűekben gazdag „*Poa angustifoliás*” (9. cönostátus).

A ritkás növényzetű gyepfoltokban - ami esetünkben az „Üres” és „Fekete folt” cönostátusokat jelenti (1. és 2. cönostátus) - élő növényfajok között Margóczy (1995) nem talált erős pozitív asszociáltságot. Ez alátámasztja azt a döntésemet, hogy külön cönostátusokként kezelem és a fajok hiányával jellemezem a kis edényes és kriptogám borítású tisztásokat. Érdekes átmeneti helyzetben van a „*Poa bulbosás*” (7. cönostátus), benne egyszerre jelenik meg a zártabb növényzeti foltokra jellemző *Poa angustifolia*, a téli

egyévesek, és gyakran a „Fekete folt”-hoz hasonló nagy kriptogám és kis edényes borítás tulajdonsága.

Eredményeim alapján a kriptogámok dominálta „Fekete folt” cönostátus csak a nem égett területeken fordult elő, az égett területeken egyszer sem alakult ki. Ennek egyik magyarázata lehet az edényes fajok gyors és tömeges megjelenése a tűz után, aminek következtében a tisztások, a besorolási szabályoknak megfelelően, még nagy kriptogám borítás esetén is valamelyik edényes dominálta csoportba kerültek. Valójában azonban arról van szó, hogy a tűz a kriptogámok tömegességét jelentősen lecsökkenti, a zuzmók populációmérete még kis intenzitású tűz esetén is töredékére esik vissza (Johansson és Reich 2005), mint azt terepi tapasztalataim és a „Fekete folt” cönostátus hiánya az égett területen is mutatja. A regeneráció vizsgálati területeinken évtizedes léptékű, a vizsgálati területeinken tömeges *Tortula ruralis* és *Cladonia*-fajok betelepülése lassan zajlik (Ónodi 2006). Eredményeimtől eltérően Esposito és mtsai (1999) *macchia* vegetációban a tűz után pionír moha fajok gyors megtelepedését tapasztalták. A vizsgálati területeimen is előforduló *Tortula* és *Tortella* nemzetségek fajai azonban esetükben is a szukcesszió későbbi stádiumában jelentek meg.

Ghermandi és mtsai (2004) a tűz utáni szukcessziós vizsgálataiban háromféle regenerációs folyamatot mutatott ki patagóniai gyepekben. Az egyik a “fantom társulás”, melynek megjelenése közvetlenül a tűz után a magbankból történik. Ezt a közösséget rövid életű fajok alkotják, melyek feltöltik magjaikkal a magbankot, majd a szukcesszió későbbi szakaszában tömegességük gyorsan csökken, és újbóli tömeges megjelenésükhöz egy újabb tüzeset szükséges. A másik regenerációs folyamat a tűz előtti közösség regenerációja, mely történhet a perzisztens, évelő növénytövek tűz utáni újjahajtásával, gyökérről vagy túlélő fás hajtásrészeiről, illetve történhet magról, önbehelyettesítéssel. Harmadik lehetőségként megjelenhetnek az égett területen inváziós növényfajok, melyet segítenek a tűz által megváltoztatott körülmények, a korábbi növényközösség fajainak lecsökkent kompetíciós képessége, és a hirtelen megnövekedett tápanyagmennyiség a talajban.

Bugaci, bócsai és orgoványi vizsgálataim során “fantom társulás” megjelenését nem mutattam ki. Ugyanakkor megjegyzendő, hogy az orgoványi területen is - ahol a legkorábban elkezdődtek a vizsgálatok a tűz után - eltelt két év az égéstől az első felvétel elkészítéséig. Tűz utáni terepbejárásaink azonban azt mutatják, hogy a mészkedvelő nyílt évelő homokpusztagyep évelő növényfajai reziliensnek bizonyultak, és a tüzet követő hetek során

tömegesen hajtottak ki föld alatti épen maradt szerveikből. A néhány héttel a 2007-es kéleshalmi tűz után készült képen (41. ábra) is az látszik, hogy a nyílt homoki gyepen áthaladó tűz után a korábban ott élő évelők kihajtanak. Ezt a jelenséget az magyarázhatja, hogy a nyílt gyep kevés biomasszát tartalmaz, rajta a tűz gyorsan terjed, és a talaj nem ég át mélyen. Feltűnő az orgoványi eredmények alapján, hogy a tűz utáni szukcesszió évelő cönostátusokból indul, olyan cönostátusokból melyek a nem égett területeken is dominálnak és terepbejárásaink alapján a tűz előtt is jelen lehettek. „Üres” cönostátust egyáltalán nem találtunk az égett tisztásokon, az „Egyéves” cönostátus időszakosan jelenik meg, és jellemzően nem közvetlenül a tűz után. Eredményeimhez hasonlóan Uys és mtsai (2004) dél-afrikai félszáras gyepekben a domináns fűfajok nagyfokú rezilienciáját mutatták ki négyéves égetési ciklusok esetén, míg a legtöbb kétszikű faj még az évenkénti égetést is tolerálta.



41. ábra Tűz utáni gyors regeneráció a gyepben (a szerző felvétele)



42. ábra Égett homokbuckás táj Kéleshalmon 2007-ben, középen az átégett talajú korábbi borókás folttal, körben a regenerálódó gyeppel (a szerző felvétele)

A nyáras-borókás fás foltok esetében teljesen más a helyzet. Ezek a mozaikok hosszan és magas hőmérsékleten égnek, alattuk a talaj teljesen átég (42. ábra). Kéleshalmon 2007-ben égett le a nyáras-borókás nyílt homoki gyep komplex. A kéleshalmi területen is hosszú távú szukcesszió kutatási vizsgálatot állítottunk be, melynek még csak az adatgyűjtési szakaszánál tartunk. Ezen a területen vizsgáljuk a nyáras-borókás mozaikok hozzájárulását a táj változatosságához és fajgazdagságához, ezért mintavételi kvadrátokat helyeztünk le égett és nem égett borókás foltok alá. Míg a nem égett borókák alatt az összefüggő avartakarón kívül csak elvétve találunk növényfajokat, addig a mélyen átégett korábbi nyáras-borókás foltokban a tűz után egyéves fajok tömeges megjelenését tapasztaltuk (*Corispermum nitidum*, *Salsola kali*, *Conyza canadensis*, *Polygonum arenarium*, *Secale sylvestre*, *Bromus tectorum*), tehát a fajszegény fás foltok az égés után éppenhogy igen fajgazdaggá, új fajok betelepülésére alkalmas gócpontokká válnak. Ezt az egyéves fajcsoportot azonban nem tekinthetjük egy önálló “fantom társulás”-nak (Ghermandi és mtsai 2004), mivel minden fajuk jelen van a

nyílt homoki gyepekben, és csupán csak a bolygatás hatására történő feldúsulásuk következett be. Bugaci, bócsai és orgoványi terepi tapasztalatom, hogy a többéves borókacsonkok helyét néhány év elteltével elfoglalja a környező gyep. A tűz a vizsgált területen intenzív nyársarj-képződést eredményezett (43. ábra), valamint beindította a *Calamagrostis epigeios* terjedését, egybehangzóan Marozas és mtsai (2007) eredményeivel. Ugyanakkor a régebben leégett bócsai gyepekben, ezzel egy időben, lecsökkent e fajok tömegessége. A nyársarjak kezdeti térhódítása után Bócsán önrítkulást tapasztaltunk (44. ábra), csak egyes *rametek* fejlődtek magasabb fává. Az új nyárfák alatt megindulhat a madarak által terjesztett boróka növekedése. A *Populus*-fajok (*Populus alba*, *Populus nigra*) erős sarjképzését az égés után, amely az égett tájban a tisztások jelentős részén megfigyelhető, a bugaci tűz után két évvel Szujkó-Lacza és Komáromy (1986) is megfigyelte. A közönséges boróka nem regenerálódik az égés után (Marozas és mtsai 2007, Wink és Wright 1973), terepi megfigyeléseink alapján még a részben megpörkölődött egyedek is elpusztulnak.



43. ábra Tűz utáni nyársarj-képződés Orgoványban (a szerző felvétele)



44. ábra A nyársarjak egy része nem fejlődik fává (a szerző felvétele)

Az értekezés tárgyát képező három égett mintaterületen nem figyeltem meg növényi inváziót, hacsak az aszályos évek után az „Egyéves” cönostátus megjelenését, aminek az inváziós kanadai betyárkóró (*Conyza canadensis*) is tagja, majd eltűnését annak nem tekintjük az égett területeken. Akác (*Robinia pseudo-acacia*) és selyemkóró (*Asclepias syriaca*) kevés található ezen a három területen, ezek tűz utáni viselkedéséről majd a kélethalmi eredmények árulhatnak el többet. Az inváziós fajok számára legalkalmasabb megtelepedési pontoknak a mélyen átégett, korábban nyáras-borókás foltok tűnnek. Az inváziós fajok megjelenése esetén azok terjedése a nem égett vagy regenerálódott mészkedvelő nyílt homoki gyepben is várható, mivel elsősorban edafikus tényezők által kontrollált, kis primer produktivitású gyepi élőhelyről van szó, amelyre általában a fajok közötti gyenge kompetíció jellemző (Bertness és Callaway 1994, Grime 1979). Tilman (1988) álláspontja szerint azonban a kompetíció erőssége és a kolonizációt gátló hatás mértéke változatlan a produktivitás növekedésével, ugyanis a kis mennyiségben rendelkezésre álló tápanyagokért való versengés éppolyan fontos, mint a talaj tápanyagtartalmának növekedésével a fényért folytatott küzdelem (Suding és Goldberg 1999). Tehát az inváziós fajok megjelenése esetén azok további terjedésének vizsgálata is fontos feladat az égett homokbuckás területeken.

A cönostátus-átalakulások hálózatos átmeneteket mutatnak, tehát a ritka típusok kivételével minden egyes állapotból (szögpontból) kettőnél több él indul ki a szukcessziós gráfokban, a kapcsolatok iránya a legtöbb esetben megfordítható (31. és 34. ábrák). Ez eltér az irányított változásokat feltételező klasszikus clements-i szukcessziós modelltől, és inkább Egler (1954) kezdeti florisztikai összetétel fontosságát hangsúlyozó elméletének felel meg, melyet Egler elsősorban másodlagos szukcessziós változások leírására vezetett be. Eredményeimhez hasonlóan Capitano és Carcaillet (2008) is Egler modelljének érvényességét kapták eredményül mediterrán cserjések tűz utáni szukcessziójának vizsgálata során. Vizsgálatomhoz hasonlóan, esetükben a másodlagos szukcesszió során előforduló fajok döntő többsége már a tűz utáni első években jelen volt az égett területeken, a tüzet megelőzően jelen lévő növényközösség gyors újratelepődését figyelték meg (Capitano és Carcaillet 2008). Ezek az eredmények esetünkben is felvetik a kérdést, hogy a tűz után zajló folyamatok kimerítik-e a másodlagos szukcesszió fogalmát, vagy csupán olyan metastabil egyensúlyi állapot felé történő változásokat figyelhetünk meg, amely állapot nagyon hasonlít ahhoz, ami a tűz nélkül is megvalósulna (Trabaud 1987).

TŰZ HATÁSA TÁJSZINTEN

A bugaci, a bócsai és az orgoványi mintaterületen egyaránt megfigyelhettük, hogy a tűz fokozza a cönostátus-átalakulások dinamikáját a gyepekben. Azonban ennek a jelenségnek nincs időbeli lecsengése, ha a három területre a tér-idő helyettesítés elvét (Pickett 1989) alkalmazzuk. Tehát a legfiatalabb, orgoványi égett területen nemhogy a legmagasabb lenne a cönostátus-átalakulás valószínűsége két adott év között, hanem pont ezen a mintaterületen nem szignifikáns az eltérés a nem égett elkerítések dinamikájához képest. A fokozott átalakulási dinamika jelenléte mind a kettő-nyolc, a négy-tizennégy és a húsz-harminc éve égett homoki gyepekben arra enged következtetni, hogy a háttérben a tűznek egy közvetett hatása áll, mely vizsgálatunk évtizedes időléptékében állandóan kifejti hatását. A tűznek a vegetáció szempontjából leginkább szembeűnő és hosszú távú hatása a boróka eltűntetése és az árnyékos foltok mennyiségének lecsökkenése. Mivel a tűz utáni időjárás fontos befolyásoló tényezője a tűz utáni másodlagos szukcessziós folyamatoknak (Pickett és mtsai 1987a), és a mészkedvelő évelő nyílt homoki gyepekben a csapadék mennyisége a legfontosabb primer produkciót szabályozó környezeti tényező (Körmöczi és mtsai 1981), megvizsgáltam az égett és nem égett területeken a cönostátus-átalakulások valószínűségének csapadékfüggését. Az égett területek átalakulási dinamikájának csapadékfüggése és a nem égett, jellemzően árnyas nyáras-borókás tisztások érzéketlensége a csapadék mennyiségére azt mutatja, hogy a nem égett területeken valamilyen mechanizmus csökkenti a csapadékmennyiség szerepét a cönostátus-változásokra nézve, ami az égett területeken nem működik. Ez a mechanizmus feltételezhetően a nagyobb fás szárú borítás pufferoló hatása (Bartha és mtsai 2008), mely csökkenti az aszályérzékenységet a fásodási folyamatban előrehaladott, nem égett területeken. Eredményemet alátámasztja, hogy a kevésbé erdősült, de nem égett, nagy egybefüggő gyepterületekből álló fülöpházi buckavidéken a 2003-as aszály jelentős pusztulást okozott mindkét homokpusztagyepi vezérnövény, a magyar csenkesz és a homoki árvalányhaj esetében is (Kovács-Láng és mtsai 2005, Rédei és mtsai 2008), mint azt én is megfigyeltem az orgoványi égett elkerítésekben, ahol a legkevésbé mozaikos volt az égés. Következésképpen az itt bemutatott eredményekben tulajdonképpen a tűz által fátlanná tett (esetleg nyársarjasodó) és a nyáras-borókás által többé-kevésbé közrezárt gyepfoltokat hasonlítottam össze, melyekre ugyanazon időjárási körülmények, mondjuk egy aszály, eltérő

hatással vannak. A kevesebb fás foltot tartalmazó, akár égett vagy nem égett, homoki erdőssztyepp vegetáció az aszályra érzékenyebben reagál, a vezérfajok nagyobb mértékű pusztulása és a következő években az egyévesek előretörése várható. Garadnai és munkatársai (2006) ezzel egybehangzóan a *Populus alba* facilitáló hatását tapasztalták a *Festuca vaginata* túlélése szempontjából nem égett területen. Eredményeimmel érdekes párhuzamban áll Knapp és mtsai (1998) eredménye, akik a tűznek szintén egy közvetett hatását figyelték meg a Konza-prérin. A tengerszint feletti magasság növekedésével a föld feletti nettó primer produkció csökkenését kapták eredményül az évente égetett hosszűfűvű prérin. A háttérben a rendszeres égetés okozta megnövekedett erózió állt, ami a talajt a magasabban fekvő területekről a völgyekbe mosta.

A tűz és a legelés két különböző bolygatási tényező, a gyepi életközösségekre gyakorolt hatásaik különbözőek lehetnek, de egymással szoros összefüggésben állnak (Noy-Meir 1995). Különböző hatással vannak a gyepek cserjésedési folyamatára, mint azt számomra releváns észak-amerikai prérivizsgálatok kimutatták. Az elmúlt évszázadban rövid fűvű prérin birkával és szarvasmarhával történő kiterjedt, erős legeltetés csökkentette a prérítüzek gyakoriságát és kiterjedését (Brockway és mtsai 2002, Taylor 2003). A kiterjedt legeltetés borókafajok invázióját eredményezheti félszáraz gyepekben, mivel csökkenti az éghető anyag mennyiségét és a tüzek intenzitását, mint ahogy ez be is következett az Amerikai Egyesült Államok nyugati részén (Fuhlendorf és Smeins 1997, Baker és Shinneman 2004). A nagy legelési intenzitás csökkenti a tüzek szerepét (Bachelet és mtsai 2000) és a szavanna beerdősüléséhez vezet (van Langevelde és mtsai 2003), melynek mintázata kvázi stabil fázisok között billeg. Ezt a tapasztalatot nehéz hasznosítani a Kiskunságban, minthogy nincsenek hatalmas kiterjedésű természetes mozaikos tájak, és az elmúlt évtizedek tüzesetei megegyeztek abban, hogy ha a borókás-gyep „átbillen” a fátlan fázisba, akkor a fás fázis, legalábbis a boróka, nehezen regenerálódik. Ugyanakkor a tűz által kontrollált életközösségekben a legelés elmaradása vagy lecsökkenése a gyepi vegetáció uralkodóvá válásához vezet, minthogy a tüzet a gyep biomasszája biztosítja (Belsky 1992), viszont főleg a fás vegetációt károsítja. Bond (2005) leírását követve a kiskunsági Homokhátság növényzete, a jelenleg is legeltetett részek kivételével, a tűz által szabályozottnak tűnik. A tájhasználat-változás és az üregi nyúl helyi kihalása miatt lecsökkent legelési intenzitás a felhalmozódó biomassza miatt kiterjedt tüzesetekhez vezethet a Kiskunságban. A közönséges boróka különösen érzékeny a tűzre (Wink és Wright 1973), és terepi megfigyeléseim szerint

nem regenerálódik a tüzeset után. Ezt az érzékenységet az Amerikai Egyesült Államok nyugati részén a préri rehabilitációja során használták a boróka (*Juniperus monosperma*) visszaszorítására (Jameson 1962). Esetünkben ezt a tapasztalatot inkább a csekély számú borókás megvédésére kell hasznosítani a Kiskunságban.

TERMÉSZETVÉDELMI VONATKOZÁSOK ÉS KITEKINTÉS

A Kiskunsági Nemzeti Park Bugac környéki védett területei a homokbuckásokon kialakult nyáras-borókás erdőket, az erdőt körülvevő homoki legelőket és az ezek szélfúttá mélyedéseiben létrejött kiszáradó szikes tavakat hivatottak megőrizni (Tóth, 1979). A kiemelt természetvédelmi célok közül a tűz a nyáras-borókás erdők megőrzése tekintetében a boróka eltüntetése miatt mindenképpen károsnak tekinthető. Az égés természetvédelmi jelentőségét a nyáras–borókás területeken fokozza, hogy annak mintázatát több négyzetkilométeres, nagy elszigetelt foltokban meg tudja változtatni. Ez történt a 2000-es ágasegyházi tűz esetében is. A leégett 400 hektár nagyobb része ültetett erdő, többségében fenyves volt. A Homokhátságban gyakori feketefenyő (*Pinus nigra*) ültetvények rendkívül jól vezetik a tüzet, és mivel gyakran érintkeznek védett területekkel, ezért általában nagy felületen továbbítják a tüzet azok felé, elősegítve nagy egybefüggő nyáras-borókás területek égését. A 2000-es tűzvészben az Izsák–Orgovány–Ágasegyháza határán lévő 120 hektáros nyáras–borókás körülbelül 80 százaléka leégett. Ez a terület nem kapcsolódik egyéb természetes homoki vegetációjú vidékhez, így regenerációja, következésképpen inváziós fajokkal szembeni ellenállása, homoki fajokban való gazdagsága komoly veszélybe kerülhet a kiterjedt égés következtében. Vizsgálataim időtartama alatt nem tapasztaltam növényi inváziót a mintaterületeken, azonban a tűz utáni invázió további, a tűz előtti fás foltokra is kiterjedő vizsgálatokat igényel, melyet a kélethalmi területen részben már meg is kezdtünk. A nyáras-borókás-nyílt homoki gyep komplexből a nyár- és nyílt homoki gyepi fajok gyorsan regenerálódnak a tűz után. A tűz egyik legfontosabb hatásának a boróka eltüntetése, ezáltal a változatos mikrohabitat-szerkezet homogenizálása, az árnyas foltok mennyiségének lecsökkenése tűnik. Amennyiben a természetvédelmi célkitűzés a borókás erdők lehető legnagyobb területen történő megőrzése, annak előfeltétele, hogy az érintett területek természetvédelmi kezelési tervének részévé váljon a tűz elleni védekezési stratégia. A klímaváltozásból adódóan a hőmérséklet emelkedése és az aszályok gyakoriságának növekedése (Mika 2003) abba az irányba hat, hogy ésszerűen szabályozott legeltetéssel olyan természetvédelmi kezelést hozzunk létre, mely alacsony mértékű bolygatás mellett csökkenti az erdőtüzek kialakulásának és terjedésének valószínűségét (Ónodi és mtsai 2008a). Ennek

további tesztelésére nagy tér- és időléptékű kísérletek szükségesek, ahol nagy területek kontrollált égetésére is szükség lenne.

Eredményeim alapján két szempontból tartom javasolhatónak a mérsékelt erősségű legelés természetvédelmi kezelésként való alkalmazását. Egyrészt a homokhátsági buckások területén a tűz elleni védekezés szempontjából (Ónodi 2008a), a jövőbeli tüzesetek kiterjedésének mozaikossá tétele miatt, másrészt a fragmentáció által erősen veszélyeztetett, avarosodó mészkedvelő nyílt homoki gyepek fajgazdagságának és szerkezetének fenntartása érdekében (Ónodi 2002, Ónodi és mtsai 2006). Az üregi nyúl legelése illetve a birkával történő kontrollált, mérsékelt legeltetés a tűzveszély szempontjából ajánlható kezelések (Ónodi 2007), melyek eredményeim, illetve terepi megfigyeléseim alapján a nyílt homoki gyepek fajgazdagságát nem veszélyeztetik. A birkával történő legeltetés mint természetvédelmi kezelés bevezetéséhez még további vizsgálatokat tartok szükségesnek. A homokbuckásokban, nyílt növényzetük és a homoktalaj kis mechanikai ellenálló képessége miatt, a taposáskár elkerülése érdekében a terelt nagy nyájakkal való legelés nem megengedhető, az egyszeri, kis juhnyájjal történő szakaszos legeltetés viszont kezelésként alkalmazható (Margóczy és Kelemen 1997), természetközeli élőhelyeken és parlagokon felváltva alkalmazva a tűzveszély csökkentése mellett elősegítheti a parlagokon folyó másodlagos szukcesszió sikerességét (Csecserits és Rédei 2001, Gibson és mtsai 1987). A birkalegeltetésnél figyelemmel kell lenni arra, hogy a legelt területen a legelési intenzitás sosem homogén, a hodályok környezetében mindig erősebb a bolygatás, ami az inváziós fajok első megtelepedési helyéül szolgálhat (ŠeffEROVÁ StanOVÁ és mtsai 2008). Az üregi nyulak esetében a legelési intenzitás a nyúlvártól számított távolságtól függ (Bilkó 1996, Markó és mtsai 2011). Mintázatalakító hatásuk a gyeppen az éghető anyag mennyiségére azt jelenti, hogy tűz esetén a nyulak által körbelegelt borókák kisebb valószínűséggel égnek le, és az égés így mozaikosabb lesz, mint azt Altbäcker (2005) is megfigyelte a bugaci tűz kapcsán. A buckások növényzetét az üregi nyúl több évszázadon keresztül alakította, Bugacon a 90-es évek közepéig másfél évszázadon keresztül tömeges volt (Altbäcker 2003). Eltűnése a terület jelentős részéről a legelési erősségének csökkenését eredményezte, mely a tüzek terjedésének kedvez, mint azt az értekezésben leírt 2003-as orgoványi kísérlet is igazolja (Ónodi és mtsai 2008a, 2008b). Ezért az üregi nyúl esetleges újbóli elterjedését a Homokhátságban a természetvédelmi értékek, nevezetesen a kiterjedt borókások fennmaradása szempontjából nem tartom ellenjavalltnak. Az üregi nyúl legelésének előnye a birkával történő legeltetéssel

szemben az, hogy állandó költségráfordítás nélkül is folyamatosan jelen van a tájban, legelésével mozaikossá teszi a vegetációt, a helyhez kötött életformája miatt nem hurcol propagulumot kívülről a tájba.

Az itt leírt kezelések alkalmazása ellen szól természetvédelmi szempontból, hogy sem az üregi nyúl (Altbäcker 2003) sem a birka (Kordos 1987) nem őshonos legelő állatok a Kárpát-medencében. A törvényi háttér sem biztosított jelenleg a legeltetéshez a nyílt homoki gyepek és nyáras-borókások alkotta komplex vegetációban. Ennek oka egyrészt az, hogy ez a mozaikos vegetáció jelenleg „erdő” művelési ágban van, mivel a boróka erdőalkotó fafajnak számít, másrészt az új erdőtörvény (2009. évi XXXVII. törvény, 61. § (1) bek. a) pont) alapján továbbra is tilos erdőben legeltetni. Eredményeim alapján fontos lenne, hogy természetvédelmi célból engedélyezni lehessen erdőterületen a legeltetést, hiszen a buckások kis kiterjedése és szigetszerű elhelyezkedése nem teszi lehetővé, hogy táji léptéken egyszerre, érdemben jelen tudjon lenni minden szukcessziós stádium, a tűz által elindított másodlagos szukcesszió fázisait is beleértve. Az értekezésem által felvázolt mérsékelt birkalegeltetés gyakorlati kivitelezését számos körülmény nehezíti. Az időbeli korlátozások, a terelés korlátozása mind-mind eltérnek a szokásos gazdálkodói gyakorlattól, ezen felül a megengedhető állatsűrűség kisebb a gazdálkodói kívánalmaknál, ezért az általam felvázolt mérsékelt birkalegeltetés csak állami támogatással valósítható meg. Ugyanakkor a jelenlegi agrártámogatási rendszer kifejezetten megköveteli a cserjeirtás végzését legelőterületeken, ezért természetközeli fás-cserjés, mozaikos legelőterület támogatott legeltetésére nem sok esély mutatkozik. Ahhoz, hogy az elképzelt mérsékelt legeltetés működhessen, sok kiegészítő intézkedés, a támogatási rendszerek ilyen irányú fejlesztése is szükséges.

Ha a fenti kizáró okok azt eredményezik, hogy a legelési intenzitás tartósan alacsony marad a Homokhátság buckás területein, akkor a jövőben várhatóan a tűz lesz a nyáras-borókás táj szerkezetét alakító elsődleges bolygatási tényező. A legelés hiányában felhalmozódó szerves anyag égésekor a tisztások többé nem működnek tűzpásztaként, és egy esetleges tűz könnyen terjed az egymástól többé-kevésbé elszigetelten elhelyezkedő fás foltok között, az égés kevésbé lesz mozaikos (Ónodi 2008b). A lecsökkenő táji léptékű diverzitás természetvédelmi szempontból aggályos, mivel a fás vegetációnak az árnyékos, mohos (Kalapos és Mázsa 2001) és humuszosabb termőhely-foltok képzésével jelentős szerepe van a nagy biodiverzitású élőhelyfoltok fenntartásában. Az ilyen mozaikos vegetáció égése magát a mintázatot változtatja meg döntő mértékben. A boróka, ami nagyon könnyen

ég, és nem regenerálódik tűz után, hosszú időre eltűnik az égett területről, és átadja a helyét a gyepnek, vagy a sarjhajtásokról könnyen regenerálódó nyárfa-fajoknak illetve akácnak (Matus és mtsai 2003). Következésképpen akár a gyepkomponens terjeszkedik ki a tűz hatására, akár fafajcsere történik sarjakkal, a tűz hatása messze túlmutat az égés azonnali hatásain.

KÖVETKEZTETÉSEK

A célkitűzésben megfogalmazott kérdésekre az értekezésben bemutatott terepi kísérletek eredményei alapján az alábbi válaszokat kaptam:

- 1 Képesek-e kompenzálni a társulásalkotó *Festuca vaginata* és *Stipa borysthena* a különböző legelési intenzitásoknak megfelelő hatásokat, azaz milyen erős legeltetést visel el a mészkedvelő nyílt homoki gyepek hosszú távon?

Megállapítottam, hogy a legelés hatásának kompenzációja félszáraz gyepközösségekben is előfordulhat, de csak mérsékelt legelési nyomás (2,5 birka/ha vagy évi egy-kétszeri 50%-os föld feletti élő biomassza-eltávolítás) esetén. Előzetes várakozásaimmal ellentétben, bizonyos esetekben túlkompenzációt is tapasztaltam. Eredményeim ugyanakkor rávilágítanak arra, hogy előzetes várakozásaimnak megfelelően az erős legelési nyomás (5 birka/ha illetve évi kétszeri 90%-os föld feletti biomassza-eltávolítás) már két-három év elmúltával a nyílt mészkedvelő homoki gyepek degradációjához vezet.

- 2 Milyen intenzitású legelés indukál kompozíciós változásokat, és azok a kompozíciós változások milyen irányúak a közösségekben, hogyan változik a fajgazdagság és változnak-e a dominanciaviszonyok?

Már a mérsékelt erősségű legelés is okoz fajkompozíciós változásokat a mészkedvelő nyílt homokpusztagyepben, de ennek kifejeződéséhez általában több éves kezelés szükséges. Az egyszeri mérsékelt birka, illetve üregi nyúl legelés még csak egyszerű strukturális változásokat, például a növényzet magasságának megváltozását okozza. Ugyanakkor a hatás szempontjából meghatározónak bizonyult a kezelés éven belüli időzítése és a legelő állat faja is. A folyamatos és mérsékelt legelés, a túllegeltetéssel szemben, a gyep szerkezetének és a dominancia viszonyoknak a megváltoztatása nélkül növeli a fajgazdagságot a gyepben. A szimulált erős legelés a kezelés gyenge szintjéhez képest nem növelte a kvadrátonkénti fajszámot, viszont jelentős degradációt okozott a közösség struktúrájában a mátrix-fajok tömegességének visszavetésével.

- 3 Milyen produkciós és kompozíciós hatásai vannak az avarmennyiség megváltoztatásának?

Várakozásaimmal ellentétben az avarmennyiség megnövelése a gyepek kompozíciós összetételét kezdetben csak kismértékben, később egyáltalán nem befolyásolta. Hatására a kora tavaszi aszeptus később indult meg. A vegetációs periódus későbbi szakaszában, az időszakos fénylimitáltság megszűnésével, a hiányfolt-fajok behozták növekedési hátrányukat. Vizsgálatomban az avarkezelések sem a fajgazdagságot, sem a föld feletti produkciót nem befolyásolták.

- 4 Lehet-e legeltetéssel befolyásolni a tűz terjedését a vizsgált nyílt homokpusztagyepben? Alkalmazható-e a legeltetés természetvédelmi kezelésként a tűzveszély csökkentésére a homokhátsági buckásokban?

Már a mérsékelt legelési intenzitás is alkalmas a vizsgált gyepekben a tűz terjedési sebességének és kiterjedésének csökkentésére, figyelembe véve a legelő állat fajtát és a legelés időzítését. Mind az üregi nyúl legelése, mind a nyári aszályos időszakot közvetlenül megelőző kontrollált és mérsékelt birkalegeltetés ajánlható kezelések a tűzveszély szempontjából, hatásukra várhatóan több nem égett mozaik marad a tájban egy jövőbeli tüzeset után.

- 5 Mik a tűz rövid távú hatásai a mészkedvelő nyílt homokpusztagyep kompozíciójára nézve?

A tűznek erős azonnali hatása van a föld feletti növényi részekre, eltünteti az avar és az élő részeket, természetes módon lecsökkenti a kvadrátonkénti fajszámot, a felszínt többé-kevésbé elégett biomassza borítja. A gyepekben csak a felszín alatti részek élnek túl. Az évelő növényfajok reziliensnek bizonyultak, és a tüzet követő hetek során tömegesen hajtottak ki föld alatti épen maradt szerveikből.

- 6 Milyen szukcessziós állapotok valósulnak meg a tűz után, és milyen különbségeket mutatnak ebből a szempontból az égett és a nem égett területek?

Bugaci, bócsai és orgoványi vizsgálataim során az elemzett 12 év alatt 9 cönostátust tudtam elkülöníteni a mészkedvelő nyílt homoki gyepekben. Ezek közül nyolc előfordult a nem égett területeken, nem fordult elő viszont egyszer sem ezeken a nyáras-borókások által többé-kevésbé körülvevett tisztásokon az egyévesek dominanciájával jellemzett cönostátus. Az égett területeken hét cönostátus fordult elő, nem találtam viszont egyszer sem „Üres” és „Fekete folt” állapotokat, tehát az edényes növényfajok mindig dominálják az égett foltokat, aszályos évek után az „Egyéves” cönostátus megjelenik. A vizsgált tisztások nem fásodtak be, a boróka nem jelent meg rajtuk, egy-egy nem égett területen elvétve fordultak elő csíranövényei. A nyársarjak több tisztáson tömegesen jelentek meg, de nem alkottak önálló cönostátust, a vizsgálati időtartam alatt a *Populus*-rametek jellemzően embermagasságnál kisebb cserjék maradtak.

- 7 Mi jellemző a szukcessziós állapotok közötti átmenetekre, a szukcesszió irányára illetve az állapotátmenetek dinamikájára, az égett és nem égett gyepek hosszú távú megfigyelése során?

A tűz fokozza az aszályérzékenységet és így a cönostátus-átalakulások dinamikáját is a gyepekben a különböző korú égett területeken. Az évenkénti állapotváltozások gyakorisága a megelőző időszak csapadékmennyiségével pozitív összefüggést mutat. Várakozásaimnak megfelelően a sűrűn borókás tájrészletben a gyepek állapota stabilabb, aszály esetén, az égett területekkel ellentétben, nem figyeltem meg nagymértékű *Festuca vaginata* és *Stipa borysthénica* pusztulást, az árnyas nyáras-borókás tisztások állapotváltozásai nem mutatnak összefüggést a csapadék mennyiségével. Kiemelendő a nagyobb erdőborítás pufferoló hatása. A cönostátus-átalakulások jellemzően kétirányú, hálózatos átmeneteket mutatnak az égett és a nem égett területeken egyaránt, tehát a tapasztalt másodlagos szukcessziós folyamatok eltérnek az egyirányú változásokat feltételező klasszikus clementszi szukcessziós modelltől.

- 8 Módosítja-e az üregi nyúl legelése a tűz utáni másodlagos szukcessziós folyamatokat?

Nem találtam szignifikáns módosító hatást, ennek oka valószínűleg a kezelés rendszertelensége és gyengesége volt. A folyamatos üregi nyúl jelenlét mellett, a legelés

hatására, a gyepnek a bolygatásokkal szembeni nagyobb ellenálló képességét, a nem égett területekre jellemző gyep gyors kialakulását vártam. Fontos kiemelni, hogy egy ilyen nagy tér- és időléptékű terepi kísérlethez jelentős és megbízható pénzügyi források szükségesek, amelyek nem álltak minden esetben rendelkezésünkre.

- 9 Hogyan változtatják meg a több száz, illetve több ezer hektáros kiterjedésű tűzesetek a nyílt homoki gyep és nyáras-borókások alkotta erdőssztyepp vegetációmozaik foltmintázatát, mekkora a regeneráció időszükséglete?

A tűznek erős homogenizáló hatása van, megfigyelésem alapján a gyep a korábbi borókás foltokra is kiterjed, míg a nyársarjak a gyepben mindenütt előtörnek. Fontos eredmény, hogy a gyepben a növénytövek többsége nem pusztul el, a gyep egy éven belül regenerálódik, és feltételezhetően a tűz előtti évelő állapotokból indul. A *Calamagrostis epigeios* a tűz után időszakosan terjedt, majd várakozással ellentétben Bócsán visszahúzódott az alacsonyabban fekvő nyarasokba, buckaközökbe, és átadta a helyét a „Festucás” típusnak. A kriptogámok tömegessége a legfiatalabb, orgoványi területen nyolc év elteltével is jelentéktelen, az idősebb bócsai és bugaci területeken szignifikáns emelkedő tendenciát mutat. A nyársarjak kezdeti térhódítása után önrítkulást tapasztaltam, csak egyes rametek fejlődtek magasabb fává, a fás vegetáció regenerációja több évtizedes időléptékű (Ónodi 2006). A főleg madarak által terjesztett boróka újbóli betelepülése csak ezt követően, más fák és cserjék alatt indulhat meg.

ÖSSZEFOGLALÁS

A legelés és a tűz a félszáraz és száraz gyepek legfontosabb mintázatalakító tényezői. Az elmúlt évtizedekben a tájhasználat-változás és az üregi nyúl helyi kihalása több lépésben a legelési intenzitás lecsökkenését eredményezte a Duna–Tisza közti Homokhátságban, miközben kiterjedt tűzesetek pusztítottak a területen. A klímaváltozás hatására a tűzesetek gyakorisága várhatóan nőni fog. Feltevésem szerint a lecsökkent legelési intenzitás a tűzveszély fokozódását vonja maga után.

Értekezésemben a legelés és a tűz, mint bolygatási tényezők szerepét vizsgáltam a Duna–Tisza közén, a nyáras-borókások és nyílt homoki gyepek alkotta erdőssztyepp vegetációban. Három terepi kísérletet végeztem, melyekben a legelés hatását vizsgáltam a növényzet kompozíciójára, produkciójára és a tűz terjedésére a nyílt homoki gyepekben. Vizsgálatom kiterjedt továbbá a tűznek a homokhátsági erdőssztyepp vegetációra kifejtett hosszú távú hatásaira is.

Eredményeim alapján a mérsékelt legeltetésnek kedvező hatása van a nyílt évelő homokpusztagyepes fajgazdagságára nézve, miközben nem károsítja a mátrix-fajokat; azok képesek kompenzálni a kezelés mérsékelt szintjének hatásait. Ezen kívül kimutattam, hogy a mérsékelt legeltetés késő tavasszal alkalmazva csökkenti a tűz terjedését a gyepekben, tehát alkalmas a nagy egybefüggő területek égése elleni védekezésre. Az erős legelés jelentősen csökkentette a mátrix-fajok biomasszáját és borítását, és a mérsékelt legeltetéssel szemben megváltoztatta a gyepek hiányfolt-szerkezetét.

Kimutattam, hogy a gyepekben az évelő növények a tűz után gyorsan regenerálódnak. A szukcesszió során az állapotátmenetek hálózatosan és jellemzően kétirányúan zajlanak. Az átmeneti dinamikát a tűz az égés óta eltelt időtől függetlenül serkenti. Ennek a dinamikának a csapadékfüggősége az égett területek esetén arra enged következtetni, hogy a tűznek közvetett és hosszú távú serkentő hatása van a gyepek földdinamikájára. Megállapítottam, hogy a tűznek a természetvédelmi értelemben vett károsító hatása magának a borókás komponensnek a leégése és a gyepek aszályérzékenységének növelése.

SUMMARY

Grazing and fire regimes are the most important large-scale disturbances in semiarid and arid grassland communities. Herbivore density decreased in the area of Kiskunság Sand Ridge due to changed land use practices and the local extinction of wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) during the last decades. At the same time, there were extensive wildfire events in the Sand Ridge Area, which are expected to become more frequent due to climate change. I hypothesized that decreased herbivory increases the extent of both anthropogenic and naturally ignited wildfires.

I studied the role of grazing and fire regimes in the forest-steppe vegetation of the Duna–Tisza Interfluve. I conducted three field studies, where I investigated the effects of herbivory on plant composition, primer production and on the spread of fire in the open sand grassland communities. Furthermore, I wanted to gain more knowledge on the long term effects of fire in the forest-steppe vegetation of the Sand Ridge Area.

My results show that moderate grazing pressure has favourable effect on the open perennial sand grassland community in terms of species density, while it does not cause degradation of the matrix species, which can compensate the effects of the moderate treatments. Furthermore, moderate late spring grazing decreased the spread of fire in the grassland, thus it may inhibit the burning of large areas of the semi-arid forest-steppe. Heavy grazing pressure had a strong negative effect on the biomass and canopy cover of the matrix species, and in contrast with moderate clipping it changed the gap structure of the community.

I found that perennial grasses and forbs can regenerate after a fire event. State-transformations can occur in multiple and mostly bidirectional ways, their dynamics are increased by fire, independently from the age of the burnt area. The fact that fire increases the precipitation-dependency of the semiarid sand grassland dynamics supports the view that fire has an indirect long-lasting positive effect on grassland patch dynamics. I conclude, that harmful effects of fire, in nature conservation terms, reduce the area of *Juniperus* patches and increase the sensitivity of the grassland during drought.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönöm szüleimnek, hogy a biológiai jelenségekre való fogékonyságomat megőrizték és táplálták, továbbá köszönöm feleségemnek a kitartó támogatását, valamint a terepi munkában nyújtott nélkülözhetetlen segítségét.

Köszönettel tartozom témavezetőimnek, Dr. Altbäcker Vilmosnak és Dr. Kertész Miklósnak, továbbá Dr. Hahn Istvánnak a tűz utáni szukcessziós vizsgálatok elindításáért, a mintavételi területek folyamatos fenntartásáért, azért, hogy bevezettek engem a Duna–Tisza közti Homokhátság ökológiai folyamatainak tanulmányozásába, és a közös munkánk során végtelen türelemmel kísérték, segítettek.

Köszönöm Dr. Botta-Dukát Zoltánnak a statisztikai elemzések során nyújtott elengedhetetlen segítségét, útmutatását. Köszönöm Dr. Kröel-Dulay Györgynek a tecei kísérleti terv kialakításnál nyújtott segítségét, a kéleshalmi vizsgálat elindításáért tett fáradozásait és az értekezéshez fűzött kritikai megjegyzéseit.

Köszönöm a MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézetének, korábbi és jelenlegi igazgatóinak – Kovácsné Dr. Láng Editnek, Dr. Prof. Borhidi Attilának, Dr. Prof. Vida Gábornak és Dr. Török Katalinnak, hogy lehetővé tették számomra kutatásaim elvégzését.

Köszönettel tartozom továbbá Dr. Aszalós Rékának, Dr. Bartha Sándornak, Dr. Csatádi Katalinnak, Kucs Piroskának, Dr. Lőkös Lászlónak, Dr. Molnár Editnek, Dr. Németh Istvánnak, Dr. Rédei Tamásnak, Szitár Katalinnak, Dr. Tóth Tibornak, Dr. Váczi Olivérnek és Dr. Virágh Klárának.

Köszönöm a Kiskunsági Nemzeti Parknak a Bugacon, Bócsán és Orgoványban folyó kutatások támogatását, az orgoványi égetéssel vizsgálat kivitelezésének engedélyezését. Külön köszönöm Sipos Ferencnek és Vajda Zoltánnak a természetvédelmi vonatkozásokra adott értékes reflexióit, kiegészítéseit.

Az értekezés tárgykörébe tartozó terepi vizsgálatokat részben a következő pályázatok támogatták: OTKA F5254, T29703, T 032319, NKFP 3B-0008/2002.

IRODALOMJEGYZÉK

- Al-Mufti, M. M., Sydes, C. L., Furness, S. B., Grime, J. P. & Band, S. R. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 65: 759-791.
- Albertson, F. W., Riegel, A. & Launchbaugh, J. L. 1953. Effects of different intensities of clipping on short grasses in West-Central Kansas. *Ecology* 34: 1-20.
- Altbäcker, V., Kertész, M. & Nyéki, O. 1991. The possible role of rabbit *Oryctolagus cuniculus* grazing in maintaining the structure of Bugac Juniper Forest. – In: Horváth, F. (szerk.): Proc. 34th IAVS Symposium on Mechanisms in Vegetation Dynamics. p. 55.
- Altbäcker, V., Gergely, A., Hahn, I. & Szabó, M. 1994. Legelés kizárásának hatása homoki gyepekre. III. Magyar Ökológus Kongresszus, Szeged. Előadások és posztterek összefoglalói p.3.
- Altbäcker, V. 1998: Növény-növényevő kapcsolatok vizsgálata homoki társulásokban. – In: Fekete, G. (szerk.) A közösségi ökológia frontvonalai. *Scientia*, Budapest, pp. 123-145.
- Altbäcker, V., Bilkó, Á., Hahn, I., Kertész, M., & Tóth, T. 1999. Plant-herbivore interactions: the Bugac Rabbit Project. – In: Kovács-Láng, E., Molnár, E., Kröel-Dulay, Gy. and Barabás, S. (szerk.): Long-term Ecological Research in the Kiskunság, Hungary. Institute of Ecology and Botany of the Hungarian Academy of Sciences, Vácrátót. pp. 52-55.
- Altbäcker, V. 2003. Borókás üreginyúl: egy állati tradíció kialakulása és következményei. *Magyar Tudomány* 8: 970-975.
- Altbäcker, V. 2005. Növényzet és növényevők közötti interakciók mechanizmusainak vizsgálata – Akadémiai Doktori Értekezés, Budapest
- Anderson R. C. 1983. An evolutionary model summarizing the role of fire, climate and grazing animals in the origin and maintenance of grassland: An end paper. – In: Estes, J. R., Tyrl, R. J., Brunken, J. N. (szerk.) Grasses and grasslands: Systematics and Ecology. Univ. Oklahoma Press, Norman. pp. 297-308.
- Archibald, S., Bond, W. J., Stock, W. D. & Fairbanks, D. H. K. 2005. Shaping the landscape: fire-grazer interactions in an African savanna. *Ecol. Appl.* 15: 96-109.

- Bachelet, D., Lenihan, J. M., Daly, C. & Neilson, R. P. 2000. Interactions between fire, grazing and climate change at Wind Cave National Park, SD. *Ecol. Model.* 134: 229–244.
- Baker, W. L. & Shinneman, D. J. 2004. Fire and restoration of pinion–juniper woodlands in the western United States: a review. *Forest Ecol. Manag.* 189: 1-21.
- Bakker, J. P., Olf, H., Willems, J. H. & Zobel, M. 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *J. Veg. Sci.* 7: 147-156.
- Bakker, E. S. & Olf, H. 2003. Impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grasslands. *J. Veg. Sci.* 14: 465-474.
- Bartha, S. 2000. In vivo társuláselmélet. – In: Virágh, K., Kun, A. (szerk.) *Vegetáció és dinamizmus, Vácrátót*. pp. 101-140.
- Bartha, S. 2003. A természetvédelmi kezeléseket megalapozó vegetációkutatásokról. – In: Bartha, S., Molnár, Zs. (szerk.) *A természetvédelmi kezelési tervek készítéséhez szükséges vegetációdinamikai, természetességi és regenerációs kérdésekről. Tanulmány a természetvédelmi hivatal számára, Vácrátót*. pp. 1-18.
- Bartha S., Czárán T. & Podani J. 1998. Exploring plant community dynamics in abstract coenostate spaces. *Abstracta Botanica* 22: 49-66.
- Bartha, S., Balogh, L., Biró, M., Bódis, J., Csete, S., Csiky, J., Fráter, E., Hayek, Zs., Lájér, K., Purger, D. & Szigetvári, Cs. 2006. Nyílt és záródó homokpusztagyeppek társulási viszonyainak összehasonlítása a vácrátóti Tece legelőn. – In: E. Molnár (szerk.), *Kutatás, oktatás, értékteremtés. A 80 éves Précsényi István köszöntése, MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót*. pp. 111-132.
- Bartha, S., Campetella, G., Ruprecht E., Kun A., Házi J., Horváth A., Virágh K. & Molnár Zs. 2008. Will inter-annual variability in sand grassland communities increase with climate change? *Community Ecol.* 9 (Suppl): 13-21.
- Bartholy, J., Pongracz, R. & Gelybo, Gy. 2007. Regional climate change expected in Hungary for 2071-2100. *Applied Ecology and Environmental Research* 5(1): 1-17.
- Bartholy, J., Pongracz, R., Torma, Cs., Pieczka, I., Kardos P. & Hunyady, A. 2009. Analysis of regional climate change modelling experiments for the Carpathian Basin. *Int. J. Global Warm.* 1: 238-252.

- Batzli, G. O. 1978. The role of herbivores in mineral cycling. – In: Adriano, D. C. & Brisbin, I. L. (szerk.), Environmental chemistry and cycling processes. U.S. Dept of Energy, CONF-760429, pp: 377-396.
- Belsky, A. J. 1987. The effects of grazing: confounding of ecosystem, community, and organism scales. *Am. Nat.* 129: 777-783.
- Belsky, A. J. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *J. Veg. Sci.* 3: 187–200.
- Bender, E. A., Case, T. J. & Gilpin, M. E. 1984. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology* 65: 1–13.
- Bertness, M. D. & Callaway, R. M. 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.* 9: 191-193.
- Bilkó, Á. 1996. Növényevők hatása a szukcessziós folyamatokra a bugac-bócsai ősbtorókásban. – In: K. Tóth (szerk.), 20 éves a Kiskunsági Nemzeti Park 1975-1995. Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatósága, Kecskemét. pp. 181-193.
- Biró, M. & Molnár, Zs. 1998.: A Duna–Tisza köze homokbuckásainak tájtípusai, azok kiterjedése, növényzete és tájtörténete a 18. századtól. *Történeti Földrajzi Füzetek* 5: 1-34.
- Biró, M. 2003: Pillantás a múltba: a Duna–Tisza közti homokbuckások tájtörténete az elmúlt kétszázötven évben. – In: Molnár Zsolt (szerk.): A Kiskunság száraz homoki növényzete. TermészetBúvár Alapítvány Kiadó, Budapest. pp: 71- 82.
- Biró, M., Révész, A., Molnár, Zs., Horváth, F. & Czúcz, B. 2008. Regional habitat pattern of the Duna–Tisza köze in Hungary II. The sand, the steppe and the riverine vegetation; degraded and ruined habitats. *Acta Bot. Hung.* 50 (1-2): 21-62.
- Boer, M. & Stafford Smith, M. 2003. A plant functional approach to the predictions of changes in Australian rangeland vegetation under grazing and fire. *J. Veg. Sci.* 14: 333-344.
- Bond, W. J. 2005. Large parts of the world are brown and black: a different view on the 'Green World' hypothesis. *J. Veg. Sci.* 16: 261-266.
- Borhidi, A. 2003. Magyarország növénytársulásai. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Boros, Á. 1952. A Duna–Tisza köze növényföldrajza. *Földrajzi értesítő* 1: 39-53.
- Bosy, J. L. & R. J. Reader 1995. Mechanism underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (*Poa pratensis*) litter. *Funct. Ecol.* 9: 635-639.

- Brady, W. W., Stromberg M. R., Aldon, E. F., Bonham, C. D. & Henry, S. H. 1989. Response of a semidesert grassland to 16 years of rest from grazing. *J. Range Manage.* 42: 284-288.
- Brockway, D. G., Gatewood, R. G. & Paris, R. B. 2002. Restoring fire as an ecological process in shortgrass prairie ecosystems: initial effects of prescribed burning during the dormant and growing seasons. *J. Environ. Manage.* 65: 135-152.
- Bruelheide, H. 2000. A new measure of fidelity and its application to defining species groups. *J. Veg. Sci.* 11: 167-178.
- Bruelheide, H. & Chytry, M. 2000. Towards unification of national vegetation classifications: A comparison of two methods for analysis of large data sets. *J. Veg. Sci.* 11: 295-306.
- Bullock, J. M., Clear Hill, B., Dale, M. P. & Silvertown, J. 1994. An experimental study of the effects of sheep grazing on vegetation change in a species-poor grassland and the role of seedling recruitment into gaps. *J. Appl. Ecol.* 31: 493-507.
- Capitano, R. & Carcaillet, C. 2008. Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity: A discussion of succession models. *Forest Ecol. Manag.* 255(3-4): 431-439.
- Carson, W. P. & Peterson, C. J. 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.
- Cheney, N. P., Gould, J. S. & Catchpole, W. R. 1993. The influence of fuel, weather and fire shape variables on fire-spread in grasslands. *Int. J. Wildland Fire* 3: 31-44.
- Chytry, M., Tichy, L., Jason, H. & Botta-Dukát, Z. 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *J. Veg. Sci.* 13: 79-90.
- Clark, W. R. 1981. Role of black-tailed jackrabbits in a North American shrub-steppe ecosystem. *Proc. World Lagomorph Conf.*, Guelph, Ontario. pp.706-719.
- Clements, F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Inst. Washington Publ.* 242: 1-512.
- Collins, S. L. 1987. Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology* 68: 1243-1250.
- Collins, S. L. 1992. Fire frequency and community heterogeneity in tallgrass prairie vegetation. *Ecology* 73: 2001-2006.

- Collins, S. L., Glenn, S. M. & Gibson, G. J. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* 76: 486-492.
- Conedera, M., Tinner, W., Neff, C., Meurer, M., Dickens, A. F., & Krebs, P. 2009. Reconstructing past fire regimes: methods, applications, and relevance to fire management and conservation. *Quaternary Sci. Rev.* 28(20): 555–576.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Coupland, R. T. (szerk.) 1979. Grassland Ecosystems of the World. IBP 18. Cambridge University Press.
- Crawley, M. J. 1983. Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Crawley, M. J. 1989. The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivores in plant population dynamics. In: E.A. Bernays (szerk.), Insect-Plant Interactions. CRC Press Inc. Boca Raton, Florida. pp. 45-71.
- Csecserits, A. & Rédei, T. 2001. Secondary succession on sandy old-fields in Hungary. *Appl. Veg. Sci.* 4: pp. 63-74.
- Csecserits, A., Váczi, O., Katona, K. & Altbäcker, V. 2003. Optimális legelési intenzitás vizsgálata homokpusztagyepben. *Acta Biologica Debrecina* 11: 167–168.
- Delibes, M. & Hiraldo, F. 1981. The rabbit as prey in the Iberian mediterranean ecosystem. *Proc. World Lagomorph Conf.*, Guelph, Ontario, 1979. pp. 614–622.
- Detling, J. K., Dyer, M. I. & Winn, D. T. 1979. Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia* 41: 127-134.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4: 412-418.
- Esposito, A., Mazzoleni, S. & Strumia, S. 1999. Post-fire bryophyte dynamics in Mediterranean vegetation. *J. Veg. Sci.* 10(2): 261-268.
- Facelli, J. M. & Facelli, E. 1993. Interactions after death: plant litter controls priority effects in a successional plant community. *Oecologia* 95: 277-283.
- Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. 1991. Plant litter: light interception and effects on an old field plant community. *Ecology* 72: 1024-1031.

- Fekete, G. 1985. A teresztris vegetáció szukcessziója: elméletek, modellek, valóság. – In: Fekete, G. (szerk.) A cönológiai szukcesszió kérdései, Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 31-63.
- Fekete, G. 1992. The holistic view of succession reconsidered. *Coenoses* 7: 21-29.
- Fekete, G., Tuba, Z. & Melkó, E. 1988. Background processes at the population level during succession in grasslands on sand. *Vegetatio* 77: 33-41.
- Fekete, G., Tuba, Z. & Précsényi, I. 1995. Application of three approaches to evaluate abundance and rarity in a sand grassland community. *Coenoses* 10(1): 29-38.
- Fekete, G., Molnár, Z. & Horváth, F. (szerk.) 1997. A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer. Nemzeti biodiverzitás monitorozó rendszer. II. (National monitoring system of biodiversity). Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest.
- Feldman, S. R. & Lewis, J. P. 2005. Effects of fire on the structure and diversity of a *Spartina argentinensis* tall grassland. *Appl. Veg. Sci.* 8: 77-84.
- Foster, B. L. & Gross, K. L. 1998. Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology* 79: 2593-2602.
- Frank, D. A. & McNaughton, S. J. 1993. Evidence for the promotion of aboveground grassland production by native large herbivores in Yellowstone National Park. *Oecologia* 96: 157-161.
- Frank, D. A., McNaughton, S. J., & Tracy, B. F. 1998. The ecology of the Earth's grazing ecosystems. *BioScience* 48: 513-521.
- Fuhlendorf, S. D. & Smeins, F. E. 1997. Long-term vegetation dynamics mediated by herbivores, weather and fire in a *Juniperus-Quercus* savanna. *J. Veg. Sci.* 8: 819-828.
- Fuhlendorf, S. D. & Engle, D. M. 2004. Application of the fire-grazing interaction to restore a shifting mosaic on tallgrass prairie. *J. Appl. Ecol.* 41: 604-614.
- Fynn, R. W. S., Morris, C. D. & Edwards, T. J. 2005. Long-term compositional responses of a South African mesic grassland to burning and mowing. *Appl. Veg. Sci.* 8: 5-12.
- Garadnai, J., Kovács-Láng, E. & Kröel-Dulay, Gy. 2006. Fehér nyár (*Populus alba*) sarjak lehetséges szerepe nyílt élő homoki gyepek fennmaradásában. *Kitaibelia* 11(1): 50.
- Ghermandi, L., Guthmann, N. & Bran, D. 2004. Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *J. Veg. Sci.* 15: 67-76.

- Gibson, C. W. D., Watt, T. A. & Brown, V. K. 1987. The use of sheep grazing to recreate species rich grassland from abandoned arable land. *Biol. Conserv.* 42: 165-183.
- Gibson, D. J., Hartnett, D. C. & Smith-Merrill G. 1990. Fire temperature heterogeneity in contrasting fire-prone habitats: Kansas tallgrass prairie and Florida sandhills. *Bulletin of the Torrey Botanical Club.* 117: 349-356.
- Gifford, R. M. & Marshall, C. 1973. Photosynthesis and assimilative distribution in *Lolium multiflorum* Lam. following differential tiller defoliation. *Aust. J. Biol. Sci.* 26: 517-526.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club.* 53: 7-26.
- Goodin, D. G. & Henebry, G. M. 1998. Seasonality of finely-resolved spatial structure of NDVI and its component reflectances in tallgrass prairie. *Int. J. Rem. Sens.* 19: 3213-3220.
- Gosz, R. J. & Gosz, J. R. 1996. Species interactions on the biome transition zone in New Mexico: response of blue gramma (*Bouteloua gracilis*) and black gramma (*Bouteloua eripoda*) to fire and herbivory. *J. Arid Env.* 34: 101-114.
- Gough, L. & Grace, J. B. 1998. Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. *Ecology* 79: 1586-1594.
- Greene, D. F. & Johnson, E. A. 1999. Modelling recruitment of *Populus tremuloides*, *Pinus banksiana*, and *Picea mariana* following fire in the mixedwood boreal forest. *Can. J. For. Res.* 29(4): 462-473.
- Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, London, UK.
- Harrison, S., Inouye, B. D. & Safford, H. D. 2003. Ecological heterogeneity in the effects of grazing and fire on grassland diversity. *Conserv. Biol.* 17: 837-845.
- Higgins, S. I., Bond, W. J. & Trollope, W. S. W. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *J. Ecol.* 88(2): 213-229.
- Holland, E. A., Parton, W. J., Detling, J. K. & Coppock, D. L. 1992. Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *Am. Nat.* 140: 685-706.
- Horánszky, A., Fekete, G., Précsényi, I. & Tölgyesi, Gy. 1980. Comparative experimental morphological investigations on populations of *Festuca vaginata* W. et K., I. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 26: 61-69.

- Hulbert, L. C. 1969. Fire and litter effects in undisturbed bluestem prairie in Kansas. *Ecology* 50: 874-877.
- Hulme, P. E. 1996. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *J. Ecol.* 84: 609-615.
- Hurcom, S. J. & Harrison, A. R. 1998. The NDVI and spectral decomposition for semi-arid vegetation abundance estimation. *Int. J. Rem. Sens.* 19(16): 3109-3125.
- Jameson, D. A. 1962. Effects of burning on a Galleta–Black Grama range invaded by Juniper. *Ecology* 43: 760–763.
- Jávorka, S. & Soó, R. 1951. A magyar növényvilág kézikönyve. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Johansson, P. & Reich, P. B. 2005. Population size and fire intensity determine post-fire abundance in grassland lichens. *Appl. Veg. Sci.* 8: 193-198.
- Juhász-Nagy, P. 1986. Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Kalapos, T. 1994. Homokpusztagyepi növények fotoszintézisének és vízforgalmának vizsgálata, különös tekintettel az időszakos szárazság hatására. Kandidátusi Értekezés, Budapest.
- Kalapos, T. & Mázsa K. 2001. Juniper shade enables terricolous lichens and mosses to maintain high photochemical efficiency in a semiarid temperate sand grassland. *Photosynthetica* 39(2): 263-268.
- Katona, K., Bíró, Zs., Hahn, I., Kertész, M. & Altbäcker, V. 2004. Competition between European hare and European rabbit in a lowland area, Hungary: a long-term ecological study in the period of rabbit extinction. *Folia Zool.* 53: 255–268.
- Kárpáti, I. & V. Kárpáti 1954. The aspects of the calciphilous turf (*Festucetum vaginatae danubiale*) in the environs of Vácrátót in 1952. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 1: 129-157.
- Kelemen, J. 2000. Dune Grassland management in Hungary: A case study in using old breeds. – In: Managing scrub encroachment primarily by grazing. *Eurosite Workshop Proceedings*, pp. 15-18.
- Kerner, A. M. 1863. Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck.
- Kertész, Á. & Mika, J. 1999. Aridification - Climate Change in South-Eastern Europe. *Phys. Chem. Earth (A)*, 24(10): 913-920.

- Kertész, M. 1991. Soil moisture regime of sandy desert steppe (Bugac, Hungary). – In: Simon, T. and Kefeli, V., (szerk.) Dynamics of primary production and soil processes in grassland ecosystems. Puschino Research Center. pp. 149-156.
- Kertész, M., Szabó, J., & Altbäcker, V. 1993. The Bugac Rabbit Project. Part I. Description of the study site and vegetation map. *Abstracta Botanica* 17: 187–196.
- Kertész, M., Lhotsky, B. & Hahn, I. 2001. Detection of fine-scale relationships between species composition and biomass in grassland. *Community Ecol.* 2: 221-230.
- Klimes, L. 2003. Scale-dependent variation in visual estimates of grassland plant cover. *J. Veg. Sci.* 14: 815-821.
- Knapp, A. K., Briggs, J. M., Hartnett, D. C., Collins, S. L. 1998. Grassland dynamics. Long-term Ecological research in tallgrass Prairie. Oxford Univ. Press, NY.
- Kordos, L. 1987. Climatic and ecological changes in Hungary during the last 15000 years. In: Pécsi, M. (szerk.) Holocene environment in Hungary. Bp. Geogr. Research Inst. Hung. Acad. Sci. pp. 11-23.
- Kovács-Láng, E. 1974. Examination of dynamics of organic matter in a perennial open sandy steppe-meadow (*Festucetum vaginatae danubiale*) at the Csévharaszt IBP sample area (Hungary). *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 20: 309-326.
- Kovács-Láng, E. & Fekete, G. 1995. Miért kellene hosszú távú ökológiai kutatások? *Magyar Tudomány* 11(4): 377-392.
- Kovács-Láng, E., Kröel-Dulay, Gy., Kertész, M., Fekete, G., Bartha, S., Mika, J., Dobi-Wantuch, I., Rédei, T., Rajkai, K. & Hahn, I. 2000. Changes in the composition of sand grasslands along a climatic gradient in Hungary and implications for climate change. *Phytocoenologia* 30: 385-407.
- Kovács-Láng, E., Kröel-Dulay, Gy. & Rédei, T. 2005. A klímaváltozás hatása a természetközeli erdőssztyepp ökoszisztémákra. *Magyar Tudomány* 7: 812-817.
- Körmöczi, L., Bodrogyó, Gy. & Horváth, I. 1981. Investigation of biological production and bioclimate of sandy grasslands in Bugac (Great Hungarian Plain between Danube and Tisza). *Acta Biol. Szeged.* 27: 55-69.
- Körmöczi, L. 1989. Short term structural changes in sandy grassland sites. *Acta Bot. Hung.* 35: 15-160.
- Körmöczi, L. 1991. Drought-induced changes in a sandy grassland complex in the Great Hungarian Plain. *Acta Biol. Szeged.* 37, 63-74.

- Krebs, C. J. 1994. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. 4th edition, Harper Collins, New York.
- Laycock, W. A. 1967. How heavy grazing and protection affect sagebrush-grass ranges. *J. Range Manage.* 20: 206-213.
- Loreau, M. 1995. Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems. *Am. Nat.* 145: 22-42.
- Louda, S. M., Keeler, K. H. & Holt, R. D. 1990. Herbivore influences on plant performance and competitive interactions – In: Grace, J. B. & Tilman, D. (szerk.): Perspectives on plant competition, San Diego, Academic Press. pp. 445-474.
- Margóczy, K. 1993. Comparative analysis of successional stages of sandy vegetation - a case study. *Tiscia* 27: 3-8.
- Margóczy, K. 1995. Interspecific associations in different successional stages of the vegetation in a Hungarian sandy area *Tiscia* 29: 19-26.
- Margóczy, K. 2001. A vegetációtan természetvédelmi alkalmazásai. PhD értekezés, Szegedi Tudományegyetem Ökológiai Tanszék
- Margóczy, K. & Kelemen, J. 1997. Homoki gyepek – In: Kelemen, J. (szerk.): Irányelvek a füves területek természetvédelmi szempontú kezeléséhez - TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest. pp.103-125.
- Markó, G., Ónodi, G., Csatádi, K., Németh, I., Váczi, O., Bernáth, J., Botta-Dukát, Z., Kertész, M. & Altbäcker, V. 2008. The effects of herbivory and grazing on vegetation. – In: Kovács-Láng, E., Molnár, E., Kröel-Dulay Gy., Barabás, S. (szerk.): The KISKUN LTER: Long-term ecological research in the Kiskunság, Hungary. Institute of Ecology and Botany, Hungarian Academy of Sciences, Vácrátót. pp. 61-63.
- Markó, G., Ónodi, G., Kertész, M. & Altbäcker, V. 2011. Rabbit grazing as the major source of intercanopy heterogeneity in a juniper shrubland. *Arid Land Res. Manag.*, in press.
- Marosi, S. & Somogyi, S. 1990. Magyarország kistájainak katasztere I-II. MTA Földrajztudományi Kutató Intézet, Budapest, p: 1023.
- Marozas, V., Racinkas, J. & Bartkevicius, E. 2007. Dynamics of ground vegetation after surface fires in hemiboreal *Pinus sylvestris* forest. *Forest Ecol. Manag.* 250: 47-55.
- Matus, G., Tóthmérész, B. & Papp, M. 2003. Restoration prospects of abandoned species-rich sandy grassland in Hungary. *Appl. Veg. Sci.* 6(2): 169-178.

- Mazancourt, C., Loreau, M. & Abbadie, L. 1998. Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology* 79: 2242-2252.
- Mátrai, K., Altbäcker, V. & Hahn, I. 1998. Seasonal diet of rabbits and their effect on juniper in Bugac Juniper Forest (Hungary). *Acta Theriol.* 43: 107–112.
- McNaughton, P. 1979. Grazing as an optimization process. grass-ungulates relationships in the Serengeti. *Am. Nat.* 113: 691-703.
- McNaughton, S. J. 1983a. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- McNaughton, S. J. 1983b. Physiological and ecological implications of herbivory. – In: Lange, O. L., Osmond, C. B., Nobel, P. S. & Ziegler, H. (szerk.), *Encyclopedia of plant physiology*, 15: Functional responses to the chemical and biological environment. Springer, New York.
- McNaughton, S. J., Banyikwa, F. F. & McNaughton, M. M. 1998. Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: The Serengeti. *Ecology* 79: 587-592.
- Milchunas, D. G., Lauenroth, W. K., Chapman, P. L. & Kazempour, M. K. 1989. Plant communities in relation to grazing, topography and precipitation in a semiarid grassland. *Vegetatio* 80: 11–23.
- Milchunas, D. G. & Lauenroth, W. K. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecol. Monogr.* 63(4): 327-366.
- Miller, T. E. 1982. Community diversity and interactions between the size and frequency of disturbance. *Am. Nat.* 120: 533-536.
- Mika, J. 2003. Regionális éghajlati forgatókönyvek: tények és kétségek. – In: Csete László (szerk.): "Agro-21" Füzetek 32, pp. 11-24.
- Molnár, Zs. 1999. Nyílt, évelő, mészkedvelő homokpusztagyep. – In: Borhidi, A., Sánta, A. (szerk), *Vörös könyv Magyarország növénytakarásairól*. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest. pp. 333-336.
- Molnár, Zs. (szerk.) 2003. *A Kiskunság száraz homoki növényzete*. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest, Hungary.
- Noy-Meir, I. 1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *J. of Ecology* 63: 459-481.
- Noy-Meir, I. 1995. Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of Mediterranean grasslands. *J. Veg. Sci.* 6: 701-710.

- Ónodi, G. 2002. A legelés mintázatalakító hatásainak vizsgálata nyílt, évelő, mészkedvelő homokpusztagyepen. Szakdolgozat, ELTE TTK Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest.
- Ónodi, G. 2006. Tűz utáni vegetációs változások hosszú távú vizsgálata kiskunsági nyílt homokpusztagyepekben. – In: Gulyás, P., Kalapos, T., Tóth, A. és Vízy, I. (szerk.) Ökológiánk mai helyzete, Juhász-Nagy Pál most lenne 70 éves, 88-90. oldal. ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék és a Természet- és Környezetvédő Tanárok Egyesülete kiadása, Budapest.
- Ónodi, G., Kertész, M. & Botta-Dukát, Z. 2006. Effects of simulated grazing on open perennial sand grassland. *Community Ecol.* 7: 133-141.
- Ónodi, G. 2007. Legelésvizsgálatok mészkedvelő nyílt homoki gyepekben. – In: Horváth András és Szitár Katalin (szerk.): Agrártájak növényzetének monitorozása. A hatás-monitorozás elméleti alapjai és gyakorlati lehetőségei, MTA ÖBKI, Vácrátót. pp. 188-193.
- Ónodi, G., Csatádi, K., Németh, I., Váczi, O., Botta-Dukát, Z., Kertész, M. & Altbäcker, V. 2008a. Birka (*Ovis aries*, L.)- és nyúllegelés (*Oryctolagus cuniculus*, L.) hatásainak vizsgálata az égésre homokpusztagyepen. *Természetvédelmi Közlemények*, 14: 117-129.
- Ónodi, G., Kertész, M., Botta-Dukát, Z. & Altbäcker, V. 2008b. Grazing Effects on Vegetation Composition and on the Spread of Fire on Open Sand Grasslands. *Arid Land Res. Manag.* 22(4): 273-285.
- Pacala, S. W. & Crawley, M. J. 1992. Herbivores and plant diversity. *The American Naturalist* 140: 243-260.
- Painter, E. L. 1987. Grazing and intraspecific variation in four Nord American grass species. Ph. D. dissz. Colorado State University, Fort Collins
- Pálfai, I. (szerk.) 1994. Összefoglaló tanulmány a Duna–Tisza közti talajvízszint-süllyedés okairól és a vízhiányos helyzet javításának lehetőségeiről. – In: A Duna–Tisza közti hátság vízgazdálkodási problémái. A Nagyalföld Alapítvány Kötetei, Békéscsaba. pp. 111-126.
- Pálfai, I. 1996. A talajnedvesség és a talajvízállás változásai az Alföldön. *Vízügyi Közlemények* 78(2): 207-218.

- Pickett, S. T. A. (1989) Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. – In: Likens., G. E. (szerk.) Long-term studies in ecology. Springer-Verlag, New York, NY, pp. 110-135.
- Pickett, S. T. A., Collins, S. L. & Armesto, J. J. 1987. (a) A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.
- Pickett, S. T. A., Collins S. L., & Armesto, J. J. 1987. (b) Models, mechanisms and path ways of succession. *Bot. Rev.* 53: 335-371.
- Pozsár, B. I. 1980. Peak levels of endogenous cytokinins after decapitation in leaves of leguminosus plants: increase of protein and chlorophyll contents and photosynthetic ¹⁴CO₂ fixation. *Acta Agron. Acad. Sci. Hungaricae* 29: 47-50.
- Précsényi, I. 1991. Szukcesszió. – In: Hortobágyi T. és Simon T. (szerk.) Növényföldrajz, társulástan és ökológia. Tankönyvkiadó, Budapest, p. 223.
- Précsényi, I. 1995. A homoki szukcesszió sorozat tagjai és a W indikátor számok közötti kapcsolat. *Bot. Közlem.* 82(1-2): 59-66.
- Précsényi, I., Fekete, G., Molnár, E., Melkó, E. & Virágh, K. 1979. Niche studies on some plant species of a grassland community V. The position of the species in the three-dimensional niche space. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 25: 131-138.
- R Development Core Team 2009. 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>.
- Rapaics, R. 1925. A növények társadalma. Bevezetés a növényzociológiába. Atheneum, Budapest
- Rau, J. R., Beltran, J. F., Delibes, M. 1981. Habitat segregation between rabbits and hares in Coto Donaña, SW Spain. *Proc. World Lagomorph Conf.*, Guelph, Ontario, 1979. pp. 609-614.
- Reiczigel, J., Harnos, A. és Solymosi, N. 2007. Biostatisztika nem statisztikusoknak. Pars Kft, Nagykovácsi. pp: 283-289.
- Rédei, T. 2005. A növényi fajkészlet eloszlása nyílt száraz gyepekben. PhD értekezés, MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót.
- Rédei, T., Csecserits, A., Kröel-Dulay Gy. & Lhotsky, B. 2008. The effects of extreme droughts on sand grasslands. – In: Kovács-Láng, E., Molnár, E., Kröel-Dulay, Gy., &

- Barabás, S. (szerk.): The KISKUN LTER: Long-term ecological research in the Kiskunság, Hungary pp. 55-56.
- Rice, E. L. 1972. Allelopathic effects of *Andropogon virginicus* and its persistence in old fields. *Am. J. Bot.* 59: 752-755.
- Roujean, J. L. & Breon, F. M. 1995. Estimating PAR absorbed by vegetation from bidirectional reflectance measurements. *Rem. Sens. of Env.* 51: 375-384.
- Samu, F., Kádár, F., Ónodi, G., Kertész, M. & Szirányi, A. 2010. Differential ecological responses of two generalist arthropod groups, spiders and carabid beetles (Araneae, Carabidae), to the effects of wildfire. *Community Ecol.* 11(2): 129-139.
- Schuster, J. L. 1964. Root development of native plants under three grazing intensities. *Ecology* 45: 63-70.
- Seastedt, T. R. 1985. Maximization of primary and secondary productivity by grazers. *Am. Nat.* 126: 559-564.
- ŠeffEROVÁ StanOVÁ, V., Vajda, Z. & Janák, M. 2008. Management of Natura 2000 habitats. 6260 Pannonic sand steppes. European Commission.
- Semmartin, M. & Oesterheld, M. 2001. Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. *Oecologia* 126: 225-230.
- Simon, T. 2000. A magyarországi edényes flóra határozója. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Simon, T. 2003. Baktérium-, alga-, gomba-, zuzmó- és mohahatározó. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Simon, T. & Kovács-Láng, E. 1972. Produkcióbíológiai vizsgálatok a csévharaszti IBP mintaterületen. *MTA Biol. Oszt. Közlem.* 15: 61-69.
- Simon, T. & Rajkai, K. 1985. A bugaci flóra, a növénytársulások és a talaj. In: Tóth, K. (szerk.) 1985. Tudományos kutatások a Kiskunsági Nemzeti Parkban, 1975-1984. Hungexpo, Budapest. pp.146-152.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1981. Biometry - The principles and practice of statistics in biological research. Second edition. W.H. Freeman and company, New York. pp. 755.
- Soó, R. 1973: Az erdőspuszta Magyarországon. *Bűvár* 18: 131-137.
- Suding, K. N. & Goldberg, D. E. 1999. Variation in the effects of vegetation and litter on recruitment across productivity gradients. *J. Ecol.* 87: 436-449.

- Szabó, Gy. & Gucci, J. 1996. Investigations of the behavior of ^{110m}Ag in soil systems. *International Congress on Radiation Protection, Proceedings 2*: 663-665.
- Szinell, C. S., Bussay, A. & Szentimrey T. 1998. Drought tendencies in Hungary. *Int. J. Climatol.* 18(13): 1479-1491.
- Szodfridt, I. 1968. Borókás-nyárasok Bugac környékén. *Bot. Közl.* 56: 159-165.
- Szujkó-Lacza, J. & Komáromy, Zs. P. 1986. Postfire resuccessional process in juniper-poplar wood in Bugac Kiskunság National Park, Hungary. *Bull. Bot. Surv. India* 28: 89-110.
- Taylor, C. A. 2003. Rangeland monitoring and fire: wildfires and prescribed burning, nutrient cycling, and plant succession. *Arid Land Res. Manag.* 17: 429-438.
- Tichy, L. 2002: JUICE, software for vegetation classification. *J. Veg. Sci.* 13: 451-453.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Tilman, D. & Pacala, S. W. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. – In: Ricklefs, L. E. & Schluter, D. (szerk.): Species diversity in ecological communities, 13-25, University of Chicago, Chicago Press.
- Tóth, K. (szerk.) 1979. Nemzeti Park a Kiskunságban. Natura, Budapest.
- Trabaud, L. 1987. Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the Mediterranean basin. *Ecol. Medit.* 13:25-37.
- Trout, R. C. 1989. Is myxomatosis still a regulatory factor in wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) populations in Britain? *Proc. Fifth Int. Theriological Congr.*, Rome. p. 112.
- Tükel, T. 1984. Comparison of grazed and protected mountain steppe rangeland in Ulukisla, Turkey. *J. Range Manage.* 37: 133-135.
- Uys, R. G., Bond, W. J. & Everson, T. M. 2004. The effect of different fire regimes on plant diversity in southern African grasslands. *Biol. Conserv.* 118: 489-499.
- van Langevelde, F., van Vijver, C. A. D. M., Kumar, L., van Koppel, J., Ridder, N., van Andel, J., Skidmore, A. K., Hearne, J. W., Stroosnijder, L., Bond, W. J., Prins, H. H. T., & Rietkerk, M. 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology* 84: 337-350.
- van Overbeek, J. 1966. Plant hormones and regulators. *Science* 152: 721-731.
- Várallyay, Gy. 1984. Magyarországi homoktalajok vízgazdálkodási problémái. *Agrokémia és Talajtan* 33(1-2): 159-169.

- Veblen, T. T., Baker, W. L. & Montenegro, G. (szerk) 2003. Fire and Climatic Change in Temperate Ecosystems of the Western Americas. Springer, New York.
- Verhoeven, K. J. F., Simonsen, K. L. & McIntyre L. M. 2005. Implementing false discovery rate control: increasing your power. *Oikos* 108: 643-647.
- Virágh, K., Horváth, A., Bartha, S. & Somodi, I. 2008. A multiscale methodological approach for monitoring the effectiveness of grassland management. *Community Ecol.* 9(2): 237-246.
- Vogel, W. G. & van Dyne, G. M. 1966. Vegetation responses to grazing management on a foothill sheep range. *J. Range Manage.* 19: 80-85.
- Werner, P. A. 1975. The effects of plant litter on germination in teasel *Dipsacus sylvestris* Huds. *Am. Midl. Nat.* 94: 470-476.
- Whelan, R. J. 1995. The Ecology of Fire. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- White, M. A., Asner, G. P., Nemani, R. R., Privette, J. L. & Running, S. W. 2000. Measuring fractional cover and leaf area index in arid ecosystems: digital camera, radiation transmittance, and laser altimetry methods. *Rem. Sens. of Env.* 74: 45–57.
- White, P. S. & Jentsch, A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62: 399–450.
- Willms, W. D. & Dormaar, J. .F. 1985. Effects of stocking rate on a rough fescue grassland vegetation. *J. Range Manage.* 38: 220-225.
- Wink, R. L., & Wright, H. A. 1973. Effects of fire on an ashe juniper community. *J. Range Manage.* 26:326–329.
- Woledge, J. 1978. The effect of shading during vegetative and reproductive growth on the photosynthetic capacity of leaves in a grass sward. *Ann. Bot.* 42: 1085-1089.
- Xiong, S. & C. Nilsson 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *J. Ecol.* 87: 984-994.
- Zaady, E., Yonatan, R., Shachak, M. & Perevolotsky, A. 2001. The Effects of grazing on abiotic and biotic parameters in a semiarid ecosystem: a case study from the Northern Negev Desert, Israel. *Arid Land Res. Manag.* 15: 245-261.
- Zar J. H. 1999: Biostatistical analysis. 4th edition, Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. pp. 555-557.
- Zólyomi, B. 1989: Magyarország természetes növényzete – In: Pécsi, M. (szerk.) Magyarország Nemzeti Atlasza. Kartográfiai Vállalat, Budapest.

Zólyomi, B., Kéri, M. & Horváth, F. 1997. Spatial and temporal changes in the frequency of climatic year types in the Carpathian Basin. *Coenoses* 12: 33-41.