

MIKROCÖNOLÓGIAI MÓDSZEREK A TÁJI VEGETÁCIÓ ÁLLAPOTÁNAK VIZSGÁLATÁRA

Zólyomi Bálint születésének 100. évfordulójára

BARTHA Sándor
MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete
2163 Vácrátót, Alkotmány u. 2–4.
e-mail: sanyi@botanika.hu

Kulcsszavak: fajkombinációk diverzitása, természetvédelmi kezelések, térsorozati elemzés, transzsekt

Összefoglalás: A hektáros vagy négyzetkilométeres térléptékű emberi beavatkozás következményét leggyorsabban és legérzékenyebben a beavatkozás térléptékénél finomabb (négyzetméteres, négyzetdeciméteres) léptékben, mikrocönológiai módszerek lehet kimutatni.

A közelmúltban olyan terepi mintavételi és adatfeldolgozási módszereket fejlesztettünk, amelyekkel a mikrocönológiai vizsgálatok munkai igényét több nagyságrenddel sikerült lecsökkenteni. Ezáltal lehetővé vált több tucat vagy akár több száz állomány igen részletes (az egyszerűbb biodiverzitási paraméterek mellett a szerkezeti sokféleség és a térbeli rendezettség vizsgálatára is kiterjedő) összehasonlító vizsgálata. A felvételezés során növényfajok jelenlétét rögzítjük 5×5cm-es mikrokvadrátokban. A részletes mintavétel 51,2 m hosszú, ellipszis alakú transzsekt mentén történik, amely 5×5 cm-es mikrokvadrátok összefüggő sorozatából áll (1024 db). Az egyszerűsített, csak 160 mikrokvadrátból álló rövid lineákon alapuló módszerrel pedig ezernél is több mintavételi helyszín mikrocönológiai állapota rögzíthető, illetve monitorozható a tájban.

Bevezetés

A fitocönózis (növénytársulás) és az élőhely a növényzet makromintázatait leíró és osztályozó Zürich-Montpellier iskola (klasszikus fitoszociológia, Soó 1964–1980, BORHIDI 1996, 2003, BORHIDI és SÁNTHA 1999) és az abból származó élőhelyosztályozás (FEKETE et al. 1997) központi fogalmai. Definíció szerint ezek „a vegetáció törvényszerűen ismétlődő, állandó megjelenésű, faji összetételű és meghatározott környezeti igényű szerveződési egységei” (JAKUCS és PRÉCSÉNYI 1981, TURCSÁNYI 2001). A tájat társulások, illetve élőhelyek mozaikjaként fogjuk fel, következésképpen az egységeken belüli változatosságot elhanyagoljuk.

Nagy területek növényzete a klasszikus fitoszociológia módszereinek segítségével gyorsan és viszonylag egyszerűen dokumentálható. Az elhanyagolásból eredően azonban a módszer nem érzékeny a szerveződési állapot finom változásaira, a térbeli és az időbeli átmenetekre, emiatt nem elég hatékony a dinamikai és evolúciós aspektusok vizsgálatában (FEKETE 1995, BAGI 1997, 1998, ZALATNAI et al. 2008).

A táj hierarchikus szerkezetén belül a vegetációt érintő emberi beavatkozások rendszerint az állomány léptékében vagy annál nagyobb térléptékben történnek. Az ennek nyomán fellépő folyamatok (szerkezeti és funkcionális változások) azonban a szerveződési hierarchia minden szintjén jelentkeznek (TURNER 1989, TURNER et al. 2001). A folyamatok térbeli és időbeli léptékei összefüggenek, durvább térléptékben általában lassúbb folyamatokat észlelünk. A gyakorlat azonban gyors válaszokat követel. Ehhez tudni kell, hogy a már 3–5–10 év alatt is megfigyelhető vegetációs változások rendszerint

finomabb térléptékben jelentkeznek (WIENS 1989). A hektáros vagy négyzetkilométeres térléptékű emberi beavatkozások következményét leggyorsabban és legérzékenyebben a beavatkozás térléptékénél finomabb, négyzetméteres, négyzetdeciméteres léptékben lehet kimutatni. Erre a célra a mikroökológiai módszerek a legmegfelelőbbek.

A mikroökológia a társulások belső változatosságával és rendjével, a fajok együttélésének módjaival és feltételeivel foglalkozik. Segítségével kvantitatívan leírhatók a szerveződési állapot változásai, a vegetáció térbeli és az időbeli átmenetei, a dinamikai és funkcionális aspektusok (JUHÁSZ-NAGY 1980, VIRÁGH 2000, 2002, 2007). A mikroökológiai megközelítés hátránya a területegységre jutó munkaigény.

A közelmúltban azonban olyan terepi mintavételi és adatfeldolgozási módszereket fejlesztettünk, amelyekkel a mikroökológiai vizsgálatok munkaigényét több nagyságrenddel sikerült lecsökkenteni. Ezáltal lehetővé vált, hogy a mikroökológia érzékeny és hatékony módszerei a táji léptékű vizsgálatokban is alkalmazást nyerjenek.

A jelen tanulmány célja, hogy ismertesse a mikroökológiai megközelítést és az alkalmazás új lehetőségeit.

A vegetáció mikroökológiai állapotjelzői és a JNP modellek

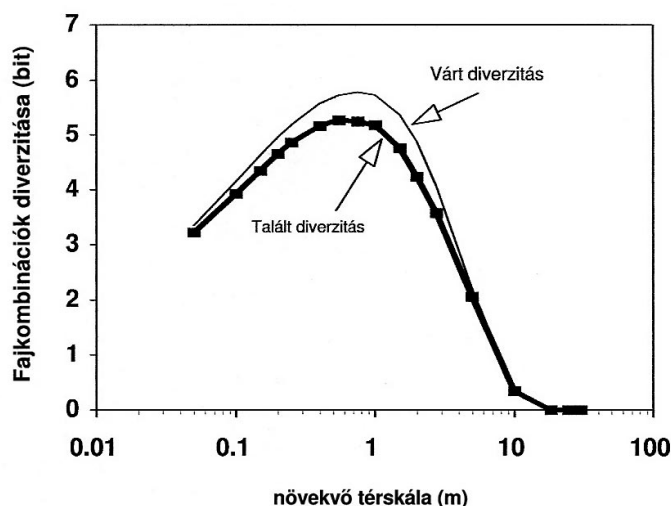
Általánosan elfogadott, hogy a diverzitás (sokféleség) az ökológiai rendszerek egészségi állapotának fontos indikátora (JUHÁSZ-NAGY 1980, 1986). Egy tájrészlet, élőhely, illetve azok életközösségeinek sérüléseit rendszerint a diverzitás mértékének csökkenésével fejezzük ki (TÓTHMÉRÉSZ 1994a). A diverzitás a közösségi mintázat egy állapotjellemzője (JUHÁSZ-NAGY 1980, 1986), amelynek változása az adott ökológiai rendszerben zajló folyamatok és funkciók megváltozásával jár együtt (TILMAN 1999, VIDA 2001). Az emberiség szempontjából a diverzitás csökkenésének legfontosabb következménye a természet nyújtotta ökológiai szolgáltatások sérülése (DAILY 1997, VIDA 2001).

Juhász-Nagy (korát messze megelőzve) fedezte fel, hogy maga a diverzitás is sokféle (JUHÁSZ-NAGY 1980, 1986), és a diverzitás-mértékek az életközösségek legkülönbözőbb tulajdonságainak (pl. belső komplexitás, rendezettség, kötődés bizonyos környezeti mintázatokhoz) a reprezentálására alkalmasak. A legújabb eredmények szerint a növényzet diverzitása és funkciói közötti összefüggés a korábbiaknál sokkal pontosabban mérhető, ha a választott diverzitás-mérték (Juhász-Nagy nyomán) nem csak a komponensek számát és relatív mennyiségét, hanem a életközösség belső szerkezetét (mintázatát) is reprezentálja (CSILLAG et al. 2001).

A társulások állományain belül a fajok együttélési viszonyait legrészletesebben és legpontosabban a fajkombinációk diverzitása (Florális diverzitás, FD) jellemzi. Ez egy olyan diverzitásfüggvény, ahol a gyakoriságeloszlás kategóriái nem a fajok, hanem a fajkombinációk. A fajkombinációk összeszámolásával mérjük az együttélési viszonyok részleteit. Előfordulhat ugyanis, hogy bizonyos fajok, bár egyszerre jelen vannak az állományban, egymással mégsem társulnak, egymás közelségét kerülik. Ez a jelenség az állományléptékű felmérésből nem derül ki, de a fajkombinációk finom felbontású vizsgálatokor egyértelműen látszik abból, hogy ezek a fajkombinációk a vártnál ritkábban fordulnak elő. Az állományon belüli együttélési módokra vonatkozó várakozás null modellekkel fejezhető ki (GOTELLI és GRAVES 1996). Legegyszerűbb esetben feltételezzük, hogy az egyedek pontszerűek és a gyakoriságaik arányában véletlenszerűen találkoznak (ekkor találkozási valószínűségük az előfordulási valószínűségeik szorzatával fejezhető ki).

Realisztikusabb azonban, ha figyelembe vesszük a fajok eltérő méreteiből, morfológiájából, illetve adott esetben a klonális architektúrából adódó kényszereket is (BARTHA és KERTÉSZ 1998). A belső szerkezetet (rendezettséget) a fajkombinációk várt előfordulási gyakoriságaitól való eltéréssel jellemezzük. A rendezettséget mérő függvény (Asszociátum, A_s) a fajkombinációk gyakoriságeloszlásából számolt Shannon diverzitás várt és talált értékeinek a különbségeként adódik. Juhász-Nagy módszereivel (JNP-modellek, JUHÁSZ-NAGY 1980, 1993) az állományok belső mintázati állapotát jellemezte, és ezzel megalapozta a mikrocönológia tudományát.

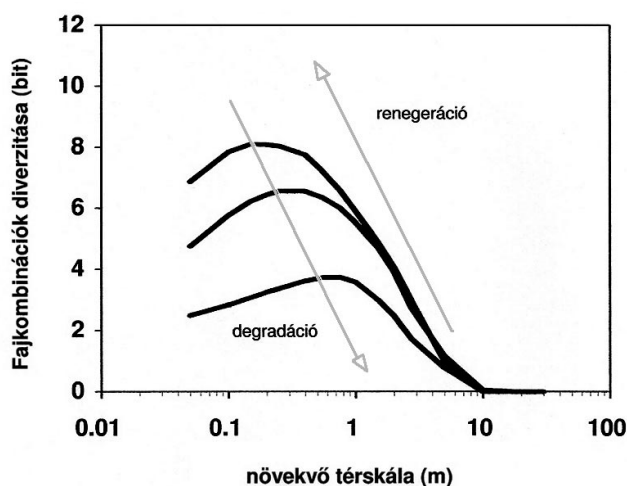
A fajkombinációk jellege és gyakorisága léptékfüggő. Kis területegységben általában kevés egyed, illetve kevés faj „fér el”, ezért ebben a finom felbontásban kevés fajból álló fajkombinációkat találunk, míg az állomány léptékében megkapjuk a teljes fajlistát. Ha a mintavételi egységek méretét szisztematikusan növeljük, azaz ún. térsorozati elemzést hajtunk végre (PODANI 1992, TÓTHMÉRÉSZ 1994a) a fajkombinációk diverzitása egy jellegzetes maximum görbét ír le (1. ábra). A gyakorlatban (különösen, ha sok állományt hasonlítunk össze) ennek a görbének a maximum értékeit használjuk állapotjellemzőként (BARTHA et al. 1998a).



1. ábra A fajkombinációk diverzitása a mintavételi egységek méretének a függvényében
 Figure 1. Florula Diversity as a function of increasing spatial scale

A fajkombinációk diverzitása igen érzékeny indikátora a közösség állapotváltozásainak. Ha az együttélést semmi nem akadályozza és a fajok lokális előfordulásaik során szabadon kombinálódnak, akkor a függvény értéke maximális, maximuma pedig finom térléptéknél jelenik meg (2. ábra). Ha egy növényközösséget zavarás ér, akkor először a finom térléptékű együttélések szerkezete bomlik fel, a vegetáció mozaikossá válik, a mozaik egy-egy foltján belül pedig jelentősen lecsökken az együtt előforduló fajok kombinációinak változatossága. Ilyenkor a fajkombinációk diverzitását leíró függvény értéke kisebb lesz, a maximum pedig a nagyobb térléptékek felé tolódik, jelezve, hogy egymáshoz közel, kis térrészletben már nem vagy csak kevésbé képesek együtt élni a fajok. Egy szukcessziós folyamatban, amikor a társulás regenerálódik, a fajkombinációs diverzitás

maximumának növekedése és a finomabb térléptékek felé való eltolódása figyelhető meg. A szukcessziós folyamat trendje tehát a degradációval ellentétes irányú (JUHÁSZ-NAGY és PODANI 1983, 2. ábra).

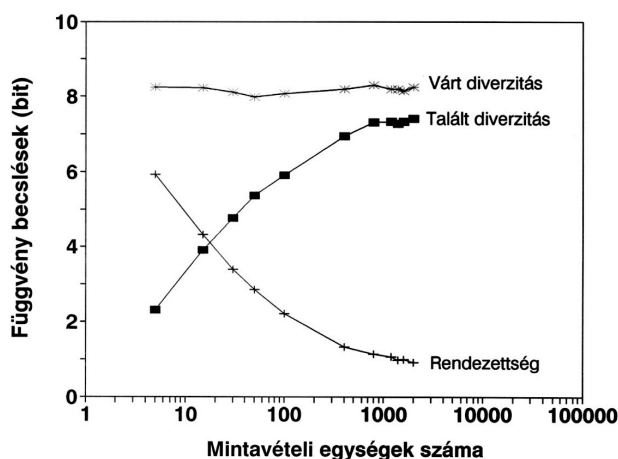


2. ábra A fajkombinációk diverzitásának tipikus változásai degradációs, illetve regenerációs folyamatokban
Figure 2. Transformations of Florula Diversity during degradation and succession

A fajkombinációk talált (becsült) diverzitását igen erősen befolyásolja a mintavételi egységek száma. Kis minták esetén az együttélési módok diverzitását alulbecsüljük, mivel a talált együttélések számát a minta mérete korlátozza. Ha csak 5–10 kvadráttal dolgozunk, akkor maximálisan csak 5–10 féle fajkombinációt találhatunk, akkor is, ha valójában sok ezer féle együtt-előfordulás valósul meg az állományban. Azért van szükség sok mintavételi egységre, mert a fajkombinációk száma (NRC) a fajszámmal (S) exponenciálisan nő ($NRC=2s$).

A fajok gyakoriságai és egyéni mintázatai ezzel szemben már viszonylag kicsi mintákból is jól becsülhetők. Az együttélési módok várt diverzitását a fajok egyéni mintázataiból is számolhatjuk (becsülhetjük), feltételezve, hogy a fajok között nincs térbeli asszociáltság. Ez a becslés már kis minták esetén is kellően pontos (3. ábra). Ha a pontosan becsült várt diverzitásból a talált diverzitás alulbecsült értékét vonjuk ki, ezáltal a különbséget (a rendezettséget mérő Asszociátumot) túlbecsüljük. A torz, alulbecsült diverzitás következménye a túlbecsült rendezettség (3. ábra). Mivel a természetben a meg nem valósult („tiltott”) fajkombinációk valamilyen kényszert, kölcsönhatást fejtenek ki, a torz becslés következtében téves értékelés és szemlélet alakulhat ki.

Ez a probléma túlmutat a mikrocönológia léptéktartományán és a JNP modellek használatán. Közismert, hogy a Zürich-Montpellier iskola kis mintákkal dolgozik és egy vegetációs egységet gyakran csupán 5–10 ismétléssel jellemez. Ezért joggal feltételezhető, hogy a vegetációnak a klasszikus fitoszociológia eredményei által sugalmazott képe, a természetes vegetációs egységek viszonylag kis száma és jól áttekinthető hierarchikus rendje, a mintavételi eljárásnak is a következménye (FEKETE 1995). Mindez kevés hibát okoz addig, amíg a mintavétel célja a gyors áttekintés, jellemzés és kincskezesés, azaz a jobb állományok megtalálása és megvédése. Egészen más a helyzet, ha a



vegetáció dokumentálásának a célja finom különbségek kimutatása, pl. egy jó és egy

3. ábra A mikrocönológiai állapotváltozók becslési pontosságának a változása a növekvő mintaelemszám függvényében. A talált diverzitás: a fajkombinációk diverzitásának részletes vizsgálatokkal a terepen becslült értéke (max. Florális diverzitás). A várt diverzitás: (max. Lokális disztingváltság) a fajkombinációk diverzitása a fajok egyéni mintázataiból számolva, azzal a feltétellel, hogy a fajok térben függetlenek (Asszociátum=0). A rendezettség (max. Asszociátum), a várt és a talált diverzitások különbsége. (Az adatok egy nyílt dolomit sziklagyepből származnak, Odvas hegy déli lejtő, SZOLLÁT és BARTHA 1991)

Figure 3. The effect of increasing sample size on the estimation of maximum Florula diversity, maximum Local Distinctiveness, and maximum Associatum. (Field data sampled in a natural dolomite grassland, at Odvas-hill South facing slope, Hungary, SZOLLÁT és BARTHA 1991)

kicsit még jobb állomány között kell különbséget tennünk, vagy egy természetvédelmi célú kezelés hatékonyságát kell rövid idő alatt eldönteni (BARTHA 2003). Ezekben az esetekben a vegetáció térbeli és az időbeli átmeneteit és szerveződési állapotváltozásait kell mérni, amihez érzékenyebb módszerekre van szükség.

Juhász-Nagy módszerei sokak érdeklődését vonzották itthon (PODANI 1984, SZOLLÁT és BARTHA 1991, TÓTHMÉRÉSZ és ERDEI 1992, PODANI et al. 1993, MARGÓCZI 1995, PODANI és CZÁRÁN 1997, TÓTHMÉRÉSZ 1994ab, 1995, HORVÁTH 1998, 2002, LÁJER 2000, ÓDOR és STANDOVÁR 2001, SZIGETVÁRI 2002, RUPRECHT et al. 2003, 2007, VIRÁGH et al. 2006, KUN et al. 2007, FÓTI 2008, SZENTES 2008) és külföldön (CANULLO és CAMPETELLA 2005, 2006, RICOTTA és ANAND 2006) egyaránt. Elterjedésének mégis sokáig gátat szabott a módszerek alkalmazásának rendkívüli munkaigénye.

Az alkalmazott módszerek

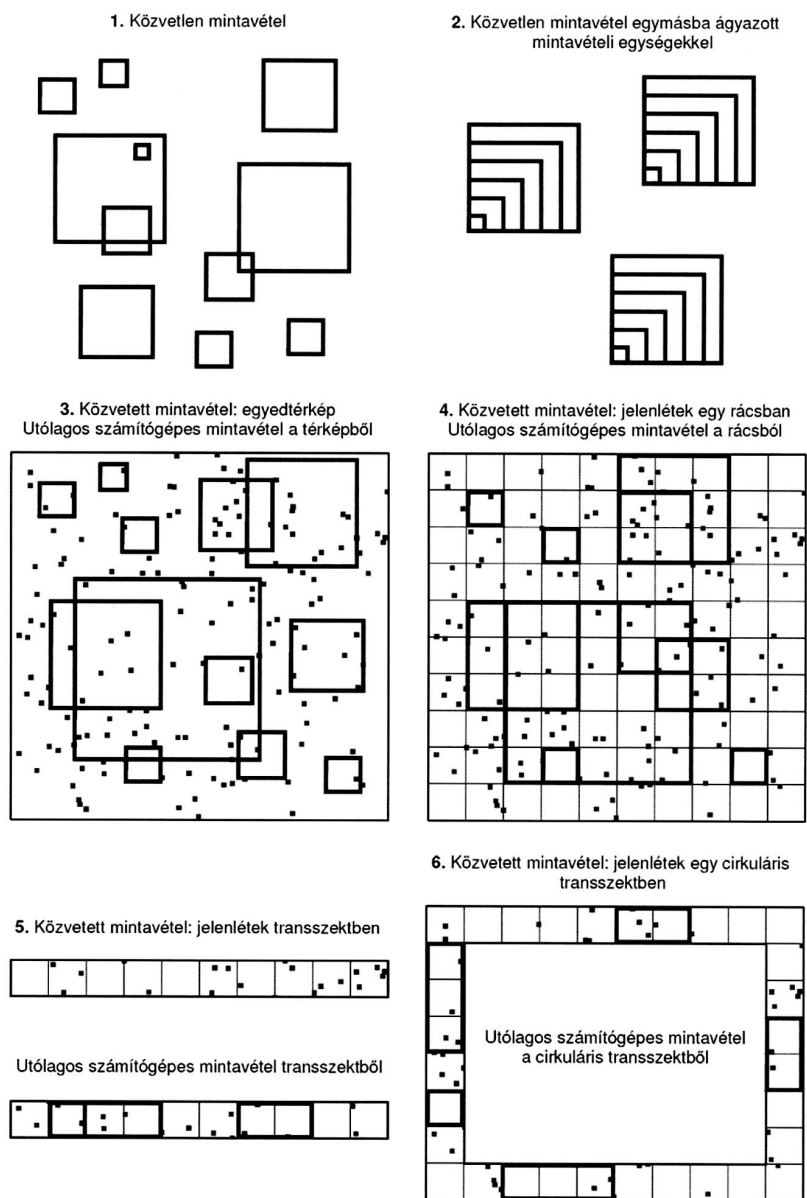
Gyors, sorozatvizsgálatokra is alkalmas rutinmódszerek

Egy növényzeti állomány mikrocönológiai állapotának pontos méréséhez általában ezer-nél is több mintavételi egység szükséges, mivel egy-egy növényközösségekben sok száz vagy sok ezer fajkombináció realizálódik (BARTHA et al. 2004). Olyan gyakoriságel-oszlásokat kell tehát becslnünk, amelyek sok száz, esetleg sok ezer kategóriából (fajkombinációból) állnak. A feladatot tovább nehezíti, hogy a fajkombinációs diverzitás skála-

függése miatt a mintavételt 6–10 különböző térléptékben (azaz különböző mintavételi egység méreteknél) kell megismételni (vö. térsorozati elemzés, 1. ábra). Egyetlen állománon belül ezért összesen tízezer mintavételi egységre is szükség lehet, amelynek terepi felvételezése (egy felvételezővel számolva) 4–5 hétig tartó munka. A módszert kifejlesztő Juhász-Nagy Pálnak ennyi időbe telt az első ilyen típusú mintavétel (JUHÁSZ-NAGY személyes közlés). Az időigényen túl további probléma a sok ezer mintavételi egység véletlenszerű kihelyezése során elkerülhetetlen zavarás (taposás), aminek hatására a vizsgált állomány komolyan sérülhet.

Szerencsére az évek során születtek olyan mintavételi eljárások, amelyek a terepi mintavételhez szükséges időt és a mintavétel okozta zavarást egyaránt jelentősen csökkentették (4. ábra). A közvetlen mintavétel (4.1. ábra) felel meg az eredeti verziónak. Ennél valamivel gyorsabb a második eljárás, amikor egy véletlen pozícióból egyszerre több mintát is veszünk azonos középponttal, de egyre növekvő méretekké (4.2. ábra). Az azonos mérethez tartozó mintavételi egységek egymástól függetlenül vannak kihelyezve, de adott ponthoz több különböző méretű mintavételi egység tartozik, ezek tehát már nem függetlenek. Egy fajgazdag gyepállomány mintavételezését végző kutató ezzel a módszerrel (8 térsorozati lépést és 2000 ismétlést feltételezve) már 2–3 hét alatt elkészülhet a munkával. Igazi áttörést a számítógépes módszerek megjelenése és a közvetett mintavétel kidolgozása hozott (SZŐCS 1977, PODANI 1984a, 1984b). Ennél a módszernél terepen először egy igen részletes egyedalapú mikrocönológiai térkép készül az állományról, ahol a növényegyedek (rametek) koordináta pozícióit pont- vagy folttérkép formájában pontos rajz vagy fotó rögzíti (4.3. ábra). Ezt a térképet digitalizáljuk, majd számítógéppel elemezzük. Egy reprezentatív térkép rajz formájában való elkészítése már csupán 2–3 napi munka. A módszer további előnye, hogy az utólagos számítógépes mintavétel során a térfolyamati lépések számát és a minta elemszámát (továbbá esetleg a mintavételi egységek alakját, elrendezését) tetszőlegesen változtathatjuk – ezt a mintavételt már a számítógép végzi (PODANI 1984b). Magas, zárt, nagy fajdenzitású gyepes esetében (mint pl. a sztyepprétek) a vegetációs mintázat rajzolással vagy fotózással való rögzítése nem lehetséges. Ebben az esetben is készíthetünk azonban térképet úgy, hogy a fajok jelenlétét mikrovadrátokból álló rácsokban rögzítjük (BARTHA és HORVÁTH 1987, OBORNY 1988, HORVÁTH 2002, 4.4. ábra). A felvételezés munkaiigénye ebben az esetben is 2–3 nap állományonként.

Ez az időigény még tovább csökkenthető az "egydimenziós" térképként is felfogható transzsekt mintavétel bevezetésével, amikor a fajok jelenlétét egy vegetációs szelvény mentén elrendezett mikrovadrátok sorozatában rögzítjük (BARTHA és HORVÁTH 1987, MARGÓCZI 1995, HORVÁTH 2002, SZIGETVÁRI 2002, 4.5 és 4.6 ábrák). Tapasztalataink szerint (1024 db érintkező 5×5 cm-es mintavételi egységből álló transzsektek alkalmazása esetén) ezzel a módszerrel naponta egy-két állomány mintavételezhető. Az így kapott mintákból minden részletes analízis kellően pontosan, tudományos igényességgel elvégezhető (BARTHA et al. 2004, VIRÁGH et al. 2006). A transzsekt mintavételnek a gyorsaságon kívül még két további előnye is van. Az 1024 db 5×5 cm-es mikrovadrát összefüggő sorozatából álló transzsekt hossza 51,2 m, ami összemérhető egy homogén állományfolt átlagos méretével, tehát azt reprezentatív módon képes megmintázni. Az azonos számú és méretű mikrovadrátból álló kétdimenziós 32×32-es rács azonban csak 1,6 m×1,6 m lenne, ami túl kicsi terület, és a legtöbb esetben az állományra nézve nem



4. ábra A mikrocönológiai vizsgálatokban használt főbb mintavételi típusok
Figure 4. Types of sampling designs used in fine-scale vegetation analyses (microecology)

reprezentatív. A másik előny, hogy a transzszekt mentén való munka lényegesen kisebb zavarással jár, mint a kétdimenziós rács felvételezése. Előfordulhat, hogy a megminta-zandó homogén vegetációfolt átmérője 50 m-nél kisebb. Ekkor ún. körkörös transzszekt alkalmazható (4.6. ábra). Azon túl, hogy az 51,2 m hosszú transzszekt így kisebb területen

is elhelyezhető, a cirkuláris elrendezés előnye még, hogy esetében a terepi mintázatok többféle számítógépes randomizációja is lehetséges, ami megkönnyíti az adatelemzést (BARTHA és KERTÉSZ 1998).

Egy kisebb munkacsoport (8 fő) munkájával számolva, a transzsekt módszerrel egy vegetációs időszakban 60–120 állomány felvételezése is megoldható. Ez már elegendő ahhoz, hogy a módszert tájökológiai vizsgálatokban is sikerrel alkalmazzuk. Az első ilyen táji léptékű vizsgálat Kovácsné-Láng Edit vezetésével készült, amikor magyar és amerikai gyepek több száz km hosszú környezeti gradiensek mentén mutatott viselkedését hasonlítottuk össze 81 állományfolt részletes elemzésével (GOSZ et al. 2000). Az 1024 db 5×5 cm-es mikrokvadrátból álló 51,2 m transzsekt a félsivatagtól a sztyepprétekig a legkülönbözőbb száraz és félszáraz gyepársulásokban bevált (BARTHA és KERTÉSZ 1998, MUCINA és BARTHA 1999, VIRÁGH et al. 2006, RUPRECHT et al. 2007, KUN et al. 2007). Ezért ez a módszer standard mintavételi eljárásként ajánlható ezekben a vegetációtípusokban az összehasonlító mikrocönológiai vizsgálatok számára. Erdők aljnövényzetének vizsgálatából is gyűlnek a tapasztalatok (ÓDOR és STANDOVÁR 2001, CANULLO és CAMPETELLA 2005, 2006), de itt még nem alakult ki standard mintavételi eljárás.

Mintavétel rövid lineákkal

A standardizált mintavételi eljárás előnye, hogy az objektumok széles körében alkalmazható. Az adott objektum szerkezetére és dinamikájára vonatkozó ökológiai tudás felhasználásával, illetve feladat-orientáltan (pl. gyepek kezelésének monitorozásakor) azonban a mintavételi eljárás tovább egyszerűsíthető (intelligens mintavétel).

A természetvédelmi célú kezelések a legtöbb esetben közvetlenül az állományok domináns fajainak mintázatára hatnak. A védeni, segíteni kívánt ritkább fajok életlehetőségeit a domináns fajok alkotta mátrix szerkezete határozza meg. Ezért a kezelések hatásmonitorozása során elegendő lehet csak a domináns fajok és néhány más szerkezeti elem (pl. a fűavar és az állományon belüli zavarások) állapotváltozásainak a nyomkövetése. Amennyiben nincs szükség a sok száz fajkombináció közvetlen meghatározására, akkor a szükséges minta nagysága (a mikrokvadrátok száma) kb. a tizedére csökkenthető. Száraz gyepeken például 160 db mikrokvadrát már elegendő lehet a domináns fajok gyakoriságainak és egyéni mintázatainak kellően pontos nyomkövetésére. Hangsúlyozni kell azonban, hogy a 160 db mikrokvadrátból álló rövid linea a társulás- vagy koalíciós szintű cönológiai szerkezetek becslésére nem alkalmas. A mintázati változások egyszerű dokumentálására (hasonlóan a foto-dokumentációhoz) azonban ajánlható, így pl. a domináns fűvek klonális architektúrájának dokumentálására, vagy pl. a mikro-élőhelyek, az avar-, és az állományon belüli zavarások mintázatának rögzítésére és nyomkövetésére. Tapasztalataink szerint a rövid lineákban történő gyakoriságbecslés a hagyományos, állandó kvadrátokban történő borításbecslésekhez képest pontosabb. Ezért a rövid lineákkal a gyakori fajok mennyiségeinek időbeli változásai jól becsülhetők és érzékenyen, pontosan követhetők (BARTHA et al. 2006).

A rövid lineákkal történő egyszerűsített és célorientált mintavétel segítségével akár több ezer állomány mikrocönológiai felmérése, illetve nyomkövetése is megoldható. Ezért ez a módszer regionális- vagy országos léptékű feladatoknál is alkalmazható.

Helyettesíthetők-e egyszerűbb módszerekkel a szerkezetvizsgálatok?

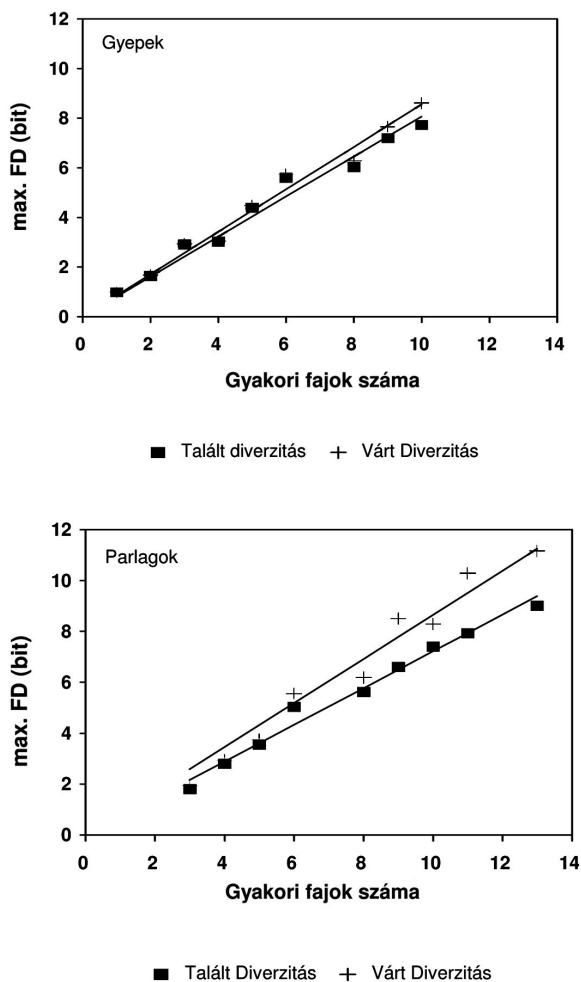
A mikrocönológiában használatos állapotváltozók nem függetlenek egymástól, relációik matematikai formában megadhatók (JUHÁSZ-NAGY 1980). A fajszám például összefügg a fajkombinációk számával és diverzitásával. Felmerül a kérdés, hogy a terepen könnyen becsülhető fajszám felhasználható-e a vele összefüggő és terepen nehezebben meghatározható állapotváltozók becslésére? Az elméleti összefüggés ún. korlátozási reláció, a fajszám csak a fajkombinációk számának és diverzitásának a maximumát jelöli ki. Ha egy állomány 5 fajból áll, akkor a fajkombinációk száma maximum 32 lehet, míg 6 faj esetén 64. Ebből azonban nem következik, hogy terepen is 32, illetve 64 fajkombinációt fogunk találni, mert elvben 1 és a maximum között bármelyik eset előfordulhat. (1 a fajkombinációk száma, ha valamennyi mintavételi egységben az összes faj előfordul.)

Az elméleti várakozással szemben a terepi vizsgálatokban gyakran lineáris az összefüggés a fajszám és a fajkombinációk diverzitásának maximuma között (BARTHA et al. 1995, BARTHA 2008). Az összefüggést két különböző, 9-9 állományból származó adatsoron fogom bemutatni (1. táblázat).

1. táblázat A módszertani vizsgálatok során felhasznált terepi adatok jellemzése
Table 1. Field data used in the methodological analyses

Típus	állomány (db)	alapkőzet	helyszín	ország	referencia
beállt gyeptársulások:					
nyílt gyep	3	homok	Kiskunság	Magyarország	(GOSZ et al. 2000)
nyílt gyep	1	dolomit	Keszthelyi hegység	Magyarország	(BARTHA et al. 1998b)
zárt gyep	1	dolomit	Vértes hegység	Magyarország	(BARTHA et al. 1998b)
zárt gyep	1	mészkö	Sibillini hegység	Olaszország	(BARTHA et al. 1998b)
zárt gyep	1	lösz	Gödöllői dombság	Magyarország	(HOCHSTRASSER 1995)
zárt gyep	2	agyag	Erdélyi Mezőség	Románia	(KUN et al. 2007)
Parlagszukcesszió középső stádiumaiba tartozó regenerálódó gyepek:					
parlag	4	homok	Kiskunság	Magyarország	(RUPRECHT et al. 2007)
parlag	2	agyag	Erdélyi Mezőség	Románia	(RUPRECHT et al. 2007)
parlag	3	homok	Minnesota	USA	(BARTHA 2001)

A pontosabb becslés érdekében csak a 10%-nál gyakoribb fajokkal számoltam. Az egyik adatsort száraz gyepek természetes, beállt állományában gyűjtöttük (HOCHSTRASSER 1995, BARTHA et al. 1998b, GOSZ et al. 2000, KUN et al. 2007). A másik adatsor parlagok regenerálódó állományából származik (BARTHA 2001, RUPRECHT et al. 2007). Ezekben a vizsgálatokban is erős lineáris összefüggéseket kaptunk (5. ábra). A fajkombinációk diverzitásának terepen mért maximumán (terep maxFD) kívül egy null modell alapján becsült maximumot (várt maxFD) is vizsgáltam. A null modellt (a maximum Lokális Disztingváltságot, Juhász-Nagy 1980) a fajok egyedi gyakoriságai és egyedi térbeli mintázatai alapján becsültem, ami annak az esetnek felel meg, amikor a fajoknak lehet saját térbeli foltossága, de közöttük nincs térbeli asszociáltság ($A_s=0$). Az eredményül kapott összefüggések igen erősek (2. táblázat), a determinációs koefficiens (R^2) minden esetben nagyobb, mint 0,95. Az összefüggés kicsit szorosabb a null modelleknél, mint a



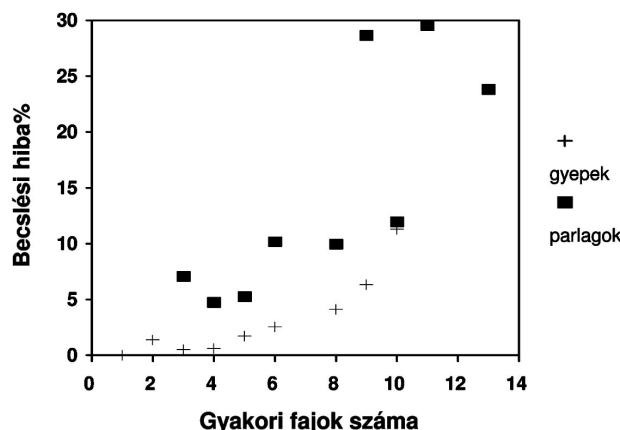
5. ábra A fajkombinációk diverzitása és a 10%-nál gyakoribb fajok száma közötti összefüggés. A talált diverzitás: a fajkombinációk diverzitásának részletes vizsgálatokkal a terepen becsült értéke (max. Florális diverzitás). A várt diverzitás: (max. Lokális disztíngváltság) a fajkombinációk diverzitása a fajok egyéni mintázataiból számolva, azzal a feltétellel, hogy a fajok térben függetlenek (Asszociátum=0).

Figure 5. Relationship between the number of frequent species (fr%>10) and the maximum Florula Diversity (expected and found) in natural grasslands and oldfields.

terepen. A terepen meghatározott fajkombinációs diverzitásokat összevetve pedig szorosabb a beállt gyeppek esetében, mint a parlagokon. A null modellre és a terepi fajkombinációs diverzitásokra illesztett egyeneseket összevetve látható, hogy a várt és a talált értékek eltérése is lényegesen nagyobb a parlagok esetében (5. ábra). Ha a becslés relatív %-os hibáját a

$$100 * (\max FD_{\text{becsült}} - \max FD_{\text{terep}}) / \max FD_{\text{terep}}$$

képlet alapján adjuk meg, látható, hogy a becslési hiba 0% és 30% között ingadozik (6. ábra). A becslés hibája a gazdagabb, összetettebb társulásokban nagyobb, tehát ott, ahol több faj is szerepet játszik a térbeli szerkezeti váz kialakításában. Az becslési hiba emellett lényegesen nagyobb az éppen változó, átszerveződő, átmeneti állapotban lévő parlagok esetében.



6. ábra A fajkombinációk diverzitásának becslési hibája és a 10%-nál gyakoribb fajok száma közötti összefüggés. A becslési hiba a várt és a talált diverzitások standardizált különbsége
 Figure 6. Relationship between the number of frequent species ($fr\% > 10$) and the Estimated error
 Estimated error is expressed by the standardized difference between expected and found diversity

2. táblázat A fajkombinációk diverzitásának maximuma (max FD) és a gyakori fajok száma (S) közötti lineáris összefüggés paraméterei ($maxFD = b * S$) beállt gyepekben és parlagokon (As = Asszociátum)

Table 2. Parameters of the linear relationship between maximum Florula Diversity (max FD) and the number of frequent species (S), ($FD = b * S$) in natural grasslands and oldfields (As is the overall spatial association)

Vegetáció-típus	cönológiai állapotjelző	b	R ²
beállt gyepek	várt maxFD, ha As=0	0.856	0.982
beállt gyepek	terepen mért maxFD	0.807	0.972
parlagok	várt maxFD, ha As=0	0.722	0.982
parlagok	terepen mért maxFD	0.865	0.966

Mivel a fajszámok és a fajkombinációs diverzitások közötti lineáris összefüggés paraméterei adatsoronként különbözőek, ezért, ha csak a fajszámokat ismerjük, abból még nem tudunk következtetni a fajkombinációs diverzitás értékeire. Ha a fajszámon kívül a fajok relatív gyakoriságait és egyéni mintázatait is ismerjük (ezek rövid lineákkal kis mintákból is becsülhetőek), akkor a várt fajkombinációs diverzitások (azzal a feltétellel, hogy a fajok közötti asszociáltságokat nullának tekintjük) már becsülhetőek. A becslési hiba (aminek nagysága példánkban 0% és 30% között ingadozott) az állomány térbeli rendezettségével (szervezettségével) arányos. Tapasztalatok szerint már igen kicsi (néhány %-nyi hibának megfelelő) térbeli rendezettség is erősen befolyásolhatja a

közösség időbeli dinamikáját, mivel a mintázat okozta apró eltérések időben összeadódnak (BARTHA 2008). Mindez alátámasztja a tanulmány elején tett állítást, hogy a mikrocönológia módszerekre elsősorban akkor van szükség, ha a szerkezet és a dinamika (mintázatok és folyamatok, TURNER 1989) összefüggéseire vagyunk kíváncsiak, azaz a feladat a változó, átszerveződő vegetációs állományok leírása és nyomkövetése.

Élőlényközpontú léptékek – a tájfogalom általánosítása

A tájökológia hagyományosan emberközpontú léptékválasztását (MŐCSÉNYI 1968, CSEMEZ 1996, TÓTH 2003, CSORBA 2004) indokolja az emberi környezet válsága és a válságkezelés gyakorlati igénye. Ugyanakkor az is nyilvánvaló, hogy az ökológiai rendszerek különböző méretű és különböző sebességgel élő, működő élőlényei igen különböző skálákon és módokon kommunikálnak a külvilággal (WIENS és MILNE 1989, PADISÁK 1992, REYNOLDS 1995). Az ökológiai rendszerek különböző környezetű élőlénycsoportok kölcsönhatásaiból szerveződnek (multiplurális környezet-elv, JUHÁSZ-NAGY 1986). Ha tudni szeretnénk, hogy egy emberi beavatkozás (pl. egy természetvédelmi célú kezelés) segíti-e az adott élőlénycsoportot, meg kell tanulnunk az adott csoport „szemével látni” és az adott csoport igényei szerint gondolkodni.

A földben gyökerező növényegyedek döntően a közvetlen szomszédságukból érkező jelekre reagálnak (plant's eye view, TURKINGTON és HARPER 1979). A kísérleti eredmények szerint egy növényegyed hatása a szomszédos egyedekre a távolság függvényében exponenciálisan csökken, ezért az effektív kölcsönhatási zóna viszonylag kicsi (MACK és HARPER 1977, PURVES és LAW 1992). Egy gyeppen a vonatkozó léptéktartomány néhány cm-től néhány m-ig terjed. A kölcsönhatások lokális jellege és a terjedés korlátozottsága alapvetően meghatározza a növényzet dinamikáját és a fajok együttélésének feltételeit (DURETT és LEVIN 1994, TILMAN és KAREIVA 1997, CZÁRÁN 1998, CHESSON 2000). A növényegyedek is „élik a tájat”. Az általuk érzékelt táj szerkezetei meghatározzák az együttélési folyamatokra, és a körülményektől függően segíthetik vagy gátolhatják az együttélést (LAW et al. 2003, BOLKER et al. 2003, SNYDER és CHESSON 2004). Egy természetvédelmi kezelés során a cél a növények által érzékelt táj, a növényzeti állomány belső szerkezetének a megfelelő alakítása. Sajnos egyelőre igen keveset tudunk a növények számára releváns táji elemekről, mikroélőhelyekről (SCOTT és WALLACE 1978, FOWLER 1988, GIGON és LEUTERT 1996, NAEEM et al. 1999, BARTHA 2001). Fitométer növények segítségével kimutatták, hogy a beültetett fitométer egyedek növekedését döntően a szomszédság fajösszetétele befolyásolta, míg a környező biomassza összmenyisége nem (HERBEN et al. 2007). Az egyed körüli fajkombinációk minősége, sokfélesége (az ún. szomszédsági diverzitás, OKSANEN 1997) tehát funkcionális szempontból is fontos. A Juhász-Nagy féle modellek jelentősége abban áll, hogy segítségükkel modellezhetővé válik a *mikrocönológiai tájkép*. A finom térléptékű szerkezetvizsgálatokkal leírható az állományon belüli mikro-élőhelyek (fajkombinációk) sokfélesége és rendezettsége.

Kitekintés

Egyszerű, gyors, standardizált mérési módszerek kidolgozása nélkül összehasonlító vegetációs vizsgálatok nem lehetségesek. Éppen egyszerűsítő konvenciói révén volt képes a klasszikus fitoszociológia hazánk vegetációjának sikeres osztályozására (SOÓ 1964–1980, BORHIDI 1996, 2003, BORHIDI és SÁNTHA 1999) és feltérképezésére (ZÓLYOMI 1967). Az egyszerűsítő feltételek miatt azonban előfordulhat, hogy a kapott eredmény pontatlan vagy nem elegendően részletes.

A gyakorlati igények nyomán az ország vegetációjának legutóbbi felmérésekor (MÉTA program, MOLNÁR et al. 2007) a cél már az aktuális, sok esetben az egyensúlytól távoli, degradált, vagy éppen regenerálódó dinamikai állapotú vegetáció megragadása volt. A MÉTA programban számos új vegetációs attribútum került bevezetésre (BÖLÖNI et al. 2003, 2008, SEREGÉLYES et al. 2008), amelyek a klasszikus fitoszociológia hagyományain messze túlmutatva, már az állomány, illetve a táj folyamataira, működésére vonatkoznak (pl. Természetesség, Regenerációs potenciál, vagy Szomszédosság). A gyakorlatban már bevezetett új szemléletű vegetáció-minősítési attribútumok részletes „bevizsgálása” és módszertani alapozása azonban még a jövő feladata. A rutinvizsgálatokban is alkalmazható új indexek módszertani alapozásához táji léptékű vegetációdinamikai terepkísérletekre, és azok mikrocönológiai módszerekkel történő monitorozására lenne szükség.

Praktikus okokból a nagy területre kiterjedő vizsgálatok rendszerint durvább felbontással készülnek. Ennek azonban az a nagy veszélye, hogy a durva felbontás miatt a folyamatok és dinamikák alig észlelhetők. Az itt bemutatott mikrocönológiai módszerek előnye, hogy velük egyszerre tudunk nagy kiterjedésben, ugyanakkor finom felbontásban (sőt a térsorozati elemzés segítségével egyszerre többféle felbontásban is) dolgozni. Mindez jelentősen növelheti a monitorozás hatékonyságát.

Köszönetnyilvánítás

A kézirat átolvasásáért és hasznos tanácsaikért Fekete Gábornak és Molnár Zsoltnak tartozom köszönettel. Horváth Andrásnak köszönöm a 4. ábra elkészítésében nyújtott segítségét. A kutatás az OTKA K 72561 pályázat támogatásával készült.

Irodalom

- BAGI I. 1997: A vegetációtérképezés elméleti kérdései. Kandidátusi Értekezés, JATE, Szeged
- BAGI I. 1998: A Zürich-Montpellier fitocönológiai iskola lehetőségei és korlátai a vegetáció dokumentálásában. *Tilia* (Sopron) 6: 239–252.
- BARTHA S. 2001: Spatial relationships between plant litter, gopher disturbance, and vegetation at different stages of old-field succession. *Applied Vegetation Science* 4: 53–62.
- BARTHA S. 2003: A természetvédelmi kezeléseket megalapozó vegetációkutatásokról. In: BARTHA S., MOLNÁR Zs. (szerk.): A természetvédelmi kezelési tervek készítéséhez szükséges vegetációdinamikai, természetességi és regenerációs kérdésekről. Tanulmány a Természetvédelmi Hivatal számára. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 4–48.
- BARTHA S. 2008: Beyond trivial relationships: on the hidden aspects of biodiversity. *Folia Geobotanica* (in press)

- BARTHA S., HORVÁTH F. 1987: Application of long transects and information theoretical functions to pattern detection. I. Transects versus isodiametric sampling units. *Abstr. Bot.* 11: 9–26.
- BARTHA S., KERTÉSZ M. 1998: The importance of neutral models in detecting interspecific spatial associations from 'trainsect' data. *Tiscia* 31: 85–98.
- BARTHA S., COLLINS S. L., GLENN S. M., KERTÉSZ M. 1995: Fine-scale spatial organization of tallgrass prairie vegetation along a topographic gradient. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica* 30: 169–184.
- BARTHA S., CZÁRÁN T., PODANI J. 1998a: Exploring plant community dynamics in abstract coenostate spaces. *Abstr. Bot.* 22: 49–66.
- BARTHA S., RÉDEI T., SZOLLÁT Gy., BÓDIS J., MUCINA L., 1998b: Északi és déli kitettségű dolomit sziklagyepek térbeli mintázatainak összehasonlítása. In: CSONTOS P. (szerk.): Sziklagyepek szünbotanikai kutatása. Zólyomi Bálint professzor emlékének. Scientia Kiadó, Budapest, pp. 159–182.
- BARTHA S., CAMPATELLA G., CANULLO R., BÓDIS J., MUCINA L. 2004: On the importance of fine-scale spatial complexity in vegetation restoration. *Int. J. Ecol. Environ. Sci.* 30: 101–116.
- BARTHA S., HORVÁTH A., VIRÁGH K., MOLNÁR E., ILLYÉS E., TÜRKE I. 2006: Mikrocönológiai monitorozás – módszertani vizsgálatok. *Bot. Közlem.* 93: 126.
- BOLKER B.M., PACALA S.W., NEUHAUSER C. 2003: Spatial dynamics in model plant communities: what we really know? *Am. Nat.* 162: 135–148.
- BORHIDI A. 1996: Critical revision of the Hungarian Plant Communities. JPTE, Pécs.
- BORHIDI A. 2003: Magyarország növénytársulásai. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- BORHIDI A., SÁNTA A. (szerk.) 1999: Vörös könyv. Magyarország Növénytársulásairól 12., TermészerBúvár Alapítvány Kiadó, Budapest.
- BÖLÖNI J., KUN A., MOLNÁR Zs. 2003: Élőhely-ismereti Útmutató. Kézirat, MTA ÖBKI, Vácrátót.
- BÖLÖNI J., MOLNÁR Zs., HORVÁTH F., ILLYÉS E. 2008: Naturalness-based habitat quality of the Hungarian (semi-)natural habitats. *Acta Botanica Hungarica (Suppl.)* (leadva)
- CANULLO R., CAMPATELLA G. 2005: Spatial patterns of plant species, guilds and biological types in the regenerative phase of a beech coppice (Torricchio Mountain Nature Reserve, Apennines, Italy). *Acta Bot. Gallica* 152: 529–543.
- CANULLO R., CAMPATELLA G. 2006: Structural and dynamic variables in regenerating and primary phytocoenoses of the Tilio-Carpinetum community in Białowieża National Park. *Polish Botanical Studies* 22: 123–135.
- CSEMEZ A. 1996: Tájtervezés-tájrendezés. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- CHESSON P. 2000: Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 343–366.
- CSILLAG F., KERTÉSZ M., DAVIDSON A., MITCHELL S. 2001: On the measurement of diversity-productivity relationships in a northern mixed grass prairie (Grassland National Park, Saskatchewan, Canada). *Community Ecology* 2: 145–159.
- CSORBA P. 2004: Tájökológia. Kossuth Egyetemi Kiadó, Debrecen.
- CZÁRÁN T. 1998: Populáció- és társulásdinamika térben és időben: tömeg- és objektum-kölcsönhatási modellek. In: FEKETE G. (szerk.): A közösségi ökológia frontvonalai. Scientia Kiadó, Budapest, pp. 35–58.
- DAILY G. C. (ed.) 1997: Nature's services. Island Press, Washington D.C.
- DURETT R., LEVIN S. A. 1994: The importance of being discrete (and spatial). *Theor. Pop. Biol.* 46: 363–394.
- FEKETE G. 1995: Tudományterületi áttekintések. Fitocönológia és vegetációtan: hazai aspektusok. *Bot. Közlem.* 82: 107–127.
- FEKETE G., MOLNÁR Zs., HORVÁTH F. 1997: A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer. Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer 2. Budapest.
- FÓTI Sz., 2008: Gyepek CO₂-gázcserejének finomléptékű térbeli variabilitása és mintázata. PhD Értekezés, Gödöllő.
- FOWLER N.L. 1988: What is a safe site?: Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69: 947–961.
- GIGON A., LEUTERT A. 1996: The Dynamic keyhole-key model of coexistence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands. *Journal of Vegetation Sciences* 7: 29–40.
- GOSZ J., PETERS D., KERTÉSZ M., KOVÁCS-LÁNG E., KRÖEL-DULAY Gy., BARTHA S. 2000: Organization of grasslands along ecological gradients: US-Hungarian LTER Grassland cooperation. In: LAJTHA K., VANDERBILT K. (szerk.): Cooperation in Long term Ecological Research in central and eastern Europe: Proceedings of the ILTER Regional Workshop, 22–25 June, 1999. Budapest. Hungary. Oregon State University. Corvallis. OR. pp. 67–76.

- GOTELLI N.J., GRAVES G.R. 1996: Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington
- HERBEN T., BREZINA S., SKÁLOVÁ H., HADINKOVÁ V., KRAHULEC F. 2007: Variation in plant performance in a grassland: species-specific and neighbouring root mass effects. *Journal of Vegetation Sciences* 18: 55–62.
- HOCHSTRASSER T. 1995: The structure of different loess grassland types in Hungary, Diploma work, Vácrátót
- HORVÁTH A. 1998: INFOTHEM program: new possibilities of spatial series analysis based on information theory methods. *Tiscia* 31: 71–84.
- HORVÁTH A. 2002: A mezőföldi löszevegetáció términtázati szerveződése. *Synbiologia Hungarica* 5, Scientia Kiadó, Budapest
- JAKUCS P., PRÉCSÉNYI I. 1981: A fitocönózisok. In: HORTOBÁGYI T., SIMON T. (szerk.): *Növényföldrajz, társulástan és ökológia*. Tankönyvkiadó, Budapest, pp. 192–263.
- JUHÁSZ-NAGY P. 1980: A cönológia koegzisztenciális szerkezeteinek modellezése. *Akadémiai Doktori Értekezés*, Budapest
- JUHÁSZ-NAGY P. 1986: Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai. *Akadémiai Kiadó*, Budapest
- JUHÁSZ-NAGY P. 1993: Notes on compositional diversity. *Hydrobiologia* 249: 173–182.
- JUHÁSZ-NAGY P., PODANI J. 1983: Information theory methods for the study of spatial processes and succession. *Vegetatio* 51: 129–140.
- KUN A., RUPRECHT E., BARTHA S., SZABÓ A., VIRÁGH K. 2007: Az Erdélyi Mezőség kincse: a gyepevegetáció egyedülálló gazdagsága. *Kitaibelia* 12: 88–96.
- LAW R., MURRELL D.J., DIECKMANN U. 2003: Population growth in space and time: spatial logistic equations. *Ecology* 84: 252–262.
- LÁJER K. 2000: Associatum can be greater than florula diversity. *Acta Bot. Hung.* 42: 205–209.
- MACK R. N., HARPER J. L. 1977: Interference in dune annuals: spatial pattern and neighborhood effects. *J. of Ecology* 65: 345–363.
- MARGÓCZI K., 1995: Interspecific associations in different stages of the vegetation in a Hungarian sandy area. *Tiscia* 29: 19–26.
- MOLNÁR Zs., BARTHA S., SEREGÉLYES T., ILLYÉS E., TÍMÁR G., HORVÁTH F., RÉVÉSZ A., KUN A., BOTTA-DUKÁT Z., BÖLÖNI J., BIRÓ M., BODONCZI L., DEÁK J.Á., FOGARASI P., HORVÁTH A., ISÉPY I., KARAS L., KECSKÉS F., MOLNÁR Cs., ORTMANN-NÉ AJKAI A., RÉV Sz. 2007: A grid-based, satellite-image supported, multi-attributed vegetation mapping method (MÉTA). *Folia Geobotanica* 42: 225–247.
- MÓCSÉNYI M. 1968: A táj és a zöldterület fogalmi problémái a tájrendezés nézőpontjából. *Településtudományi Közlemények* 21: 66–76.
- MUCINA L., BARTHA S. 1999: Variance in species richness and guild proportionality in two contrasting dry grassland communities. *Biologia, Bratislava* 54(1): 67–75.
- NAEEM S., TJOSSER B.D., BRISTOW Ch., LI S. 1999: Plant neighborhood diversity and production. *EcoScience* 6: 355–365.
- OBORNY B. 1988: Természetes társulások rezisztenciája idegen fajok ellen (az allelopátia szerepe). *Szakkolgozat*, ELTE, Budapest.
- ÓDOR P., STANDOVÁR T. 2001: Richness of bryophyte vegetation in near-natural and managed beech stands: the effects of management-induced differences in dead wood. *Ecological Bulletins* 49: 219–229.
- OKSANEN J. 1997: Plant neighbour diversity. *Journal of Vegetation Sciences* 8: 255–258.
- PADISÁK J. 1992: Spatial and temporal scales in phytoplankton ecology. *Abstr. Bot.* 16: 16–24.
- PODANI J. 1984a: Spatial processes in the analysis of vegetation. Theory and review. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 30: 75–118.
- PODANI J. 1984b: Analysis of mapped and simulated vegetation: theory and review. *Acta Bot. Hung.* 30: 75–118.
- PODANI J. 1992: Space series analysis of vegetation: processes reconsidered. *Abstr. Bot.* 16: 25–29.
- PODANI J., CZÁRÁN T. 1997: Individual-centered analysis of mapped point patterns representing multi-species assemblages. *Journal of Vegetation Sciences* 8: 259–270.
- PODANI J., CZÁRÁN T., BARTHA S. 1993: Pattern, area and diversity: the importance of spatial scale in species assemblages. *Abstr. Bot.* 17: 37–51.
- PURVES D.W., LAW R. 2002: Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. *J. of Ecology* 90: 121–129.
- REYNOLDS C.S. 1995: The intermediate disturbance hypothesis and its applicability to planktonic communities. Comments on the views expressed in Padis k -v- Wilson. *New Zealand Journal of Ecology* 19: 219–225.

- RICOTTA C., ANAND M. 2006: Spatial complexity of ecological communities: Bringing the gap between probabilistic and non-probabilistic uncertainty measures. *Ecol. Modelling* 197: 59–66.
- RUPRECHT E., KUN A., SZABÓ A. 2003: Száraz gyepek térbeli mintázatainak összehasonlítása az Erdélyi-Mezőségen. *Múzeumi Füzetek* 12: 91–113.
- RUPRECHT E., BARTHA S., BOTTA-DUKÁT Z., SZABÓ A. 2007: Assembly rules during old-field succession in two contrasting environments. *Community Ecology* 8: 31–40.
- SCOTT D., WALLACE A.R. 1978: Effects of ground cover and tussock proximity on legume establishment, N.Z. *J. of Agricultural Research* 21: 93–105.
- SEREGÉLYES T., MOLNÁR Zs., BARTHA S., CSOMÓS Á. 2008: Regeneration potential of the Hungarian (semi-) natural habitats. *Acta Botanica Hungarica (Suppl.)* (leadva)
- SOÓ R. 1964-1980: A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. *Synopsis systematico-geobotanica florae vegetationsque Hungariae*. I-VI. Akadémiai Kiadó, Budapest
- SNYDER R.E., CHESSON P. 2004: How the spatial scales of dispersal, competition, and environmental heterogeneity interact to affect coexistence. *Am. Nat.* 164: 633–650.
- SZENTES Sz. 2008: A legeltetés hatásának gyepgazdálkodási és természetvédelmi vizsgálata Tapolcai- és Káli-medencei legelőkön, réteken és kaszálókon. SZI MKK kari TDK dolgozat, Gödöllő.
- SZIGETVÁRI Cs. 2002: Az invázió késeiperje, *Cleistogenes serotina* (L.) Keng. szerepe nyílt homokgyepek társulásszerveződésében. *Kitaibelia* 7: 119–139.
- SZOLLÁT Gy., BARTHA S. 1991: Pattern analyses of dolomite grassland communities using information theory models. *Abstr. Bot.* 15: 47–60.
- SZÓCS Z. 1977: Újtípusú számítógép-orientált módszerek a vegetáció szerkezetének elemzésére. kandidátusi Értekezés, Vácrátót.
- TILMAN D. 1999: The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455–1474.
- TILMAN D., KAREIVA P. (eds.) 1997: *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- TÓTH A. 2003: A tájfogalom jelentőségéről. *Tájékológiai Lapok* 1: 125–134.
- TÓTHMÉRÉSZ B. 1994a: Diverzitási rendezések és térsorozatok. *Doktori Értekezés*, Debrecen.
- TÓTHMÉRÉSZ B. 1994b: Statistical analysis of spatial pattern in plant communities. *Coenoses* 9: 33–41.
- TÓTHMÉRÉSZ B. 1995: Density dependent and density independent representation of indirect spatial series analysis. *Acta Botanica Hung.* 39: 43–50.
- TÓTHMÉRÉSZ B., ERDEI Zs. 1992: The effect of species dominance on information theory characteristics of plant communities. *Abstr. Bot.* 16: 43–47.
- TURCSÁNYI G. (szerk.) 2001: *Mezőgazdasági növénytan*. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- TURNER M.G. 1989: Landscape ecology: The effect of pattern on process. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20: 171–197.
- TURNER M.G., GARDNER R.H., O'NEILL R.V. 2001: *Landscape ecology in theory and practice*. Springer-Verlag, New York
- TURKINGTON R.A., HARPER J.L. 1979: The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact. *J. of Ecology* 67: 201–218.
- VIDA G. 2001: *Helyünk a bioszférában*. Typotex, Budapest.
- VIRÁGH K. 2000: Vegetációdinamika és szukcessziókutatás az utóbbi 15 évben. In: VIRÁGH K, KUN A. (szerk.): *Vegetáció és dinamizmus*. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, pp. 53–79.
- VIRÁGH K. 2002: Vegetációdinamikai kutatások. In: FEKETE G., KISS KEVE T., KOVÁCSNÉ-LÁNG E., KUN A., NOSEK J., RÉVÉSZ A. (szerk.), *Az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete 50 éve (1952–2002)*. Vácrátót, pp. 65–91.
- VIRÁGH K. 2007: Vegetációdinamikai folyamatok térben és időben. In: HORVÁTH A., SZITÁR K. (szerk.): *Agrártájak monitorozása. A hatás-monitorozás elméleti alapjai és gyakorlati lehetőségei*. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 72–114.
- VIRÁGH K., HORVÁTH A., BARTHA S., SOMODI I. 2006: Kompozíciós diverzitás és términtázati rendezettség a szálfaperjés erdőssztyepprept természetközeli és zavart állományaiban. In: MOLNÁR E. (ed.): *Kutatás, oktatás, értéktérítés*. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 89–111.
- WIENS J. A. 1989: Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385–397.
- WIENS J. A., MILNE B. T. 1989: Scaling of 'landscape' in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle perspective. *Landscape Ecology* 3: 87–96.
- ZALATNAI M., KÖRMÖCZI L., TÓTH T. 2008: Community boundaries and edaphic factors in saline-sodic grassland communities along an elevation gradient. *Tiscia* 36: 7–15.
- ZÓLYOMI B. 1967: *Rekonstruált növénytakaró 1:1,500,000 – Magyarország Nemzeti Atlasza*, 21., Budapest.

NEW METHODS OF FINE-RESOLUTION VEGETATION ANALYSES APPLICABLE FOR
LANDSCAPE-SCALE SURVEYS AND MONITORING

For the memory of Bálint Zólyomi

Sándor BARTHA
Institute of Ecology and Botany of the Hungarian Academy of Sciences
H-2163 Vácraátót, Alkotmány u. 2–4.
e-mail: sanyi@botanika.hu

Keywords: Diversity of species combinations, Restoration and conservation management, Spatial processes, Transect sampling

Short-term consequences of landscape-scale vegetation changes appear at fine spatial scales. We propose a sampling designs (a version of the line-intercept sampling) where presence of plant species are recorded along 52 m long circular belt transects of 1040 units of 0.5 cm×0.5 cm contiguous microquadrats. Various aspects of fine-scale organization, i.e. the structural complexity and spatial dependence of species combinations can be calculated from these baseline data by using information theory models. Information theory measures are estimated across a range of scales from 5 cm×5 cm to 5 cm×25 m by merging two, then three, then four, ...etc. consecutive microquadrats by subsequent computerised samplings from the baseline transect data sets. Transect sampling is much faster than other sampling methods. By the application of transect sampling, the time necessary to perform the sampling in a particular vegetation stand has been reduced to one day, even in species-rich grasslands. Thus, a research team of 6–8 people is able to collect large comparative data sets, sampling 50–60 transects within a single sampling period. Therefore, these methods are effective also at landscape-scale surveys and for long-term monitoring with tolerable sampling disturbance.