

# SZERKEZET ÉS MŰKÖDÉS EGY TERMÉSZETES NÖVÉNYTÁRSULÁSBAN. EREDMÉNYEK, PROBLÉMÁK ÉS PERSPEKTÍVÁK A TECE-HOMOKPUSZTAGYEP KUTATÁSÁBAN\*

FEKETE GÁBOR, PRÉCSÉNYI ISTVÁN\*, N. MOLNÁR EDIT és NOSEK JÁNOS N.

MTA Botanikai Kutatóintézet, Vácrátót

\* KLTE Növénytani Tanszék, Debrecen

## Bevezetés

A nem vagy alig átgondolt civilizációs tevékenység, nagymérvű, általánossá váló és sokszor irreverzibilis átalakulást hozott létre a természeti környezetben. A természetes biocönózisok állományainak megtizedelődése, visszaszorulása, speciális igényű ritka fajok eltűnése csak a legkirívóbb példái ennek a folyamatnak. Azt is hozzátehetnénk — a szakember évtizedes tapasztalata alapján —, hogy még az ún. természetes növénytakaró kompozíciója, faji összetétele is lassú, szubtilis, egyirányú leromlási folyamatoknak van kitéve. Nem megfelelő fafajcsere és kitermelés, túlzott mértékű használat, lecsapolás stb. következtében ma már összefüggenek azok a területek, melyeknek erdő-, rét állományában egyértelmű — bár még csak a részletesen analizáló számára nyilvánvaló — elszegényedés következett be. Emellett az is láthatóvá válik, hogy az egyes növénytársulások érzékenysége, stabilitása külső behatásokra más és más.

Ökológiai szempontból egyre világosabb, hogy ha meg kívánjuk ismerni a növénytársulás reakcióját, ellenálló képességét külső behatásokra, ahhoz ismerünk kell az ép társulás szerveződésének lényegét is. (Hasonlóan ahogy az individuumbetegedése sem érhető meg az egészséges szervezet szerveződése nélkül.)

Mint ahogyan számos példa mutatja (JUHÁSZ-NAGY 1978) a stabilitási kérdések mindig kapcsolatban vannak a szerkezettel, működéssel ill. a niche tér hasznosításával.

A növénytársulásban fellelhető strukturális szimultáneizmus (szünfenetikus topológiai ill. topográfiai struktúrák, JUHÁSZ-NAGY 1972) mellett létezik funkcionális szimultáneizmus is, azaz több és különféle funkció (pl. produktivitás ill. efficiencia, energiaáramlás, különböző anyagáramlások) egyidejű fellépése. Ma még csak igen keveset tudunk a különféle szünfenetikus struktúrák kapcsolatairól; még korántsem elegendő a funkciókról, időbeli menetükről stb., és még inkább keveset a struktúrák és funkciók kapcsolatairól.

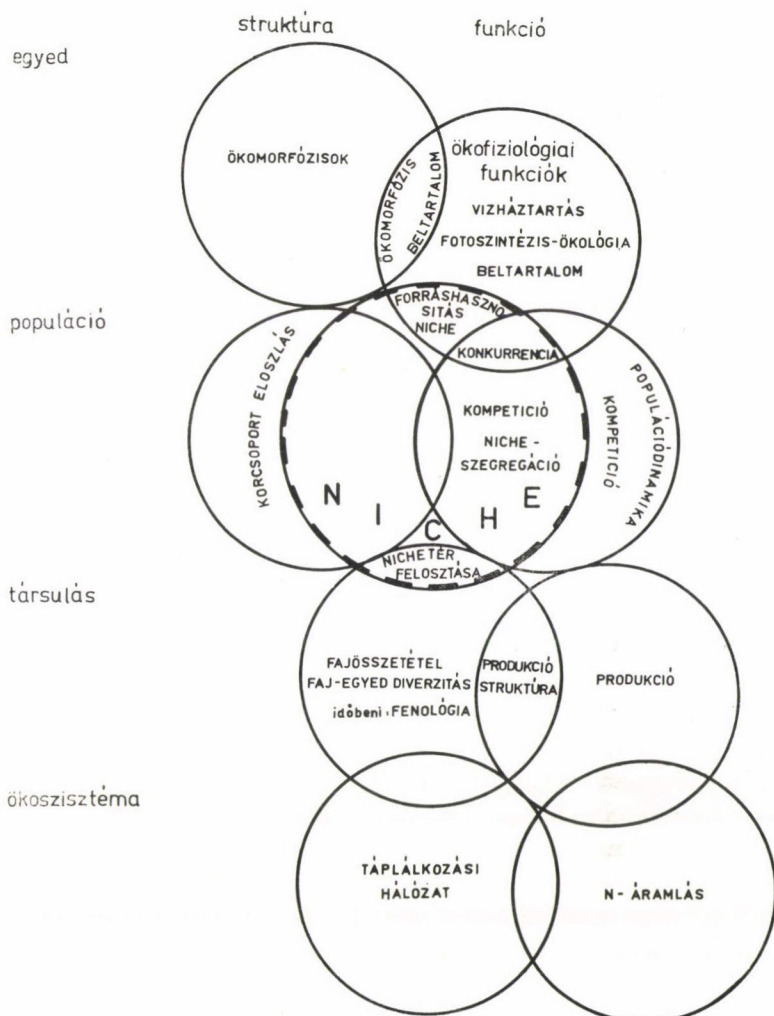
Nemcsak a társulásnak, hanem az alkotó populációknak is megvan a maga struktúrája (autofenetikus struktúra, pl. a térbeli mintázat, vagy a korcsoport-struktúra stb.) valamint dinamikája. A populációdinamika elemzésében különösen nagy az elmaradottság, elsősorban technikai-módszertani okok teszik nehezzé esetenként a kérdést. Pedig időszerű (és hangoztatott) feladat az időbeni folyamatok és a térbeli elrendeződés kapcsolatainak felkutatása, és válaszadás olyan kérdésekre, hogy pl. hogyan befolyásolják a populációk térbeli és időbeni paraméterek változtatásával a szukcessziót.

Nem feledkezhetünk meg a populációknak egyedi szinten tanulmányozható élettani működéséről sem de legalább azokról nem, amelyek általános konkurrencia-tényezőkkel kapcsolatosak. A vízgazdálkodás, a tápanyagfelvétel, a fotoszintézis intenzitása esetenként a kompetíció kimeneteléért lehetnek felelősek, így ezúton van befolyásuk a struktúrára, közvetlenebbül pedig az anyagáramlásra.

Több előnnyel jár, ha ezeknek a különböző organizációs szinteken végbe menő folyamatoknak elemzésére egyetlen objektumot választunk. Viszonylag egyszerűbb felépítésű, többféle metodika szempontjából is könnyebben elemezhetőnek ígérkező növénytársulás az élő homokpusztagyep. Az MTA BKI munkacsoportja 1975-ben kezdte meg a Vácrátót melletti Tece legelőn levő homokpusztagyepben (*Festucetum vaginatae danubiale*) a struktúra és funkció vizsgálatát (a munkacsoport tagjai: Précsényi István, Molnár Edit, Nosek János és Melkó Erika voltak a Botanikai Kutatóintézet munkatársai közül; a tanulmányokba kezdettől fogva bekapcsolódott a GATE Állattani Tanszékének néhány munkatársa (Fábián Gyula, Széky Pál, Bakonyi Gábor) valamint Fekete Gábor és Horánszky András. A kutatás-struktúrát, a kiművelés alatt álló, beinduló és tervezett vizsgálatokat, ill. a problémakörök kapcsolódásait az 1. ábrán tüntetjük fel.

Ugyanúgy ahogy a Magyarországon jelenleg folyó nagyobb szabású, koncentrált erdő-kutatások („Sikfőkút project”, v.ö. JAKUCS 1973; „Farkasgyepű project”) az IBP-ben gyökereznek (Újszentmargitai szikes erdőterület produktív vizsgálata), a mostani homokpusztagyep-kutatásoknak is megvan a maga „IBP”-előzménye (a csévharaszi homokpuszták produktív vizsgálata; SIMON—KOVÁCSNÉ-LÁNG 1972). Ezen túl is, leíró vonatkozásban számos oldalról (taxonómia, tabelláris cönológia, mikroklimatológia, sőt kvantitatív cönológia) az ország számos pontján már előzőleg is tanulmányozott társulás.

A Tece homokpusztagyep kutatásnak kezdete még 1952-re nyúlik vissza. Azóta tudjuk, hogy a *Festucetum vaginatae* jól elkülöníthető aszpektusokra tagolódik, mind kora tavasszal mind pedig késő ősszel terofitonok (más-más fajai) az aszpektusképzők. A nyári hemikriptofiton-kameftion aszpektus több fázisból tevődik össze. Az aszpektusok félkvantitatív jellemzése a fajokra kidolgozott ún. aszpektus-értékekkel, az összes faj egyedfejlődési fázisának sűrű időközökben történő rögzítésével történt (KÁRPÁTI—KÁRPÁTI 1954a, b). Mind e



1. ábra. Strukturális (baloldalon) ill. funkcionális (jobboldal) problémakörök és metszeteik a négy szerveződési szint szerint)

tanulmány, még inkább az ezt követő, a mindaddig elhanyagolt, a fő vegetációs időszakot megelőző, ill. követő szakaszok valamint a téli szakasz vegetációs jelenségeire irányul. A téli nyugalmi szakasz viszonylagos, mivel a fajok egy része csiranövény, más része törözsa, kifejletlen egyed, sőt kifejlett egyed állapotában telet át. Enyhébb teleken az őszi megújulás utáni zöld állapotban való áttelelés esetleg téli növekedést is lehetővé tesz (KÁRPÁTI—KÁRPÁTI 1955).

E három munka a több mint húsz év múltán újjáinduló és új szempontú kutatásoknak jó alapjául szolgált mind a helyi flóra számbavétele mind pedig az időbeni struktúráltság tekintetében.

### A faj-egyed diverzitás

Az egyes fajok térbeli eloszlásának, ill. gyakoriságának vizsgálata elvezet a számos struktúra egyikéhez, a gyakorisági v. spektrális struktúrához, a diverzitás kérdéséhez. A diverzitás egyike a szünbiológia alapjelenségeinek (mint pl. preferencia, szimilaritás) és közeli rokonságban van a niche szegregáció problémakörével, vagy pl. a statisztikus mechanika helykitöltési kérdésével (DÉVAI—HORVÁTH—JUHÁSZ-NAGY 1971). Egy adott társulás faj-egyed diverzitása egy strukturális válasz, a legtágabb értelemben vett hatásoknak (környezeti tényezők, az egyes egyedek fiziológiai, genetikai sajátosságai stb.) az eredőjeként jön létre.

A faj-egyed diverzitás térfolyamatok segítségével történő tanulmányozása igen elhanyagolt az egyébként bőséges irodalomban. Erre a célra igen alkalmasnak látszott a homokpusztagyep a bevezetőben említett előnyei miatt. A vizsgálatokat a gyp nyári aszpektusában végeztük (NOSEK 1976). A mintavételnél az ún. fotokomputációs módszer (SZŐCS 1977) módosított változatát használtuk. Két mintavételi feltételt alkalmaztunk:

- a mintavételi egység területének növelése 100 cm<sup>2</sup>-től 3200 cm<sup>2</sup>-ig, kettő hatványai szerint
- a mintavételi egység alakjának változtatása (nyújtása) 1 : 1 oldalaránytól 1 : 32-ig, szintén kettő hatványai szerint.

A niche vizsgálatokhoz hasonlóan itt is szükségesnek látszott—alapozásként— az irodalomban használt számos diverzitás-index, ill. függvény áttekintő értékelése. A munkának inkább módszertani; metodológiai jellege volt, a hangsúly a leggyakrabban alkalmazott hat diverzitás függvény összehasonlításán volt.

A mintavételi egységek területének növekedésével az összegyedszám lineáris; a faj-szám, a Gini-f. függvény és a Shannon-Weaver f. függvény logaritmikus; az összfajszámmal korrigált Shannon-Weaver f. függvény hiperbolikus összefüggést mutatott. A Simpson-f. és McIntosh-f. függvény esetén nem találtunk egyértelmű összefüggést. Az oldalarány növelése hasonló, de statisztikailag gyengébb összefüggéseket eredményezett.

A társulás diverzitásának legjobb becslését az összfajszámmal korrigált Shannon-Weaver f. függvény adta az 1600 cm<sup>2</sup> területű, 1 : 32 oldalarányú mintavételi egység esetén (1,7% eltérés). A Gini-f. és a korrigálatlan Sh.-W. fv. is ebben az esetben közelítette meg legjobban a valódi diverzitás értéket, de nagyobb eltéréssel (7,2 ill. 8,4%). A függvények mindhárom esetben alábecsülték a valódi értéket.

### Niche-struktúra

A tolerancia-viszonyok, a kauzális háttér *in situ* megismerésére és leírására irányulnak azok a vizsgálatok, melyek a társulás abundáns populációinak a fontos (fontosnak tűnő) niche-tengelyeken való elhelyezkedését veszik számba. A niche koncepció a zooökológiában fejlődött ki és a növényökológiába való beültetésére még alig-alig történt kísérlet; így idevágó cikksorozatunk az úttörő munkák közé számítható. A niche szegregáció, vagy éppen annak ellentéte, a niche fedődés, továbbá pl. a niche szélesség fontos felvilágosítással szolgál a populációk társulásban elfoglalt pozíciójáról, specialista vagy generalista jellegéről, a konkurrencia lehetőségéről; nem beszélve arról, hogy pl. a florisztikai diverzitás sem független a niche tér felosztásától.

Éppen a megelőző fenológiai elemzések, valamint egyéb más tanulmányok elég evidenciát szolgáltatottak arra, hogy a homokpusztagyepben a vízellátás a legalapvetőbb ökológiai tényező. Éppen ezért hangsúlyos kérdés, hogy a populációk milyen fiziológiai mechanizmusokkal könnyítik meg a kritikus periódusok átvészelését. Ennek megfelelően a vízellátást (az egyedek rizoszférajának víztartalmát) tüntettük ki az egyik niche tengelynek. A maximális gyökértömeg térbeli elhelyezkedése (mélysége) mint egyfajta endogén faktor másik tengelyként lett választva és kezelve. Egyidejűleg módszertani alapozás (eddig alkalmazott indexek összehasonlítása) is szükségesnek látszott.

A főbb eredmények nagyjából az alábbiakban foglalhatók össze:

Relevánsabbnak (sokszor jobban értelmezhetőnek) tűnik a két faktor kombinációja (együttes hatása) mint külön-külön hatásuk. Ami a populációkat illeti, a *Festuca vaginata* niche szélessége a legnagyobb, az *Equisetum ramosissimum*-é és a *Fumana procumbens*-é a legkisebb. Az átlagos fedődés szerint is a *Festuca vaginata* áll az első helyen míg a *Fumana* az utolsón. Nyilván nem független a társulásalkotás tényétől a niche széles és szélesen átfedődő jellege, és ami ezekből következik: az ún. társuláshatás is a domináns fajra a legnagyobb (generalista). Ellenpólusa a *Fumana* (specialista: kicsiny átlagos fedődés; nemcsak a társulás hatása kicsiny rá, hanem az ún. fajhatás — t. i. a *Fumana* befolyása a társulásra — is ennél a legcsekélyebb). A niche konfigurációk egy mértékig szezon-függők, emellett nem minden populációnál egyformán (a paraméterek a *Thymus* sp.-nél érzékenyek, másoknál, így pl. *Carex stenophylla*-nál konstansak). Ugyanígy találhatók populáció-párok (pl. *Fumana*-*Medicago* minima) melyek ökológiai távolságra (minimális fedődés) szezon-érzéketlen. Úgy néz ki, hogy nyáron a populációk igényei eltérőbbek mint ősszel (clusteranalízis dendrogramjain ősszel a nagyobb csoportok nagyobb hasonlósági értékek mellett képződnek, mint nyáron). Megjegyzendő, hogy a populációk átlagos fedődése akkor (ősszel) nőtt, amikor az ellátás (talajnedvességtartalom) jobb volt; ez viszont arra utal, hogy magas fedődés nem feltétlenül fejez ki konkurrenciahelyzetet.

A továbbiakban — harmadik niche-tengelyként — egy biotikus-cönotikus faktort, a domináns populáció borítását tüntettük ki, figyelembe véve a *Festuca vaginata* meghatározó szerepét, a helyfoglalástól kezdve a talajképződésre gyakorolt hatásig. A háromdimenziós niche-tér is jól tanulmányozható (euklideszi távolságok, ill. clusteranalízis útján pl.). Ebben is elkülönül a *Fumana* a többi populációtól. Kiderült, hogy létezik két populáció (*Medicago* és *Thymus*) melyek hasonló forrás-hasznosításaik mellett a domináns populációhoz való viszonyukban is hasonlóak (FEKETE et al. 1976, PRÉCSÉNYI et al. 1977a,b, 1979).

Több vonatkozással a niche-problematikához csatlakoznak azon vizsgálatok, melyek során a homokpusztagyep populációk beltartalmi sajátosságait (makro és mikroelem koncentráció) a szubsztrátum, nevezetesen a talaj mésztartalma és kémhatása oldalról értékelik. E momentumok szerepe az ionfelvétel (ionegyensúly) vonatkozásában kétségtelen. A tecei meszes homokon a gyp 23 populációját elemezve és összehasonlítva acidifrekvens populációkkal határozott tendenciák voltak kimutathatók, számos ilyen tendencia a taxonómiai hovátartozástól függetlennek látszik. A meszes homokpusztagyep populációban a Ca, Mo tartalom nagyobb, a fontos Fe/Mn arány szélesebb terjedelmű, viszont a bazifrekvens populációk kevesebb Zn-t, és Mn-t vesznek fel stb. Érdekes és új eredmény, hogy a tápanyagakkumuláció az életforma függvénye lehet: a terofitonok az évelőket mind makro- mind mikroelem felhalmozásában felülmúlják (KÁRPÁTI et al. 1970). Így a redukált egyéves életforma nemcsak az időbeni struktúrákban foglal el különálló helyzetet, hanem az anyageserében is.

Az újabban végzett beltartalmi vizsgálatok (PRÉCSÉNYI—OPAUZSKY 1979) két zuzmó, egy zsurló, négy kétszikű és két egyszikű faj valamint a talaj mikro- és ultramikroelem koncentrációjának megállapítására terjedtek ki. A legtöbb elemet (46) a *Cornicularia tenuissima*-ból, a legkevesebbet (31) a *Festuca vaginata*-ból mutattak ki. Minden növényi mintában nagy koncentrációban volt Pb, Ba, Sr, Zn, Cu, Ni, és Ti. Olyan elem nem akadt, amelyik csak a talajban lett volna, de a növényekben hiányozna, viszont olyan elemek voltak, amelyeket a növény tartalmazott, de a talaj nem (pl. Bi, Pt, Ir, W, Hf, Ge stb.).

Ugyancsak szélesebb alapokra helyeztük — 2 távoli *Festuca vaginata* populáció bevonásával — a domináns faj makro- és mikroelem-akkumulációjára vonatkozó elemzéseket (talaj elemtartalma, beltartalom, ill. — a növény/talaj értékek alapján — a tápanyaghasznosítás). A klimitikailag eltérő 3 lelőhely (Vácrátót, Fülöpháza, Neszmély) populációi, eredeti termőhelyükön számos elem koncentrációjában erősen elütnek egymástól. Fontos megemlíteni, hogy a növény/talaj ionkoncentráció értékek a növényben mért értékekkel vannak sok esetben (szignifikáns, pozitív) kapcsolatban és nem a talaj megfelelő értékeivel, mutatva, hogy mennyire nem elégséges csak a környezet mérése, ill. hogy mennyire alapvető a növényi válasz lemérése is. 1977-ben megtörtént reciprok átültetések közeljövőben esedékes kiértékelése dönti majd el, hogy (ha

vannak) melyek ezen beltartalmi tulajdonságok, melyek inherensen a populációk sajátjai, melyek ezek, amelyek termőhelyi hatásként értelmezendők ill. melyek faji tulajdonságokként (FEKETE et al. 1979, TÖLGYESI et al. 1979). A faj ökológiai plaszticitásáról nyert kép különösen a szukceszió-niche szegregáció kérdés kontextusában hasznos.

A hármas vizsgálati rendszer jó lehetőséget biztosított arra, hogy egyszerűsített megfigyeléseket tegyünk a populációk különféle taxonómiai értékűnek felfogott morfológiai bélyegeire is. A populációk között némely generatív bélyeg tekintetében kvantitatív különbség áll fenn — saját termőhelyükön. Az előzetes kiértékelés azt mutatja, hogy a reciprok transzplantáció hatására az idegen populációk több, eredetileg eltérő bélyegben hasonlóvá válnak a helyi populációhoz (HORÁNSZKY et al. 1979 mscr.).

A populációknak számos releváns niche-tengelyen elfoglalt helyzetét az egyedek fiziológiai adottságai határozzák meg. Különleges élettani-biokémiai sajátosságok megléte némely populációnak szelektív előnyt jelenthet. Tartós vízhiány és meleg klíma körülményei között — így a homokpusztagyepben — a fotoszintézis egy speciális útja, a  $C_4$  asszimilációtípus megléte ilyen előny lehet. (Azon populációk, melyekben a  $CO_2$ -asszimiláció a  $C_4$  dikarboxilsav ciklus útján megy végbe, optimális fotoszintézis-intenzitásukat teljes napfény, 33—35 °C és alacsony  $CO_2$  koncentráció mellett érik el. A  $C_3$  asszimilációtípusú (Calvin ciklusú) populációk ilyenkor rendszerint alig fotoszintetizálnak (vízhiány, zárt sztómák miatt). A Tece homokpusztagyepben 4 populáció (*Andropogon ischaemum*, *Digitaria sanguinalis*, *Silene otites*, *Scleranthus annuus*) sorolható a  $C_4$  asszimilációtípusba. Hét populáció átmeneti ( $C_3$ — $C_4$  jellegű), feltehető hogy a széndioxidot mindkét úton képesek redukálni; hogy melyik ciklus dominál azt a környezet is szabályozhatja (HORÁNSZKY—H. NAGY 1977). A kétféle asszimilációtípusnak egyébként érdekes, itt nem részletezhető vonatkozása van herbivorok táplálkozásával és a dekompozíció folyamatával is.

### Produkción és anyagáramlás

A populációk környezeti tényezőkre adott válaszai közül egyik a produkció. Ez egy funkcionális válasz, az egyes egyedek fiziológiai, genetikai sajátságainak, a környezeti tényezőknek, ill. ezek kölcsönhatásainak eredője. A társulás és az egyes fajok populációinak viselkedése ebből a szempontból eltérő lehet. A produkció térbeli változásának vizsgálata eltérő szempontok alapján történő megközelítést tesz lehetővé.

Az élő fitomassza időbeli változásait tekintve a homokpusztagyep fajainak legnagyobb része egy produkciós maximummal rendelkezik. A társulás egészének azonban két maximuma van, egy tavaszi és egy őszi. E kettős maximum elsődleges oka az aszpektus váltás, ami viszont a környezeti tényezők vál-

tozásával van összhangban. Ezeknek megfelelően nyugalmi periódus is kettős (tél és nyár).

Az egyes fajok részesedése az össz élő fitomasszából fiziológiai, genetikai adottságaitól függ. A kedvezőtlenebb vízellátottságú időszakban az arid körülményekhez alkalmazkodott fajok részesedése megnő. A kisebb tűrőképességű fajok el is tűnnek (vö. aspektus változások).

A produkció térbeli változását növekvő mintaterületek alkalmazásával vizsgáltuk 0,04 m<sup>2</sup>-től 1 m<sup>2</sup>-ig (MOLNÁR—NOSEK 1979). Mind az összélő, mind az összholt fitomassza lineáris összefüggést mutatott a terület növelésével minden aspektusban. Fajokra lebontva ez a lineáris összefüggés a vizsgált hét populációnál is megfigyelhető volt (MOLNÁR — NOSEK 1980).

A biocönózisok működésének vizsgálatakor az egyik lehetséges megközelítési mód a különböző esszenciális és nyomelemek áramlásának vizsgálata a táplálékhálózat egészében vagy annak egy részében. Az egyik legfontosabb esszenciális elem a nitrogén. A GATE Állattani Tanszékének munkatársaival közösen vizsgáltuk a N mozgását a terület növény-izeltlábú fauna alrendszerén belül. A több éves kísérlet sorozatot 15-N stabil izotópos nyomjelzéssel végeztük. Az előkísérletek alapján az állatok migrációjának megakadályozására egy 2 × 2 m-es kísérleti fülkét állítottunk fel. Ennek talajába juttattuk az izotópot tartalmazó műtrágya oldatot. Az izotóp leghamarabb a növényekben jelent meg, közvetlenül utánuk a növényevőkben. Ez utóbbiakat kis késéssel a vegyes táplálkozásúak, nagyobb késéssel a ragadozók követték. Legnagyobb késést a detritusz és dögevő csoportok mutattak.

Az izotóp felvételi arányok alapján a nitrogén áramlásnak két, térbelileg is elkülöníthető útja van:

- a talaj felszín (detritusz, elhullott szervezetek → detritusz- és dögevők → ezek ragadozói táplálkozási lánc)
- a társulás talajfelszín feletti része (zöld növények → növényevők → ezek ragadozói táplálkozási lánc).

Ez utóbbi láncban a felvételi arányok egy nagyságrenddel nagyobbak, mint a másokban. A nitrogén áramlásnak ez a két útja megegyezik azzal a két, egymástól cönológiailag elhatárolható szinttel, amelyeket BALOGH és LOKSA (1948) a hangyákkal és az egyenesszárnyúakkal jellemzett. Azaz a strukturális elkülönülésnek megvan a funkcionális megfelelője is.

A funkcionális jellemzők részletesebb vizsgálatából további ismereteket nyerhetünk a struktúrára vonatkozóan. Az izotóp felvétel késési idejéből következtetni lehet az adott csoport táplálkozási hálózatbeli szerepére (melyik trofikus szintbe tartozik), az egyes csoportok 15-N tartalma közötti korrelációs együttható értékéből pedig a konkrét táplálkozási kapcsolatra.

A kísérleti adatok alapján elkészítettük a vizsgált rendszer áramlásának kompartment modelljét. Ebben együttesen nyertek alkalmazást mind a struktúrára (táplálkozási szintek, kapcsolatok; nitrogén áramlás útja: a modell séma)



mind a funkcióra (15-N felvételi arányok, össz N, biomassza; N áramlás mennyiségi viszonyai: a modell működése) vonatkozó ismeretek. (FÁBIÁN et al. 1978, 1980).

A Tece-homokpusztagyep kutatás keretében eddig az alábbi tanulmányok („Tece studies”) jelentek meg, ill. állnak megjelenés alatt:

1. KÁRPÁTI, I.—KÁRPÁTI, V.: A Vácrátót környéki mészkedvelő pusztagyep (*Festucetum vaginatae danubiale*) 1952. évi aszpektusai. Bot. Közlem. **45**, 109—114 (1954 a).
2. KÁRPÁTI, I.—KÁRPÁTI, V.: The aspects of the calciphilous turf (*Festucetum vaginatae danubiale*) in the environs of Vácrátót in 1952. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **1**, 129—157 (1954 b.).
3. KÁRPÁTI, I.—KÁRPÁTI, V.: Die Überwinterung der basophilen Sandsteppen (*Festucetum vaginatae danubiale*) bei Vácrátót im Jahre 1952. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **1**, 247—266 (1955).
4. KÁRPÁTI, I.—KÁRPÁTI, V.—TÖLGYESI, GY.: Concentration changes of some chemical elements in the plant species of acidophil and calcareous sand steppe sward. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **16**, 299—311 (1970).
5. NOSEK, J. N.: Comparative analysis of some diversity functions under different conditions of sampling in sandy meadow. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **22**, 415—436 (1976).
6. FEKETE, G.—PRÉCSÉNYI, I.—MOLNÁR, E.—MELKÓ, E.: Niche studies on some plant species of a grassland community I. Comparison of various measurements. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **22**, 321—354 (1976).
7. PRÉCSÉNYI, I.—FEKETE, G.—MELKÓ, E.—MOLNÁR, E.: Niche studies on some plant species of a grassland community. II. Seasonal niche dynamic. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **23**, 193—218 (1977a).
8. PRÉCSÉNYI, I.—FEKETE, G.—MELKÓ, E.—MOLNÁR, E.: Niche studies on some plant species of a grassland community III. Overlap investigations by cluster analysis. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **23**, 367—374 (1977b).
9. HORÁNSZKY, A.—NAGY, A. H.: Study of assimilation types in species of a sand steppe community. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **23**, 91—95 (1977).
10. FÁBIÁN, GY.—PRÉCSÉNYI, I.—SZÉKY, P.—BAKONYI, G.—MOLNÁR, E.—MELKÓ, E.—NOSEK, J.: Stabil 15N izotóp áramlásának nyomonkövetése egy természetes homokpusztai gyep biocönózisában. Agrártud. Egyet. Közlem. Gödöllő **5**—12 (1977).
11. FEKETE, G.—PRÉCSÉNYI, I.—HORÁNSZKY, A.—TÖLGYESI, GY.: Niche studies on some plant species of a grassland community IV. Niche characteristics of *Festuca vaginata* populations on the ground of macro- and microelement content of the plant and soil. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. **25**, 63—73 (1979).

12. PRÉCSÉNYI, I.—FEKETE, G.—MOLNÁR, E.—MELKÓ, E.—VIRÁGH, K.: Niche studies on some plant species of a grassland community V. Arrangement of the species in the three-dimensional niche space. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **25**, 131—138 (1979).
13. TÖLGYESI, GY.—FEKETE, G.—PRÉCSÉNYI, I.—HORÁNSZKY, A.: Ökológiai és módszertani megfigyelések homokpuszták talajának és növényzetének elemi összetételével kapcsolatban. *Agrokémia és talajtan* **28**, 97—114 (1979).
14. PRÉCSÉNYI, I.—OPAUZSKY, I.: Homokpusztai növények mikro- és ultramikroelem koncentrációja. *Bot. Közl.* (1979).
15. FÁBIÁN, GY.—PRÉCSÉNYI, I.—SZÉKY, P.—BAKONYI, G.—MOLNÁR, E. N.—NOSEK, J. N.—MELKÓ, E.: Investigations of 15-N flow in a sandy grassland community. *Annal. Univ. Sci. Budap., Sect. Biol.* **20-21**, (1978—79).
16. HORÁNSZKY, A.—FEKETE, G.—PRÉCSÉNYI, I.—TÖLGYESI, GY.: Experimental morphological examinations on *Festuca vaginata* populations. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **26**, (1980).
17. MOLNÁR, E. N.—NOSEK, J. N.: Spatial processes in a grassland community. I. Number of individuals, biomass and cover at the community level. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **25**, 339—348 (1979).
18. FEKETE, G.—PRÉCSÉNYI, I.—N. MOLNÁR, E.—NOSEK, J. N.: Szerkezet és működés egy természetes növénytársulásban. Eredmények, problémák és perspektívák a Tece-homokpusztagyep kutatásában. *MTA Biol. Oszt. Közl.* **22**, 311—321 (1979).
19. PRÉCSÉNYI, I.—FEKETE, G.—N. MOLNÁR, E.—MELKÓ, E.—VIRÁGH, K.: Niche studies on some plant species of a grassland community, VI. The problem of ecological specialism and generalism: New approaches. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **26**, (1980).
20. FEKETE, G.—TUBA, Z.—PRÉCSÉNYI, I.: Niche studies on some plant species of a grassland community, VII. Quantity and seasonality of photosynthetic pigments. *Spring. Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **26**, (1980).
21. MOLNÁR, E. N.—NOSEK, J. N.: Spatial processes in a grassland community. II. Number of individuals, cover and biomass at population level. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **26**, (1980).

### Feladatok

Amíg a működésvizsgálatok szükségképpen kiterjedtek a különböző trofikus szintek csoportjaira, addig a szerkezet (diverzitás) tekintetében csak az autotrófokat ismerjük kielégítően. Ezért van tervbe véve az ízeltlábú fauna diverzitásvizonyainak megismerése is.

A kiművelés alatt álló témák egy másik csoportja a niche-differenciálódási folyamatok individuum-szintű háttérének eddig ismeretlen részleteire irá-

nyul. Amint azt a különböző  $\text{CO}_2$ -asszimiláció típusok jelentléte is sugallja, a populációk együttélésében szerepe lehet bizonyos fényökölógiai adaptációknak is. A fotoszintetikus pigmentek (fő és járulékos pigmentek) populáción belüli variabilitásának, a pigment spektrumok populációk közötti eltérésének elemzése — szezonálisan — remélhetőleg jól interpretálható eredményeket nyújt. A nyitott kérdésre hogy t. i. van-e a fénynek társulásszinten szabályozó szerepe ilyen vertikálisan fejletlen fiziognómiai struktúrájú társulásban, szintén választ kívánunk adni (szupraindividuális pigment-homogenitás). A társulás fontos populációi sorolhatók az átmeneti ( $\text{C}_3$ — $\text{C}_4$ ) asszimiláció típusba, uralkodó fotoszintézisútjaik felderítése különösen a kritikus periódusokban (téli hideg, nyári aszály) perspektivikus. Mindezekhez csatlakozik a fotoszintetikus kapacitások megismerése (a bruttó fotoszintézis intenzitásának szezonális regisztrálásával) és a pigmentspektrumok kapcsolatában való értékelése.

A növénypopulációk egyedeinek optimális növekedését, maximális produktóját a fiziológiai adottságokon és a külső környezeti tényezőkön (klimatikus, edafikus faktorok) kívül a konkurenciaviszonyok is befolyásolják. A szukcesszió előrehaladtával ez utóbbiak szerepe egyre hangsúlyosabbá válik a társulás szerveződésében. Ezért egy adott társulás-struktúra miértjének megértéséhez a konkurenciaviszonyok ismerete döntő fontosságú.

Területünkön, ahol a homoktalaj és a szemi-arid klímajelleg dominál, a víz limitáló tényező. A kompetitív kizárás alapelvéből kiindulva feltételezhető hogy a vízért (ill. a benne oldott tápanyagokért) mint közös forrásért a populációk konkurenciát folytatnak. Kérdés, hogy az inter- vagy az interspecifikus kompetíciónak jut-e nagyobb szerep, ill. van-e egyáltalán interspecifikus kompetíció, vagy a fajok felosztják egymás között a niche-teret konkurencia nélkül (vö. niche vizsgálatok). E két hatás relatív fontossága valószínűleg a gyepek záródásától, ill. a gyökérszint viszonyoktól is függ.

A talajnedvesség fontos tényező nemcsak a fajok térbeli, hanem időbeli eloszlásában is (vö. aszpektusváltozás-vízpotenciál kapcsolata). Utalva a már említett nyári aszályos időszakra, a vízdeficit mértéke befolyásolja a társulás egészének működését az egyes populációk hidratáviszonyainak, ill. fiziológiai folyamatainak megváltoztatásán keresztül.

A  $\text{C}_3$  és  $\text{C}_4$  asszimilációs típusú növények vízháztartásban is különböznek egymástól. A megvilágítás intenzitás, a hőmérséklet a levélrezisztenciák nagysága jelentős eltéréseket eredményezhet még adott típuson belül is. A fotoszintézis/transzspirációs hányados nagyságának aszpektusonkénti változásából a fajok ökológiai adaptációjának mértékére következtethetünk.

A továbbiakban elkerülhetetlen olyan technikák adaptálása, kidolgozása, melyek lehetővé teszik a fontosabb fajok alapvető funkcióinak egzakt tanulmányozását. A környezeti faktorok grádienseinek változtatása — mások szinten tartásával —, illetve faktorkombinációk létrehozása, azaz kondicionált körülmények megteremtése nyújt megfelelő keretet a fajok tolerancia-viszonyainak

megismerésére. Kevert tenyészetek beállítása megteremtheti a lehetőséget arra, hogy az interspecifikus kapcsolatok kauzális hátterét, a konkurrenciamechanizmusokat „tiszta körülmények” között vizsgálhassuk.

Mindemellett, az egyedi szinten regisztrálható „ökoфизиologiai” potenciálok önmagukban még nem magyarázzák meg kellőképp a konkurrenciá- ill. kompetíció-folyamatok kimenetelét illetőleg azt a szerepet (pl. dominanciában, produkcióban) amit az egyes fajok a cönológiai összetételben maguknak kialakítanak. A populáció szintjén végbemenő mechanizmusok azok, amelyek a társulás mindenkori közegében valamennyire — sohasem tökéletesen — realizálják az élettani adottságokat. Erősen kvantitatív módszereket, leírást igényel mindaz, amit populációdinamizmus néven foglalnánk össze. Ez magában foglalja egy populáció növekedésének mértékét, az ettől nem független korcsoporteloszlást, ill. annak stabilitását, két populáció együttes növekedésének mértékét illetve populáció-rendszerek stabilitását. Többé vagy kevésbé ehhez a kérdés-csoport-hoz csatlakozik a reprodukív stratégiák elemzése vagy éppen a produktív stratégiáké. (Utóbbival kapcsolatos néhány populáció életciklusának, ill. fenológiájának részletességükben történt regisztrálása; az adatok feldolgozása — MELKÓ E. — folyamatban van.) Sajnos, a populáció-dinamika nehéz kérdéseivel nem áll arányban az a kevés tapasztalat, melyet az irodalom nyújthat. Így — esetünkben is — az előkészítő mozzanatok (megfelelő populációk kiválasztása, a kísérleti körülmények megválasztása — pl. a populációdinamizmus izolált körülmények közti megfigyelése — nemkülönben adekvát matematikai modell kiszemelése) döntőek lehetnek.

E problémakörök megfelelő elemzése, illetve összekapcsolása a niche szegregációs mechanizmusok eddiginél teljesebb felderítését jelentené. Mind-ezen lépések megtétele és a szerkezetvizsgálatokkal való egybehangolása elengedhetetlen ahhoz, hogy közelebb kerüljünk a társulásszerveződés lényegének megértéséhez.

#### IRODALOM

1. BALOGH, J.—LOKSA, I.: Quantitativ-biozoziologische Untersuchungen der Arthropodenwelt ungarischen Sandgebiete. Archiv. Biol. Hung. Ser. II. **18**, 55—100 (1948).
2. DÉVAI, I.—HORVÁTH, K.—JUHÁSZ-NAGY, P.: Some problems of model-building in syn-biology. Part I. Spatial diversity process of the binary type in a simple situation. Annal. Univ. Sci. Budap., Sect. Biol. **13**, 19—32 (1971).
3. JAKUCS, P.: „Síkfőkút Project”. Egy tölgyes ökoszisztéma környezetbiológiai kutatása a bioszféraprogram keretén belül. MTA Biol. Osz. Közl. **16**, 11—25 (1973).
4. JUHÁSZ-NAGY, P.: A növényzet szerkezetvizsgálata: új modellek I. Bot. Közl. **59**, 1—6 (1972).
5. JUHÁSZ-NAGY, P.—VIDA, G.: Szupraindividuális organizáció. In: Csaba, Gy. (szerk.): A biológiai szabályozás. Medicina Budapest pp. 416, 337—406 (1978).
6. SIMON, T.—K. LÁNC, É.: Produktíobiológiai vizsgálatok a csévharaszi IBP mintaterületen. MTA Biol. Osz. Közl. **15**, 61—69 (1972).
7. SZÓCS, Z.: Új típusú, számítógép-orientált módszerek a vegetáció szerkezetének elemzésére. Kandidátusi értekezés, kézirat, Vácrátót (1977).