

Az invazív késeiperje, *Cleistogenes serotina* (L.) Keng. szerepe nyílt homokgyepek társulásszerveződésében

SZIGETVÁRI Csaba

Szegedi Tudományegyetem, Ökológiai Tanszék – H-6701 Szeged, Pf. 59.

email: szigetva@bio.u-szeged.hu

Bevezetés

A kiskunsági száraz nyílt homokgyepek sok szempontból a természetvédelem kevésbé problematikus objektumai közé tartoznak. Regenerációjuk aránylag gyors, alapvető jellegüket kisebb zavarás nem veszélyezteti, és a régió egyik legfontosabb problémájaként jelentkező talajvízszint-süllyedés szempontjából is aránylag ellenállóknak tűnnek. Ugyanakkor a biológiai invázió, amely a természetközeli területeknek korunkban az egyik legfontosabb veszélyforrása, ezeket a gyepeket sem kíméli. A legutóbbi időkhöz tömegessé vált idegen fajok közül legnyilvánvalóbban drasztikus átalakulást a növényzet és a táj fizionómiáját, a talajviszonyokat, a fényviszonyokat alapvetően megváltoztatni képes fák és cserjék okozzák, mint a fehér akác, *Robinia pseudo-acacia* L. (KRÍZSIK – KÖRMÖCZI 2000) és a bálványfa, *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle (UDVARDY 1998). A gyepek szerkezetébe fizionómiailag jobban beilleszkedni képes lágyszárú behurcolt fajok általában alárendelt jelentőségűek (SZIGETVÁRI 1999-2000), kivétel talán a valamelyest külön szintet alkotó selyemkóró, *Asclepias syriaca* L. (BAGI 1999, BAGI és SZILÁGYI 1995). Mindazonáltal a gyepek fizionómiailag beilleszkedő fajokban rejlő egyik fő veszély éppen e jellegük miatt az, hogy nehezebben észlelhetőek, terjedésük kevésbé követhető, a növényzetre kifejtett veszélyeztető hatásuk jellege és mértéke csak összetettebb vizsgálatokkal körvonalazható, és esetleges visszaszorításuk vagy terjedésük megfékezése is nehezebben kivitelezhető.

A legutóbbi időkben feltűnt és robbanásszerű terjedésbe kezdett késeiperje, *Cleistogenes serotina* (L.) Keng. inváziójára is érvényesek mindezek a problémák. Bár a faj Magyarország területén természetes előfordulása, biogeográfiai szempontból az Alföld flóraidékén idegennek tekinthető, és a homoki populációk eredete sem világos (MOLNÁR 2000). Botanikai-termesztvédelmi nézőpontból tehát azonos szempontok szerint kezelhető, mint a távolabbi növényföldrajzi régiókból behurcolt fajok. Terjedésének példátlan mértéke természetvédelmi szempontból kiemelt figyelmet érdemel, emellett az érintett növényzet dinamikájával és szerveződésével kapcsolatban is kérdéseket vet fel.

Az invázió következményei alapvetően függenek az invazív faj és a megtámadott társulás kölcsönhatásától. Sajátos módon az invázió törvényszerűségeivel foglalkozó szakirodalom ezt a fajta kölcsönhatást sokszor elkülönítve kezeli, egyszerű szabályszerűségeket keresve külön a társulások beengedőképességére (CRAWLEY 1987, REJMÁNEK 1989, 1999, LEVINE – D'ANTONIO 1999, PRIEUR-RICHARD – LAVOREL 2000, DAVIS – GRIME – THOMPSON 2000, MOORE et al. 2001) és a sikeres invazív fajok tulajdonságaira (BAKER 1974, NOBLE 1989, ROY 1990, REJMÁNEK 1995, 1999, REJMÁNEK – RICHARDSON 1996, MACK 1996, GOODWIN – MCALLISTER – FAHRIG 1999, BALOGH – BOTTA-DUKÁT – DANCZA 2000) vonatkozóan, és az idegen fajoknak a társulásokra kifejtett hatásait tekintve is általában csak leíró jellegű osztályozásig jut (MACDONALD et al. 1989, RAMAKRISHNAN – VITOUSEK 1989, WOODS 1997, WALKER – SMITH 1997, PARKER et al. 1999, MANCHESTER – BULLOCK 2000). Ezeknek az általánosításoknak azonban kevés érintkezési pontjuk van az egyes konkrét inváziós eseményekkel kapcsolatos gyakorlati természetvédelmi igényekkel, ahol a beengedőképességet, az invazív faj sikerét és a társulásra kifejtett hatását kényszerűen és célszerűen egységes keretben kell vizsgálni. A kapcsolódást valószínűleg az olyasfajta megközelítés (pl. LUKEN 1997, FALIŃSKI 1998, VAN HULST 2000) teszi lehetővé, amely az inváziót a társulásdinamika, a belső kölcsönhatások és a szukcesszió „természetes” menetével azonos módon kezeli, az idegen fajt a natívokkal egyenrangúan ágyazza be ezekben a folyamatokba, és így egy, az adott társulás és az adott faj által kölcsönösen értelmezett szerepmegosztásban gondolkodik.

Az invazív késeiperjével kapcsolatban kvantitatív vizsgálatokat először BAGI ISTVÁN végzett 1990-ben, mikor a fokozottan védett fülöpházi homokterületen a vegetációtérképezéssel egyidejűleg térképezte a *Cleistogenes serotina* állományait, és a foltok méret- és kerületeloszlásának alapján tett predikciókat arra nézve, hogy mely társulástípusok a leginkább fenyegetettek az invázióval (BAGI 1997a). Az invazív faj 1996-os újratérképezése – bizonyos, a szerző által részletesen elemzett módszertani fenntartásokkal – megerősítette

a predikcióval tett eredményeket, amelyek közül a leginkább figyelemre méltó, hogy a késeiperje terjedése a magasabb térszíni természetes évelő homokgyepben a leggyorsabb, míg a degradált jellegű egyéves vegetáció inkább ellenálló (BAGI 1997a, 2000). A társulások befogadóképességével kapcsolatban hasonló eredményekre jutott MOLNÁR (2000), aki az 1995-ös állapot alapján osztályozta vegetációtípusuk szerint a már elfoglalt foltokat. Mindketten megfigyelték, hogy az utak közelsége, és az ebből következő zavarás elősegíti az inváziót (BAGI 1997a, 2000, MOLNÁR 2000, MOLNÁR et al. 2000). BAGI ISTVÁNNAK egy 90×90 m-es területen végzett, 10×10 m-es felvételeken alapuló cönológiai vizsgálatai arra utaltak, hogy a faj idegen elem a homoki vegetációban, amely nem kötődik sem a természetesség, sem a leromlást jelző fajok csoportjához, és negatívan asszociált a nyílt évelő homokgyep uralkodó fájával, a *Festuca vaginata* W. et K. -val (BAGI 1997a). A faj viselkedésével kapcsolatos 0,5×0,5 m-es kvadrátokon alapuló transzektes, valamint nagyobb területre kiterjedő 2×2 m-es cönológiai felvételek ordinációs analízise viszont arra utalt, hogy egyes zavarásra utaló alárendelt fajok nagyobb mennyiségben vannak jelen a késeiperje uralta, de alapjában nem degradált növényzetű felvételekben (SZIGETVÁRI 1998, 2000).

A jelen vizsgálat célja az késeiperje közvetlen szerepének körvonalazása a megtámadott természetközeli homokgyep-társulásokban. A „szerep” szó a jelen értelmezésben elsődlegesen statikus és dinamikus társulásszerveződési szempontokat takar: azaz hogyan viszonyul az invazív faj egy konkrét társulás dominancia- és koalíciós struktúrájához, hogyan befolyásolja és térbeli szerveződés mintázatait, és hogyan helyezhető el a szukcesszionális folyamatokban (vö. FALIŃSKI 1998). A „szerep” szó másik (az előzőtől nem függetleníthető) értelmezése természetvédelmi szempontú: lényegében annyit jelent, hogy a faj egy adott objektumra nézve valamilyen értékszempontra (mai szóhasználattal ez a „biodiverzitás” fogalom valamelyik jelentése) szerint kártékony vagy ártalmatlan. A fentiekből adódik, hogy egy faj szerepének megítélése kontextusfüggő, és a vizsgálat módszertani korlátai is befolyásolják (tehát nem azonosítható egyértelműen valamilyen általános stratégiatípussal – vö. GRIME 1977 – vagy szociális magatartástípussal – vö. BORHIDI 1993). Célszerű elkülöníteni a közvetlen szerepet, amely pusztán a növényzet, a fajok belüli és a fajok közti kölcsönhatások és térbeli kényszerek szintjén értelmezhető, és az azon túlmutató, közvetett szerepek csoportját, amely az abiotikus feltételeknek, a zavarás mintázatának, vagy más trofikus szinteknek a befolyásolásán keresztül nyilvánul meg, általában hosszabb időtávon. Bár világszerte a legtöbb problémát az ilyen jelentős indirekt hatást kiváltó invazív növényfajok okozzák (VITOUSEK 1990, PARKER et al. 1999), a jelen vizsgálat módszertani korlátok miatt csak a közvetlen szerep és az abból következő hatások kimutatását célozza. A szerep értelmezése ezen túl skálafüggő is.

A késeiperje homokgyepi szerepével kapcsolatban a legfigyelemreméltóbb hipotézist BAGI (1997a, 2000) fogalmazta meg. Eszerint a faj nem a degradált állapotokhoz és degradációs folyamatokhoz kötődik, hanem egy sajátos, új, determinisztikus szukcessziós folyamatot indít meg a természetes évelő nyílt homokgyepben egy zárt, lejtősztyep-szerű gyepé váló alakulás irányában. Ezzel együtt „a faj kirobbanó inváziója a természeti értékekben gazdag nyílt homokpusztagyepet létükben fenyegeti” (BAGI 2000), és a gyep eredeti domináns fajának, a *Festuca vaginata* W. et K-nak visszaszorulásával jár (BAGI 1997a, 2000).

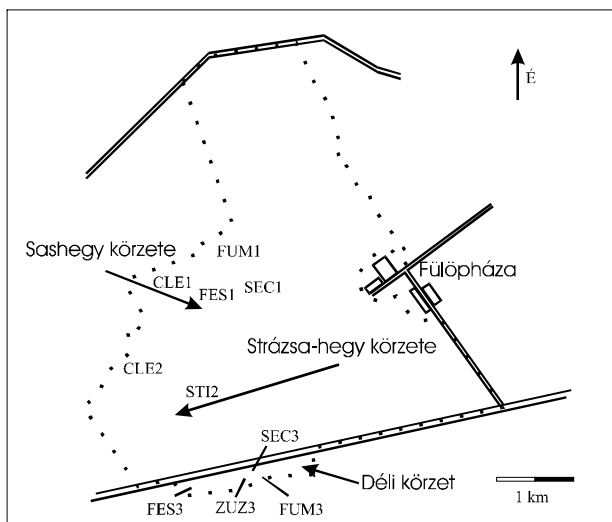
A *Cleistogenes serotina* nyílt homokgyepi növényzetben betöltött szerepének körvonalazásához a következőkben makro- és mikrocönológiai szempontból hasonlítok össze több állományt az egyedi méretekkel az állományok léptékéig. A felmerülő kérdések a következők:

- Milyen helyet foglal el a késeiperje a homokgyeppek dominancia-hierarchiájában és koalíciós struktúrájában?
- Mely fajokkal és milyen irányú asszociáltsági viszonyokat alakít ki; melyekkel feltételezhető erős konkurenciája?
- Képes-e együttélni a természetvédelmi szempontból értékes specialista fajokkal?
- Az együttélési módok milyen sokféleségével jellemezhetőek az elfoglalt állományok?
- Milyen szukcesszionális stádiumú állományokban van jelen nagy borításban a késeiperje?
- Detektálható-e az elfoglalt állományok makro- vagy mikrocönológiai jellemzőiben valamilyen tendencia (azaz létezik-e valamilyen „késeiperje-hatás” pl. degradatív vagy záródásra utaló irányban), vagy ezeknek a jellemzőknek a varianciáját más tényezők (pl. fajkészlet, történet, tájhasználat, stb.) okozzák elsődlegesen?

A feltett kérdések közül explicit módon csak az első négy vizsgálható a jelen mintavétel és adatfeldolgozás keretei között. Bár az utolsó kettő csak a vizsgálatok időtartamának és módszertanának kiterjesztésével válaszolható meg korrekt módon (ez kisebb mértékben a többi kérdésre is igaz), hipotézisek a jelen keret alapján is megfogalmazhatók.

Anyag és módszerek A mintavétel

A mintavétel 2000 júniusában történt, a Kiskunsági Nemzeti Park IV. számú „Fülöpházi buckavidék” egységében. A területet a továbbiakban három alegységre bontom (1. ábra): (1) Sashegyi körzete, (2) Strázsahegy körzete, (3) déli körzet (az 52. számú úttól délre eső területek). A három alegység belsőleg diszperzió szempontjából kontinuusnak tekinthető, egymástól viszont táji akadályok által határozottan elkülönülnek. A három alegység előtörténete, védettségi foka, látogatottsága különböző, de mivel sok tényező belsőleg is meglehetősen heterogén teszi őket, ezt a különbséget nem specifikáltam és nem építettem be előre a hipotézisekbe.



1. ábra. A mintavételi helyek hozzávetőleges elhelyezkedése a vizsgálati területen. A pontvonal a védett terület határát jelzi; a kettős vonalak műutat jelölnék. A mintavételi helyek rövidítésének első három betűje az állomány típusának elsődleges minősítésére, az utolsó számjegy a területi elhelyezkedésre utal (1: Sashegy, 2: Strázsahegy, 3: déli terület). Az állományok típusai a következők: FUM: *Fumana procumbens-Cleistogenes serotina* kodominálta gyepek, FES: *Festuca vaginata-Cleistogenes* kodominálta gyepek, STI: *Stipa borysthena-Cleistogenes* kodominálta gyepek, SEC: *Secale sylvestre-Cleistogenes* kodominálta gyepek, ZUZ: *Poa bulbosa-Cleistogenes* kodominálta gyepek gazdag kriptogámszinttel, CLE: *Cleistogenes serotina* dominálta gyepek jelentősebb kodomináns faj nélkül.

A területen belül mindazokat a késeiperje által – legalábbis részben – dominált növényzeti típusokat megkerestem, amelyekben megfelelően felismerhetők fajösszetételükben az eredeti jellemző homoki vegetációtípusok (MAGYAR 1933, HARGITAI 1940, SOÓ 1957) vagy esetleg azoktól eltérő, de egyedi és jól elhatárolható típusként jelentkeznek. A tipizálásnál azokat a homoki társulástípusokat vettem alapul, amelyeket a terület vegetációtérképezésekor BAGI használt és a késeiperje terjedésével kapcsolatosan mint valamilyen mértékben beengedő típusokként értékelt (vö. BAGI 1997a, 2000). Feltételeztem, hogy ezek a *Cleistogenes* jelenlétében is azonosíthatóak. Az állományoknak felvételezés szempontjából, az alábbi feltételeknek kellett megfelelniük:

- megfelelően méretű legyen, tehát le lehessen benne fektetni egy kb. 50 m hosszú önmagába záródó lineát
- vegetáció szempontjából (klasszikus cönológiai tekintetben) homomorfnak legyen tekinthető
- ne legyen a belsejében nagyobb kiterjedésű zavarásra utaló nyom (pl. út, keréknyom, állati túsás)

A fenti feltételeknek megfelelően összesen hat típust különítettem el, és tíz állományt felvételeztem. Mindegyik típusból igyekeztem ismétlést csinálni legalább kettőben a három alegység közül, ha találtam ilyen foltot és az megfelelő méretű volt. Arra nézve, hogy az adott állományok milyen eredetűek, korúak, szukcesszionális állapotúak, nem tettem *a priori* megállapításokat. Két típusból csak egy területen találtam felvételezhető állományt. A típusok a következők:

- naprózsás (*Fumana procumbens* [Dun.] Gren. et Godr. kodominancia), két állományban (1. és 3. körzet), a továbbiakban FUM1 és FUM3. A Festucetum vaginatae társulás fumanetosum procumbentis szubasszociációjának feleltetem meg.
- csenkeszes (*Festuca vaginata* W. et K. kodominancia), két állományban (1. és 3. körzet), a továbbiakban FES1 és FES3. A Festucetum vaginatae társulás typicum szubasszociációjának feleltetem meg.
- vadrozsos (*Secale sylvestre* Host kodominancia), két állományban (1. és 3. körzet), a továbbiakban SEC1 és SEC3. A Brometum tectorum társulás secaletosum szubasszociációjának feleltetem meg.
- árvalányhajás (*Stipa borysthena* Klovov kodominancia), egy állományban (2. körzet), a továbbiakban

- STI2. A Festucetum vaginatae társulás stipetosum borysthenicae szubasszociációjának feleltetem meg.
- késeiperjés (*Cleistogenes serotina* dominancia, más kodomináns faj nincs), két állományban (1. és 2. körzet), a továbbiakban CLE1 és CLE2. Nincs megfelelője az irodalomban.
 - zuzmós (fajszegény gyeperjés *Cleistogenes serotina* dominanciával, *Poa bulbosa* L. kodominanciával és sok zuzmóval), egy állományban (3. körzet), a továbbiakban ZUZ3. Nincs megfelelője az irodalomban.

A foltok kiválasztásánál és elnevezésénél elsősorban a kodomináns faj (tehát általában a fenti asszociációk és szubasszociációk diagnosztikus értékű domináns fajának) a terepen látott abszolút mennyisége döntött, nem a késeiperjéé. Ebből adódóan a *Cleistogenes* abszolút mennyisége nem okvetlenül a CLE állományokban a legnagyobb (vö 1. és 2. táblázat).

A FUM3, SEC3, ZUZ3 mintavételi helyek egyetlen hatalmas kiterjedésű késeiperjés állomány részei voltak. A többi minta egymással nem összefüggő foltokban helyezkedett el. Korábbi elterjedési térképek alapján (BAGI 1997a, 2000) a FUM1, FES1, SEC1, CLE1 és STI2 mintavételi helyeken már 1990-ben és 1996-ban is állományalkotó volt a *Cleistogenes*. A többi foltról nincs ilyen jellegű információ.

Mikrocönológiai vizsgálatokhoz homokgyepekben már sikerrel alkalmazott mintavételi eljárást követtem (BARTHA – KERTÉSZ 1998): Az egyes állományokban egy 1030 darab (kivétel a FUM1, ahol 1040 db) 5×5 cm-es, egymással szomszédos négyzetekből álló önmagába záródó lineát fektettem le. A linea elhelyezésénél elvileg a kör alakra törekedtem, azonban az állományok nagysága és alakja általában szabálytalan elrendezésre kényszerített. Az 5×5 cm-es mikrokvadrátokban feljegyeztem a jelenlevő és elkülöníthető virágos és virágtalan növényfajok jelenlétét és a következő állapotjellemzőiket: a kvadrátban gyökerező vagy belógó, élő vagy holt, kifejtett vagy csíranövény. Emellett a mikrokvadrát méreténél nagyobb fajok esetében minden egyes, felszíni megjelenése alapján egységes rametnek tűnő „növényegyed”, tö méretét (ti. hogy hány egymást követő kvadrátba kerül bele) és számukat is feljegyeztem.

Minden egyes állományban készítettem 3 darab (kivétel a FES1, ahol csak 2 db) cönológiai felvételt nem átfedő és nem szomszédos 4×4 m-es kvadrátokban. A felvételezéskor a fajok százalékos borítását becsültem, beleértve a tavaszi aszeptus kóroít, melyekről feltételeztem, hogy a mintavétel évéből származtak.

Az adatok feldolgozása

A mintavételi terület három alegységében a kvadrátok átlagos fajszámát Kruskal-Wallis teszttel hasonlítottam össze a cönológiai felvételek alapján, csak a száraz növényekkel számolva.

A cönológiai felvételek alapján a száraz növények borítását figyelembe véve hierarchikus klasszifikációt végeztem euklidészi távolságfüggvény és Ward-féle fúziós algoritmus – eltérés-négyzetösszeg-növekedést minimalizáló módszer – alkalmazásával (PODANI 1997). Az utóbbi algoritmus tapasztalatok alapján (pl. LAJER 1997) jól reprodukálja a felvételek hagyományos cönológiai osztályozását. A felvételeket arcus sinus transzformáció elvégzése után nem-metrikus sokdimenziós skálázás (NMDS) és főkomponens-analízis (PCA) alkalmazásával ordináltam (PODANI 1997) korrelációs mátrix alapján. Mindkét módszer eredményesen működött és hasonló eredményt adott. Mivel célom az ordináció esetében nem az osztályozás, hanem az egyes csoportok közti lehetséges összefüggések kimutatása volt, az interpretációhoz az NMDS eredményeit használtam, ugyanis a grafikus ábrázolásban a PCA-diagramhoz képest itt kaptam kevésbé koherens csoportokat. A sokváltozós statisztikák kiszámításához a Statistica for Windows programcsomagot használtam (Statsoft Inc 1995).

Az állományok belső térbeli mintázatait a Juhász-Nagy Pál által kifejlesztett módszertan és függvénycsalád (JUHÁSZ-NAGY 1980, 1984, JUHÁSZ-NAGY – PODANI 1983) – a továbbiakban: JNP-függvények – felhasználásával elemeztem. A jelen közleményben a JNP-függvények közül a florális diverzitás (FD) és az asszociátum (Ass) terepi mintából számolt becslését veszem alapul. Az asszociátum és a florális diverzitás a társulás egészét jellemző ún. szünkrétikus függvények csoportjába tartoznak. A FD terepi értéke a mintában az adott kvadrátnagyságnál előforduló fajkombinációk gyakoriság-eloszlásából számolt Shannon-diverzitás. Az Ass a társuláson belül megjelenő intra- és interpopulációs térbeli asszociáltságok társulásszintű eredője. Értéke úgy adódik, hogy kiszámoljuk a florális diverzitásnak az adott fajszám és abundanciaviszonyok melletti elméletileg lehetséges – a fajok teljes függetlensége esetén adódó – maximális értékét, az ún. lokális disztingváltságot (amely a fajok egyedi mintázatait kifejező lokális entrópiák összegeként adható meg), és ebből kivonjuk a ténylegesen mért florális diverzitást (FD)-t. Tehát az Ass azokra a kényszerekre utal, amelyek miatt az elméletileg lehetséges összes fajkombináció közül sok nem valósul meg. Ha ilyenek nincsenek, az Ass értéke nulla.

Ezek a kényszerek három fő komponensből adódhatnak (BARTHA – KERTÉSZ 1998): (1) interspecifikus kölcsönhatásokból, (2) intraspecifikus kölcsönhatásokból, (3) texturális kényszerekből, vagyis abból, hogy a fajok végesen nagy kiterjedésűek, és az abundanciák végesen kicsik egy véges méretű mintában és ez

korlátozza kombinálódási lehetőségüket az elméleti (folytonos skálán értelmezett valószínűségekkel számoló) esethez képest. Az első kettő egymástól nem független, együttesen alkotják a strukturális kényszereket. A különböző kényszerek hatásának szétválasztására különféle nullmodellekhez – random referenciákhoz – viszonyíthatók a terepi adatokból becsült JNP-függvényértékek (BARTHA – KERTÉSZ 1998, HORVÁTH 1998): A texturális kényszerek leválasztásához az ún. komplett randomizáció az alkalmas módszer, amikor az összes faj összes előfordulási adatát a linea mentén random módon szétszórjuk. Az inter- és intrapopulációs kényszerek szétválasztásához az ún. random eltolás (random shift) módszere (PALMER – VAN MAAREL 1995) alkalmazható, amelyben az egyes fajok egyedi térmentézeit meghagyva egymás mellett random módon elcsúsztatjuk őket a linea mentén. Az adott mintára specifikus random referenciákból megfelelően nagy számút legyártva Monte-Carlo módszerrel a hagyományos statisztikai módszerekkel azonos módon vizsgálhatjuk a JNP-függvény-értékek eltérésének szignifikanciáját az adott nullmodelltől. A jelen vizsgálathoz mind a teljes randomizáció, mind a random eltolás módszert alkalmaztam. A szignifikanciaszintet $\alpha=0,05$ helyett $\alpha=0,01$ -re állítottam be, mert a szimultán módon elvégzett nagyszámú próba az elsőfajú hiba halmozódásához vezet. A megadott szignifikanciaszint gyakorlati alkalmazásához MANLY (1997) ajánlása alapján 5000 randomizációt végeztem lineánként.

A JNP-függvények értékeit az elsődleges, 5×5 cm-es kvadrátok (cellák) adatainak hosszirányú összevonása révén több különböző kvadrátméretre kiszámítottam. A vizsgált kvadrátméretek alapvetően az elemi cellaméret szukcesszív megduplázódásával adódnak: rendre 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256 cella hosszúságúak. A finomabb felbontás érdekében további skálapontokat is beillesztettem az előbbieket 1,5-szörösénél (azaz 3, 6, 12, 24, 48, 96, 192, és 384-es cellaszámmal). A térsorozat így is megközelítőleg hatványfüggvény szerint halad. Minden térsorozati lépésben ún. teljes mintavételt (BARTHA et al. 1998, HORVÁTH 1998) alkalmaztam, azaz minden lehetséges pozícióból elvégeztem az elemi kvadrátoknak az adott lépésnek megfelelő összevonását. A hosszanti összevonással kapott kvadrátok tehát átfedőek, és a linea circularitása miatt számuk minden térsorozati lépésben azonos az elemi 5×5 cm-es cellák számával.

Az állományok viselkedését a térsorozat egésze jellemzi, azonban egyszerű összehasonlításukhoz a JNP-függvények értékeinek a térsorozat egészében mutatott globális maximuma, valamint a maximumhoz tartozó térlépték nagysága, mint jellemzők emelhetők ki (JUHÁSZ-NAGY 1980, BARTHA – CZÁRÁN – PODANI 1998). Tehát a következőkben az a_{ass} jelenti azt a kvadrátnagyságot, ahol Ass_{max} , az adott állomány maximális asszociátuma mérhető, és a_{flor} az a kvadrátméret, ahol FD_{max} , a florális diverzitás állományra jellemző maximuma van. Mivel a FD és Ass egymástól nem függetlenek, az ún. relatív asszociátumot is vizsgálom, amely Ass/FD -ként adható meg, és egyfajta standardizálást jelent. A relatív asszociátumot a_{ass} kvadrátméretnél adom meg a következőkben.

A JNP-függvények számításánál csak a száras növényeket vettem figyelembe; mind a gyökerező, mind a belógó előfordulásokat. A holt előfordulásokat csak a tavaszi aspektus fajainál vettem figyelembe. Ezekről a kórókról feltételeztem, hogy a mintavétel évéből származnak. A kriptogámok kihagyásának oka az, hogy nem tekintettem őket egyenrangúnak a száras növényekkel a szerkezetesség kialakításában szerepet játszó mechanizmusok tekintetében. A számításoknál kihagytam az 1%-nál kisebb frekvenciájú fajokat, mivel azok a JNP-függvények becsülését torzítják, műtermékeket okoznak (TÓTHMÉRÉSZ – ERDEI 1992).

A páros asszociáltságokat az 1%-nál nagyobb frekvenciájú fajok párosaira számítottam ki, beleértve a kriptogámokat is. Az asszociáltsági vizsgálat során a térsorozati skálát – feltételezve hogy különböző távolságokban különböző tényezők befolyásolják a fajok együttes előfordulásának a valószínűségét – két tartományra osztottam: a közvetlen szomszédság tartományára és az annál nagyobb léptékekre. A közvetlen szomszédság léptéke jelenti azt a távolságot, ahol az egyedek fizikailag találkozhatnak, és köztük páros interpopulációs kölcsönhatások feltételezhetők, így az invazív faj közvetlen szerepét meghatározó mechanizmusok is ebben a tartományban nyilvánulnak meg leginkább. Ennek a léptéknek a fontosságát jelzi, hogy a közösségek diverzitásának és invázióval szembeni ellenállóképessége között csak ebben a tartományban tudtak a kompetíciónak tulajdonítható egyértelmű – negatív – összefüggést kimutatni (LEVINE 2000, NAEEM et al. 2000). Az ennél nagyobb mérettartományokban, amelyek az állomány belső foltosságára jellemzők, feltételezhetően más tényezők (abiotikus különbségek, zavarás, előtörténet, stb.) befolyásolják a fajok együttes előfordulását. A két tartomány közti határt (amely a valószínűségben inkább egy nem statikus intervallum) a fajok töveinek eltérő mérete miatt minden egyes fajpárosnál más távolságnál kell megállapítani.

Mivel a közvetlen szomszédságon túli tartomány igen különböző léptékeket foglal magába, úgy gondolom, kisebb hibát követek el, ha a közvetlen szomszédság tartományát kicsit túlbecsülöm a másik rovására, semmint fordítva. A közvetlen szomszédság léptékének megállapításánál az adott fajpár esetében a nagyobbik méretű partner töveinek méreteloszlásából (tehát nem az aggregátumok méretéből) indultam ki.

Feltételeztem, hogy a gyökérzet méreteloszlása nagyban követi a föld feletti részekét. Ez MAGYAR (1933) valamint SIMON – BATANOUNY (1971) gyökérzetvizsgálatai alapján a fontosabb fajoknál reálisnak tekinthető, de a tartomány túlbecslése azt az esetet is kompenzálja, ha egy fajnak vízszintesen nagyobb kiterjedésű a gyökérzete. Tehát a nagyobb átlagos tömörű fajnak az adott lineára jellemző (cellaszámban megadott) méreteloszlásából számított átlag és standard deviancia összegéhez adtam hozzá még két cellát, és az így kapott méretet kerekítettem. Ez a tartomány tehát tartalmazza azokat a cellákat, ahol az egyed gyökerezik, ahova hajtásával, leveleivel belóg, és még emellett két cellát. A gyakorlatban ez (adott párra és mintára specifikusan) a 15-40 cm-es tartományt jelenti. A kriptogámoknál, továbbá azoknál a fajoknál, ahol az összes egyed legfeljebb egy cellányi méretű volt, a közvetlen szomszédságként a 10 cm távolságot definiáltam.

A közvetlen szomszédságnál nagyobb léptékekhez, azaz az állományon belüli foltossághoz a linea hosszának kb. 1/10-ed részéig (96 cella, azaz 4.8 méter) veszem figyelembe a páros asszociáltságokat. Az ilyen nagyságrendű foltokat a klasszikus cönológia és a vegetációtérképezés is homogénnek kezelik (BAGI 1997b). Az ennél nagyobb távolságokban észlelt asszociáltságok már olyan foltosságra utalhatnak, amit egy klasszikus szemléletű osztályozás társulások közti különbségként, nem pedig belső heterogenitásként értelmezhet.

Az alkalmazott térsorozati léptékek 8 cellától (40 cm) fölfelé azonosak voltak mint az FD és Ass számítása esetében. A közvetlen szomszédság pontos beszkálázásához 8 cellától lefelé minden térsorozati lépést figyelembe vettem. Referenciaként random eltolást alkalmaztam. A random szimulációk száma 8 cellától fölfelé 5000 volt, attól lefelé pedig 10000, mivel a közvetlen szomszédság tartományában meg kívántam különböztetni az erősebb kölcsönhatásra utaló $\alpha=0,001$ szignifikanciaszintet is. Az elsődlegesen alkalmazott szignifikanciaszint $\alpha=0,01$ volt. Az elsőfajú hiba halmozódása a vizsgált fajpárok és térsorozati lépések igen nagy száma miatt így is jelentős, tehát várható több „ál-asszociáltság” megjelenése is. Mivel azonban nem egyes konkrét fajpárok közti viszony a kutatás tárgya, hanem az állományra jellemző asszociáltsági hálózat jellegének általános jellemzői, ez a hiba alapján nem befolyásolja az eredményt. Az asszociáltság irányát (pozitív vagy negatív) a Monte-Carlo szimulációból adódó véletlen elváráshoz képest állapítottam meg (BARTHA – KERTÉSZ 1998).

A páronkénti asszociáltsági összefüggések értelmezéséhez a fajokat előzetesen funkciós csoportokba osztottam. A felosztás az életformák, növekedési formák, valamint a fenológia figyelembe vételével készült. Az igen leegyszerűsítő csoportosításban a funkciós csoportok a következők: törpecserjék, élő fűvek (kiv. *Poa bulbosa*), élő kétszikűek, tavaszi fűvek (az egyévesek mellett ide osztottam be a *Poa bulbosa*-t), nyári egyéves kétszikűek, tavaszi egyéves kétszikűek, mohák, zuzmók (vö. 1. táblázat). A funkciós csoportoknak ez a sorrendje értelmezésemben többé-kevésbé egy monoton, de nem szigorúan monoton domináns-alárendelt tengelyt is reprezentál.

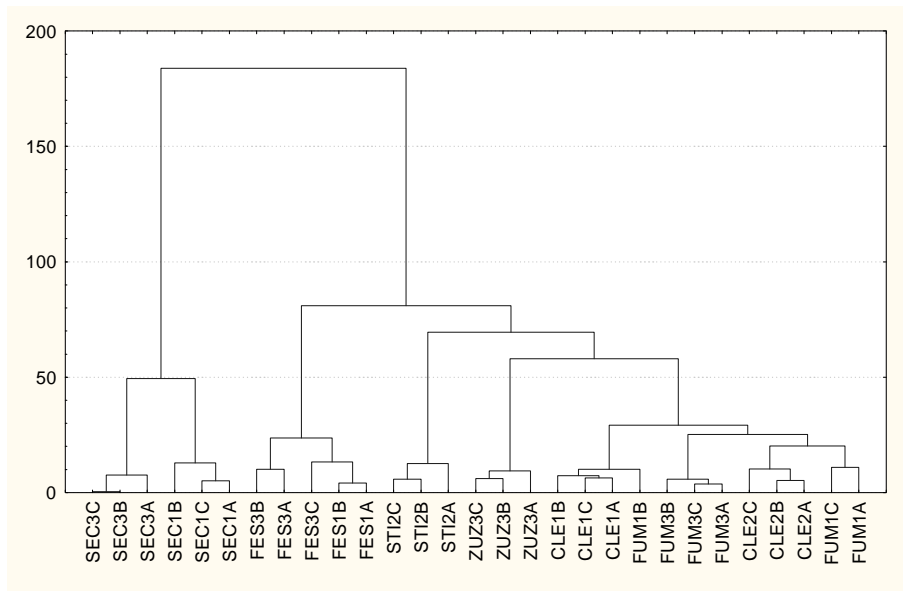
A JNP-függvények és az asszociáltságok számításához az Infothem programot (HORVÁTH 1998) használtam.

Eredmények **Cönológiai és texturális jellemzők**

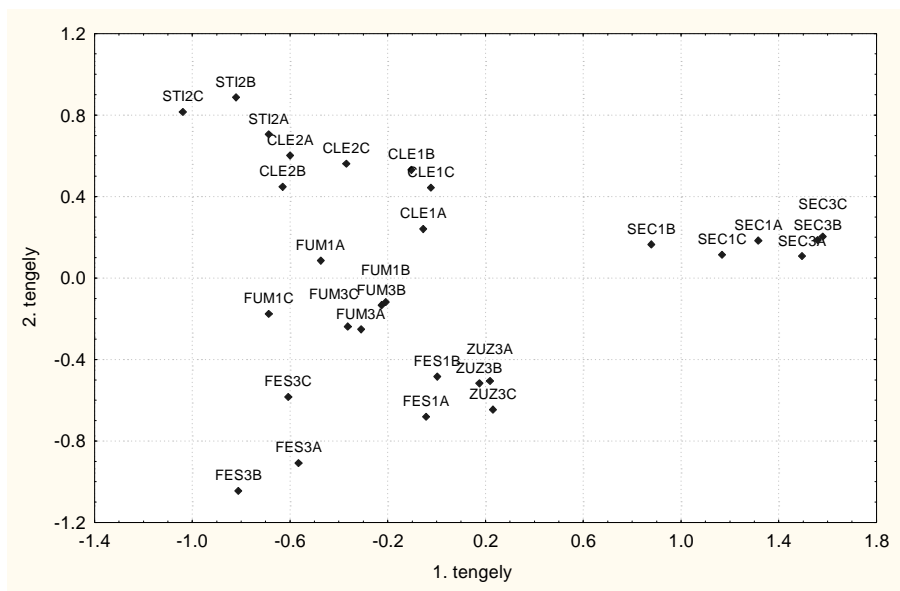
A mintavételi helyek növényzetének összetételében a késeiperjétől eltekintve nem találunk olyan elemeket, amelyek ne lennének jellemzőek a nyílt homoki gyepekre (1. és 2. táblázat). Az összborítás értékei (20–50%) is kifejezetten nyílt gyepekre utalnak (1. táblázat). A legtöbb specialistát (így védett és fokozottan védett fajokat is) főként az alárendelt élőlény köréből a CLE állományok tartalmazzák. Jellemző, hogy a *Fumana procumbens* az élőlény típusokban mindig számottevő mennyiségben van jelen. A cönológiai felvételek összevetése klasszifikációs módszerrel (2. ábra) lényegében alátámasztja az *a priori* csoportosítást. Egyedül a CLE és FUM típusok nem válnak el egymástól, ami valószínűleg abból is adódik, hogy csak ezekben a típusokban nem található olyan nagy borítással rendelkező faj, ami a többi típustól elválasztaná őket. A köztük levő különbséget *Cleistogenes* és a *Fumana* aránya valamint az alárendelt, alacsonyabb borítású fajoknak az eltérő gazdagsága és összetétele jelenti (ld. 1. és 2. táblázat). A cönológiai felvételek alapján készült ordináció is tükrözi az előzetes csoportosítást (3. ábra). A módszer elsősorban a SEC típust különíti el az első tengely mentén, míg a második tengely mentén pedig egyes élőlény típusok közti fokozatosan növekvő távolság rajzolódik ki STI–CLE–FUM–FES irányban (3. ábra).

1. táblázat. folytatás

F	F	C	C	C	F	F	S	S	S	C	C	C	S	S	S	felvételek	F	F	F	Z	Z	Z	S	S	S	F	F	F		
U	U	L	L	L	E	E	E	E	E	L	L	L	T	T	T	E	E	E	U	U	U	E	E	E	U	U	U			
M	M	E	E	E	S	S	C	C	C	E	E	E	I	I	I	S	S	S	Z	Z	Z	C	C	C	M	M	M			
1B	1C	1A	1B	1C	1A	1B	1A	1B	1C	2A	2B	2C	2A	2B	2C	3A	3B	3C	3A	3B	3C	3A	3B	3C	3A	3B	3C			
																Bromion + Tribulo- Eragrostion														
																Coryza canadensis														
0,1	0,3					0,1	0,1	0,5	0,2	0,1	0,1									0,1			0,1			0,1				
																(Medicago minima)														
																Salsola kali														
																Festucetalia vaginatae														
0,1	0,1	0,1	0,1	0,1				0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1			0,1	0,1	0,1	1	1	1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1		
																(Arenaria serpyllifolia)														
																Corispermum nitidum														
																Equisetum ramosissimum														
																(Minuartia glomerata)														
7	10	3	3	1	0,1					1,5	0,5	1	3	1,5	1			3	2	4	2	2	1	0,1	0,1	0,1				
																Minuartia verna														
																Odontites lutea														
0,1	0,1					0,1	0,1	0,2	0,1	0,1									0,5	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,5	0,1	0,1
																Polygonum arenarium														
																Festuco-Brometea														
0,1	0,5		0,1	0,5	2,5	5					0,5	0,5	0,1				0,1						0,1			1	2	1		
0,1	0,1									0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1															
																Bothriochloa ischaemum														
																(Cerastium semidecandrum)														
																Cynodon dactylon														
0,1	0,1	0,1																									0,1	0,1	0,1	
																(Erophila verna)														
0,1																														
																Eryngium campestre														
0,1	0,1				0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1										0,1			0,1				
																Helianthemum ovatum														
																(Holosteum umbellatum)														
																(Myosotis micrantha)														
0,1	2	0,1	0,1	0,1	0,2								1	0,1	0,1				15	12	12	0,1	0,1	0,1						
																(Poa bulbosa)														
																Potentilla arenaria														
																Egyéb														
																Crataegus monogyna														
																Oenothera biennis														
																Populus alba														
																Kriptogámok														
																Nostoc sp.														
0,1	0,1	2	1	0,5	0,5	4	3	2	8	2	0,5	2	6	3			3	12	5	35	20	25	10	7	12	3	1	1		
0	0	0,5	0,1	0,1	0	0	2	1	2,5	0,1	0	4	0,1	0	0,2				0,1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
																Egyéb mohák össz.														
0,1	1	2	0,1	0,1	0,1	1,5					0,3	0,1	0,1	0,5	0,3	0,1	1	0,1	0,5	10	8	10	0,1	0,1	0,1	0,5	0,5	1		
																Cladonia convoluta														
0,1	0,1					4	2	5	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1			1	0,5	0,1	4	3	3			0,1	0,1	0,1	
																Cladonia furcata														
0,5	5					0,1	0,1	7	2	0,5	0,1	0,5	0,1	0,2	0,1	0,5			3	2	0,5	5	5	5			0,1			
																Parmelia pokornyii														
0,1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0,2	2,1	0,8	0,5	1			0	0	0	1,2	8,1	7,1	0,1	0,1	0	0,1	0,1		
																Egyéb zuzmók össz.														



2. ábra. A 4×4 m-es cönológiai felvételek klaszteranalízisének eredménye (euklidészi távolság, Ward féle fúziós algoritmus) a száraz növények százalékos borításának alapján. A felvételek rövidítésének magyarázata az 1. ábra alapján, az egyes felvételek az 1. táblázatból azonosíthatók.

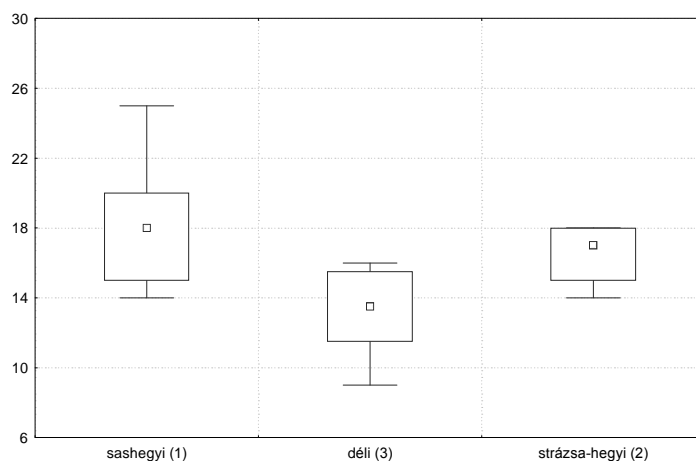


3. ábra. A 4×4 m-es cönológiai felvételek sokdimenziós skálázásának grafikus eredménye a száraz növények százalékos borításának alapján, arcsin transzformáció után. A Kruskal-Goodman stresszfüggvény értéke = 0,0629. A felvételek rövidítésének magyarázata az 1. ábra alapján, az egyes felvételek az 1. táblázatból azonosíthatók.

2. táblázat. A fajok frekvenciái és funkciós csoport szerinti beosztása az 1030 darab 5×5 cm-es cellából álló lineákban. Az állományok a rövidítésének feloldását ld. az 1. ábránál.

	kód	FUM1	FUM3	FES1	FES3	SEC1	SEC3	STI2	CLE1	CLE2	ZUZ3
Fásszárú											
Crataegus monogyna			3								
Ephedra dystachia	Ed								52		
Fumana procumbens	Fp	275	228	50	141	16		152	94	181	
Populus sp.			2								
Thymus glabrescens	Tg	12		15		13			9		
Évelő fű (kiv. Poa bulbosa)											
Bothriochloa ischaemum	Bi	21	9	17				14	1		
Cleistogenes serotina	Cl	478	266	233	267	375	330	247	471	381	474
Cynodon dactylon	Cd								19		
Festuca vaginata	Fv	3	115	283	425		1	50	18	37	42
Koeleria glauca	Kg	11					5	9	63		3
Stipa borysthenica	Sb	1	9	20	4	1	1	403	13	48	7
Évelő kétszikű + zsurló											
Artemisia campestris		5		6							
Alkanna tinctoria	At	7	4		1	4	3	2	11	5	
Astragalus varius	Av	2						1	3	15	
Alyssum tortuosum	Ay	13		2			2	76	22	79	
Centaurea arenaria				1	2	1		1	3	4	1
Dianthus serotinus	Ds	6		4	20				11	3	
Erysimum canum			3								
Gypsophila fastigiata	Gf							18	26	41	
Helianthemum ovatum									10		
Euphorbia seguieriana	Es	3	1	40	2					8	
Minuartia verna	Mv	127	6	4	98		4	65	98	38	54
Potentilla arenaria	Po	133		19	3		8	6	8	122	28
Scabiosa ochroleuca											1
Sedum hillebrandtii		3							3		
Silene otites	So			46	2	3			6		3
Tragopogon floccosum		3									
Equisetum ramosissimum				2							
Tavaszi fű											
Bromus squarrosus	Bs						32	4			
Bromus tectorum							1				
Poa bulbosa	Pb								1		666
Secale sylvestre	Ss	7		57		306	552		1		
Nyári kétszikű											
Bassia laniflora	Bl	7	12	15	8	14	6		17		48
Conyza canadensis	Cc					20					
Corispermum nitidum	Cn		5	1		1				15	
Crepis rhoaedifolia	Cr	2		7		11			1	1	
Polygonum arenarium	Pa	26	17	22		40	44		12		48
Odontites lutea	Ol		1		14						

	kód	FUM1	FUM3	FES1	FES3	SEC1	SEC3	STI2	CLE1	CLE2	ZUZ3
Salsola kali		1									
Tavaszi kétszikű											
Arenaria serpyllifolia	Ar	12	5	2	20	15	36	78	30	35	177
Buglossoides arvensis		2		1		5	6		7	1	
Cerastium semidecandrum	Cs	6			1	2	1	18	1	6	
Erophila verna	Ev	5	14	6	1	50	5		1	6	2
Holosteum umbellatum	Hu	18		9		2		3	2	7	
Medicago minima	Mm	5				2	13		3		
Myosotis micrantha	My					67		1			
Silene conica								2			
Veronica praecox		1									
Kriptogámok											
Tortula ruralis	m1	76	183	155	761	213	575	414	255	185	818
Ismeretlen moha	m2	5	1	18	35	180	1	43	15	2	1
Cladonia convoluta	z1	46	145	1	90	81	26	71		15	576
Cladonia furcata	z2	40	10	1	80	114	30	7		13	343
Ismeretlen zuzmó	z3	2			6	2					2
Parmelia pokornyi	z4	153	288	7	168	68	6	35	4	8	357
Zuzmó 5 (nem meghat.)	z5	57	15		1		4	12	1		339
Zuzmó 6 (nem meghat.)	z6	6					1	79		49	99
Zuzmó 7 (nem meghat.)	z7							42		34	36
Zuzmó 8 (nem meghat.)	z8							17		2	
Zuzmó 9 (nem meghat.)	z9							6		65	



4. ábra. A 4×4 m-es kvadrátokban talált fajok számának mediánja (kis négyzet), interkvartilis-tartománya (nagy téglalap, box) és tartománya (függőleges vonal, whisker) a mintavételi terület három alegységében.

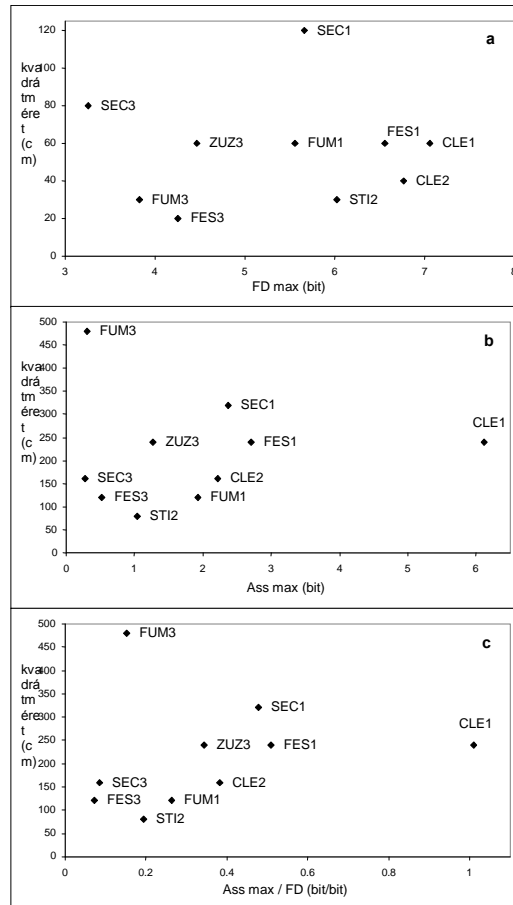
Fajgazdagság szempontjából az egyes területegységekben a felvételek szignifikánsan különböznek (Kruskal-Wallis teszt: $p=0.02$, $n=29$, $df=2$). A sashegyi (1) és strázsa-hegyi (2) felvételek fajszám szempontjából diverzebbek a délieknél (3) (1. táblázat, 4. ábra). Ez a tendencia FUM és FES típusoknál páronként is megvan az (1) és (3) terület közt, viszont a SEC típusnál a (3) területen volt több faj. Az is szembetűnő, hogy az (1) és (2) terület nagyobb gazdagsága jelentős részben a ritkább fajokból adódik (1. és 2. táblázat).

Szintetikus társulásszerkezeti jellemzők

A FD és Ass értékek teljes randomizáció alkalmazása mellett mindegyik állományban, szinte minden térsorozati lépésben szignifikánsnak adódtak. Random eltolás alkalmazásával viszont az Ass csupán a FUM3, SEC3, ZUZ3 esetében volt szignifikáns az 5 cm-es kvadrátméretnél, valamint a FES3 esetében 5 és 40 cm között, valamint a SEC1 esetében 5 és 30 cm között. Az FD a SEC3 és ZUZ3 esetében adódott szignifikánsnak 5 cm-nél, valamint a FES3 állományban 5-től 60 cm-ig, továbbá SEC1 állományban 10-től 30 cm-ig.

A FD és Ass függvények maximumai meg lehetős szóródást mutatnak (5. ábra). A cönológiai szempontból *a priori* azonosnak tekintett állományok értékei erősen eltérnek. A maximumok összehasonlításakor a legfeltűnőbb jelenség, hogy a déli (3) állományokban ezek az értékek egységiesen alacsonyabbak, mint a sashegyi (1) területen (5. ábra a. és b.). Bár ez a tendencia a relatív asszociátum esetében már nem ilyen éles, de azokban a típusokban, amelyek mindkét területen reprezentáltak (a FUM, SEC, FES típusok) páronként még mindig egyértelmű a különbség (5. ábra c.). A maximumokhoz tartozó kvadrátméret tekintetében csak a_{flor} esetén mutatható ki ilyen páronkénti különbség (1) és (3) területek között, a_{ass} -nál nem (5. ábra a. és b.).

A legmagasabb maximális asszociátum és florális diverzitás a CLE1 állományban mérhető, különösen az Ass kiugró. Ilyen eredmény adódhat műtermékként is nem stacioner mintából (BARTHA SÁNDOR szóbeli közlése), de a minta utólagos átvizsgálása nem utalt éles belső heterogenitást okozó szakasz meglétére a transzektkben. A magas asszociátumot okozhatja még az is hogy ebben a mintában a többihez képest magas a fajszám, de a fajok többsége ritka (kilenc faj gyakorisága 1% és 2% között van, vö. 2. táblázat). Ilyen esetekben a FD alulbecslődik, ami egyben az Ass túlbecslését jelenti (BARTHA SÁNDOR szóbeli közlése). Ennek a hatásnak a kiszűrésére a CLE1 állományban megismételttem az analízist úgy, hogy csak az 1,5%-nál gyakoribb fajokkal számoltam (ez ötlet kevesebb fajt jelent az eredetihez képest). Ekkor az Ass maximuma 2,37; az FD maximuma 6,09 lett (a maximumok térléptéke az FD esetében 60-ról 80 cm-re változott, az Ass esetében változatlan maradt). A többi állománnyal összevetve (vö. 5. ábra) ez még mindig az egyik legmagasabb. Ugyancsak magasak a maximumértékek CLE2 esetében. A STI2 esetében aránylag nagy FD értékhez alacsony Ass tartozik. Megemlítendő még a ZUZ3 típus, amelynek FD és Ass maximumai a legnagyobbak a sashegyi (3) állományok közül (5. ábra). Mindegyik állomány esetében a FD_{max} lényegesen alacsonyabb kvadrátméretnél detektálható mint az Ass_{max} .

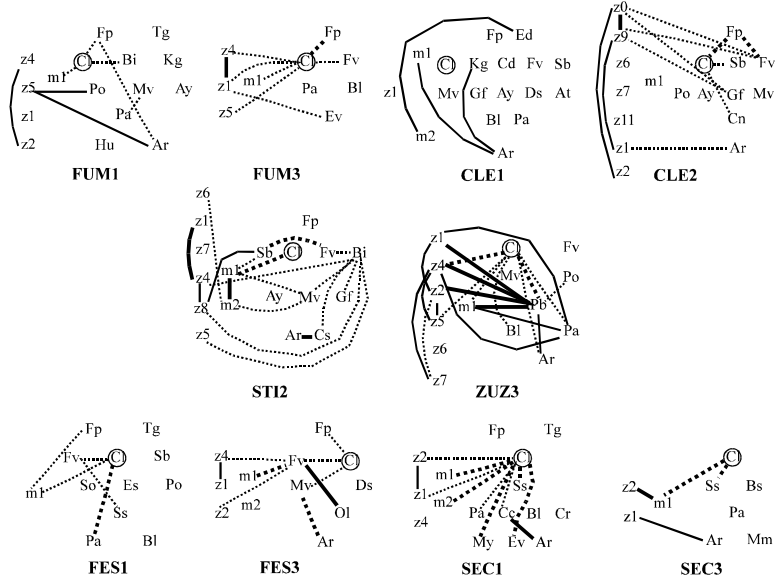


5. ábra. A florális diverzitás (a), az asszociátum (b), és a relatív asszociátum (c) maximumértékei és a hozzá-tartozó kvadrátméret a különböző állományokban. Az állományok rövidítésének feloldása az I. ábránál.

Asszociációs szerkezetek

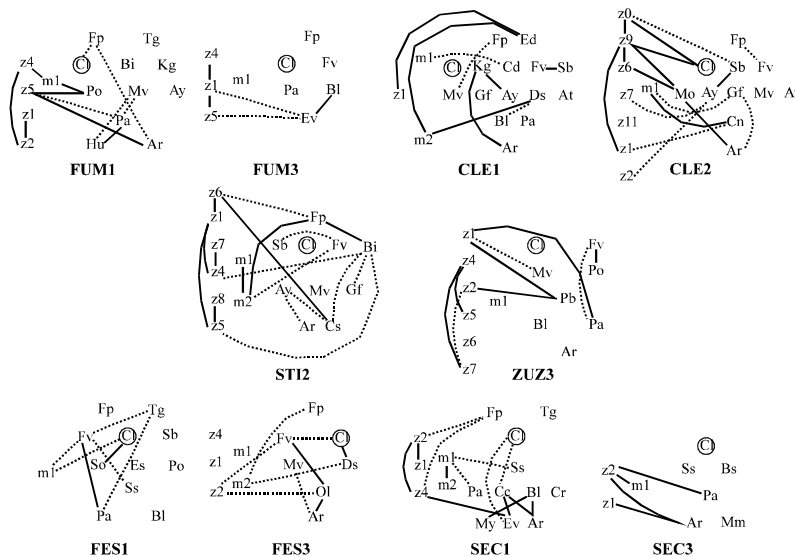
Megfigyelhető, hogy a közvetlen szomszédság léptékén funkcionális csoporton belüli negatív kapcsolatok csak az évelő füvek között vannak (6. ábra). A többi funkcionális csoporton belül jobbra semleges a viszony, kivéve a kriptogámokat, ahol pozitív kapcsolatok is jellemzők. Az évelő funkcionális csoportok az egyévesek és kriptogámok felé jellemzően negatív kapcsolatokat alakítanak ki. Figyelemre méltó a ZUZ3 típusban a *Poa bulbosa* asszociáltsága a mohákkal és zuzmókkal. Megjegyzendő, hogy ez a faj térfoglalási sajátosságaiban sokban hasonlít a kriptogámokhoz. Az egyes felvételek közötti összehasonlításban a legkirívóbb a CLE1,

amelyben a nagy fajgazdagság mellett alig találunk asszociáltságokat; itt a száraz növények között negatív összefüggés egyáltalán nem is mutatható ki (6. ábra).



6. ábra. Interspecifikus asszociációk a közvetlen szomszédság tartományában. A pontvonal negatív, a folytonos vonal pozitív asszociáltságot jelöl $\alpha=0,05$ (vékonyabb vonal), illetve $\alpha=0,01$ (vastagabb vonal) szignifikanciaszinten 10000 random eltoláson alapuló Monte-Carlo szimuláció alapján. A száraz növényfajok funkciócsoportok szerint (ld. 1. táblázat) vízszintes sorokban vannak elhelyezve, balról jobbra csökkenő frekvencia szerint. A mohák és zuzmók baloldalt függőleges oszlopban, főnről lefelé csökkenő frekvencia szerint vannak elrendezve.

Magasabb térléptékeken az asszociáltsági struktúrák szemléltomást sokfélebbek, több állományban is ismétlődő koalíciók nem rajzolódnak ki. Trendként talán csak az mutatkozik meg, hogy jellemzőbbé válik az egyéves és kriptogám csoportokon belül és közöttük is a pozitív asszociáltság. Nem jellemző a negatív asszociáltság az azonos funkciócsoporton belül itt sem (7. ábra).



7. ábra. Interspecifikus asszociációk a közvetlen szomszédságnál nagyobb tartományában. A pontvonal negatív, a folytonos vonal pozitív asszociáltságot jelöl, $\alpha=0,05$ szignifikanciaszinten 5000 random eltoláson alapuló Monte-Carlo szimuláció alapján. A röviditések és az elrendezés mint a 6. ábrán.

A *Cleistogenes serotina* asszociáltsági viszonyait a következők jellemzik a közvetlen szomszédság léptékén: negatív kapcsolatokat alakít ki a *Fumana procumbens*szel és a *Festuca vaginatával*, ha azok nagy frekvenciában (vö. 2. táblázat) vannak jelen. Ahol e fajok frekvenciája alacsony, ott semleges a viszonyuk. A *Stipa borysthenicával* viszont éppen a STI2 állományban nincs szignifikáns kapcsolata, ahol mindkettőjük frekvenciája magas (a *Stipa* és *Festuca* között itt egyidejűleg negatív a kapcsolat, holott az utóbbi lényegesen

ritkább). A nagy frekvenciájú egyévesekkel szintén negatív a kapcsolata. Az évelő kétszikűekkel semleges viszonya van, egyetlen kapcsolatot kivéve a FES2 állományban. Rendszerint negatívan asszociált a *Tortula ruralis* mohával. Viselkedésének általános vonásai alapján nem ri ki a többi nagy termetű évelő fű közül. Érdekes, hogy CLE1 és STI2 állományokban nagy borítása ellenére semmilyen szignifikáns kapcsolata nincs a száras növényekkel (6. ábra).

Magasabb térléptékeken kevés asszociáltságot mutat a késeiperje (7. ábra). Ebben a tartományban a száras növényekkel kialakított negatív kapcsolatainak térléptéke 40 cm-ig tart, tehát alig haladja meg az előzetesen megállapított közvetlen szomszédsági léptéket.

A fajok közötti többszörös pozitív asszociáltságokkal megerősített, és egymástól elváló koalíciók egyik léptéktartományban sem jellemzőek az állományokban. Ez jól értelmezi azt, hogy az esetek többségében miért nem kaptunk szignifikáns asszociátumértéket, mikor referenciaként a random eltolást használtuk.

Értékelés

Az állományok cönológiai összefüggései

Megállapítható, hogy homok jellemző vegetációtípusai felismerhetők és elkülöníthetők egymástól a vizsgált késeiperjés, invázió utáni állományokban is (hasonló poszt-inváziós osztályozást használt MOLNÁR [2000]), legalábbis egy hagyományos preferenciális mintavételi módszer alapján. A klasszikus asszociációktól és szubasszociációktól eltérő típusok azok voltak, amelyekben nincs jelen nagy mennyiségben kodominánsként a homokgyep egyik vezető faja sem, hanem túlnyomóan a *Cleistogenes* alkotja a domináns csoportot. Ezek közül egyik a fajgazdag CLE típus. Ez minden bizonyára a MOLNÁR (2000) osztályozása szerinti, a területen gyakori és nagy kiterjedésű „vegyes évelő” késeiperjés típusnak feleltethető meg. A CLE állományok a sokváltozós feldolgozás alapján a homoki árvalányhajas STI és a naprózsás FUM típusokhoz állnak legközelebb. Az utóbbi típusokban – azaz a nekik megfeleltethető *Festucetum vaginatae stipetosum borysthenicae* illetve *fumanetosum procumbentis* szubasszociációkban – vegetációtérkép-léptékű (1:5000) vizsgálatok alapján (BAGI 1997a, 2000) könnyen megtelepszik a késeiperje. Ezzel együtt nagyobb kiterjedésű foltokat nagy számban csak a FUM típusból találtam, a STI típus inkább kisebb, bár nagyszámú foltokkal volt képviselve (ez összhangban van MOLNÁR [2000] eredményeivel is), ezért is tudtam csak egy állományt felvételezni belőle. A *Fumana procumbens* viszonylag nagy gyakorisága a CLE típusban és a klaszteranalízis eredménye is arra enged következtetni, hogy a CLE típus esetleg a FUM típusból vezethető le. Hasonló következtetésre jutott 10×10 m-es felvételek cönológiai elemzésével BAGI (1997a) is. Lehetséges, hogy ez a jól ismétlődő CLE típus idővel többé-kevésbé önállóan tekinthető cönológiai egységként állandósul.

A sokváltozós elemzés alapján kevésbé hasonló homoki csenkeszes FES típus ellenállóképessége az invázióval szemben nem tisztázott: Noha BAGI (1997a, 2000) az általa *Festucetum vaginatae typicum*-ként elkülönített, a területen igen nagy kiterjedésű társulásnak az invázióval szembeni csekély ellenállását mutatta ki, MOLNÁR (2000) kevés számban és igen kis kiterjedésben talált *Cleistogenes-Festuca* kodominálta állományokat. A látszólagos ellentmondást az okozza, hogy BAGI 1990-es vegetációtérképének *Festucetum vaginatae typicum* kategóriája kevésbé egységes, nem csak a *Festuca vaginata* dominálta típusokat foglalja magába (BAGI ISTVÁN szóbeli közlése és személyes megfigyelések alapján). Saját terepi tapasztalataim is azt mutatták, hogy a FES típusú állományok csak kis kiterjedésben, a két domináns faj állományainak érintkező sávjában alakulnak ki. Kétséges tehát, hogy *Festuca vaginata* által uralt állományok nagy kiterjedésben alakulnának át késeiperjés típusúvá (hacsak a folyamat nem jár a *Festuca vaginata* gyors eltűnésével). A FES-típushoz – az ordináció alapján – hasonlóan mutatkozó, *Cleistogenes* uralta ZUZ3 állomány összetétele nagyban különbözik a CLE típustól, és nem feleltethető meg semmilyen klasszikus homoki társulásnak. Mivel a teljes területen egyetlen ilyen állományt találtam, meglehet, hogy egy nem jellemző, nem ismétlődő állapotot képvisel, amely más fajok betelepülésével gyorsan átalakul valamilyen más típusúvá.

Cönológiai összetételében teljesen elkülönül az egyévesekben gazdag SEC típus a CLE és ZUZ állományoktól, noha a nyári-őszi aspektust tekintve itt monodominánsnak tekinthető a késeiperje. A SEC típusnak megfeleltethető *Brometum tectorum* társulás BAGI (1997a, 2000) vizsgálatai alapján ellenálló a késeiperje inváziójával szemben. Ennek ellenére állományai jól ismétlődőek, a felvételezeten kívül több kisebb állománya is volt. Érdekes módon a *Cleistogenes*-tövek átlagos mérete a két SEC állományban kiemelkedően a legmagasabb volt; ebből a szempontból ezek az egyéves állományok kedvezőnek tűnnek az invazív faj számára.

Az állományok cönológiai összetétele, valamint az összborítás értékei nem utalnak a gyepek jellegének nagymértékű megváltozására. A késeiperje inváziója számára legkedvezőbbnek tűnő naprózsás állományok a legmagasabb térszínekre, a legrosszabb talajokra jellemzők, és a legnyíltabbak változatai az évelő nyílt homokgyeptársulásnak (MAGYAR 1933, BOROS 1952). Ennek alapján nehezen elképzelhető, hogy a BAGI (1997a, 2000) által feltételezett átalakulás a zárt gyepek irányába az invázió jelen stádiumában megindult volna.

A társulások térszerveződésének jellegzetességei

A szünkrétikus függvények elemzésekor a szignifikancia hiánya a random eltoláson alapuló nullmodell esetében arra utal, hogy inkább a fajok egyedeinek méretviszonyai és aggregátumképző hajlama járul hozzá a talált szerkezethez, a specifikus populációs interakciók kevésbé fontosak. Ezeken a kényszereken túl a fajok általában véletlenszerűen képesek kombinálódni. Igazi koalíciók nem alakulnak ki. A néhány állományban, alacsonyabb térsorozati lépésben kapott szignifikáns érték bizonyára az egyedi szomszédság méretén tapasztalható negatív kölcsönhatásoknak az eredménye. Ezek lényege az asszociáltsági szerkezeteket figyelembe véve, hogy a domináns élő fűvek és a *Fumana procumbens* egymással konkurálva és az alárendelt fajokat kiszorítva foglalják el a legtöbb helyet. A megmaradó, vagy zavarás által létrejött léteken az egyéb élőek és az egyévesek osztoznak, ahol is az előbbieket vannak előnyben. Az alárendelt élőek közt nem detektálható statisztikailag konkurencia, aminek részben az az oka, hogy csak ritkán, a léteken van alkalmuk találkozni. Végül a kis termetű egyévesek és a kriptogámok közt azért mutatkozik pozitív asszociáltság, mert a megmaradó helyeken nagy számban zsúfolódnak össze, és a vizsgálatban alkalmazott legkisebb lépték sem elegendően finom ahhoz, hogy a köztük kialakuló esetleges negatív viszonyt kimutassuk. A fenti – dominancián és térfoglaláson alapuló – egyszerű sémát alkalmazzák a homokgyepek dinamikáját leíró újabb modellek (KRÖEL-DULAY – COFFIN 1998) és szukcessziós vázlatok (BARTHA et al. 1999–2000) is. Vizsgált gyeptípusaink nagy mértékben megfeleltethetők egy kvázi-neutrális közösség (ZOBEL 2001) módosított változatának (BARTHA – ITTÉS 2001), amelyben kompetitív kizárás a domináns guilden belül, valamint a dominánsoktól a szubordináltak irányában van, de a fajok alapján szabadon kombinálódnak, és az alárendelt guildeken belül egymáshoz képest neutrális viselkedésűek.

A JNP-függvények maximumértékeinek alakulása a tíz állomány alapján nem mutat összefüggést a cönológiai típusal, viszont éles különbséget kapunk a mintavételi területen belül az (1) és (3) területek között. A déli (3) területen található mintavételi helyeken az alacsony FD és Ass kevésbé szervezett, korai szukcesszionális stádiumú állományokra jellemző (BARTHA 1990). Ezt a szukcesszió további lépéseiben mindkét érték növekedése követi (BARTHA 1990). Pionír és érettebb kélethalmi nyílt homokgyepek összehasonlításakor az asszociátum növekedéséről számolt be MARGÓCZI (1995) is. A (3) területen található állományoknak a sashegyi (1) területen található, a sokváltozós módszerek alapján texturálisan, a klasszikus cönotaxonómia szempontjából megfeleltethető párjaik viszont mind diverzitás, mind térbeli szerkezetesség alapján érettebb társulásokra utalnak. A FD és Ass maximumértékeinek térleptékei viszont nem mutatnak csökkenő tendenciát a (3) és (1) területek közt. Mivel a sashegyi (1) foltokról tudjuk, hogy már legalább 10 éve domináns bennük a *Cleistogenes*, a továbbiakban a FUM3, FES3, SEC3 állományokat indokoltnak látszik a FUM1, FES1, SEC1 pionírabb változatainak tekintenünk, és magát a (3) területet – legalábbis annak a megmintázott részeit – fiatal szukcesszionális állapotúnak. A magas szünkrétikus értékekkel leírható CLE típusnak a (3) területen – mechanikusan alkalmazva az előbbi gondolatmenetet – a ZUZ3 lenne megfeleltethető, de mint a cönológiai és összehasonlításban vázoltam, valószínűbb, hogy a FUM típusokkal van nagyobb rokonságban (a két lehetőség persze nem zárja ki egymást). A STI típusnak megfelelő „pionírabb” állomány a felvételek közt nem szerepel, ami ugyan összhangban van az olyan megfigyelésekkel, hogy a *Stipa borysthenica* nem pionír jellegű faj (BIRÓ – MOLNÁR 1998), de adódhat pusztán abból is, hogy a (3) terület eleve kisebb összterületű, ezért hiányzik ez a típus.

Az (1) és (3) helyek állományai közötti, a szünkrétikus függvények tekintetében fennálló különbség párhuzamba állítható a két területi alegység közti fajszám szerinti különbséggel is. A (3) területen az egyes állományok fajkészlete általában szegényesebbnek adódott, de a különbséget lényegében a ritkább fajok okozzák. A cönológiai karaktert meghatározó domináns és közepesen gyakori fajok viszont mindkét helyen közel azonos számban jelen vannak, csak arányaik különböznek. A szerkezetességre jellemző értékeket ugyanakkor a közepesen ritka és ritka (kisebb frekvenciájú) fajok határozhatják meg nagymértékben (BARTHA 2001). Regenerálódó öregparlagoknak egy közelmúltbeli összehasonlító vizsgálata is azt az eredményt adta, hogy a fajszám, ezen belül a homok specialista fajainak a száma hamar (már az első 10 év alatt) beáll, viszont a fajok abundanciájának növekedése valamennyivel hosszabb időt vesz igénybe (CSECSERITS – RÉDEI 2001). Ez is arra utal, hogy a fajkészletében és cönológiai megjelenésében már felismerhető állományok finomabb szukcesszionális szerveződése, a dominanciaviszonyok és együttélési módok alakulása tovább folyik. Elvileg persze lehetséges, hogy a (3) területen levő állományok az idősebbek, és ezek szegényedtek el az idő során az invázió hatására, de ez a *Cleistogenes* más – főként a ritkább specialista – fajokkal való viszonyát tekintve (ld. lentebb) kevésbé valószínű. Ha tehát fenntartjuk indirekt következtetésünket, akkor kimondható, hogy a *Cleistogenes* képes domináns lenni pionír (az adott szituációban valamilyen zavarás után újraépülő) és szukcesszionálisan érettebb társulásban is.

A számunkra különösen fontos CLE állományok diverzitás és szervezettségi mutatói kiemelkedően

magasak, ami arra utal, hogy ezekben a foltokban a fajok jól képesek együttélni. Az ugyancsak *Cleistogenes* dominálta ZUZ3 állomány pedig a déli (3) terület felvételei közül adja a legmagasabb JNP-függvényértékeket.

Arra a kérdésre, hogy a késeiperje megjelenése okoz-e valamilyen tendenciózus változást a homokgyepek szerveződési viszonyaiban, referenciaként használhatók Bartha és munkatársai (BARTHA 2000, GOSZ et al. 2000) hasonló módszerekkel, inváziótól nem érintett fülöpházi homokgyepekben készített felvételei. Ennek alapján a késeiperje által elfoglalt állományok FD és Ass maximális értékei, valamint az azokhoz tartozó térléptékek ugyanabban a – meglehetősen széles – tartományban vannak, mint a többi fülöpházi homokgyepekéi (BARTHA 2000 és publikálatlan adatok, GOSZ et al. 2000). Megjegyzendő azonban, hogy a felvételek nem ugyanabban az évben készültek, így az összehasonlítás a két adathalmaz között fenntartásokkal kezelendő. Ugyanakkor ha csak a jelen dolgozat felvételeit hasonlítjuk össze, kitűnik, hogy az egyes területi alegységeken belül a cönológiailag „új”, a klasszikus típusoknak nem megfelelő kiegészítő késeiperjés állományoknak (CLE1, CLE2, ZUZ3) volt a legmagasabb maximális FD és Ass értéke. Meg kell jegyezni azonban, hogy ez az összehasonlítás sem korrekt statisztikai szempontból, hiszen az egyes területegységeken belül a felvételek száma nem volt azonos, és nem ugyanazok a típusok szerepeltek.

Mindezek alapján úgy tűnik, hogy a *Cleistogenes* dominálta és kodominálta állományoknak térszerveződési viszonyaiban sincsenek különleges, a homoki gyepekétől merőben eltérő jellegzetességei. A szerveződés változatosságát a cönológiai jelleg is kevésbé befolyásolja, sokkal inkább a területek közti különbség, ami feltehetőleg szukcesszionális történetbeliségi különbségeket takar. Tehát BAGI (1997a, 2000) hipotézise, hogy a késeiperje új szukcessziós utat nyit meg a társulásnak a zárt gyepé váló alakulásának irányában, az invázió jelen stádiumában alkalmazott módszereinkkel nem támasztható alá. Természetesen a fajnak lehet olyan közvetett szerepe, ami irányított változást indít el a társulásban. Ilyen átalakulás adott esetben feltehetőleg a talajfejlődésre kifejtett hatás révén lenne lehetséges, ami jellemző velejárója determinisztikus szukcessziós változásoknak (BORHIDI 1985, FEKETE 1992). Az eddigi vizsgálatok azonban mindeddig nem mutattak ki lényeges különbséget a *Cleistogenes serotina* dominálta foltok talajában (BAGI 1997a, SZIGETVÁRI 2000). Az is látni való, hogy bár a zavarás helyenként nagy szerepet játszhat a faj megtelepedésében (BAGI 1997a, 2000, MOLNÁR 2000, MOLNÁR et al. 2000), fennmaradása nem az ismételt zavaráshoz kötött, hiszen olyan vegetációban is domináns a késeiperje, amelynek szervezettségi mutatói érettebb társulásra utalnak.

A késeiperje asszociáltsági viszonyai

A késeiperje asszociáltsági kapcsolataiban egyéb nagy termetű évelő fűvekhez és a *Fumana procumbens*hez hasonlóan viselkedik, BARTHA – ITTÉZS (2001) felvetését figyelembe véve a legmagasabb dominanciaszinten helyezkedik el: negatív kapcsolatokat a közvetlen szomszédság léptékén általában az azonos és az alacsonyabb szinten levő fajok felé alakít ki. Jellemző módon ez a negatív viszony rendszerint nem érinti a szubordináltak legfelső (az évelő kétszikűek által reprezentált, endemikus és specialista fajokban gazdag) szintjét. Pozitív asszociáltsága zavaráskedvelő fajokkal egyik léptéken sem mutatható ki, szemben a szerző korábbi eredményeivel (SZIGETVÁRI 1998, 2000), és más fajokhoz sem mutat kötődést a közvetlen szomszédság léptén túl. A kodomináns fajokkal a STI2 állomány kivételével mindig negatív a kapcsolata.

Az is látható, hogy a dominánsok közötti negatív vagy semleges kapcsolat állományról állományra változik. Ez a *Cleistogenes* és a *Festuca vaginata*, illetve a *Fumana procumbens* viszonylatában elég egyszerűnek tűnik: a negatív kapcsolat statisztikai értelemben eltűnik, ha a partner frekvenciája elég alacsony lesz (azaz a dominancia-hierarchiában eggyel lejjebb lép, és szubordináltként viselkedik), cönológiai aktivitása (BARTHA 2001) csökken. Ha más potenciális domináns párosokat vizsgálunk (*Cleistogenes-Stipa borysthénica*, továbbá a *Festuca vaginata*, *Fumana procumbens*, *Stipa borysthénica*, *Bothriochloa ischaemum* fajok viszonyait) már nem ilyen egyértelmű a frekvenciának és a kapcsolat erősségének a viszonya. Ez egyrészt arra utalhat, hogy az állományok közt más (pl. abiotikus) minőségi különbségek is lehetnek, vagy az egyes fajok kor-, továbbá egyedi és aggregátumméret-eloszlása is módosíthatja az együttélés lehetőségeit. Az egymással feltételezhetőleg kompetícióban levő fajok között tehát teljes kiszorítás még kompetitív felsőbbrendűség esetében sem valószínű, csak a dominanciaviszonyok megváltozása egy semleges arányig. Tehát BAGI (2000) jelzése, hogy a *Cleistogenes* és a *Festuca vaginata* közt kimutatható negatív asszociáltság (amit a jelen munka is megerősít) az utóbbi nagymértékű kiszorulásához vezetne, a jelen vizsgálat léptékén és keretében nem értelmezhető.

A CLE1 állomány képviselheti a *Cleistogenes* számára azt az optimális közeget, ahol már senkivel sem kell konkurálnia a domináns helyért, ezért nincsenek is negatív kapcsolatai. A CLE2 mellett ez az állomány a felvettek közül a leggazdagabb szubordinált specialistákban. Szintén speciális a STI2 állomány, mert itt a

késeiperje a domináns *Stipa borysthena* mellett szignifikáns negatív kapcsolat nélkül képes kodomináns szerepet játszani. Ehhez az is hozzájárulhat, hogy az összes állomány közül itt a legkisebb a késeiperje átlagos tömege, de felvetődik a dominánsok közti niche-felosztáson alapuló együttélés lehetősége is.

Konklúziók

A jelen vizsgálatban megállapítható volt, hogy a *Cleistogenes serotina* közvetlen szerepe a homoki dominánsokhoz hasonló a társulásokban. Azonban az, hogy melyik dominánssal egyenrangú partner, és melyiket szorítja ki (vagy viszont), egy valóságos helyzetben nagyon sok tényező függvénye, és foltról foltra változhat. Valószínű, hogy a *Fumana procumbens* és a *Festuca vaginata*val a legerősebb a konkurenciája (bár az utóbbival szemlétomást ritkán alkot közös állományt), míg a *Stipa borysthena*val problémamentesnek tűnik az együttélése. Az alárendelt évelő kétszikűekkel szemben, amelyek közt a legtöbb természetvédelmi szempontból értékes faj található, a késeiperje nem mutat negatív asszociáltságot.

A késeiperje a nyílt homoki gyepek különféle változataiban, magasabb és alacsonyabb diverzitási és szervezetségi mutatókkal jellemezhető (feltételezhetőleg pionír és érettebb szukcesszionális állapotú) gyepekben egyaránt nagy tömegben megtalálható. A gyepek cönológiai jellegzetességei az invázióval érintett állományokban is felismerhetők. Ezek mellett, a legalább tíz éve elfoglalt területeken detektálható olyan típus is, amelyben meghatározóan a *Cleistogenes* alkotja a domináns guildet, egyéb kodomináns fajok nélkül. Ez a típus a *Festucetum vaginatae fumanetosum procumbentis* szubasszociációjával mutatja a legnagyobb rokonságot, gazdag természetvédelmi szempontból értékes alárendelt specialista fajokban, diverzitási és szervezetségi mutatói magasak. A késeiperje dominálta vagy kodominálta állományok borításvizsgálatai, cönológiai összetétele és társulásszerveződési sajátosságai alapján nem térnek el az inváziótól nem érintett egyéb homokgyepektől, de elképzelhető egy cönológiai jól ismétlődő, *Cleistogenes*-dominálta típus állandósulása.

A társulások inváziót követő nagymértékű átalakulására tett hipotézisek (BAGI 1997a, 2000) a jelen vizsgálat keretei közt és az invázió jelen stádiumában nem támaszthatók alá. Mindez persze nem jelent cáfolatot sem, mert BAGI ezeket a folyamatokat egy hosszabb távú, szekuláris szukcesszió keretében értelmezi (BAGI 1997a, 2000), tehát a felmerülő kérdések megválaszolásához a vizsgálatok idő-, tér-, és módszertani kiegészítése szükséges.

Köszönetnyilvánítás

A kézirat korábbi változataihoz fűzött hasznos megjegyzéseikért és tanácsaikért BAGI ISTVÁNNAK, MOLNÁR EDITNEK, BARTHA SÁNDORNAK, és TÖLGYESI ISTVÁNNAK tartozom köszönettel. HORVÁTH ANDRÁSNAK pedig azért, mert az Infothem programot rendelkezésemre bocsátotta, és segítséget nyújtott alkalmazásában. Ezúton köszönöm a kézirat két hivatalos bírálójának hasznos megjegyzéseit is. A Kiskunsági Nemzeti Park a vizsgálatok idejére ingyenes szállást biztosított.

Summary

The role of the invasive *Cleistogenes serotina* (L.) Keng. in community organization of open sand grassland communities
Cs. SZIGETVÁRI

The grass *Cleistogenes serotina* has been a recent fast-spreading invader in open sand grassland communities. The phytosociological relations and the community structure characteristics were investigated in different sand grassland stands invaded by *Cleistogenes* near Fülöpháza, Central Hungary. The research site was divided into three distinct territories ([1], [2], and [3]). Ten stands, labelled as FES1, FES3, FUM1, FUM3, SEC1, SEC3, STI2, CLE1, CLE2, ZUZ3 (the first three letters of each label refers to an a priori classification, the last number refers to the territory where the stand was situated) representing different coenostates were sampled in the whole area. Stands in territory (1) and (2) are known to have been invaded by *Cleistogenes* since at least 1990, but there are no such data for territory (3). The percentage cover of species was estimated in three 4×4 m quadrats whereas species presence was recorded in 1030 5×5 cm adjacent micro-quadrats in a circular transect within each stand. The classical phytosociological relations were evaluated on the basis of the 4×4 m quadrats using hierarchical cluster analysis and nonmetric multidimensional scaling. Community structure characteristics—in a range of spatial scales—were investigated by JUHÁSZ-NAGY's information theory methods and by pairwise species-species association analysis on the basis of the transect data.

The phytosociological evaluation showed, that the major sand grassland types (typicum [FES], *fumanetosum procumbentis* [FUM], and *stipetosum borysthena* [STI]) subassociations of *Festucetum*

vaginatae, and the secalietosum subassociation of Brometum tectorum [SEC]) could be distinguished in the invaded vegetation. Three of the stands, however, were not identifiable with classical coenological types. In two of them (CLE) *Cleistogenes* was the only dominant species, but the diversity of subordinate specialist species was the highest when compared to the other types. These two stands were similar to the FUM type, but *Fumana procumbens* was not predominant in them. The third atypical stand (ZUZ) was dominated by *Cleistogenes* and *Poa bulbosa*, with a dense cryptogam layer. The relation of this coenostate to the classical types is not clear.

The information theory method approach showed, that the diversity of species combinations (florula diversity, FD) and the measure of overall spatial dependence (associatum, Ass) of the stands was not related to the coenological type. However, FD and Ass was higher in all stands of territory (1) than in territory (3), which indicates that the invaded vegetation of territory (3) represents a less organized, more pioneer state. CLE1 and CLE2 stands had the highest maximum FD, and CLE1 also had the highest maximum Ass.

For the analysis of pairwise associations between species I defined the scale of the immediate neighbourhood, which was calculated for each species-pair in each stand from the size-distribution of the ramets. In the immediate neighbourhood *Cleistogenes* had similar association patterns as other perennial grasses. The invasive species was negatively associated to the codominant species in each site except in STI2, and usually to the dwarf-shrub *Fumana procumbens*, to other perennial grasses and to annuals when they were abundant. *Cleistogenes* had no positive associations to other species and had neutral relation to subordinate perennial dicots.

It can be concluded, that *Cleistogenes serotina* plays similar role in the open sand grassland as other dominants of the habitat. The invasive species probably competes with other dominants, especially with *Festuca vaginata* and *Fumana procumbens*, but does not necessarily exclude them. Coexistence of *Cleistogenes* with the subordinate specialists of high conservation value does not seem to be problematic. The species is able to be dominant in the more or less organized (probably the successional more or less mature) communities of different coenological type.

Irodalom

- BAGI I. (1997a): Átalakuló homoki vegetáció a Duna-Tisza közén. – *Kitaibelia* 2 (2): 253–264.
- BAGI I. (1997b): A vegetációtérképezés elméleti kérdései. – Kandidátusi értekezés tézisei, Szeged. 17 pp.
- BAGI I. (1999): A selyemkóró (*Asclepias syriaca* L.) – Egy invazív faj biológiája, a védekezés lehetőségei. – *Kitaibelia* 4 (2): 289–295.
- BAGI I. (2000): A *Cleistogenes serotina* inváziójának dokumentumai a Kiskunsági Nemzeti Park „Fülpohári homokbuckák” UNESCO bioszférarezervátum magterületein, 1975-1999. – In: VIRÁGH K. – KUN A. (szerk.): Vegetáció és dinamizmus. MTA ÖBKI, Vácrátót. pp.: 147–156.
- BAGI I. – SZILÁGYI Z. (1995): Az *Asclepias syriaca* L. cönológiai viszonyai a Kiskunsági Nemzeti Park fokozottan védett homokterületein. – *Botanikai Közlemények* 82: 147–147.
- BAKER, H. G. (1974): The evolution of weeds. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 1–25.
- BALOGH L. – BOTTA-DUKÁT Z. – DANCZA I. (2000): A hazai invazív flóra növényeinek több szempontú elemzése. – *Acta Biologica. Supplementum Oecologia Hungarica* 11 (1): 186–186.
- BARTHA S. (1990): Spatial processes in developing plant communities: pattern formation detected using information theory. – In: KRAHULEC, F. – AGNEW, A. D. Q. – AGNEW, S. – WILLEMS, J. H. (szerk.): Spatial processes in plant communities. The Hague, Academia, Prague and SPB Academic Publishing. pp.: 31–47.
- BARTHA S. (2000): In vivo társuláselemlet. – In: VIRÁGH K. – KUN A. (szerk.): Vegetáció és dinamizmus. MTA ÖBKI, Vácrátót. pp.: 101–140.
- BARTHA S. (2001): Életre keltett mintázatok. A JNP modellekről. – In: OBORNY B. (szerk.) Teremtő sokféleség. MTA ÖBKI, Vácrátót.
- BARTHA S. – CZÁRÁN T. – PODANI J. (1998): Exploring plant community dynamics in abstract coenostate spaces. – *Abstracta Botanica* 22: 49–66.
- BARTHA S. – KERTÉSZ M. (1998): The importance of neutral models in detecting interspecific spatial associations from ‘trainsect’ data. – *Tiscia* 31: 85–98.
- BARTHA S. – RÉDEI T. – SZOLLÁT Gy. – BÓDIS J. – MUCINA, L. (1998): Északi és déli kitettségi dolomitszikkalyepek térbeli mintázatainak összehasonlítása. – In: CSONTOS P. (szerk.): Szikkalyepek szünbotanikai kutatása. Scientia Kiadó, Budapest. pp.: 159–182.
- BARTHA S. – KERTÉSZ M. – MOLNÁR Zs. – CSECSERITS A. – HENEBRY, G. – KOVÁCS-LÁNG, E. (1999-2000): Homoki gyepek dinamikájának rekonstrukciója felhagyott szántóföldek és zavart „ösgyepek” mintázatából. – *Botanikai Közlemények* 86-87: 248–249.
- BARTHA S. – ITTÉS P. (2001): Local richness-species pool ratio: a consequence of the species-

- area relationship. – *Folia Geobot.* **36**: 9–23.
- BIRÓ M. – MOLNÁR ZS. (1998): A Duna-Tisza köze homokbuckásainak tájtipusai, azok kiterjedése, növényzete és tájtörténete a 18. századtól. – *Történelmi Földrajzi Tanulmányok*, Nyíregyháza. 35 pp.
- BORHIDI A. (1985): A talaj- és vegetációfejlődés kapcsolatai trópusi szukcesszióban. – In: FEKETE G. (ed.): *A cönológiai szukcesszió kérdései*. Akadémiai Kiadó, Budapest. pp.: 65–71.
- BOROS Á. (1952): A Duna-Tisza köze növényföldrajza. – *Földrajzi Értesítő* **1**: 39–53
- CRAWLEY, M. J. (1987): What makes a community invisable? – In: GRAY, A. J. – CRAWLEY, M. J. – EDWARDS, P. J. (ed): *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific, Oxford. pp.: 429–453.
- CSECSERITS A. – RÉDEI T. (2001): Secondary succession on sandy old-fields in Hungary. – *Applied Vegetation Science* **4**: 63–74.
- DAVIS, M. A. – GRIME, J. P. – THOMPSON, K. (2000): Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. – *Journal of Ecology* **88**: 528–534.
- FEKETE G. (1992): The holistic view of succession reconsidered. – *Coenoses* **7**: 21–29.
- FALIŃSKI, J. B. (1998): Invasive alien plants and vegetation dynamics. – In: STARFINGER, U. – EDWARDS, K. – KOWARIK, I. – WILLIAMSON, M. (eds.): *Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses*. – Backhuys Publishers, Leiden. pp.: 3–21.
- GOODWIN, B. J. – MCALLISTER, A. J. – FAHRIG, L. (1999): Predicting Invasiveness of Species Based on Biological Information. – *Conservation Biology* **13**: 422–426.
- GOSZ, J., PETERS, D. – KERTÉSZ M. – KOVÁCS-LÁNG, E. – KRÖEL-DULAY GY. – BARTHA S. (2000): Organization of grasslands along ecological gradients. – In: LAJTHA K. – VANDERBILT, K. (eds.): *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, pp.: 67–76.
- HARGITAI Z. (1940): Nagykőrös növényvilága II. A homoki növényoszövetkezetek. – *Botanikai Közlemények* **37**: 205–240.
- HORVÁTH A. (1998): INFOTHEM program: new possibilities of spatial series analysis based on information theory methods. – *Tiscia* **31**: 71–84.
- JUHÁSZ-NAGY P. (1980): A cönológia koegzisztenciális szerkezeteinek modellezése. – Akadémiai doktori értekezés, Budapest.
- JUHÁSZ-NAGY P. (1984): Spatial dependence of plant populations. Part 2. A family of new models – *Acta Bot. Hung.* **30**: 363–402.
- JUHÁSZ-NAGY P. – PODANI J. (1983): Information theory methods for the study of spatial processes and sucesion. – *Vegetatio* **51**: 129–140.
- KRÍZSIK V. – KÖRMÖCZI L. (2000): Spatial Spreading of *Robinia pseudo-acacia* and *Populus alba* clones in sandy habitats. – *Tiscia* **32**: 3–8.
- KRÖEL-DULAY GY. – COFFIN, D. P. (1998): Egy egyedalapú szimulációs modell alkalmazása nyílt évelő homokpusztagyepre. – In: FEKETE G. (ed.): *A közösségi ökológia frontvonalai*. Scientia, Budapest. pp.: 197–207.
- LÁJER K. (1997): Vázlatok a *Carex hartmanii* Cajander magyarországi elterjedéséről, cönológiai viszonyairól. – *Kitaibelia* **2** (1): 103–122.
- LEVINE, J. M. (2000): Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. – *Science* **288**: 852–854.
- LEVINE, J. M. – D'ANTONIO C. M. (1999): Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. – *Oikos* **87**: 15–26.
- LUKEN, J. O. (1997): Management of Plant Invasions: Implicating Ecological Succession. – In: LUKEN, J. O. – THIERET, J. W. (eds.): *Assessment and Management of Plant Invasions*. Springer-Verlag, New York. pp.: 133–144.
- MACK, R. (1996): Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. – *Biological Conservation* **78**: 107–121.
- MACDONALD, I. A.W. – LLOYD, L. L. – USHER, M. B. – HAMANN, O. (1989): Wildlife Conservation and the Invasion of Nature Reserves by Introduced Species: a Global Perspective. – In: DRAKE, J. – DI CASTRI, F. – GROVES, R. – KRUGER, F. – MOONEY, H. A. – REJMÁNEK, M. – WILLIAMSON, M. (eds.): *Biological Invasions: a Global Perspective*. Wiley, New York, pp.: 215–255.
- MANCHESTER, S. J. – BULLOCK, J. M. (2000): The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. – *Journal of Applied Ecology* **37**: 845–864.
- MANLY, B. F. J. (1997): *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology* [2nd ed.] – Chapman and Hall, London. 427 pp.
- MAGYAR P. (1933): A homokfásítás és növényzociológiai alapjai. (Sand afforestation and its phytosociological backgrounds.) – *Erdészeti Kísérletek* **35**: 1–89.

- MARGÓCZI K. (1995): Interspecific associations in different successional stages of the vegetation in a Hungarian sandy area. – *Tiscia* **29**: 19–26.
- MOLNÁR E. (2000): Egy őshonos növényfajunk Duna-Tisza közti elterjedése. – In: VIRÁGH K. – KUN A. (eds.): *Vegetáció és dinamizmus*. MTA ÖBKI, Vác-rátót. pp.: 141–146.
- MOLNÁR E. – BAGI I. – CSINTALAN ZS. – NYAKAS A. (2000): The invasion success of a native grassland species in the Great Hungarian Plain. – In: FERENCIKOVÁ, D. – GÁBORCIK, N. – ONDRÁSEK, L. – UHLIAROVÁ, E. – ZIMKOVÁ, M. (eds.): *Grassland ecology V. Proceedings of the 5th Ecological Conference Banská Bystrica, Slovakia 23–25 November 1999*. Grassland and Mountain Agricultural Research Institute, Banská Bystrica. pp.: 423–433.
- MOORE, J. L. – MOUNQUET, N. – LAWTON, J. H. – LOREAU, M. (2001): Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages. – *Oikos* **94**: 303–314.
- NAEEM, S. – KNOPS, J. M. H. – TILMAN, D. – HOWE, K. M. – KENNEDY, T. – GALE, S. (2000): Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. – *Oikos* **91**: 97–108.
- NOBLE, I. R. (1989): Attributes of Invaders and the Invading Process: Terrestrial and Vascular Plants. – In: DRAKE, J. – DI CASTRI, F. – GROVES, R. – KRUGER, F. – MOONEY, H. A. – REJMÁNEK, M. – WILLIAMSON, M. (eds.): *Biological Invasions: a Global Perspective*. Wiley, New York, pp.: 301–313.
- PALMER, M. W. – VAN DER MAAREL, E. (1995): Variance in species richness, species association, and niche limitation. – *Oikos* **73**: 203–213.
- PARKER, I. M. – SIMBERLOFF, D. – LONSDALE, W. M. – GOODELL, K. – WONHAM, M. – KAREIVA, P. M. – WILLIAMSON, M. H. – VON HOLLE, B. – MOYLE, P. B. – BYERS, J. E., GOLDWASSER, L. (1999): Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. – *Biological Invasions* **1**: 3–19.
- PODANI J. (1997): Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeldolgozás rejtelmeibe. – Scientia Kiadó, Budapest. 412 pp.
- PRIEUR-RICHARD, A. – LAVOREL, S. (2000): Invasions: the perspective of diverse plant communities. – *Austral Ecology* **25**: 1–7.
- RAMAKRISHNAN, P. S. – VITOUSEK, P. M. (1989): Ecosystem-level Processes and the Consequences of Biological Invasions. – In: DRAKE, J. – DI CASTRI, F. – GROVES, R. – KRUGER, F. – MOONEY, H. A. – REJMÁNEK, M. – WILLIAMSON, M. (eds.): *Biological Invasions: a Global Perspective*. Wiley, New York, pp.: 281–300.
- REJMÁNEK, M. (1989): Invasibility of Plant Communities. – In: DRAKE, J. – DI CASTRI, F. – GROVES, R. – KRUGER, F. – MOONEY, H. A. – REJMÁNEK, M. – WILLIAMSON, M. (eds.): *Biological Invasions: a Global Perspective*. Wiley, New York, pp.: 369–388.
- REJMÁNEK, M. (1995): What makes a species invasive? – In: PYŠEK, P. – PRACH, K. – REJMÁNEK, M. – WADE, M. (eds.): *Plant invasions. General aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam. pp.: 3–14.
- REJMÁNEK, M. (1999): Invasive plant species and invulnerable ecosystems. – In: SANDLUND, O. T. – SCHEI, P. J. – VIKEN, L. (eds.): *Invasive species and biodiversity management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp.: 79–102.
- REJMÁNEK, M. – RICHARDSON, D. M. (1996): What attributes make some plant species more invasive? – *Ecology* **77**: 1655–1660.
- ROY, J. (1990): In Search of The Characteristics of Plant Invaders. – In: DI CASTRI, F. – HANSEN, A. J. – DEBUSSCHE, M. (eds.): *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp.: 335–352.
- SIMON T. – BATANOUNY, K. H. (1971): Qualitative and quantitative studies on the root system of *Festucetum vaginatae*. – *Ann. Univ. Sci. Bud. Sect. Biol.* **13**: 155–171.
- SOÓ R. (1957): Conspectus des groupements végétaux dans les Bains Carpathiques. – *Acta Botanica Hungarica* **3**: 43–64.
- STATSOFT, INC. (1995): STATISTICA for Windows [Computer program manual]. – StatSoft, Inc., Tulsa.
- SZIGETVÁRI Cs. (1998): A *Cleistogenes serotina*, késeiperje invazív sajátosságainak vizsgálata a Kiskunsági Nemzeti Park fülöpházi homokterületein. – Diplomadolgozat, Szeged. (kézirat).
- SZIGETVÁRI Cs. (1999-2000): Néhány homokgyepi invazív növényfaj elterjedési és társulástani sajátosságai. – *Botanikai Közlemények* **86-87**: 264–264.
- SZIGETVÁRI Cs. (2000): Phytosociological and edaphic aspects of the invasion by *Cleistogenes serotina* (L.) Keng in the Kiskunság National Park. – *Tiscia* **32**: 9–17.
- TÓTHMÉRÉSZ B. – ERDEI ZS. (1992): The effect of species dominance on information theory characteristics of plant communities. – *Abstracta Botanica* **16**: 43–47.
- UDVARDY L. (1998): Spreading and coenological circumstances of the tree of heaven (*Ailanthus altissima*) in Hungary. – *Acta Botanica Hungarica* **41** (1-4): 299–314.
- VAN HULST, R. (2000): Vegetation dynamics and

- plant constraints: separating generalities and specifics. – *Community Ecology* **1** (1): 5–12.
- VITOUSEK, P. M. (1990): Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. – *Oikos* **57**: 7–13.
- WALKER, K. D. – SMITH, S. D. (1997): Impacts of Invasive Plants on Community and Ecosystem Properties. – In: LUKEN, J. O. – THIERET, J. W. (eds.): *Assessment and Management of Plant Invasions*. Springer-Verlag, New York. pp.: 69–86.
- WOODS, K. D. (1997): Community Response to Plant Invasion. – In: LUKEN, J. O. – THIERET, J. W. (eds.): *Assessment and Management of Plant Invasions*. Springer-Verlag, New York. pp.: 56–68.
- ZOBEL, K. (2001): On the species-pool hypothesis and on the quasi-neutral concept of plant community diversity. – *Folia Geobot.* **36**: 3–8.