

## **A folyómedri iszapnövényzet vegetációdinamikája**

*Bagi István*

### **Bevezetés**

Jelen dolgozat a szerző F6095 számon nyilvántartott, "Kisléptékű cönostátus transzformációk vizsgálata folyómedri iszapnövény-társulásokon" című OTKA pályázata eredményeinek áttekintése. Az 1996-ban lezárult pályázat zárójelentését - mely alapján jelen tanulmány is készült - az OTKA Szupraindividuális Biológia zsűri kiváló minősítéssel fogadta el. E tanulmány a kutatásnak mintegy keresztmetszetét kívánja nyújtani, az egyes résztémakörök kidolgozása részletesebb cikkek megírását igényli, illetve igényelte.

A kisléptékű cönostátus transzformációk vizsgálata és háttérelmzése a szünbiológia egyik központi problémája. ("Kisléptékű" kifejezés alatt a magyar nyelv szemlélete szerint - szemben pl. az angollal - "nagyfelbontású" értendő.) A pályázat célkitűzései között szerepelt a szünmorfogenezis korai szakaszának modellezése az állománydifferenciációs folyamatok megmagyarázása érdekében folyómedri iszapnövény-társulásokra. A modellezésnek három fő vonala növekedésanalízisre továbbá a resource-competition és self-thinning elméletekre épül. A modellnek kielégítően meg kell magyaráznia a tapasztalt vegetációjellemzőket (fajösszetétel, asszociáltság, diverzitás, szukcessziófok, zonáció ...), és értelmeznie kell a tapasztalt folyamatokat (fenológiai és szukcessziós változások, vegetációdinamikai történések).

A vizsgálatok másik általánosabb célkitűzése annak áttekintése, hogy a kezdeti potencialitások (magbank, talaj- és nedvességviszonyok), milyen módon kanalizálódva vezetnek a megfigyelt szünbiológiai jelenségekhez, illetve mely kezdeti feltételek fordítják a folyamatokat (cönostátus-transzformációkat) a megfigyelt irányokba.

### **Anyag és módszer**

A kutatások első lépéseként a folyómedri iszapnövényzet viszonylag nagyobb léptékű leírása történt meg. Elkészült három folyó, Hármas Körös (Békésszentandrás - Öcsöd), Maros (Klárafalva - torkolat), Tisza (Lakitelki Holt Tisza - Bokrosi holtág, valamint Szeged környéke - Sasér) összesen mintegy 50 kilométernyi szakaszán - mindkét parton - a tanulmányozott folyószakaszok fajlistája, a fellelt fajoknak a folyómederben való eloszlásfelmérése, fenológiai tipizálása, a szakaszok növényzetének közel 1000 cönológiai (1-2 m<sup>2</sup> kiterjedésű, a vegetáció homogénnek tekinthető foltjaihoz igazodó alakú) felvétel alapján történő társulástani feldolgozása. Ezek a vizsgálatok azt a célt szolgálták, hogy a kisebb léptékű vizsgálatok eredményeként kapott modell tesztelésekor már egy alaposabban leírt makrostruktúra (első közelítésben zonációrendszer) álljon rendelkezésre (vö. Bagi 1987a, 1987b). Annak ellenére, hogy a folyómedrek kutatása nem előzmény nélküli, az irodalmi adatok részletezettsége, lokalizáltsága nem lett volna kielégítő referenciaként (ld. pl. Timár 1950a, 1950b, Tóth 1967, Drăgulescu 1995 és az ott citált irodalom).

A kezdeti körülményeket erősen befolyásoló abiotikus faktorok közül a növények növekedése szempontjából fontosnak ítélt tápanyagok zonális eloszlására vonatkozó vizsgálatokhoz talajminták begyűjtése és nitrát-nitrogénre, a növények számára hozzáférhető (laktátoldható) foszforra, káliumra, valamint a tápanyagfelvételt befolyásoló talajfaktorokra vonatkozó, összességében mintegy 70 értékelhető (egyenként, a térszíni viszonyoktól függően 10-20 mintából álló) transzekt mintának analízise mindhárom vizsgálatba bevont folyó tanulmányozott szakaszaira kiterjedően megtörtént.

A kezdeti állapotok közelítő pontosítására, a vegetációdinamikai jelenségeknek a vegetációfejlődés kezdeti stádiumában való tanulmányozására dolgoztuk ki a szukcesszív magbank vizsgálatot mint problémafelvetésre sokoldalúan alkalmas, a gyors dinamikájú folyamatok néhány lényeges elemére hatékonyan rámutató kontrollált körülmények között végezhető eljárást: A szukcesszív magbank vizsgálata lényege, hogy a propagulumokat (magvakat, terméseket) tartalmazó ismert tömegű talajmintát fitotronba helyezünk, a kifejlődő növényeket egy bizonyos méret nagyság után a tenyésztőedényből eltávolítjuk, miközben a még kisebb termetűeket hagyjuk tovább növekedni. A vizsgálat során rögzítjük a magoncok faji hovatartozását, kikelési helyét és idejét, ezzel a mintázatot és annak transzformációit, a fejlődő növények növekedési sajátosságait, elsősorban a térfoglalási dinamikáját. A kísérletből kivont növényeknek megvizsgáljuk a növényi tápanyag tartalmát, tömegét. A kitenyésztés propagulum határozást párhuzamosan mechanikus kiválogatásos magbank vizsgálattal egészítjük ki. A vizsgálatokat mindaddig folytatjuk, amíg újabb csíranövények megjelenésére lehet számítani. A magbank vizsgálatba bevont mintákat a terepen meghatározott mintavételi elrendezés alapján, leginkább a térszíni viszonyoknak megfelelően korrigált, 15-20 elemű transzekt mentén jelöltük ki (vö. Csontos 1997).

A növények növekedési sajátosságait kondicionált körülmények között (folyamatos megvilágítás, 5000 lux, 25°C) vizsgáltuk. A növekedési ráta meghatározását trait analízisekkel kötöttük össze: A növényeket egyhetes csíranövény korukban - várható méretüktől függően 2-5-ösével 150 cm<sup>3</sup>-es poharakba palántáztuk. Nitrát-, foszfát-, és káliumtartalomra vonatkozóan különböző koncentrációjú (7-7) tápoldatokat állítottunk be. A koncentrációk értékét úgy állítottuk be, hogy azok a természetes élőhelyeken előfordulókkal összevethetők legyenek: NO<sub>3</sub> mg/l: 8, 16, 32, 64, 128, 256, 513, PO<sub>4</sub> mg/l: 1, 2, 3, 4, 8, 16, 32, 154, K<sup>+</sup> mg/l: 2, 4, 6, 8, 16, 32, 64, 58. (Az utolsó értékek az alkalmazott törzsoldat kerekített koncentrációi.) A növényeket utána hetente dolgoztuk fel hat héten keresztül. A három tápelemre, hat időpontra beállított vizsgálatok egy-egy fajra vonatkozóan 108 edény (edényként 5 egyed esetén) 540 egyedének mérését jelentette. Mivel ilyen nagy számú egyed esetében lehetetlen lett volna minden lényeges jellemző mérése, ezen vizsgálatok alkalmával a hajtás és a gyökér friss és száraz tömegét mértük. Az egyéb sajátosságokra (pl. effektív felület, levelek száma, hajtás magassága, térfoglalás (felülnézet) külön tálakat állítottunk be, ahol a nevelt növények előbbi morfológiai jellemzőit korreláció számítással valószínűsítettük (a korrelációk megállapításához 50-80 különböző fejlettségű egyedet mértünk). A növekedés-analízisek esetében a tápoldatokat (a tápanyaghiányosakat is) a kiültetéskor adtuk a növényekhez, a későbbiekben desztillált vízzel öntöttük, ez a táplálási mód - véleményünk szerint - áll legközelebb a természetben tapasztalható állapotokhoz.

A növekedési ráta vizsgálatokat és a három elemre kiterjedő trait analíziseket a következő - a folyómeder benépesítésében fontosnak tartott - fajokra végeztük el: *Amaranthus lividus subsp. ascendens*, *Atriplex patula*, *Chenopodium album*, *Ch. ficifolium*, *Ch. polyspermum*, *Ch. rubrum*, *Ch. suecicum*, *Chlorocyperus glomeratus*, *Bidens frondosus*, *B. tripartitus*, *Cyperus fuscus*, *Dichostylis micheliana*, *Echinochloa crus-galli*, *Gnaphalium uliginosum*, *Juncus bufonius*, *Limosella aquatica*, *Lythrum salicaria*, *Plantago major subsp. major* és *Pl. major subsp. pleoisperma*, *Polygonum lapathifolium*, *Potentilla supina*, *Ranunculus supina*, *Ranunculus sceleratus*, *Rorippa sylvestris*, *R.*

*islandica*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Xanthium italicum*. Ezek a fajok kellően reprezentálják a folyómeder benépesítésében fontos nagy cönotaxonokat.

A modellalkotásban fontos szerepet tulajdonítottunk a self-thinning folyamatoknak. Erre vonatkozóan a következő kondicionált körülmények között végrehajtott vizsgálatot állítottuk be: Nagyobb tábla, négyzetes elrendezésben, 2 cm-es távolságra palántáztunk egyhetes csíranövényeket (13x13 db). Egy-egy fajon négy, azonos időpontban induló vizsgálatot kezdtünk. A növények táplálását a következő módon oldottuk meg: Standard tápoldattal indítottuk az öntözést, majd a továbbiakban desztillált vízzel öntöztük, két hét elteltével, egy edény kivételével a többiek (3) tápoldatokat kaptak, újabb két hét után a már csak kettő, majd végül egy - eddig tápoldatozott - edény növényei kaptak újabb adag tápoldatot. Az utolsó tápoldat hozzáadása után két héttel a négy edény egyedeit, mérve hajtásuk és gyökerük nedves és száraz tömegét, feldolgoztuk. A növények nevelése során igyekeztünk arra ügyelni, hogy lehetőleg egy se pusztuljon ki, ha ez mégis megtörtént akkor, az adott edény periferiáján nevelt tartalékból hasonló méretűvel pótoltuk. Tehát a vizsgálat időtartama alatt valódi önfogyasztás (self-thinning) nem történt, viszont a tömegeloszlás termdinamikáját könnyebben tudtuk analizálni. Ezekbe a vizsgálatokba azokat a fajokat vontuk be, melyek esetében várható volt a jelenség detektálhatósága.

Az egyéb alkalmazott módszerek elég gyakran használatosak ahhoz, hogy külön leírásuk itt szükséges lenne; A talaj- és növénybeltartalom analízisek szabvány szerinti módszerekkel, cönológiai - növényzeti adatok felvétele a fajok százalékos borításának becslésével, tulajdonképpen klasszikus módszerekkel, az adatok kiértékelése hagyományos statisztikai eljárásokkal, klasszifikációs és ordinációs módszerekkel, az interspecifikus kapcsolatok kimutatása sokdimenziós skálázással (NMS) történt. Leggyakrabban a Statistica for Windows programokat használtuk.

A cönotaxonomiai nomenklatúra Borhidi (1996), az Agropyro-Rumicion esetében Soó (1964), a fajok nevezéktana Simon (1992) szerint.

## Eredmények

### Cönológia és szűfenobiológia

A folyómedrek alsó zónái benépesedésének alapvetően két különálló útja mutatható ki: a legalacsonyabb térszínnek primer Nanocyperion Koch ex Libbert 32 társulásai Agropyro - Rumicionná Nordh. 40 alakulnak. Magasabb térszíneken a kezdeti, rövid ideig fölismerhető Nanocyperion társulások hosszabb ideig fennmaradó Chenopodion glauci Hejný 74 állapotot keresztül Bidention Nordh. 40 em. R.Tx. in Poli et Tx. 60 társulássá, főleg Polygono - Bidentetummá Klika 35 transzformálódnak. Utóbbi átalakulási folyamatok a kötöttebb üledékű folyószakaszokra (Körös, a Marosnak a jobb partja) jellemző átalakulási folyamat. Következésképpen, a folyómedrek benépesülésekor a növényzet zonációja és szukcessziója elválik egymástól; a magasabb zónák társulásai nem jelentik az alacsonyabb térszínű zónák növényzetének fejlettebb szukcessziós státusú állapotát (vö. Bagi 1985, 1987a). A fenti folyamatok csak abban az esetben játszódhatnak le teljesen és zavartalanul, ha a vegetáció kifejlődéséhez elegendően hosszú vegetációs időszak, valamint a zónák kialakulásához elegendő tér áll rendelkezésére. Mivel a tanulmányozott folyómedrek alsó térszíneinek benépesülése egy-egy vegetációs időszakban, adott helyen (folyószakasz, part) évről-évre nagyvonalakban hasonló növényzeti eloszláshoz vezet, joggal feltételezhető, hogy a folyómedrekben leírt cönológiai struktúrák szimulálhatók kisléptékű cönostátus - traszformációk sztochasztikusan értelmezett eredőjeként.

Új cönológiai eredményként értékelhető, hogy az alföldi folyók medreinek legalsó térszínein, a szárazra kerülő iszapon az árterek és hullámterek eddig leírt Agropyro - Rumicion társulásaival nem azonosítható, de ebbe az asszociációcsoportba sorolható növénytársulás alakul ki, melynek karakterisztikus fajkombinációja a következő elemekből áll: *Rorippa sylvestris*, *Agrostis stolonifera subsp. prorepens*, *Rumex stenophyllus* és *R. crispus*, *Plantago major subsp. pleiosperma*, *Amaranthus lividus subsp. ascendens* és *Ranunculus sceleratus*. Különösen a Tisza medrében a *Rorippa sylvestris*t gyakran a *Rorippa islandica* helyettesíti. Állományait célszerű önálló társulásként Rumici stenophyllae-crispi - Rorippetum sylvestrisként (továbbiakban Rumici - Rorippetum) elkülöníteni. A kialakuló állományoknak gyakran Nanocyperion előzményei vannak, vagyis a rendelkezésre álló - egyébként igen rövid vegetációs idő alatt - Nanocyperion társulások szukcessziója révén alakulnak ki, ugyanakkor jelentős a primer módon kialakult állományok előfordulása, melyek területén előzőleg nem voltak Nanocyperion asszociációk. Mindkét esetben a Nanocyperion karakterek megjelenhetnek az állományokban. Térszínileg a társulás a Bidentetea R.Tx. et al. in Tx. 50 elemekben bővelkedő állományok alatt fejlődik ki, olykor azokkal mozaik komplexeket képezve, de benne a Bidentetea elemek borításának a részaránya alacsony. Mivel az Agropyro - Rumicion csoport e tagja is életforma analízise alapján magasabb szukcessziófokot képvisel, a zonációrendszernek mint a szukcesszió térbeli megnyilvánulása elvét - már a legkezdetibb folyamatok esetében is - megkérdőjelezi. Az alsó térszín Agropyro - Rumicion asszociációkhoz vezető szukcessziójának mineralogén, míg a Bidentetea állományokhoz vezetőnek organogén jellege van (vö. Bagi 1987a), a szukcessziós utak egy-egy kisebb terület fajainak ordinációjával indirekt úton is kimutathatók (Bagi és Körmöczy 1986).

A már ismert és részben átfedő fajkészletű Agropyro - Rumicion társulásokkal összehasonlítva megállapítható, hogy a Rumici - Alopecuretum geniculati Tx. (37)50 és a Rorippo - Agropyretum repentis (Timár 47) Tx. 50, bár ártéri-hullámtéri, de nem folyómedri, emellett a Rumici - Rorippetumban sem az *Alopecurus geniculatus*, sem az *Agropyron repens* - ha egyáltalán előfordulnak - nem jelentős alkotók. A Rorippo (silvestri) - Agrostetum stoloniferae (Moor 58) Oberd. et Th.Müll. 61 társulásnak magyarországi leírását elsősorban Kárpáti és munkatársai munkáiból (pl. Kárpáti és Kárpáti 1963, Kárpáti et al. 1965) a Duna mederből ismerjük, azonban ez a társulás a hullámtér magasabb térszínein található meg, fajkészlete a Rumici - Rorippetumtól lényegesen eltér: a *Rorippa sylvestris* kivételével hiányoznak a Rumici - Rorippetum karakterei, az állományok bővelkednek réti fajokban, de hiányoznak a folyómeder egyéves növényei. A Rumici - Rorippetum fajösszetételén alapuló strukturális elemzése a társulás egységességét hangsúlyozza, annak ellenére, hogy a gyors benépesülés miatt egyes fajok megjelenése - már csak fenológiai okok miatt is - meglehetősen esetleges. A pályázat kapcsán született cönológiai eredmények bekerültek az Általános Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer (Á-NÉR) félrunderális - runderális ártéri habitatjainak leírásába (Bagi 1997, Borhidi és Bagi 1997), illetve a Vörös Könyv törpekákás társulásokat leíró fejezetébe (Bagi 1999).

Kapcsolódóan, a társulások szün(feno)morfológiai tipizálása érdekében elkészítettem a magyarországi növekedési formák határozókulcsát, amely nem csak a folyómedri növényzet fiziognómiai elveken alapuló csoportosítására alkalmas, hanem az összes magyarországi társulásra, nem elhanyagolva az azokban előforduló alacsonyabbrendű, nem állati, szervezeteket sem. Maga a kulcs 128 alapforma meghatározását teszi lehetővé (ld. Bagi 1993, 1994a).

A folyómedri viszonyok között legfontosabbnak tartott fajok CSR, illetve GLF besorolása nem elsősorban a kondicionált körülmények közötti mérések, hanem a transzektvizsgálatok során felvett kvadrátok növényzetének és a hozzájuk tartozó talajminták analízise alapján történt meg.

Ezek alapján lényeges különbségek mutatkoznak meg az előforduló cönológiai csoportok jellegzetes fajai között (ld. Grime 1985, Silvertown et al. 1992).

### Kezdeti potencialítások

Az összességében mintegy 70 értékelhető (egyenként, a térszíni viszonyoktól függően 10-20 mintából álló) transzekt talajmintáinak analízise alapján megállapítható, hogy a hozzáférhető kálium és foszfor eloszlása alapvetően az üledéklerakodás dinamikájától, azaz a folyó áramlási viszonyaitól függ, míg a nitrogén-, és vele erősen korreláltan a nitrát-nitrogén tartalom alakulását - szezonálisan a növényzet erősen befolyásolja. Mivel az egyes folyók és olykor folyószakaszok adatai nehezen vethetők egymással össze, mindhárom folyószakasz egy-egy mintaterületén szezonális, átlagában kéthetente mintázott vizsgálatokat állítunk be, melyek talajtani analízise alátámasztja a növényi tápelemek zonációjának, illetve szezonális változásának fentemlített jellegzetességeit: A talaj hozzáférhető foszfor és kálium tartalma szinte minden mintában elég magas ahhoz, hogy limitáló faktorként a növényzet összetételét ne befolyásolja. A nitrát-nitrogén tartalom viszont vegetációalakító tényezőként jelentkezhet, mivel szintje olyan igen alacsony. Transzekt menti eloszlása, ha csak a talajmintákat nézzük, igen egyenleteseknek mutatkozik, legtöbbször csak enyhe maximuma van a szerves törmelékek felhalmozódási zónájában. Az e zónában várható jelentősebb maximum hiányának alapvető oka, hogy az itt fejlődő ruderalis növényzet igen nagy mennyiségben veszi fel, miközben az aerob körülmények között mineralizálódó szerves törmelékek bomlása során felszabaduló nitrátok nem tudnak a talajban felhalmozódni. Kiszámítható, hogy a szárazra kerülő élőhelyek esetében az induló nitrát töke nem lenne elegendő - az egyébként igen produktív - növényzet nitrogéntartalmának biztosítására. A további vizsgálatok szempontjából fontos megemlíteni, hogy a növényzet vegetatív részeinek nitrogén (és egyéb tápelem) koncentrációja - legalábbis a tanulmányozott vegetációtípusban - nincs szoros kapcsolatban a talajból hozzáférhető tápelem tartalommal, így annak méréséből nem lehet a növények tápanyagellátottsági viszonyaira következtetni. Egyes tápelemek esetében a magvak elemtartalma igen jól korrelál az edafikus viszonyokkal, de a növényzet korai szukcessziós stádiumában - ami döntő a szünmorfológiai struktúra kialakulásában - a tanulmányozott fajok nem jutnak még el a magérlelés fenofázisába. Az elmondottakat a *Chenopodium rubrum var. pusillum* végzett vizsgálatának eredményeivel illusztráljuk. A *Chenopodium rubrum var. pusillum* a Heleochoo-Cyperion asszociációcsoport karakterfajai, a kiszáradó hullámtéri tavak kötött talajú aljzatán nagy borításban jelenik meg, tipikus iszapnövény, mely 3-7 cm magasra nő, a rövid tenyészidőszakhoz alkalmazkodva igen gyorsan termést érlel (NB.: Cönológiai jellege eltér a folyómedrekben élő ruderalis formától.) A vizsgálatnak célja annak megállapítása volt, hogy természetes élőhelyen tanulmányozva kimutatható-e valamilyen törvényszerűség a legfontosabb növényi tápanyagoknak (kálium, nitrogén, foszfor) eloszlásában, és az eloszlás időbeli változásában, megállapítható-e összefüggés az egyes beltartalmi értékek és a talaj között, továbbá, melyek azok a statisztikai kiértékelési módszerek, amelyek az adatfeldolgozásban alkalmazhatók. A vizsgálatokat a Körös folyó medrétől mintegy 100 méterre fekvő kiszáradó anyagárkában kijelölt, mintegy 20 m hosszú transzekt 8 szakaszán gyűjtött növény- és talajmintákon végeztük.

A növény-mintagyűjtés - a tó kiszáradását követve - minden egyes transzekt szakaszon hét alkalommal (körülbelül két hetente) megismételtük. Az azonos időpontban gyűjtött növényminták esetében, a transzekt mentén a káliumtartalom a hajtásban és a magban is növekszik, különösen a transzekt belső részén hirtelen a növekedés, a hajtásban a nitrogéntartalom is növekedést mutat, de a

káliummal ellentétben - különösen a korábbi mintavételek adatain feltűnően - a görbe telítési jellegű, a mag nitrogéntartalma a transzekt mentén alig mutat változást, a hajtás foszfortartalma kívül közel állandó, majd medrekben zuhanó, a magé maximumgömbét ír le. A maximumban a magvak foszfortartalma közel kétszerese, a transzekt végein mérhető értéknek. Az azonos helyen begyűjtött növények tápanyagtartalmát vizsgálva megállapítható, hogy a hajtások káliumtartalma az idővel közel lineárisan, a magvaké inkább exponenciálisan csökkenő, a nitrogéntartalom a hajtásokban enyhén lineárisan csökkenő, a magvakban közel állandó, a foszfortartalom a hajtásokban lineárisan növekvő, a magvakban közel állandó értéket mutat egy-egy transzektpontban.

Az adatokból adódik, hogy egyszeri alkalommal végrehajtott transzektvizsgálatok eredményei az adott objektum esetében csak azon paraméterek vonatkozásában lehet alkalmas a talaj - növény kapcsolatnak a beltartalomban megnyilvánuló kimutatására, amelynek az idővel lényegesen nem változnak, adott esetben a mag foszfor- és nitrogéntartalma ilyen. Ha a beltartalmi értékek a transzekt egy pontján tendenciózusan változnak az egyszeri transzektvizsgálatok hamis szignifikáns pozitív vagy negatív korrelációkat eredményezhetnek, vagy (pl. az adott esetben a hajtás foszfortartalma esetében) erős szignifikáns pozitív korrelációkat tüntethetnek el. Több időpontban végzett transzektvizsgálatok, az egyes felvételi helyekhez tartozó beltartalom értékváltozások szignifikáns differenciájának kimutatásával lehetővé teszik a tényleges szignifikáns kapcsolatok valószínűsítését, ezenkívül elegendő adat esetén a transzekt minden pontjához - egy feltételezett kezdő időponthoz viszonyítva azonos státusú - extra/intrapolált érték kiszámításával a ténylegeshez közelebb álló tartalmú korrelációs számítás elvégzését (ld. részletesebben Bagi 1988a, 1991, Bagi és Kovács 1998).

A kezdeti potencialítások tisztázása érdekében a begyűjtött transzekt talajmintákon szukcesszív magbank vizsgálatokat végeztünk. A szukcesszív magbank vizsgálatok eredményeként a következőkre vonatkozóan tudtunk következtetéseket levonni: effektív magbank összetétel, esetleges elfekvő magkészlet, talajfaktorok és a növekedési sajátosságok összefüggései, a növekedési időbeli lefolyása annak összefüggései a már kialakult növényzeti struktúrával, az intra- és interspecifikus hatásoknak a térfoglalással összefüggő aspektusai, a növények növekedési formájának sűrűségfüggő vetületei, a növények tápanyagfelvételi sajátosságai és dinamikája. A szukcesszív magbank vizsgálatok eredményei tehát túlmutatnak a kezdeti potencialítások vizsgálatán. A szukcesszív magbank vizsgálatok kis (15 x 15 cm) kvadrátjainak növényzete, a növekedésanalízis eredményeit felhasználó extrapolációval korlátozottan alkalmasnak mutatkozott a kidolgozott modell tesztelésére. Erre annál is inkább szükség volt, mert terepi viszonyok között szinte lehetetlen volt az állandó kvadrátok zavartalanságának biztosítása, emellett a megkívánt időközönkénti felkeresésük és kívánalmaknak megfelelő több folyószakaszra kiterjedő dokumentálásuk is megoldhatatlan feladatnak bizonyult.

### Önfogyasztó (self-thinning) folyamatok

A self-thinning folyamatok fontos szerepet töltenek be a folyómeder benépesülésének középső és záró szakaszában. Az ebben különösen fontos ruderalis fajok kellő hosszúságú vegetációs időszak alatt igen jelentős méretűre növekedésnek, miközben az egyedsűrűség csökken. Ez a jelenség a szakirodalomból, -2/3-os szabályként jól ismert. Kondicionált körülmények között a vizsgálatok (a rendelkezésre álló feltételek mellett) nem voltak végigvihetőek. Terepi körülmények között viszont a kísérletek beállítása (pl. mintaelrendezés, ható tényezők nyomon követése) megoldhatatlan feladat. Ezért a vizsgálatokat a módszertani fejezetben leírtak szerint e folyamatok kezdeti szakaszára koncentrálni végeztük el. Abból indultunk ki, hogy a kondicionált körülmények között nevelt növények közül a már kezdeti szakaszban háttérbe szorult (kisebb tömegű, alacsonyabb, kisebb térfoglalású) egyedek lesznek azok, melyek később elpusztulnak. A feladat annak kimutatása volt, hogy különböző tápanyagellátottságot szimulálva kimutassuk valamilyen karakterisztikus mintázatot, amely a self-thinning folyamat során fellép. Ábrázolva az egyedek tömegének eloszlását szinte minden vizsgálatba bevont ruderalis faj esetében kirajzolódott egyfajta szabályosság a kisebb és a nagyobb tömegű egyedek eloszlásában (illusztrációként a *Chenopodium rubrum*, ilyen mintázatait mutatjuk be). Ez az alkalmazott ültetési távolság mellett nem abban nyilvánult meg, hogy az egymással szomszédos egyedek felváltva kicsik vagy nagyok, hanem annál nagyobb léptékben érvényesül: kisebb vagy nagyobb egyedek klasztereit nagyobb, illetve kisebb egyedek csoportja fogja körül. Előrebocsátva, hogy az ilyen mintázatok matematikai analízise igen nehéz a *Chenopodium rubrum* esetében alacsony tápanyagellátottságnál a legnagyobb valószínűséggel 2.5-2.7 cm közé esik az a távolság amelynél a legnagyobb különbség az egyedek tömegében fellép. Figyelembe véve, hogy a hálózat közös elemeket is tartalmaz, ez 4-5, hasonló tömegű egyedből álló klaszterek létét feltételezi. Kedvezőbb tápanyagellátottság esetében a távolság 3 cm fölé emelkedik. A kisebb egyedekből álló klaszterek helye a self-thinning folyamat kibontakozásával (legalább talajszinten) szabaddá válhat, ezáltal lehetőség nyílik ott más fajhoz tartozó egyedek megjelenésére.

### Növekedési analízisek

A folyómeder benépesedése szempontjából kulcsfontosságú az ott megjelenő fajok növekedési jellemzőinek tisztázása. A rövid vegetációs időszak miatt a vegetációdinamikai történések kimenetele már a kezdeti stádiumban behatárolja a szünfenobiológiai struktúrát. A növekedés paramétereit alapvetően befolyásolja a tápanyagellátottság, ennek megfelelően a kísérleteket is e tény figyelembe vételével állítottuk be (vö. módszertani rész).

A vizsgált fajok esetében a következő általánosítható megállapítások tehetők: A foszfor és kálium csak igen nagy (az adott habitatban ritkán előforduló) koncentrációban befolyásolja szignifikánsan pozitívan a fajok növekedését. Különösen gyenge ezen elemek hatása a ruderalis növények növekedésének kezdeti szakaszára. Ezen tápanyagból a talajvizsgálatai adatok alapján nem is alakul ki hiány a folyómederben. A nitrogén ellátottság viszont a fontos tényezője a növekedésnek. Eszerint a folyómedri körülmények között fontos vegetációalkotó fajok három csoportba sorolhatók: A leginkább nitrogén dependensek a ruderalis fajok (cönológiaiilag *Chenopodium glauci*, *Bidentetea*), ezek alacsony nitrogén koncentrációk esetében alig növekednek, magas nitrogén koncentrációk esetében viszont már korai fejlettségi állapotukban is erős biomassza növekedést produkálnak. A nitrogén koncentrációja jelentősen befolyásolja a *Plantaginetea* elemek

növekedését is. Lényeges eltérést viszont az előző csoporttal szemben, hogy a növekedési rátájuk viszonylag alacsonyabb nitrogén koncentráció esetében is tartósan magas. A harmadik csoportba a tipikus Nanocyperion fajok tartoznak, amelyek növekedési jellemzőire a nitrogén koncentráció hatása alig kimutatható. Fontos megemlíteni, hogy egy-egy faj esetében sokszor nem a tömegnövekedés intenzitása a sikeresség alapja, hanem az architektúrális sajátosságából adódó térkitöltési képesség.

### Összefoglalás, a modellalkotás lehetőségei

A folyómedrek növényzetének alkotásában rendszeresen 70-80 faj vesz részt (az alkalmanként megjelenők száma lényegesen magasabb). Állományalkotó mennyiségben 20-25 fajjal számolhatunk. Egy-egy rövidebb folyószakaszon 8 - 12 határozza meg a folyómedri zonáció képét. A fajok rendszerint három, igen jól körülhatárolható resource-hasznosító stratégia típusba sorolhatók: folyómedri pionír (Nanocyperion), ruderális (Bidention), félrunderális (Agropyro-Rumicion). Az első két csoportba csaknem kizárólag egyévesek, a harmadikba gyakran potenciális évelők tartoznak. A három csoport növekedési sajátosságainak tápanyagfüggése lényegesen eltérő. Egyenes propagulum eloszlás esetén - ez a feltétel a nagyobb propagulummal rendelkező fajok (*Xanthium spp.*, *Bidens spp.*) kivételével fennáll - a ruderális elemeknek csak ott van esélyük összefüggő zóna kialakítására, ahol a talaj nitráttartalma - amely folyamatosan szabadul fel a szerves törmelék mineralizációja során - magas, ebben az esetben ugyanis a ruderálisok növekedési rátája meghaladja a pionírokét. Ez a zóna a folyómeder zonációrendszerében leggyakrabban középső helyzetű. A másik két zónában a pionír nem ruderális elemekkel jellemezhető növényzettel indul a zonációrendszer kialakulása. Ez az állapot akkor változhat meg, ha a vízborítás megszűnését követő vegetációs időszak viszonylag hosszú. Ennek okai a következők: Bár a nem ruderális pionírok reprezentánsainak növekedési rátája meghaladja a félrunderálisokét, előbbiek hamar elérik maximális méretüket, ezután a félrunderálisok hosszabb növekedési fázisuknak köszönhetően fokozatosan beérik, majd túlnövik őket. E fenológiai eltolódáshoz csatlakozik, hogy a félrunderális elemek propagulumai később indulnak fejlődésnek. A felső nem ruderális zónák esetében a Nanocyperion elemek háttérbe szorulását elősegíti a viszonylag gyorsan kiszáradó aljzat. A folyómeder nagyobb zonációrendszereinek kialakulása és szukcessziója tehát a resource-competition elmélet alapján (itt nitrogén hozzáférhetőség által limitált) és fenológiai-demográfiai okokkal magyarázható, illetve modellezhető.

Sokkal bonyolultabb az egyes zónákon belüli, valamint a zónák átmeneti részeiben bekövetkező vegetációátalakulási folyamatok értelmezése, ugyanis ezekben az esetekben alapvetően az adott zónára jellemző fajok térfoglalási stratégiái és azok időbeli lefolyása határozza meg a vegetáció összetételét. A térfoglalásnak két szélső esete figyelhető meg: uralkodóan vertikális (*Chenopodium ficifolium*, *Ch. rubrum*, *Echinochloa crus-galli*, *Lythrum spp.* stb.), és uralkodóan horizontális (*Chenopodium polyspermum*, *Rorippa sylvestris*, *R. islandica*, *Atriplex patula* stb.). A törzszát alkotó (pl. *Plantago major*, *Rumex spp.*, *Ranunculus sceleratus*) vagy csomóképzők (pl. *Juncus bufonius*, *Cyperus fuscus*, *Dichostylis micheliana*) is az utóbbi csoportba sorolhatók. A horizontális struktúrájúak sajátos csoportjába tartoznak azok, melyek elfekvő hajtásaikkal jelentős területfoglalásra, diffúz térnyerésre, olykor vegetatív szaporodásra képesek (pl. *Agrostis stolonifera subsp. prorepens*, *Amaranthus lividus subsp. ascendens*, *Veronica spp.*). Egyes fajok vertikálisan és horizontálisan is jelentős kiterjedést mutathatnak (*Xanthium spp.*, *Bidens spp.*). Ha egy modellben az adott fajhoz tartozó egyedek helyét megadjuk, ismerve a faj térfoglalási stratégiáját és annak dinamikáját, a terepen megfigyelhető cönológiai struktúrákhoz jutunk. Az



egyedek helyének kiválasztása a pionír egyévesek, továbbá a félrunderálisok esetében - azon helyek kivételével, melyek már foglaltak - nagy valószínűséggel véletlenszerűen adható meg. A ruderálisok zónájában viszont a nagyon jellemző önfogyasztó (self-thinning) folyamatok által felszabadított területek a legvalószínűbb helyei az elsősorban szintén ruderális vagy félrunderális elemek megtelepedésének. A folyómedei iszapnövényzet fajösszetételét színesítik azok az elemek, melyek kis horizontális vagy abszolút kiterjedésük miatt a fenti struktúrába ökológiai igényük szerint bármely zóna nyitva maradt helyeire, legtöbbször egyesével vagy kisebb csoportokat alkotva települnek be (*Limosella aquatica*, *Chlorocyperus glomeratus* stb.).

A folyómedrek iszapnövényzetének strukturálódása viszonylag egyszerű folyamatokkal magyarázható, ugyanakkor már a fajgazdagabb, nagyobb borítású ártéri iszapnövényzet esetében is felléphetnek olyan - akár valamely fenoplasztikus faj adott populáción belüli morfológiai dimorfizmusára vezető, az alakok közötti niche-szegregációra irányuló - inter- és intraspecifikus hatások, amelyek jelentősége a folyómedrekben alárendeltebb (ld. Bagi 1988b, Bagi 1992, 1994b).

### Köszönetnyilvánítás

A folyómedri iszapnövényzet vegetációdinamikájának tanulmányozását az F 6095 számon nyilvántartott pályázat keretében az Országos Tudományos Kutatási Alap anyagilag támogatta.

### Irodalom

- Bagi, I. 1985. Studies on the vegetation dynamics of Nanocyperion communities I. Characteristic indicator values and classification and ordination of stands. - *Tiscia* (Szeged) 20: 29-43.
- Bagi, I. 1987a. Studies on the vegetation dynamics of Nanocyperion communities III. Zonation and succession. - *Tiscia* (Szeged) 22: 31-45.
- Bagi, I. 1987b. Studies on the vegetation dynamics of Nanocyperion communities IV. Diversity and succession. - *Tiscia* (Szeged) 22: 47-54.
- Bagi, I. 1988a. Effects of mud vegetation on the nutrient condition of flood-plain lakes. - *Aquatic Bot. Amsterdam*, 32: 321-328.
- Bagi, I. 1988b. Cenological relations of mud vegetation of a hypertrophic lake in the Tiszaalpár Basin. - *Tiscia* (Szeged) 23: 3-12.
- Bagi, I. 1991. Edaphic factors in the development of dwarf-plant communities of mud. - *Folia Geobot. et Phytotax. Praha*, 26: 431-437.
- Bagi, I. 1992. Niche segregation by morphological dimorphism in *Carex serotina* Mérat. - *Mesogee* (Marseille) 52: 48-48.
- Bagi, I. 1993. Növényi növekedési formák. I. Elméleti alapok és tudománytörténeti megjegyzések. - *Bot. Közlem.* 80: 119-128.
- Bagi, I. 1994a. Növényi növekedési formák. II. A magyar vegetáció növekedési formáinak határozókulcsa. - *Bot. Közlem.* 81: 1-8.
- Bagi, I. 1994b. Measures of association and correlation between two coegzistent forms of *Carex serotina* Mérat; pattern and distribution of dominance. - *Tiscia* (Szeged) 28: 15-19.
- Bagi, I. 1997. Ártéri félrunderális gyomnövényzet. In: Fekete, G., Molnár, Zs., Horváth, F. (szerk.) A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer. - Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, p.174-175.

- Bagi, I. 1999. Törpekákás iszaptársulások (Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et R.Tx. ex Westhoff et al. 1946). In: Borhidi, A., Sánta, A. (szerk.) Vörös Könyv Magyarország növénytársulásairól 1. - Természetbúvár Alapítvány Kiadó, Budapest, p. 142-151.
- Bagi, I., Kovács, G. 1998. Distribution of plant nutrients in the seeds and shoots of *Chenopodium rubrum* L. var. *pusillum* Hausskn. along an environmental gradient. - Acta Biol Szeged 43: 49-61.
- Bagi, I., Körmöcz, L. 1986. Studies on the vegetation dynamics of Nanocyperion communities II. Classification and ordination of species. - Tiscia (Szeged) 21: 13-24.
- Borhidi, A. 1996. Critical revision of the Hungarian plant communities. - JPTE, Pécs, 138 pp.
- Borhidi, A., Bagi, I. 1997. Ártéri és mocsári ruderalis gyomnövényzet. In: Fekete, G., Molnár, Zs., Horváth, F. (szerk.) A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhelyosztályozási Rendszer. - Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, p. 173-174.
- Csontos, P. 1997. A magbank-ökológia alapjai: definíciók és mintavételi kérdések. - Természetvédelmi Közl. 5-6: 17-26.
- Drăgulescu, C. 1995. The flora and vegetation of the Mureş (Maros) Valley. - Tiscia Monograph Series [1995]: 47-111.
- Grime, J.P. 1985. Towards a functional description of vegetation. In: White, J. (ed.) The population structure of vegetation. - W. Junk Publishers, Dordrecht, p. 503-514.
- Kárpáti, I., Kárpáti V. 1963. A Duna-ártér félruderalis gyepeinek cönológiai és termőhelyi értékelése. - Bot. Közlem. 50: 21-33.
- Kárpáti, I., Kárpáti, V., Varga, Gy. 1965. Periodische Dynamik der zu Agropyro-Rumicion crispi gehörenden Gesellschaften des Donau-Überschwemmungsgebiets zwischen Vác und Budapest im Jahre 1963. - Acta Bot. Hung. 11: 165-196.
- Silvertown, J., Franco, M., McConway, K. 1992. A demographic interpretation of Grime's triangle. - Functional Ecol. 6: 130-136.
- Simon, T. 1992. A magyarországi edényes flóra határozója. Harasztok, virágos növények. - Tankönyvkiadó, Budapest, 892 pp.
- Soó, R. 1964. A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I. - Akadémiai Kiadó, Budapest, 589 pp.
- Timár, L. 1950a. A Tiszameder növényzete Szolnok és Szeged között. - Ann. Biol. Univ. Debrecen 1: 72-145.
- Timár, L. 1950b. A Marosmeder növényzete. - Ann. Univ. Szeged 1: 117-136.
- Tóth, M. 1967. A Maros hullámterének fitocönológiai jellemzése. - Doktori disszertáció, Makó, 178 pp. + 18 Tab.

Author address:

Bagi István  
József Attila Tudományegyetem,  
Növénytan Tanszék  
H-6701 Szeged,  
Pf. 657.