

„Hol az a táj szab az életnek teret,
Mit az Isten csak jókedvében teremt”

Válogatás az első tizenhárom MÉTA-túrafüzetből
2003 – 2009

A KÖTETET SZERKESZTETTE:
Molnár Csaba – Molnár Zsolt – Varga Anna



MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete
Vácrátót

2010

A parlagszukcesszió főbb vonásai. Hogyan kutassuk a parlagokat?

BARTHA SÁNDOR

Hogyan fogjunk hozzá a felhagyott mezőgazdasági területek vizsgálatához? Léteznek-e parlagtársulások? Alkalmazhatók a klasszikus vegetációtan vizsgálómódszerei?

A hagyományos cönológiai megközelítés során a törvényszerűen ismétlődő, állandó megjelenésű, állandó faji összetételű és meghatározott környezeti igényű állapotokat keressük és ezeket tekintjük a vegetáció alapegységeinek, „építőköveinek” (társulás = fitocönózis = asszociáció) (Jakucs és Précsényi

1981). Az elmúlt évszázad fitocönológusai rendre kiválógták az egyensúlyhoz közeli (vagy annak gondolt) állapotokat és ha csak lehetett elkerülték a vegetációs átmenetek zűrés, zavaros, nehezen besorolható eseteit (Bagi 1997, 1998). Ha mégis növényzeti átmenetekben kellett dolgozniuk, akkor az átmeneti zónán kívüli, tipikus cönológiai állapotokhoz viszonyítottak. De mi a teendő a parlagok esetében, amelyek az időbeli átmenetek tipikus eseteit képviselik? Míhez viszonyíthatjuk, egyáltalán milyen módon közelíthetjük meg egy szukcessziós folyamat változó növényzetét?

A szukcesszióról szóló szakirodalomban sokféle megközelítéssel találkozunk. A vegetációdinamika természetéről évtizedekig vitatkoztak. Az egyik irányzat az állományokon belüli lokális folyamatokra koncentrált és a parlagszukcesszióban egy önszerveződési folyamatot (szünmorfogenezist, ökogenezist, Clements 1916, Margalef 1968, Odum 1969) látott (vö. Juhász-Nagy 1985 és Fekete 1985). Ezen belül egyesek az önszerveződési program szabályosságait hangsúlyozták, míg az ellentábor a folyamat sztochasztikus jellegét (Gleason 1926, 1927, Glenn-Lewin 1980, Pickett 1982, Myster és Pickett 1988) (vö. Fekete 1985, Virágh 2000, 2002, 2007). Régóta feltételezik, hogy a fajok populáció szintű tulajdonságai (ún. vitális attribútumai) határozzák meg, hogy mikor, milyen sorrendben, és milyen sikerrel jelenhetnek meg a szukcesszióban (Connell és Slatyer 1977, Grime 1979, Bazzaz 1979, Bazzaz és Pickett 1980, Noble és Slatyer 1980, Fekete és Melkó 1981, Fekete és Tuba 1982, Numata 1982, Orlóci és Orlóci 1985, Hayashi 1987, Brown és Southwood 1987, Huston és Smith 1987, Fekete és mtsai. 1988, Tilman 1988). A növényi tulajdonságok és a szukcessziós mintázat összefüggései révén a fajcserek törvényszerű rendben követik egymást. Például egy tavasszal még felszántott majd felhagyott kapáskultúra visszaerdősülése nagyon hasonló módon történik a mérsékeltövi erdős régióiban a világ távoli részein is (Pickett 1982, Osbornová és mtsai. 1990, Cramer és Hobbs 2007). Már az első nyáron megjelennek a nyári egyevesek (*Ambrosia elatior*, *Chenopodium*, *Atriplex* és *Amaranthus* fajok), ősszel csiráznak és a következő évben uralkodóvá válnak a téli egyevesek (pl. *Conyza canadensis*, *Erigeron annuus*). Ezután a rövid életű évelők szaporodnak el. Közülük hosszabb ideig uralkodhatnak a vegetatívan szaporodó, alacsony, kúszó, gerilla stratégiájú fajok (pl. *Trifolium*, *Fragaria* és *Hieracium* fajok). Ezeket idővel kiszorítják a magasabbra növekvő évelő fajok (pl. *Bromus erectus*, *Arrhenatherum elatior*, *Calamagrostis epigeios*, *Solidago* fajok). A terület ezután hamarosan becserjésedik, és bokrok, liánok áthatolhatatlan dzsungelévé válik. Ezt a dzsungelt előbb-utóbb felváltják a pionír fák, majd a kifejlett erdő fafajai következnek. Érdekes módon nem annyira a fajok termőhelyi igényei, hanem inkább a térfoglalási stratégiái (Oborny 1994, 2002, Oborny és Bartha 1998) a meghatározóak. A lehetséges növényi tulajdonságok közül a faj egyedinek mérete, élethossza, terjedési képessége (az időbeli terjedést képviselő magbankot is ide értve), ill. kompetitív erélye a legalapvetőbb (Prach és mtsai. 1997, Prach és Pysek 1999). Ezek az általános tulajdonságok adott konkrét esetekben sokféleképpen realizálódhatnak (Pickett és McDonnell 1989). Emiatt a kutatóknak akár sok száz egyéb növényi tulajdonságot is figyelembe kell venni a vitális attribútum halmazok összeállítása és elemzése során (Orlóci és Orlóci 1985). Fontos lehet még bizonyos kórokozókkal, parazitákkal, ill. a legeléssel, spontán tüzekkel szembeni ellenállóképesség (Brown és Southwood 1987, Hendrix és mtsai. 1988).

A fenti törvényszerűségek teljesülése ellenére a szukcessziós folyamatok igen változatosak lehetnek (Pickett és mtsai. 1987, Walker és Chapin 1987, Myster és Pickett 1988, 1990). A fajok érkezési sorrendjét a környező tájban való gyakoriságuk is befolyásolja. Ez különösen az intenzív emberi kultúra hatása alatt álló, féltermészetes, degradált területeken érvényesül (Pickett 1976, 1980). Itt a táji, tájtörténeti kényszerek következtében fellépő propagulum limitáltság (Zobel 1997, Molnár 1997) módosíthatja, ill. felülírhatja a vitális populációs attribútumok alapján várt szukcessziós viselkedést. (Hiába jó egy faj potenciális terjedőképessége, szerepe elenyészővé válhat a szukcesszióban, ha mennyisége egy kritikus szint alá csökken a tájban.) A tájökológia divatosságával jelenleg ez az irányzat került előtérbe és a kutatók többsége az állományon kívüli kényszereket, ill. a táji szukcessziós mintázatokat vizsgálja (Prach 1985, 1986, Prach és mtsai. 2007ab).

Mit lehet mondani a szukcessziós mintázatok, folyamatok, szerveződési típusok és mechanizmusok ismeretében a parlagkutatások vizsgálati módszereiről?

Azt várjuk, hogy a különböző szerveződési formák, a különböző típusú mintázatok eltérő mintavételi módszereket igényelnek. Ez lényegében igaz is. Az egyensúlyhoz közeli, térben homogén, időben nagyjából változatlan növényzeti típusok kevesebb munkával leírhatók, mint az átmeneti jellegű, többféle léptékben is foltos, nem-stacioner esetek (Bartha 2003). Ugyanakkor arra is figyelni kell,

hogy a mintavételi módszer egyfajta „szemüveg”, ami meghatározza, mit is láthatunk a világból. Saját tapasztalatom szerint ugyanarról az objektumról eltérő mintavételi módszerekkel lényegesen eltérő képeket kaphatunk (Bartha 1993). Megmutatható, hogy a vizsgált objektum szerveződéésének típusáról és a szervezetségének mértékéről egészen eltérő következtetésekre juthatunk a mintavételi eljárás változásának a függvényében (=mintavételi műtermékek!).

Az első néhány terepi bejárás után (viszonylag kevés állomány ismeretében) a parlagszuccsesszió állapotai jól elválnak, könnyen csoportosíthatók, szép trendeket vélünk felfedezni. Határozott succsessziós fázisokat látunk. Ha ezután megkezdjük a cönológiai felvételezést, eleinte (néhány száz felvétel birtokában) a kép még változatlan. Úgy érezhetjük, hogy terepi bejárás során nyert intuíciónkat a mintavétel és az analízisek igazolták. Az állományok cönológiai hasonlóságuk (Virágh és Fekete 1984) vagy feltárt életkoruk (Molnár 1997) alapján logikai fejlődési sorozatokba állíthatók (a térből az időre való következtetés módszere). Ha a felvételek számát növeljük, néhány ezer felvétel birtokában már megváltozik a kép és az átmenetek, a folytonosság, a differenciálatlanság válik hangsúlyosabbá az adatainkban. Az ezután következő lépés az időbeli dimenzió felderítése. Ha kevés és egymástól távol elhelyezett állandó kvadrátunk van, ezekben eleinte szinte semmi sem történik, majd hosszabb idő (5–15 év) elteltével fluktuációkat, esetleg gyenge trendeket tapasztalunk. Jellemző, hogy a kvadrátok mindegyikében más történik, a succsesszió individualisztikus variációt mutat (Myster és Pickett 1988). Azonban növelve az állandó kvadrátok számát, úgy hogy azok egymás közelében is kerüljenek, kiderül, hogy a kvadrátok közötti térbeli variáció autokorrelált, azaz az egymás közelében lévő kvadrátokban hasonlóbb módon történik a succsesszió. Ezzel felfedezzük a szervezetség első nyomait. Szimulációs modellezéssel (ahol nincs korlátozva az adatok mennyisége és a vizsgálat léptékei) megmutatható, hogy egyszerre többféle felbontásban és elegendően nagy kiterjedésben kell dolgozni ahhoz, hogy a biológiailag releváns mintázatok bizonyos aspektusai egyáltalán előtűnjenek. Igen komoly probléma, hogy a succsesszió során (amikor a szervezetségi állapot változik) változhatnak azok a releváns léptékek (karakterisztikus skálák), ahol a lényeges mintázatok megjelennek (Juhász-Nagy és Podani 1983). A legnagyobb csapda abban van, hogy szinte minden fajta mintavétellel kapunk valami eredményt, szinte mindig látunk valamit a folyamatok gazdag sokféleségéből. A kérdés, hogy megelégedhetünk-e az egyszerűbb módszerekkel, a kevesebb mintavételi erőfeszítéssel kapott eredményekkel. Hangsúlyozni kell, hogy ebben az esetben rendszerint éppen a szupraindividuális szerveződéssel és szabályozással kapcsolatos aspektusok maradnak rejtve (Bartha 2008). A mintavétel befolyásolja, hogy mennyire látjuk szabályosnak, vagy ellenkezőleg, mennyire látjuk egyszínűnek, véletlenszerűnek a parlagszuccsesszió jelenségeit.

A módszertannal kapcsolatos nehézségek és az aktuális mintázatok és folyamatok sokszínűsége ellenére a parlagszuccsessziókat egységesen, a növényzet regenerációs folyamatainak részeként tárgyalhatjuk (Bartha 2002, 2003).

Az egyszínű szemlélet alapja lehet, ha a gyepevegetáció regenerációját a sebgyógyuláshoz hasonlítjuk. Ekkor elmondható, hogy a gyógyulás folyamata és sikere nem csak a szomszédos szövetek állapótól, hanem a seb méretétől is függ. A regenerációs képesség akkor maximális, ha a vegetációs „seb” az állományban élő fajok egyed/ramet méreteinek a nagyságrendjébe esik, azaz egészen kicsi. Ekkor minden faj lényegében egyforma eséllyel telepedhet be, zárhatja, gyógyíthatja a „sebet”. Ez kismértékű zavarások (például enyhe legelés) esetén következik be, amikor a zavarás csak néhány levelet vagy néhány tövet érint, és a közvetlen környék épen marad. A zavarás erősségének és kiterjedésének a növekedtével a regeneráció egyre több lépésben és egyre lassabban megy végbe. Az egyedek méretének nagyságrendjét meghaladó, nagyobb méretű zavart foltokat már nem egyforma eséllyel foglalják el a fajok. Az a faj kerül előnybe, amelyik gyorsabban nő, több utódot hoz, távolabbra terjed, vagy esetleg előfordul a zavart hely alatt a magbankban. Ha a zavart folt még tovább nő (kb. 100 négyzetméter nagyságú), már előfordulhat, hogy az ún. mobilis fajok csoportján belüli terjedésbeli különbségek is lényegessé válnak. Ha egy viszonylag jobban terjedő faj vagy fajcsoport terjedésbeli előnye egy kűszöbértéket túllép, az adott faj (vagy fajcsoport) uralmával jellemezhető elkűkülűnt succsessziós fázis szerveződhet. Egészen nagy (hektáros vagy nagyobb) zavarásnál, ilyen succsessziós fázisból időben egymás után akár több is megjelenhet.

Milyen további változatok figyelhetők meg a regenerációs folyamatokban? A parlágok succsesszióját kezdetben nagymértékben befolyásolja a felhagyás előtti gyomnövényzet (ld. Pál Róbert tanulmányát a XI. MÉTA-túra fűzetben), később pedig a táj fajkészletének, ill. az egyes fajok táji léptékű

mobilitásának lehet kiemelkedő szerepe (erről szintén részletesen szó esik a XI. MÉTA-túra füzetben, ld. Molnár Zsoltnak, valamint Csecserits Anikónak és munkatársainak a tanulmányait). Azonban a regeneráció sikere szempontjából nem csak a közeli és távoli fajforrások számának, hanem ugyanannyira fontos a betelepülő fajokat befogadó (vagy be nem fogadó) vegetáció állapota. Régóta ismert tény, hogy a szukcessziós folyamatba belépő új fajok száma az eltelt idővel exponenciálisan csökken. Feltételezve, hogy a fajok terjedésének és a területre való odakerülésének a valószínűsége nagyjából állandó, ez a megfigyelés azt mutatja, hogy a fajok a regeneráció kezdetén lényegesen könnyebben telepedhetnek meg, mint később, amikor a vegetáció már záródik (Egler 1954). A kutatók egyenesen „szukcessziós ablakokról” beszélnek (Bartha 2003), amelyek a zavarások hatására „kinyílnak” majd „becsukódnak”. A „szukcessziós ablak” nyitottságát nem csak az állomány kora, hanem számos más tényező (például az időjárás, a talaj tápanyagtartalma, a vegetáció térbeli mintázata, fajgazdagsága stb.) is befolyásolja. Jellemző, hogy megtelepedést követő 2-3 évben az állományalkotó fűvek igen sűrű foltokat fejlesztenek, foltjaikból a korábban megjelent fajok kipusztulnak, újabbak pedig nem képesek megtelepedni. Az évek során ezek a foltok kiterjednek, fellazulnak, és más fajok tartós betelepülésére is alkalmassá válnak. Az állományalkotó fűvek klonális architektúrája tehát jellegzetes változásokon megy át a szukcesszió során. A folyamat mechanizmusát nem ismerjük, de feltehetően fontos szerepet játszik a felhalmozódó fűalom gátló hatása (negatív visszacsatolás). A kevésbé versenyképes, alárendelt fajok betelepülése és túlélése attól függ, hogy az uralkodó fűfajok monodomináns foltjai milyen állapotban, milyen arányban, ill. mekkora záródással vannak jelen. A fűfoltok zártságát befolyásolja az időjárás, a tűz, a legeltetés, és az állatok túrásai. Ezek a hatások igen sokféle módon és gyakran közvetve jelentkeznek. A felhalmozódó fűavar rövid távon például az alárendelt fajokat is gátolja. Hosszabb távon viszont az uralkodó fűfaj gátlásán keresztül, közvetve, már segíti az alárendelt fajokat. Az avart elégető tűz az égetés után közvetlenül segíti az uralkodó fűnél gyorsabb forráshasznosításra képes kétszikűeket. Hosszabb távon viszont gátolja őket, mert a fűavar eltávolítása megerősíti a domináns fűfajt. Hasonló mondható el a legelésről is. A juh vagy marhalegelés megnyitja a fűvek zárt foltjait, és ezzel alkalmas ad más fajok, főleg kétszikűek megtelepedésére. Más esetekben megfigyelték, hogy a legelés hatására éppen a kétszikűek szorulnak vissza. Mint kiderült, ez olyan állományokban történt, amelyeket a főleg kétszikűekkel táplálkozó őzek legeltek. A „szukcessziós ablak” nyitottsága a cserjék megtelepedése szempontjából is kulcskérdés. Ha a közelben bő forrása van a cserjék propagulumainak, már a szukcesszió elején is tömegesen megjelenhetnek. Feltéve, hogy a fejlődő töveket a vadak nem rágják le, 10–15 év alatt a cserjék záródhatnak, és a szukcesszió gyeppel helyett az erdő irányába folytatódik. Ha a gyeppel záródik előbb, akkor a cserjék szerepe jóval kisebb lesz a szukcesszióban és a beerdősödés elmaradhat.

Az egyes regenerációs folyamatok hossza, időigénye jelentősen eltérhet. Annyi azonban elmondható, hogy az egyensúly közeli regenerációs folyamatok rendszerint 5–15 éven belül lezajlanak. Ezzel szemben a nem-egyensúlyi (szukcessziós) dinamikák időigénye több évtized lehet, leromlott tájban akár 100 évnél is tovább tarthatnak, és mint említettük, az sem ritka, hogy egy köztes állapotban évszázadokra megrekednek.

Hányféle regenerációs út létezik? A válasz az állományt érő zavarás jellegétől és mértékétől függ. Finom térléptékben jelentkező zavarások esetén, az egyensúlyhoz közel, nagyon sok ugyan a mikro-állapot és mikro-állapot átmenet, de ezek olyan finom térbeli és időbeli léptékeknél jelentkeznek, hogy a folyamatokat nyugodtan kezelhetjük egységesen, az állomány szintjén. Ebben az esetben, mivel a sokféle mikro-léptékű változás kiátlagolódik, az állomány szintjén alig látható változás. Minél nagyobb felületet érint a zavarás, ill. minél gyakrabban jelentkezik, annál távolabb kerülünk egyensúlytól, annál kevesebb az állapot, annál lineárisabbak az állapotátmeneteket leíró szukcessziós gráfok, annál irányítottabb a dinamika, annál könnyebben meghatározható a szukcessziós hajtóerők, jobbak a predikciók. A ruderális fázisokban a világ távoli pontjain (például Észak-Amerikában, Közép-Európában) ugyanazok a fajok, például tarackbúza (*Elymus repens*), és a rétipерje (*Poa pratensis* s.l.) juthatnak fontos szerephez, és hasonlóan is viselkednek. Emiatt az általuk uralt fázisokban könnyű tájékozódni. A vegetációdinamikai kép közepes mértékű leromlásnál, ill. a regeneráció középső fázisában a legbonyolultabb, amikor állomány dominanciátípusokra differenciálódik. A vegetációs mozaik elemei, az egyes foltok ugyan tipizálhatók a domináns faj vagy fajkombináció segítségével, de vigyáznunk kell, mert az átalakulások irányát és sebességét sokszor nem a tipizálás során kiemelt, hanem az állomány mélyén lappangó fajok határozzák meg. További komplikációt je-

lent, hogy ugyanahhoz a dominanciátípushoz sokféle aktuális fajkompozíció, sokféle szerveződési és dinamikai állapot tartozhat. Ezek a dominanciátípusok általában gyengén koordináltak. Ugyanabba a fenyérfű (*Bothriochloa ischaemeum*) típusba sorolt állományok például nagyon különböző összetételűek és viselkedésűek lehetnek az ország távoli pontjain, de akár ugyanannak a völgynek távoli pontjain is, vagy azonos helyen, de két különböző időpontban. A vegetációfolt állapotának a részletesebb ismerete azért fontos, mert a differenciálódás során a szerveződési állapot átléphet egy kritikus küszöböt, amit ruderalizációs határnak hívhatunk. Ezen a határon innen még egyensúlyhoz közeli a dinamika, de a határon túl már a nem-egyensúlyi folyamatok dominálnak. A ruderalizációs határon túl, a szabályozási folyamatok leépülnek, a társulás elszegényedik, funkciói, ökoszisztéma szolgáltatásai is gyengülnek, és regenerációja (szerencsés esetben is) csak hosszú, lassú szukcessziós folyamat révén lehetséges.

További kihívást jelent az agresszíven terjedő idegenhonos fajok (özöngyomok) megjelenése. Ezeknek a fajoknak az új élőhelyeiken még kialakulatlan a szabályozásuk, viselkedésük ezért alapvetően más lehet, mint ami a származási helyükön volt. Mivel viselkedésük megjósolhatatlan, még sok meglepetést okozhatnak. Természetvédelmi szempontból ezért az özönnövények megismerése az egyik legfontosabb és legsürgősebb feladatunk.

Irodalom:

- Bagi I. (1997): *A vegetációtérképezés elméleti kérdései*. – Kandidátusi Értekezés Tézisei. Szeged.
- Bagi I. (1998): A Zürich-Montpellier fitocönológiai iskola lehetőségei és korlátai a vegetáció dokumentálásában. – *Tilia* **6**: 239–252.
- Bartha S. (1993): *Gyomnövényközösségek szünmorfogenezise külszíni szénbánya meddőhányóin*. – Kandidátusi Értekezés, Vácraót.
- Bartha S. (2002): Az ökológiai restaurációt megalapozó vegetációdinamikai kutatások. – In: Fekete G. és mtsai. (szerk.): *Az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete 50 éve (1952–2002)*. – MTA ÖBKI, Vácraót, pp. 182–198.
- Bartha S. (2003): A természetvédelmi kezeléseket megalapozó vegetációkutatásokról. – In: Bartha S. és Molnár Zs. (szerk.): *A természetvédelmi kezelési tervek készítéséhez szükséges vegetációdinamikai, természetességi és regenerációs kérdésekről*. – Vácraót, Tanulmány a Természetvédelmi Hivatal számára, pp. 3–48.
- Bartha S. (2007). Kompozíció, differenciálódás és dinamika az erdőssztyep biom gyepeiben. – In: Illyés E. és Bölöni J. (szerk.): *Lejtőssztyeppek, löszgyepek és erdőssztyeprétek Magyarországon*. – Budapest, pp. 72–103.
- Bartha S. (2008): Beyond trivial relationships: on the hidden aspects of biodiversity. – *Folia Geobotanica* (in press)
- Bartha S., Meiners, S. J., Pickett, S. T. A. és Cadenasso, M. L. (2003): Plant immigration windows in a mesic old field succession. – *Applied of Vegetation Science* **6**: 205–212.
- Bazzaz, F. A. (1979): The physiological ecology of plant succession. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 351–371.
- Bazzaz, F. A. és Pickett, S. T. A. (1980): Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 287–310.
- Brown, V. K. és Southwood, T. R. E. (1987): Secondary succession: patterns and strategies. – In: Gray, A. J., Crawley, M. J. és Edwards, P. J. (szerk.), *Colonization, succession and stability*. – Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Clements, F. E. (1916): *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. – Carnegie Inst. Washington Publ. 242: 1–512.
- Connell, J. H. és Slatyer, R. O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. – *Amer. Nat.* **111**: 1119–1144.
- Cramer, V. A. és Hobbs, R. J. (2007): *Old fields. Dynamics and restoration of abandoned farmlands*. – Island Press, Washington.
- Egler, F. E. (1954): Vegetation science concepts. 1. Initial floristic composition - a factor in old-field vegetation development. – *Vegetatio* **4**: 412–417.
- Fekete G. (1985): A teresztzis vegetáció szukcessziója: elméletek, modellek, valóság. – In: Fekete G. (szerk.) *A cönológiai szukcesszió kérdései*. – Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 31–64.
- Fekete G. és Melkó E. (1981): Reproductive allocation in the stages of sandy succession. – *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **27**: 351–364.
- Fekete G. és Tuba Z. (1982): Photosynthetic activity in the stages of sandy succession. – *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* **28**: 291–296.
- Fekete G., Tuba Z. és Melkó E. (1988): Background processes at the population level during succession in grasslands on sand. – *Vegetatio* **77**: 33–42.
- Gleason, H. A. (1926): The individualistic concept of the plant association. – *Torrey Bot. Club Bull.* **53**: 7–26.
- Gleason, H. A. (1927): Further views on the succession concept. – *Ecology* **8**: 299–326.
- Glenn-Lewin, D. C. (1980): The individualistic nature of plant community development. – *Vegetatio* **43**: 141–146.
- Grime, J. P. (1979): *Plant strategies and vegetation processes*. – Wiley, Chicester
- Hayashi, I. (1987): Autecology of the dominant species in early stages of secondary succession: on *Miscanthus sinensis* Anderss. – *Bull. Sugadaira Montane Res. Cen.* **8**: 1–8.

- Hendrix, S. D., Brown, V. K. és Gange, A. C. (1988): Effects of insect herbivory on early plant succession: comparison of an English site and an American site. – *Biol. J. Linnean Soc.* **35**: 205–216.
- Huston, M. A. és Smith, T. (1987): Plant succession: Life history and competition. – *Amer. Natur.* **130**: 168–198.
- Jakucs P. és Précsényi I. (1981): A fitocénózisok. – In: Hortobágyi T. és Simon T. (szerk.): *Növényföldrajz, társulástan és ökológia*. – Tankönyvkiadó, Budapest, pp. 192–263.
- Juhász-Nagy P. és Podani J. (1983): Information theory methods for the study of spatial processes and succession. – *Vegetatio* **51**: 129–140.
- Juhász-Nagy P. (1985): Bevezetés a szüindinamikába. – In: Fekete G. (szerk.) *A cönológiai szukcesszió kérdései*. – Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 13–30.
- Margalef, R. (1968): *Perspectives in ecological theory*. – Univ. Chicago Press, Chicago
- Molnár Zs. (1997): Másodlagos löszgyepek fejlődése dél-tiszántúli felhagyott szántókon I. Trendek és variációk. – *A Puszta* 1/14: 80–95.
- Myster, R. W. és Pickett, S. T. A. (1988): Individualistic patterns of annuals and biennials in early successional oldfields. – *Vegetatio* **78**: 53–60.
- Myster, R. W. és Pickett, S. T. A. (1990): Initial conditions, history, and successional pathways in ten contrasting oldfields. – *Am. Midl. Nat.* **124**: 231–238.
- Noble, I. R. és Slatyer, R. O. (1980): The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbance. – *Vegetatio* **43**: 5–21.
- Numata, M. (1982): Experimental studies on the early stages of secondary succession. – *Vegetatio* **48**: 141–149.
- Oborny B. (1994): Growth rules in clonal plants and predictability of the environment: a simulation study. – *J. of Ecology* **82**: 341–351.
- Oborny B. (2002): A növények térfoglaló és táplálékkereső viselkedése. – In: Bartha Z., Liker A. és Székely T. (szerk.): *Viselkedésökológia*. – Osiris Kiadó, Budapest, pp. 51–70.
- Oborny B. és Bartha S. (1998): Formakincs és közösségsszerveződés a növénytársulásokban: a klonális növények szerepe. – In: Fekete G. (szerk.) *A közösségi ökológia frontvonalai*. – Scientia Kiadó, Budapest, pp. 59–86.
- Odum, E. P. (1969): The strategy of ecosystem development. – *Science* **164**: 262–270.
- Orlói L. és Orlói M. (1985): Comparison of communities without the use of species: model and example. – *Annali di Botanica* (Roma) **43**: 275–285.
- Osbornová, J., Kovářová, M., Lepš, J. és Prach, K. (szerk. 1990): *Succession in abandoned fields*. – Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia. Kluwer, Dordrecht.
- Pickett, S. T. A. (1976): Succession: an evolutionary interpretation. – *Amer. Natur.* **110**: 107–119.
- Pickett, S. T. A. (1980): Non-equilibrium coexistence of plants. – *Bull. Torrey Bot. Club* **107**: 238–248.
- Pickett, S. T. A. (1982): Population patterns through twenty years of oldfield succession. – *Vegetatio* **49**: 45–59.
- Pickett, S. T. A. és McDonnell, M. J. (1989): Changing perspectives in community dynamics: A theory of successional forces. – *TREE* **4**: 241–245.
- Pickett, S. T. A., Collins, S. L. és Armeto, J. J. (1987): Models, Mechanisms and Pathways of Succession. – *The Botanical Review* **53**: 335–371.
- Prach, K. (1985): Succession of vegetation in abandoned fields in Finland. – *Ann. Bot. Fenn.* **22**: 207–314.
- Prach, K. (1986): Succession across an environmental gradient. – *Ecology (CSSR)* **5**: 425–430.
- Prach, K., Pyšek, P. és Šmilauer, P. (1997): Changes in species traits during succession: a search for pattern. – *Oikos* **79**: 201–205.
- Prach, K. és Pyšek, P. (1999): How do species dominating in succession differ from the others? – *J. Veget. Sci.* **10**: 383–392.
- Prach, K., Lepš, J. és Rejmánek, M. (2007a): Old field succession in central Europe: local and regional patterns. – In: Cramer, V. A. és Hobbs, R. J. (szerk.): *Old fields: Dynamics and restoration of abandoned farmland*. – Island Press, pp. 180–201.
- Prach, K., Pyšek, P. és Jarošík, V. (2007b): Climate and pH as determinants of vegetation succession in Central-European human-made habitats. – *J. Veget. Sci.* **18**: 701–710.
- Tilman, D. (1988): *Plant strategies and the structure and dynamics of plant communities*. – Princeton Univ. Press, Princeton.
- Virágh K. (2000): Vegetációdinamika és szukcesszió kutatás az utóbbi 15 évben. – In: Virágh K. és Kun A. (szerk.): *Vegetáció és dinamizmus*. – MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, pp. 53–79.
- Virágh K. (2002): Vegetációdinamikai kutatások. – In: Fekete G., Kiss Keve T., Kovácsné-Láng E., Kun A., Nosek J. és Révész A. (szerk.): *Az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete 50 éve (1952–2002)*. – Vácrátót, pp. 65–91.
- Virágh K. (2007): Vegetációdinamikai folyamatok térben és időben. – In: Horváth A. és Szitár K. (szerk.): *Agrártájak monitorozása. A hatás-monitorozás elméleti alapjai és gyakorlati lehetőségei*. – MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 72–114.
- Virágh K. és Fekete G. (1984): Degradation stages in a xeroseries: composition, similarity, grouping, coordination. – *Acta Bot. Hung.* **30**: 427–459.
- Walker, L. R. és Chapin III, F. S. (1987): Interaction among processes controlling successional change. – *Oikos* **50**: 131–135.
- Zobel, M. (1997): The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? – *TREE* **12**: 266–269.