

A BÜKK ÉS A KOCSÁNYTALAN TÖLGY ELTERJEDÉSÉNEK SZÁRAZSÁGI HATÁRA

Czúcz Bálint¹, Gálhidy László² és Mátyás Csaba³

¹MTA Ökológiai Kutatóközpont, Funkcionális Ökológiai Osztály

²WWF Magyarország

³Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar

Kivonat

A klímaváltozás feltételezett hatásának előrejelzése céljából finom léptékű elemzésnek vetettük alá a bükk és a kocsánytalan tölgy jelenlegi zonális elterjedését, illetve alsó/szárazsági elterjedési határát. Az előfordulások modellezésénél mindkét faj esetében a késő tavaszi és a nyári hőmérséklet-, illetve csapadékatatok bizonyultak a legfontosabb magyarázó változónak. A bükk érzékenységét a szárazságra jól mutatja az Ellenberg-index kiemelt jelentősége a vizsgált változók között. Más modellezések eredményével összehangban a különböző klímaszenáriókra számított elterjedésváltozások igen drasztikusak. Mivel már viszonylag csekély klimatikus változás is drámai mértékben csökkentheti mindkét faj elterjedését, a felkészülés és a megfelelő erdőgazdálkodási módszerek alkalmazása sürgető feladat, különösen a száraz határtermőhelyeken.

Kulcsszavak: szárazsági határ, alsó erdőhatár, aszálytolerancia, klímaváltozás, klímaniche-modellezés?

PRESENT AND FORECASTED DISTRIBUTION OF BEECH AND SESSILE OAK AT THE XERIC CLIMATIC LIMITS IN CENTRAL EUROPE

Abstract

In order to project the effects of expected climatic changes, distribution of European beech (*Fagus sylvatica*) and sessile oak (*Quercus petraea*) were analysed at the xeric limits in Hungary. A fine-scale analysis was combined with sophisticated screening for climate-dependent (zonal) occurrences. For both species, temperature and precipitation conditions in late spring and summer appear as principal variables determining the probability of presence. For beech, the importance of Ellenberg's climate quotient supports its sensitivity to summer drought. The calculated range shifts are drastic, similar to other results of statistic models. The applied approach allows a finer distinction of climatic threats on local scale and draws the attention to the urgency of preparative measures and application of proper silvicultural technologies.

Keywords: xeric limit, retracting limit, drought tolerance, climate change, climate niche modeling

BEVEZETÉS

Az Éghajlat-változási Kormányközi Testület (Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC) erre az évszázadra vonatkozó előrejelzései az egész mérsékelt övben, minden évszak esetében általános hőmérséklet-emelkedést mutatnak ki. Ennek hatását délebbi fekvésű régiókban a nyári félév csapadékának csökkenése is súlyosbíthatja (Solomon és mtsai 2007). A változások következményei ugyanakkor lényegesen eltérőek a fajok, különösen a fafajok északi és déli, illetve magassági elterjedési határain (Loehle 1998; Hampe és Petit 2005; Mátyás és mtsai 2009; Aitken és mtsai 2008). Az északi vagy felső elterjedési határt döntően a hőmérséklet határozza meg (termikus határ). A várható felmelegedés ott általában kedvezőbbé teszi az abiotikus környezetet, és segíti a fokozatos megtelepedést (szukcessziót). Ezzel szemben a déli, illetve alsó elterjedési határt gyakran a vízellátottság (xerikus, azaz szárazsági határ) és ezzel összefüggő egyéb, a versenyképességet csökkentő tényezők, mint a kártételek és betegségek alakítják ki (Hogg és mtsai 2005, 2008; Hlásny és Marek 2008; Mátyás és mtsai 2009). A hőmérséklet emelkedése és különösen a nyári csapadék hiánya már jelenleg is kimutatható következményekkel jár. Elhúzódó aszályokat követően kimutatták pl. a bükk felújulásának csökkenését (Czajkowski és mtsai 2005; Penuelas és mtsai 2007), az erdőállományok egészségi állapotának romlását (Csóka és mtsai 2007, 2009), fokozott gyérülését, esetenként teljes pusztulását (Berki és mtsai 2009). Mindez további következményként a szárazsági elterjedési határ¹ visszahúzóásával járhat, bár ilyen eseményről eddig csak kevesen számoltak be (Jump és mtsai 2009; Mátyás 2010; Mátyás és mtsai 2010b).

Az éghajlatváltozás hatásainak nyomon követésére az elterjedési területen tapasztalható jelenlegi (közel-múltbeli) éghajlat statisztikai elemzése nyújthat támpontot. Számos tanulmány foglalkozott már a legfontosabb erdőalkotó fafajokkal (pl. Sykes és mtsai 1996; Iverson és Prasad 2001; Rehfeldt és mtsai 2003; Ohlemüller és mtsai 2006), előrejelzve az elterjedés lehetséges elmozdulását, bár elsősorban a felső/északi erdőhatárra koncentrálnak. Közös hátránya az ilyen típusú modelleknek, hogy nélkülözik a valódi oksági kapcsolatot a klíma és az elterjedés között (áttekintéshez lásd Jeschke és Strayer 2008).

A folyamat alapú dinamikus modellek (áttekintéshez lásd Bugmann 2001) megoldást kínálnak e probléma áthidalására azzal, hogy nagy mennyiségű, részletes fiziológiai, ökológiai vegetációdinamikai, genetikai és erdőgazdálkodási változót használnak fel, hogy kövessék a generációk során létrejövő adaptációt és akklimatizációt. Mindamellett ezek a modellek még nem érték el azt a szintet, hogy megfelelő pontossággal leírják az elterjedési területet, és a tisztán statisztikai modellekkel összehasonlítva jelentős bizonytalansággal terheltek. Míg a statisztikai modellek a valószínűsíthető klímaszcenáriók alapján az áreák komoly elmozdulását jósolják, addig a folyamatmodellek kevésbé szélsőséges változásokat jeleznek előre (Kramer és mtsai 2009).

Az előrejelzések eltérései számos okra vezethetők vissza. Azt a koncepciót például, mely szerint a modellezett elterjedési mintázatok egyensúlyban vannak a környezettel, és ezért a vizsgált faj a számára alkalmas területet ténylegesen el is foglalja, sem ökológiai, sem genetikai megfontolások nem támasztják alá (Mátyás és mtsai 2010a; Czúcz és mtsai 2011). További, tipikus hátránya a statisztikai modelleknek, hogy a modellezéshez használt elterjedési adatok, valamint a melléjük rendelhető klimatikus adatok gyakran durva felbontású rácshálótérképekből, vagy véletlen gyűjtésekből származnak (pl. Thuiller 2004; Fang és Lechowicz 2006). A modellek megbízhatósága az előfordulási terület határáról származó adatok előzetes szűrésével növelhető. A limitáló klimatikus változók modellezéséhez csak a zonális, vagyis elsősorban klíma által meghatározott előfordulásokat érdemes figyelembe venni, és figyelmen kívül kell hagyni a talajviszonyok, a többletvízhatás, kitétség által meghatározott helyszíneket. A zonális és nem zonális előfordulások között gyakran nem tesznek különbséget, ami hozzájárulhat a klímatervek olykor hullámzó határainak megjelenéséhez (pl. Kölling 2007).

¹Az angol irodalomban „xeric limit”-ként bevezetett fogalom (Mátyás és mtsai 2009) egy adott fafaj esetében, kizárólag zonális elterjedésének alsó, nyári szárazság által meghatározott határára vonatkozik.

Az ökológiailag érzékeny, alsó (azaz szárazsági) elterjedési határ különös figyelmet érdemel, a határ kijelölésének nehézségei miatt. A szárazsági határon található populációk klímaváltozásra adott válasza sokkal kiszámíthatatlanabb, mint a termikus határon előfordulóké (Mátyás és mtsai 2009; Mátyás 2010). Számos klimatikus, ökológiai, genetikai, antropogén, továbbá módszertani ok is hozzájárul a bizonytalansághoz (Jump és mtsai 2009). A részletes vizsgálatok ideális esetben folyamat alapú és finom felbontású statisztikai modellezéseket is magukba foglalnak, ami lehetővé teszi a szárazsági határ precízebb meghatározását (Morin és Lechowicz 2008).

A tanulmány koncepciója és célkitűzései

A tanulmány fő célkitűzése a bükk (*Fagus sylvatica* L.) és a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.) elterjedését, illetve az elterjedés alsó (szárazsági) határát leginkább befolyásoló makroklimatikus tényezők azonosítása a klímaváltozási kockázatok elemzése érdekében. Mindkét faj kiterjedt erdősegeket alkot Közép-Európában, és mindkettő rendelkezik szárazsági (xerikus) fahatárral Magyarországon. A korábbi bekezdésekben tárgyalt problémákat tekintve kísérletet tettünk arra, hogy a szárazsági határ menti zóna finom léptékű elemzésével fejlesszük a modellezés pontosságát. Különös hangsúlyt fektettünk a modellezés során három témakörre:

1. az előfordulási adatok szűrése annak érdekében, hogy a modellezés csak a megbízható módon klímafüggő (zonális) előfordulások alapján történjen;
2. különböző éghajlat-változási forgatókönyvek és random mintavételen alapuló ismételt modellillesztés használata (Araújo és mtsai 2005; Araújo és New 2007; Beaumont és mtsai 2007);
3. a releváns klimatikus változók és indexek lehető legpontosabb azonosítása.

Az alkalmazott statisztikai megközelítést a fenti célok, valamint a megbízhatóság és a robusztusság maximalizálása érdekében választottuk. Feltételezésünk szerint a választott megközelítés hozzájárul a szárazsági (xerikus) elterjedési határok elmozdulásának előrejelzéséhez.

A tanulmány az *Annals of Forest Science* (Nancy, Franciaország) folyóiratban megjelent angol nyelvű cikk (Czúcz és mtsai 2011) átszerkesztett adaptálása.

ANYAG ÉS MÓDSZER

Mintaterület

Magyarországon a fajok elterjedésének szárazsági határát kialakító ökológiai tényezők határozottan érvényesülnek. A topográfiai adottságok miatt (az ország területének több mint fele 200 m tengerszint feletti magasság alatt helyezkedik el) a horizontális makroklima grádiens durván egyszerűsítve északnyugat-délkeleti irányban jelentkezik. A mérsékelt-kontinentális klímát viszonylag gyakori nyári aszályok jellemzik. Az alföldek területén emellett a klimatikus ariditási grádiens következtében a zonális zárt erdő a nyílt erdőknek (erdőszttyepnek) adja át a helyét.

Mint ismeretes, a zárt erdők övében, a termőhelyek nedvességellátottsága szerint a következő, klímaindikátor fajokkal jellemzett erdészeti klímazonákat² (klímaosztályokat) különítik el: cseres-kocsánytalan tölgyesek, gyertyános tölgyesek és bükkösök (Járó 1972; Führer 2010; Führer és mtsai 2011). A négy domináns fajból csak a bükk és a kocsánytalan tölgy elterjedését modelleztük, mivel a másik kettő alárendeltebb szerepet játszik az erdőgazdálkodásban.

² A fogalmat itt szintén a zonális előfordulásokra korlátozva értjük.

Erdészeti adatok

A vizsgált fafajokat tartalmazó erdőállományokra vonatkozó adatokat az Országos Erdőállomány-adattárból szereztük be. Az elemzéshez a 2002. év adatait használtuk fel. Nem vettük bele a mintába a nem-zónális termőhelyeket (pl. sekély talaj, meredek lejtő, többletvíz hatás stb.), illetve az erősen átalakított (idegenhonos fafajokat jelentős arányban tartalmazó) vagy kis területű (<1 ha) erdőrészteket. A mintában maradó erdőállományok mérsékelt emberi hatásnak kitett, klimatikusan meghatározott erdőknek tekinthetők.

Az erdőrésztelek térbeli meghatározásához a Országos Erdőállomány-adattárban alkalmazott 1,5×1,9 km-es rácshálózatot használtuk. A digitális klímafelületekről származó klimatikus változókat a rácshálócellák geometriai középpontjaihoz rendeltük. Mindez a tanulmány célkitűzései szempontjából elegendő pontosságot biztosított.

Annak érdekében, hogy az elterjedés szárazsági határát egy irányból közelítsük, a fajaj jelenlét-hiány adatok értelmezéséhez két specifikus szempontot vettünk figyelembe:

1. minden erdőrészlet esetében eldöntöttük, hogy az adott fafaj domináns állományalkotó-e (aránya ≥ 20%) vagy sem;
2. mivel a fafajok közötti versengést a szárazsági határon a hozzáférhető vízmennyiség irányítja, „nedvességigény szerinti rangsort” (bükk > gyertyán > kocsánytalan tölgy > csertölgy, Führer és Járó 1992) használtunk a két fajra vonatkozóan.

A termőhelyet akkor tekintettük megfelelőnek (= elég üdének) az adott fajra nézve, ha a szóban forgó, vagy a nála nedvességigényesebb fafaj domináns állományalkotó. Így kocsánytalan tölgy esetében a gyertyán vagy bükk által (ko)dominált állományokat „jelenlétként” értelmeztük, tekintet nélkül arra, hogy a kocsánytalan tölgy aránya mekkora az adott erdőrészletben. A bükk esetében ez nem volt szükséges, mivel e faj hazánkban nem éri el felső elterjedési határát.

1. táblázat: A felhasznált éghajlati változók és rövidítései

Table 1: List of the selected climatic variables and abbreviations

Éghajlati változó	Rövidítés
Éves csapadékösszeg	<i>Pa</i>
A nyári félév csapadéka (ápr.–szept.)	<i>Ps</i>
Nyári csapadékösszeg (jún.–aug.)	<i>Ps3</i>
Májusi csapadékösszeg	<i>P05</i>
Júniusi csapadékösszeg	<i>P06</i>
Júliusi csapadékösszeg	<i>P07</i>
Augusztusi csapadékösszeg	<i>P08</i>
Éves középhőmérséklet	<i>Ta</i>
A nyári félév középhőmérséklete (ápr.–szept.)	<i>Ts</i>
Nyári középhőmérséklet (jún.–aug.)	<i>Ts3</i>
A téli félév középhőmérséklete (okt.–márc.)	<i>Tw</i>
Májusi középhőmérséklet	<i>T05</i>
Júniusi középhőmérséklet	<i>T06</i>
Júliusi középhőmérséklet	<i>T07</i>
Augusztusi középhőmérséklet	<i>T08</i>
Ellenberg-index	<i>EQ</i>
Egyszerűsített szárazsági index	<i>FAI</i>

A megszürt természetszerű előfordulásokat tartalmazó erdőrészeket a megfelelő rácshálócellához rendelve meghatároztuk a függő változót, ami az adott fajaj jelenléti aránya az adott cellában. Az eredetileg 31 113 adatot tartalmazó állományt 5925 adatpontra szűkítettük, melyek mindegyike egy külön cellához tartozik.

Klímaadatok

Interpolált digitális klímafelületeket az 1961-től 1990-ig terjedő időszakra az Országos Meteorológiai Szolgálatól szereztünk be. 14 alapvető klimatikus változót használtunk fel (1. táblázat). Felhasználtunk továbbá két egyszerű ariditási indexet, amelyek a magyar erdészeti kutatásban elterjedten használatosak: az Ellenberg-indexet (EQ , Ellenberg, 1988), amely a legmelegebb hónap (július, T_{07} [°C]) középhőmérsékletének és az éves csapadéknak (P_{ann} , [mm]) a hányadosa:

$$EQ = 1000 * T_{07} * P_{ann}^{-1}, \text{ továbbá}$$

az egyszerűsített FAI indexet (FAI , Führer és Járó 1992, Führer 2010, Führer *et al.* 2011),

$$FAI = 100 * T_{07-08} * (P_{05-07} * P_{07-08})^{-1},$$

ahol P_{05-07} jelenti a szervesanyagképzés legintenzívebb időszakának csapadékösszegét májustól júliusig [mm], T_{07-08} és P_{07-08} pedig a az ún. kritikus hónapok (július és augusztus) középhőmérsékletét [°C] és csapadékösszegét [mm]. (A legfontosabb július hónap csapadékösszege kétszeres tényezővel súlyozott a nevezőben.)

A leválogatási folyamatnak köszönhetően a közepesnél sekélyebb termőrétegű vagy más hibával rendelkező termőhelyeket kihagytuk a mintából, ezért nem láttuk szükségesnek a „talaj víztartó képessége” változó bevezetését. A tengerszint feletti magasság és a kitettség hatását a digitális klímafelületek alkalmazásával közvetett módon vettük figyelembe.

A jövőbeni elterjedés előrevetítéséhez az IPCC Negyedik értékelő jelentéséhez (Fourth Assessment Report AR4; Solomon és mtsai 2007) készített globális projekciókat használtuk (<http://www.ipcc-data.org/>). Az elérhető modellforgatókönyvek közül három kibocsátási scenárió és négy általános légköri modell összesen hat kombinációját használtuk fel annak érdekében, hogy mind a társadalmi-gazdasági változások, mind a klímaváltozás bizonytalanságai megjelenjenek az eredményekben. A modell által használt talaj-közeli léghőmérséklet és a teljes csapadékmennyiség havi átlagértékeiből 30 évre átlagolt havi értékeket számítottunk, a 2010–2040, 2035–2065 és 2070–2100 időszakokra vonatkozóan. A regionális klímafelületeket az úgynevezett „delta change” módszerrel igazítottuk az előrejelzett változásokhoz (Parry és Carter 1998).

Statistikai elemzés

2. táblázat: A bükkösök és a kocsánytalan tölgyesek elterjedésére 10–10 ismétlésben megalkotott „döntési fa” modellek főbb jellemzői. Az (a) táblázatrész az ariditási indexek (EQ, FAI) felhasználása nélkül, a (b) táblázatrész az indexek felhasználásával készült. Mivel a kocsánytalan tölgy esetében az indexek felhasználása alig okozott változást, így csak egy változat szerepel (c).

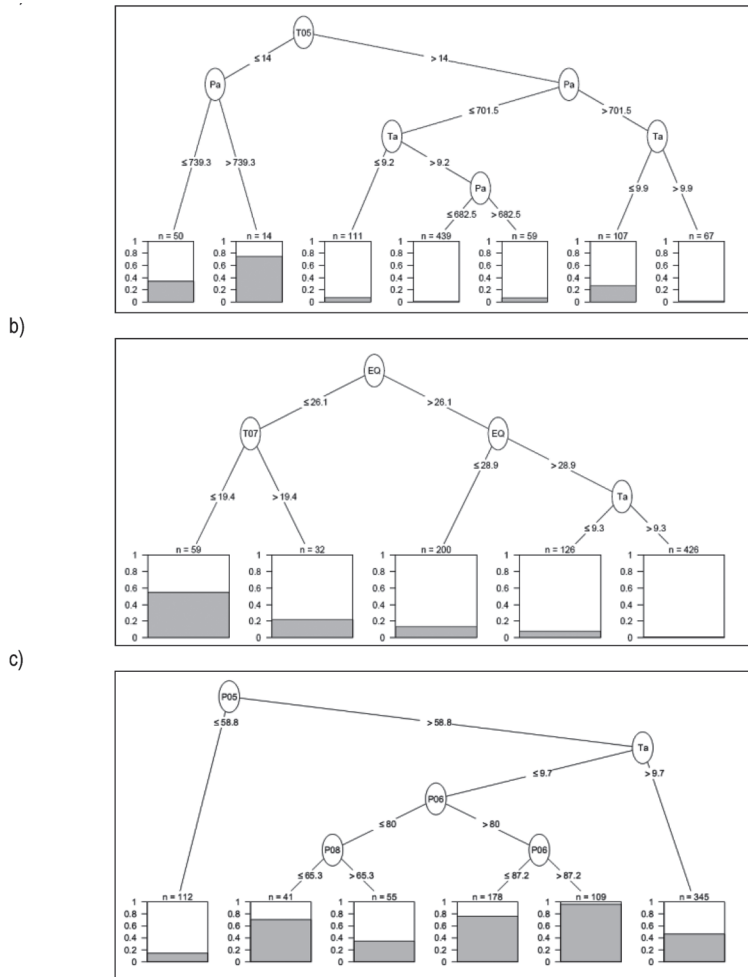
Table 2: Parameters of each of the 10 bootstrapped decision tree models of beech and sessile oak. Calculated without (“basic”) or with (“extended”) aridity indices

a) Bükk (<i>Fagus sylvatica</i>)		<indexek nélkül/basic>			
	Nsz	Nv	κ	AUC	alapelágazás
1	3	5	0,35	0,77	P05 (76,8 mm)
2	6	8	0,39	0,83	T05 (13,4 °C)
3	5	7	0,38	0,82	T05 (13,7 °C)
4	5	8	0,40	0,82	T05 (13,7 °C)
5*	4	7	0,34	0,79	T05 (14,0 °C)
6	4	7	0,35	0,80	T05 (14,1 °C)
7	5	9	0,43	0,82	T05 (13,7 °C)
8	4	7	0,36	0,81	T05 (13,6 °C)
9	6	9	0,45	0,84	T05 (13,7 °C)
10	5	8	0,38	0,82	T05 (13,6 °C)
b) Bükk (<i>Fagus sylvatica</i>)		<indexekkel/extended>			
1	3	6	0,41	0,81	EQ (26,2)
2*	3	5	0,40	0,83	EQ (26,1)
3	5	6	0,41	0,81	EQ (26,4)
4	4	6	0,47	0,83	EQ (25,8)
5	4	7	0,36	0,80	T05 (14,0 °C)
6	5	6	0,41	0,80	EQ (26,2)
7	4	7	0,41	0,80	T05 (13,7 °C)
8	2	4	0,47	0,84	EQ (26,0)
9	4	6	0,45	0,83	T05 (13,7 °C)
10	3	5	0,43	0,83	EQ (26,9)
c) Kocsánytalan tölgy (<i>Quercus petraea</i>)					
1	5	8/7	0,37	0,76	P05 (60,2 mm)
2	4	7	0,39	0,76	P05 (60,8 mm)
3	6	10	0,35	0,74	P05 (58,8 mm)
4*	4	6	0,37	0,75	P05 (58,8 mm)
5	4	8	0,40	0,76	P05 (58,9 mm)
6	4	9/8	0,35	0,71	T08 (19,4 °C)
7	4	9	0,31	0,74	P05 (65,6 mm)
8	3	7	0,33	0,73	T08 (19,2 °C)
9	4	7	0,32	0,72	P05 (61,6 mm)
10	3	7/6	0,33	0,73	T08 (19,5 °C)

Magyarázat: Nsz: az elágazások száma a fa modell leghosszabb ágán; Nv: a fa modell ágvégeinek száma (“levelek”); κ: a Cohen-féle kappa statisztika maximuma; AUC: a karakterisztikus görbe (ROC) alatti terület nagysága; alapelágazás: a fa modell legelső elágazásához tartozó döntési változó, illetve küszöbérték.

* A megjelölt modellek szerepelnek az 1. ábrán.

a)

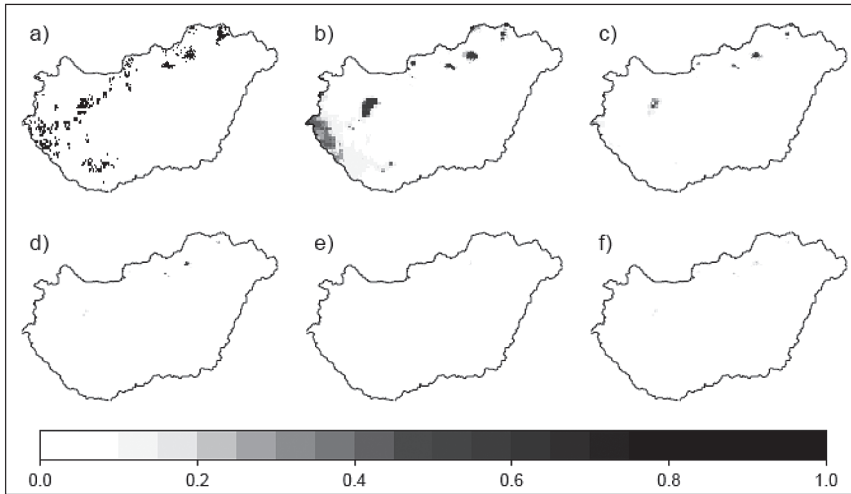


1. ábra: Néhány példa a zonális bükkösök és kocsánytalan tölgyesek modellezése során kapott „döntési fa” modellekre: (a) bükkösök (indexek nélkül), (b) bükkösök (indexekkel); (c) kocsánytalan tölgyesek. A modellek ágvegein látható mini diagrammokon a szürke oszlop mutatja a faj előfordulás valószínűségi értékét.

Figure 1: Examples of the decision tree-based bioclimatic models for xeric limits of the zonal forest stands dominated by (a) beech (basic predictors only); (b) beech (with EQ included); (c) sessile oak. In the terminal nodes bar diagrams visualize the probability of being above the aridity limit, with the partition of objects from the training data set among the leaf nodes on the top of the diagram boxes (n).

A modellezés első lépése a térbeli autokorreláció szintjének becslése. A teljes adatbázisra regressziós fát (lásd később) illesztettünk, és a reziduálisokra Mantel-korrelogramokat számoltunk (Legendre és Fortin 1989). Euklideszi távolságokat vettünk figyelembe mind az ökológiai (a fajok relatív gyakorisága cellánként), mind a földrajzi változókra vonatkozóan. A számításokat az *R* statisztikai szoftver (*R* Development Core Team 2007) *ecodist* nevű csomagjával (Goslee és Dean 2007) végeztük. A Mantel-korrelogramok eredményeit figyelembe vettük a következő lépés (mintavételi folyamat) tervezésekor.

A következőkben több körben egy-egy kalibrációs és értékelési adatbázist válogattunk le az alap adatbázisból. Ennek során mindkettőbe egy-egy cellát választottunk véletlen módon minden egyes 4×4 cellából álló cellacsoportból. Az ily módon kialakított kalibrációs és evaluációs adatbázisokban a szomszéd cellák közötti átlagos távolság meghaladja a Mantel-korrelogram alapján becsült autokorrelációs küszöböt. A mintavételt



2. ábra: A bükkösök aktuális elterjedése (a), átlagolt előrejelzési térképei (b-e) és az előrejelzési bizonytalanság mértéke (f). Az egyes részterképek időhorizontjai: 1960-90 (b), 2010-40 (c), 2035-65 (d), 2070-2100 (e). A szürkeárnyalat azt a valószínűséget fejezi ki, hogy az adott rácspont az adott időszakban a zonális bükkösök számára alkalmas klímaterületben lesz. Az (f) részterkép a 2035-65-re vonatkozó projekciók szórását ábrázolja a valószínűségi értékekével megegyező skálán.

Figure 2: Actual distribution of beech-dominated zonal forest stands in Hungary (a), consensus projection maps for the probability of presence (b-e) and their uncertainty (f). Time horizons for the mean projections: 1975 (b); 2025 (c); 2050 (d); 2085 (e). The intensity of shading indicates the probability of the location to be above the xeric limit for zonal stands. Tile (f) demonstrates uncertainty by the standard deviation of the ensemble runs for the 2050 time horizon.

tízszer megismételtük, majd a tíz különböző kalibrációs és evaluációs adatbázis-párra külön-külön modelleket illesztettünk (lásd a következő lépést, ill. a 2. táblázatot).

Következő lépésként az egyes kalibrációs adatbázisokra feltételes inferencia alapú regressziós fákat illesztettünk (Hothorn és mtsai 2006b). A függő változó a vizsgált fajfaj „jelenlétének” relatív gyakorisága volt az adott cella összes „zonális” (egyben: természetszerű) erdőrészele között. A számításokat az R statisztikai szoftver *party* nevű kiterjesztésének *ctree* algoritmusával végeztük el. Ez az algoritmus egy jelentős közelmúltbeli fejlesztésnek tekinthető (Hothorn és mtsai 2006a, 2006b) a klasszifikációs és regressziós faanalízisek terén (pl. Breiman és mtsai 1984), amely permutációs teszteken alapuló változósűrészt, valamint egy statisztikailag megalapozott megállási szabályt alkalmaz. Ezáltal lehetővé válik a torzítatlan változókiválasztás, és feleslegessé az utólagos nyírás („pruning”).

A modellek pontosságának, „jóságának” értékeléséhez az evaluációs adatbázist használtuk fel. Erre a célra két különböző statisztikai mérőszámot is kiszámítottunk: az ROC görbe alatti terület nagyságát (AUC, Fielding és Bell 1997; Manel és mtsai 2001), mely küszöbértékektől függetlenül jellemzi a modell illeszkedését, illetve a κ statisztikát Monserud és Leemans (1992) algoritmusával számolt küszöbértékekkel. Ahol szükség volt erre, a valószínűségi értékek bináris kimenetekké történő átalakításához más, az érzékenységet és a specificitást maximáló küszöbértékeket használtunk (Jiménez-Valverde és Lobo 2007; Kramer és mtsai 2009).

EREDMÉNYEK

A Mantel-korrelogrammm segítségével megállapítottuk, hogy a választott modell típus esetén a reziduálisok ~6 km-es távolságig tartalmaznak szignifikáns térbeli autokorrelációt (ez alapján alakítottuk ki a 4x4 cellás (>6,8 km-es térbeli elkülönülésű) mintavételt a statisztikai elemzéshez).

A klimatikus és ariditási indexek használhatóságának vizsgálatához a „döntési fa” modelleket kétféleképpen is kiszámoltuk:

1. úgy, hogy a két vizsgált klimatikus index (*EQ* és *FAI*) is szerepelt a prediktorok között („kiterjesztett” modellek), valamint
2. ezen indexek kihagyásával, pusztán az alap klimatikus változók használatával („alap”modellek).

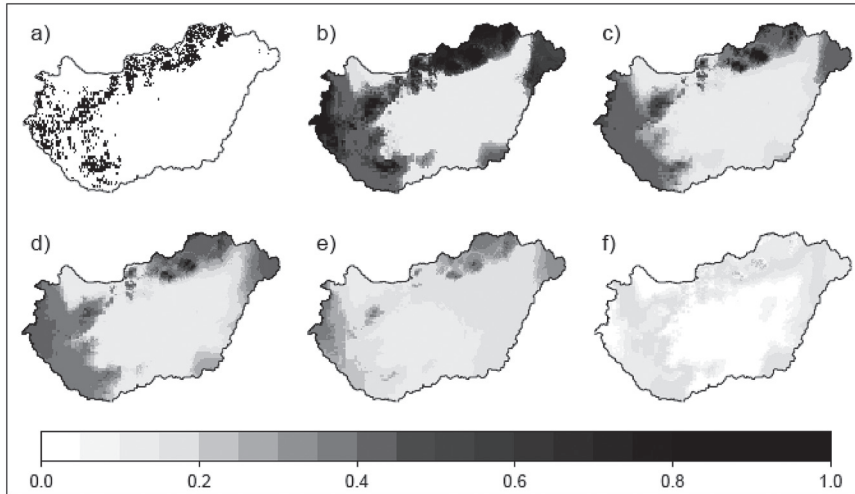
A kétféle prediktorkészlettel kapott modellek összehasonlításával az indexek hatékonyságát kívántuk vizsgálni a vizsgált fajok hazai elterjedésére gyakorolt hatásuk vonatkozásában. Az indexek bevonása csak a bükk esetében változtatta meg jelentősen az eredményeket. A 10–10 „ensemble” ismétlés jellegzetességeit a 2. táblázat mutatja be. Szerencsére az egyes ismétlések során kapott „döntési fák” eredményeiben meglehetősen magas szintű koherencia mutatkozott. A ROC/AUC statisztikákat is figyelembe véve, melyeket 0,7–0,8 közötti értékek esetén „megfelelőnek”, 0,8–0,9 között „jónak” tartanak (pl. Thuiller és mtsai 2003), feltételezhető, hogy a kapott eredmények valóságosak, és a modellek előrejelző ereje kielégítő mindkét fafaj esetében. A leírt esetekre vonatkozó példákat az 1. ábra mutatja be. Eszerint pl. a kocsánytalan tölgy esetében, ha a *P05* kisebb, mint 58,8 mm, akkor a kocsánytalan tölgy előfordulása csekély. Ha nagyobb, akkor tovább bontható a *Ta* alapján. Ha ez kisebb, mint 9,7 °C, akkor *P06* a tovább bontó. Azaz ha a júniusi csapadék több mint 80 mm, akkor valószínűbb a KTT előfordulása. Ha viszont *P06* ennél kisebb, akkor az augusztusi csapadék befolyásolja az előfordulást. Szárazabb augusztusnál gyakoribb előfordulást találtunk, ami ellentmondásos. A KTT szárazsági határát illető bizonytalanságra a későbbiekben kitérünk

A két fafaj előrevetített potenciális elterjedése a 2. és 3. ábrán látható. Az eredmények azt mutatják, hogy a klímaváltozás drasztikusan beszűkítheti a makroklimatikus szempontból megfelelő területeket mind a bükk, mind a kocsánytalan tölgy esetében. A kiszámított küszöbértékek figyelembe vételével a valószínűségi előrejelzések szerint ~2050-re (2035-65) a bükk hazai zonális elterjedésének 56–99%-a, a kocsánytalan tölgynek pedig 82–100%-a az optimális klímateren (niche-en) kívül lesz. A potenciális área csökkenése a legnagyobb a HadCM3-A2, a legkisebb pedig a CSMK3-A2 szcenárió esetén (3. táblázat). Érdemes megemlíteni, hogy a tapasztalataink szerint az ausztrál CSMK3 modellek hazánk térségére a többi vizsgált globális klíma-moddellnél enyhébb, kisebb nyári felmelegedéssel és alig változó csapadékkal járó éghajlatváltozást vetítenek előre (3. táblázat), de a modelljeink tanúsága szerint még ezek a viszonylag „optimista” éghajlati forgatókönyvek is jelentős erdészeti kihívásokat vetítenek előre az évszázad végéig.

MEGVITATÁS

A következőkben a legjobban illeszkedő modelleken részletesebben is megvizsgáljuk a különböző éghajlati változók és indexek szerepét és használhatóságát az egyes fafajok potenciális áréájának előrejelzésében. Az alap éghajlati változók közül a bükk esetében a tavaszi (májusi) hőmérséklet látszik a legfontosabb előrejelző változónak, mely az esetek döntő többségében a „döntési fa” első elágazását szolgáltatja (2. táblázat). A további elágazások vizsgálata még az éves csapadékmennyiség szerepét emeli ki (1.a ábra). Az olyan cellák, melyeknél magas májusi hőmérsékletek fordulnak elő ($T_{\text{május}} > 13.5\text{--}14\text{ °C}$), csak kis valószínűséggel tartalmaznak bükköt. A jelentős bükkelőfordulást mutató cellák hűvös májusi hőmérséklettel és magas éves csapadékkal (> 740 mm) jellemezhetők. Ezt a képet némileg tovább árnyalják és pontosítják az ariditási indexek felhasználásával készült modellek. Amennyiben az Ellenberg-féle klímaindex (*EQ*) szerepelt az előrejelző változók között, mindig a legjobb előrejelzőnek bizonyult (1.b ábra). A *FAI*, a másik összetett index a bükk esetében viszont soha nem bukkant fel a szétválasztó változók között (lásd a 3. táblázat után). Ez nem túl meglepő, mert a *FAI*-t nem a fafajok elterjedésnek lehatárolására fejlesztették ki, hanem elsősorban a szervesanyag-produkció klimatikus összefüggésének megismeréséhez nyújt támpontot. Az *EQ*-n kívül a májusi középhőmérséklet, az éves középhőmérséklet, valamint kisebb gyakorisággal az éves csapadék és a júliu-

si középhőmérséklet jelent meg az egyes „döntési fa” modellekben (az utóbbi kettő ugyanakkor az EQ-ban is szerepel). Eredményeink aláhúzzák a május-júliusi vízellátás szerepét a bükk túlélésében, ami egybecseng a dendrokronológiai elemzések eredményeivel (Dittmar és mtsai 2003; Lebourgeois és mtsai 2005; Di Filippo és mtsai 2007), és megjelenik a FAI definíciójában is.



3. ábra: A kocsánytalan tölgyesek aktuális elterjedése (a), átlagolt előrejelzési térképei (b-e) és az előrejelzési bizonytalanság mértéke (f). Az egyes részterképek időhorizontjai: 1960-90 (b), 2010-40 (c), 2035-65 (d), 2070–2100 (e). A szürkeárnyalat annak valószínűségét fejezi ki, hogy az adott rácspont az adott időszakban a zonális kocsánytalan tölgyesek számára alkalmas klímaterületben lesz. Az (f) részterkép a 2035-65-re vonatkozó projekciók szórását ábrázolja a valószínűségi értékekével megegyező skálán.

Figure 3: Actual distribution of zonal sessile oak forests in Hungary (a), and consensus projection maps for the probability of presence (b-e) and their uncertainty (f). Time horizons for the mean projections: 1975 (b); 2025 (c); 2050 (d); 2085 (e). Intensity of shading indicates the probability of the location to be above the xeric limit for zonal stands of the forest type. Tile (f) demonstrates uncertainty by the standard deviation of the ensemble runs for the 2050 time horizon.

3. táblázat: Néhány kiemelt éghajlati paraméter várható változásai és ezek bükkösökre, ill. kocsánytalan tölgyesekre gyakorolt hatása a 2035-2065 közötti időszakban, különböző globális éghajlati modellek és emissziós scenáriók figyelembevételével. ΔT_s , ΔT_w : a nyári ill. téli félvég hőmérsékletváltozása ($^{\circ}\text{C}$); ΔP_s , ΔP_w : a nyári ill. téli félvég csapadékváltozása (%); $\Delta b_{\text{bűk}}$, ΔKTT : a bükkösök és a kocsánytalan tölgyesek zonális elterjedésének előrevetített visszahúzódása; HADCM3, CNCM3, CSMK3, GFCM21: globális éghajlati modellek, A1B, A2, B1: IPCC emissziós scenáriók.

Table 3: Expected changes of climatic conditions by 2050 and estimated area loss of zonal beech (Δ beech) and sessile oak (Δ sessile oak) forest stands in Hungary. Projected changes in summer/winter half year temperature ($\Delta T_s/\Delta T_w$, $^{\circ}\text{C}$) and precipitation ($\Delta P_s/\Delta P_w$, percents) are shown for Hungary, for six IPCC AR4 climatic scenarios (Solomon et al., 2007), for the period 2035–2065.

Paraméter	HADCM3 A2	HADCM3 A1B	HADCM3 B1	CNCM3 A2	CSMK3 A2	GFCM21 A2
ΔT_s	+ 2,9	+ 3,3	+ 2,6	+ 2,4	+ 1,8	+ 2,1
ΔT_w	+ 2,3	+ 2,6	+ 2,3	+ 2,1	+ 1,5	+ 1,6
ΔP_s	-13,4%	-10,9%	-12,4%	-9,6%	+ 0,4%	-11,4%
ΔP_w	+ 7,0%	+ 9,4%	+ 3,5%	-0,8%	-3,3%	+ 6,2%
$\Delta b_{\text{bűk}}$	97–99 %	94–99%	97–99%	97–99 %	56–96%	92–99%
ΔKTT	96–100 %	97–100%	90–100%	95–100%	82–96%	85–100%

A kocsánytalan tölgy esetében a származtatott indexeknek a felhasználása vagy kihagyása a prediktorok közül alig okozott változást a modellekben. Az ismételt futtatások során a májusi csapadék bizonyult a legfontosabb klimatikus paraméternek, amely a kocsánytalan tölgy állományok jelenlétét, illetve hiányát a legjobban magyarázta. A további elágazások vizsgálata során még az augusztusi csapadék és az éves középhőmérséklet, valamint a júniusi csapadékmennyiség bizonyult fontos változóknak (1.c ábra). A májusi és júniusi csapadék jelentősége összhangban van a Franciaországban végzett kutatások eredményével, amely szerint a hőmérsékletnek csak korlátozott szerepe van (Lebourgeois és mtsai 2004). A nulla valószínűséget jelentő végág hiánya a kocsánytalan tölgy esetében szembetűnő. Ez a jelenség mindenképpen az alsó határ bizonytalanságára figyelmeztet, és részben arra vezethető vissza, hogy a hegylábi régiókban (és az alföldeken is) a történeti és tájhasználati tényezők együttes hatásaként kisebb arányban maradt fenn az egykori zónális erdőtakaró, és így igen kevés a mintavételünk követelményeinek megfelelő erdőrészlet, ami megnehezíti a statisztikai értékelést.

A nyári csapadék jelentőségét a különböző klímaszcenáriók eredményei illusztrálják. A CSMK3 A2 scenárió rávilágít a csapadékváltozási trendek nagy bizonytalanságának következményeire. Magyarország közel fekszik ahhoz a klimatikus választóvonalhoz, amely elválasztja egymástól a növekvő csapadékmennyiséggel (É-Európa) valamint a csökkenő csapadékmennyiséggel (D-Európa) jellemezhető területeket a nyarak és a telek tekintetében is (Solomon és mtsai 2007). A szárazsági (xerikus) határhoz közel már viszonylag kis változás is súlyos hatást gyakorolhat a nyári csapadéktól függő bükkre.

A jóval szárazságtűrőbb kocsánytalan tölgy (Führer és Járó 1992; Raftoyannis és Radoglou 2002) esetében ugyancsak előrevetíthető, hogy nagy területeket fog elveszíteni, bár a 3. ábra alapján ennek jelentős a bizonytalansága. A bizonytalanság a kocsánytalan tölgnél magasabb, mint a bükknél. A bükkösöket inkább az éghajlat határozza meg (amint azt a 2. táblázat magasabb ROC/AUC és κ értékei is mutatják), és a bizonytalanság itt inkább magyarázható a fentebb említett klimatikus előrejelzések bizonytalanságával. A kocsánytalan tölgyvel kapcsolatos bizonytalanságok inkább a bioklimatikus modellezési folyamatnak köszönhetőek: e faj állományai alacsonyabb térszíneken fordulnak elő, és emiatt az emberi tevékenység jobban el tudta mosni a pontos elterjedési határokat. Ez az alsó elterjedési határ meghatározásában okoz kisebb bizonytalanságokat, ami konstans „háttérzajként” jelenik meg a valószínűségi előrejelzéseken, kiterjedt szürke szín formájában (3. ábra).

Az általunk kapott eredményeknek más publikált előrejelzésekkel való összehasonlítása azt mutatja, hogy egy szűkebb, ökológiai szempontból egységesebb régió vizsgálata finomabb felbontást tehet lehetővé, különösen a klimatikus tényezők között fennálló szinergizmust figyelembe véve. A viszonylag kis területre vonatkozó, alapos vizsgálataink során kapott EQ határok ennek ellenére meglepően szoros hasonlóságot mutatnak Fang és Lechowicz (2006) kevésbé megszürt eredményeivel (4. táblázat).

4. táblázat: A bükk área alsó/szárazsági határára megállapított nemzetközi szakirodalmi adatok, valamint saját eredményeink összehasonlítása

Table 4: Comparison of results of the present analysis with literature data on xeric limits of beech occurrence

Forrás	Hőmérsékleti határ (°C)	Csapadékhatar (mm)	EQ index határ (°C/mm)
Fang és Lechowicz 2006	$T_a = 13,5; T_{07} = 23,0$	$P_a = 900$	29,0
Kölling 2007 (hűvös-száraz helyzetben)	$T_a = 9,5$	$P_a = 500$	–
Kölling 2007 (meleg-nedves helyzetben)	$T_a = 13,5$	$P_a = 850$	–
Goetz in: Bolte és mtsai 2007	–	$P_a = 500$	–
Hoffman in: Bolte és mtsai 2007	$T_{07} = 19,0$	–	–
Jelen elemzés eredményei:	$T_a = 9,3$	$P_a = 680$	28,9



A finom léptékű korrelációs modellek, amelyek a szárazsági határra fókuszálnak, a vizsgált fajok drasztikus visszaszorulását vetítik előre a modellezett területen, legalábbis a zonális erdők tekintetében. Feltételezünk, hogy egy finomabb analízis „enyhítheti” a durva léptékű bioklimatikus modellek segítségével kapható meglehetősen baljós előrejelzéseket (pl. Berki és mtsai 2009; Kölling 2007; Kramer és mtsai 2009), az eredmények nem támasztják alá. Tudni kell azonban, hogy sem a statisztikai, sem a folyamat alapú modellek nem tudnak számolni az erdei ökoszisztémák perzisztenciájával (tartós fennmaradásával), ami a fák hosszú életével és szakaszos felújulásával függ össze. A fajok fennmaradását segíti széles fenotípusos plaszticitásuk³, amelyet a terepi kísérletek igazolnak, de amelyet többnyire figyelmen kívül hagynak az előrejelző modellezések során (Mátyás és mtsai 2009). A fenotípusos plaszticitásnak az alkalmazkodásban betöltött szerepe további elemzéseket igényel.

KITEKINTÉS

Cikkünkben bemutatunk egy lehetőséget a fajok elterjedésében szerepet játszó klimatikus tényezők vizsgálatára, melyek kijelölik az elterjedés szárazságérzékeny, xerikus határait emberi hatások (erdőtirtás, erdőgazdálkodás) által befolyásolt környezetben. Megállapítható, hogy a késő tavaszi és nyári vízellátás feltételei elsődlegesen meghatározzák a vizsgált fajok jövőjét. Az Ellenberg-index szerepe megerősíti, hogy a bükk érzékeny a nyári hőszégre és szárazságra, míg a kocsánytalan tölgy elsősorban a késő tavaszi, kora nyári hőmérsékletekre reagál. Az IPCC SRES scenáriók alapján készült előrejelzések mind a bükk, mind a kocsánytalan tölgy esetében drámai klimatikus niche csökkenést jósolnak az elkövetkező évtizedekben. A szárazsági határokon végzett terepi megfigyelések igazolják a folyamat már tapasztalható jeleit (Jump és mtsai 2006; Berki és mtsai 2009; Penuelas és mtsai 2007). A helyszínenként változó veszélyeztetettség elemzését, valamint a szükséges teendők tervezését segíthetik az előfordulási valószínűségekre vonatkozó információk (1. ábra). Bár a klimatikus tényezők elemzése a szárazsági (xerikus) határ közelében a tárgyalta problémák következtében nehéz, ennek ökológiai jelentősége igen nagy, mindenekelőtt a síkvidékeken, mivel a klíma és ezen keresztül a növénytakaró lehetséges változásai sokkal nagyobb területet érintenek, mint a domb- és hegyvidékeken. Ez mélyreható következményekkel járhat a tájhasználatra, az ökoszisztéma-szolgáltatásokra, valamint az ökológiai rendszerek és a légkör közötti cserefolyamatokra és kölcsönhatásokra nézve is. Az eredmények megerősítik a klímaváltozási stratégiák fontosságát mind a gazdálkodásban, mind az erdők erőforrásainak megőrzésében, a bioklimatikus terek gyors csökkenése és a fokozódó klímaszelektív nyomás miatt (Millar és mtsai 2007; Koskela és mtsai 2007; Mátyás 2007). Az erdők alkalmazkodó képességének és az ökoszisztéma-szolgáltatásaik fenntartására tett hosszú távú erőfeszítések fokozása ezért elkerülhetetlen.

Az elemzéshez csak a fajok mai, tényleges elterjedését vehettük figyelembe. Az ebből adódó bizonytalanságot a jelenleginél precízebb folyamatmodellek alkalmazásával, valamint a populációkra, illetőleg a fajra jellemző plaszticitás és tolerancia adatok ismeretében lehet majd kiküszöbölni (Berki és mtsai 2009, Mátyás és mtsai 2010a és 2010b; Benito-Garzón és mtsai 2011; Mátyás és Gálos 2010). Az alsó elterjedési határokról különösen az erdőirtás következtében erőteljesen visszaszorított fajok esetében ez optimistább előrejelzéseket eredményezhet.

³ A fenotípusos plaszticitás azt fejezi ki, hogy a populáció milyen mértékig képes teljesítményét eredeti termőhelyi, klimatikus feltételeitől eltérő körülmények között, genetikai változás nélkül megőrizni.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A szerzők köszönetüket fejezik ki az NKFP 6/047/2005, a TÁMOP 4.2.2-08/1-2008-0020 és 4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0013 számú projektek, az „EVOLTREE” EU-s Kiválósági Hálózat, valamint a FORGER FP7-es EU projekt által nyújtott támogatásért. Köszönet illeti a kéziratot gondosan ellenőrző két anoním bíráló alapos munkáját is. Czúcz Bálint munkáját a Bólyai János kutatási ösztöndíj támogatta.

FELHASZNÁLT IRODALOM

- Allen, C.D.; Macalady, A.K.; Chenchouni, H.; Bachelet, D.; McDowell, N.; Vennetier, M.; Kitzberger, T.; Rigling, A.; Breshears, D.D.; Hogg, E.H.; Gonzales, P.; Fensham, R.; Zhang, Z.; Castro, J.; Demidova, N.; Lim, J.H.; Allard, G.; Running, S.W.; Semerci, A. and Cobb, N. 2010: A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259: 660–684
- Araújo, M.B.; Whittaker, R.J.; Ladle, R.J. and Erhard, M. 2005: Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 529–538.
- Araújo, M.B. and New, M. 2007: Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 42–47.
- Beaumont, L.J.; Pitman, A.J.; Poulsen M. and Hughes, L. 2007: Where will species go? Incorporating new advances in climate modelling into projections of species distributions. *Global Change Biology*, 13: 1368–1385.
- Benito Garzón, M.; Alía R.; Robson T. M.; and Zavala, M. A. 2011: Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 766–778.
- Berki, I.; Rasztoivits, E.; Móricz, N. and Mátyás, Cs. 2009: Determination of the drought tolerance limit of beech forests and forecasting their future distribution in Hungary. *Cereal Research Communications*, 37: 613–616.
- Berry, P. M.; Dawson, T. P.; Harrison, P. A. and Pearson, R. G. 2002: Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelope of species in Britain and Ireland. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 453–462.
- Benito Garzón, M.; Sánchez de Dios, R. and Sainz Ollero, H. 2008: Effects of climate change on the distribution of Iberian tree species. *Applied Vegetation Science*, 11: 169–178.
- Bolliger, J.; Kienast, F. and Zimmermann, N. E. 2000: Risks of global warming on montane and subalpine forests in Switzerland—a modeling study. *Regional Environmental Change*, 1: 99–111.
- Bolte, A.; Czajkowski, T. and Kompa, T. 2007: The north-eastern distribution range of European beech – a review. *Forestry*, 80(4): 413–429.
- Breiman, L.; Friedman, J.; Ohlsen, R. and Stone C. 1984: *Classification and regression trees*, Chapman Hall/CRC Press, New York.
- Christensen, J.H.; Hewitson, B.; Busiuc, A.; Chen, A.; Gao, X.; Held, I.; Jones, R.; Kolli, R.K.; Kwon, W-T.; Laprise, R.; Magaña Rueda, V.; Mearns, L.; Menéndez, C.G.; Räisänen, J.; Rinke, A.; Sarr, A. and Whetton, P. 2007: Regional Climate Projections. In: Solomon, S.; Qin, D.; Manning, M., et al. (Eds.) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 747–845.
- Czajkowski, T.; Kuhling, M. and Bolte, A. 2005: Einfluss der Sommertrockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngungen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa, *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 176: 133–143.
- Czúcz, B.; Gálhidy, L. and Mátyás, Cs. 2011: Present and forecasted xeric climatic limits of beech and sessile oak distribution at low altitudes in Central Europe. *Annals of Forest Science*, 68(1): 99–108
- Csóka Gy.; Koltay A.; Hirka A. és Janik G. 2007: Az aszályosság hatása kocsánytalan tölgyeseink és bükköseink egészségi állapotára. In: Mátyás Cs. és Vig P. (szerk.): *Erdő és klíma V. kötet*, Sopron, 229–239 p.
- Csóka Gy.; Koltay A.; Hirka A. és Janik G. 2009: Az aszályosság hatása kocsánytalan tölgyeseink és bükköseink egészségi állapotára. *Klíma-21 füzetek*, 57: 64–73.
- Di Filippo, A.; Biondi, F.; Cufar, K. et al. 2007: Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network, *Journal of Biogeography*, 34: 1873–1892.



- Dittmar, C.; Zech, W. and Elling, W. 2003: Growth variations of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe – a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, 173: 63–78.
- Dormann, C. F. 2007: Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, 8: 387–397.
- Ellenberg, H. 1988: *Vegetation ecology of Central Europe*, 4th ed. Cambridge University Press.
- Fang, J. and Lechovicz, M.J. 2006: Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world. *Journal of Biogeography*, 33: 1804–1819.
- Fielding, A.H. and Bell, J.F. 1997: A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24: 38–49.
- Fischlin, A.; Midgley, G.F.; Price, J.T.; Leemans, R.; Gopal, B.; Turley, C.; Rounsevell, M.D.A.; Dube, O.P.; Tarazona, J. and Velichko, A.A. 2007: Ecosystems, their properties, goods, and services. In: Parry, M.L.; Ganziani, O.F.; Palutikof, J.P. et al. (Eds.): *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 211–272.
- Führer, E. und Járó, Z. 1992: Auswirkungen der Klimaänderung auf die Waldbestände Ungarns, *Allgemeine Forstzeitung*, 9: 25–27.
- Führer E. 2010: A fák növekedése és a klíma. „Klíma-21” füzetek, 61:98–107.
- Führer, E.; Horváth, L.; Jagodics, A.; Machon, A. and Szabados, I. 2011: Application of a new aridity index in Hungarian forestry practice. *Időjárás*, 115 (3): 205–216.
- Gea-Izquierdo, G.; Martín-Benito, D.; Cherubini, P. and Canellas, I. 2009: Climate – growth variability in *Quercus ilex* L west Iberian open woodlands of different stand density, *Annales of Forest Science*, 66: 802.
- Goslee S.C., Dean L., The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data, *J. Stat. Software* 22: (2007) Nr. 7
- Hampe, A. and Petit, R.J. 2005: Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters*, 8: 461–467.
- Hothorn, T.; Hornik, K. and Zeileis, A. 2006a: Party: a laboratory for recursive partitioning. R package version 0.9–0. <http://cran.r-project.org/doc/packages/party.pdf>.
- Hothorn, T.; Hornik, K. and Zeileis, A. 2006b: Unbiased recursive partitioning: a conditional inference framework, *Journal of Computer Graphics and Statistics*, 15: 651–674.
- Iverson, L.R. and Prasad, A. 2001: Potential changes in tree species richness and forest community types following climate change. *Ecosystems*, 4: 186–199.
- Járó Z. 1972: A termőhely fogalma. In: Danszky I. (szerk.) *Erdőművelés I. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest* pp. 47–79.
- Jiménez-Valverde, A. and Lobo, J.M. 2007: Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either–or presence–absence. *Acta Oecologica*, 31: 361–369.
- Jump, A.S.; Hunt, J.M. and Penuelas, J. 2006: Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, 12: 2163–2174.
- Jump, A.; Mátyás, Cs. and Penuelas, J. 2009: The paradox of altitude for latitude comparisons in species range retractions (review). *Trends in Ecology and Evolution*, 24(12): 694–700.
- Kölling, C. 2007: Klimahüllen von 27 Waldbaumarten. *AFZ – der Wald* 23: 1242–1244.
- Koskela, J.; Buck, A. and Teissier du Cros, E. (Eds.) 2007: *Climate change and forest genetic diversity: Implications for sustainable forest management in Europe*, Biodiversity International, Rome, Italy.
- Kramer, K.; Degen, B.; Buschboom, J.; Hickler, T.; Thuiller, W.; Sykes, M. and de Winter, W. 2010: Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change – range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *Forest Ecology and Management*, doi:10.1016/j.foreco.2009.12.023
- Lebourgeois, F.; Cousseau, G. and Ducos, Y. 2004: Climate-tree-growth relationships of a *Quercus petraea* stand in the forest of Bercé (“futaie des clos”, Sarthe, France). *Annales of Forest Science*, 61: 361–372.
- Lebourgeois, F.; Bréda, N.; Ulrich, E. and Granier, A. 2005: Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French permanent plot network (Renecofor). *Trees – Structure and Function*, 19: 385–401.
- Legendre, P. and Fortin, M.J. 1989: Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80(2): 107–138.

- Lenoir, J.; Gégout, J.C.; Pierrat, J.C.; Bontemps, J.D. and Dhote, J.F. 2009: Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986–2006). *Ecography*, 32: 765–777
- Manel, S.; Williams, H.C. and Ormerod, S.J. 2001: Evaluating presence–absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Ecology*, 38: 921–931.
- Mátyás, Cs. 2007: What do field trials tell about the future use of forest reproductive material? In: Koskela J.; Buck, A.; Teissier du Cros, E. (eds.): *Climate change and forest genetic diversity: Implications for sustainable forest management in Europe*, Biodiversity International Rome, Italy, pp. 53–69.
- Mátyás, Cs. 2010: Forecasts needed for retreating forests (opinion). *Nature*, 464: 1271
- Mátyás, Cs.; Vendramin, G.G. and Fady, B. 2009: Forests at the limit: evolutionary-genetic consequences of environmental changes at the receding (xeric) edge of distribution. *Annals of Forest Science*, 66: 800–803.
- Mátyás Cs. és Gálos B. 2010: Erdőgazdálkodás és klimatikus szélsőségek: problémák és feladatok. „Klíma 21” füzetek, 63: 25–32.
- Mátyás, Cs.; Nagy, L. and Ujvári-Jármay, É. 2010: Genetically set response of trees to climatic change, with special regard to the xeric (retreating) limits. *Forstarchiv*, 81: 130–141.
- Mátyás, Cs.; Berki, I.; Czúcz, B.; Gálos, B.; Móríc, N. and Rasztovits, E. 2010: Future of beech in Southeast Europe from the perspective of evolutionary ecology. *Acta Silvatica & Lignaria Hungarica*, 6: 91–110.
- Millar C.I., Stephenson N.L., Stephens S.L., *Climate change and forests of the future: managing in the face of uncertainty*, *Ecological Applications* 17 (2007) 2145–2151.
- Monserud, R.A. and Leemans, R. 1992: Comparing global vegetation maps with the kappa statistic, *Ecological Modelling*, 62: 275–293.
- Ohlemüller, R.; Gritti, E.S.; Sykes, M.T. and Thomas, C.D. 2006: Quantifying components of risk for European woody species under climate change. *Global Change Biology*, 12: 1788–1799.
- Parry, M.L. and Carter, T.R. 1998: *Climate Impact and Adaptation Assessment: A Guide to the IPCC Approach*. Earthscan, London, UK. pp. 166.
- Penuelas, J.; Ogaya, R.; Boada, M. and Jump, A.S. 2007: Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography*, 30: 829–837.
- R Development Core Team 2007: *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Raftoyannis, Y. and Radoglou, K. 2002: Physiological responses of beech and sessile oak in a natural mixed stand during a dry summer. *Annals of Botany*, 89: 723–730.
- Rehfeldt, G.E.; Tchebakova, N.M.; Milyutin, L.I.; Parfenova, E.I.; Wykoff, W.R. and Kouzmina, N.A. 2003: Assessing population responses to climate in *Pinus silvestris* and *Larix* spp. of Eurasia with climate transfer models. *Eurasian Journal of Forest Research*, 6: 83–98.
- Solomon, S.; Qin, D.; Manning M. et al. (eds.) 2007: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the 4th Assessment Report of the IPCC*, Cambridge University Press.
- Sykes, M.T.; Prentice, I.C. and Cramer, W. 1996: A bioclimatic model for the potential distributions of north European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography*, 23: 203–233.
- Thuiller, W.; Vayreda, J.; Pino, J.; Sabate, S.; Lavorel, S.; Gracia, C. 2003: Large-scale environmental correlates of forest tree distributions in Catalonia (NE Spain). *Global Ecology and Biogeography* 12(4): 313–325.
- Thuiller, W.; Albert, C.; Araújo, M. B.; Berry, P. M.; Cabeza, M.; Guisan, A.; Hickler, T.; Midgley, G.F.; Paterson, J.; Schurr, F.M.; Sykes, M.T. and Zimmermann, N.E. 2008: Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9: 137–152.
- Zuur, A. F.; Leno, E. N. and Elphick, C. S. 2009: A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 3–14.

Érkezett: 2012. október 1.

Közlésre elfogadva: 2013. június 28.