

Ódor Péter (szerk.)

A biodiverzitást meghatározó környezeti változók vizsgálata az őrségi erdőkben



MTA Ökológiai Kutatóközpont Tanulmányai 2.

A BIODIVERZITÁST MEGHATÁROZÓ
KÖRNYEZETI VÁLTOZÓK AZ ŐRSÉGI ERDŐKBEN

MTA ÖKOLÓGIAI KUTATÓKÖZPONT TANULMÁNYAI

Bölöni János (szerk.) (2015):

Tanulmányok a félszáraz tölgyesek ökológiai viszonyairól.

MTA Ökológiai Kutatóközpont Tanulmányai 1. 59 oldal, ISBN 978-963-89460-6-5

Ódor Péter (szerk.) (2015):

A biodiverzitást meghatározó környezeti változók vizsgálata az őrségi erdőkben.

MTA Ökológiai Kutatóközpont Tanulmányai 2. 67 oldal, ISBN 978-963-89460-7-2

MTA Ökológiai Kutatóközpont Tanulmányai 2.

A biodiverzitást meghatározó környezeti változók vizsgálata az őrségi erdőkben

Szerkesztette Ódor Péter

MTA
ÖKOLÓGIAI
KUTATÓKÖZPONT



Tihany, 2015

Kézirat lezárva: 2015. november 1.

Szerkesztette: Ódor Péter

Szerzők:

Ódor Péter, Bidló András, Dima Bálint, Király Ildikó, Kovács Bence,
Kövendi-Jakó Anna, Kutszegi Gergely, Lakatos Ferenc, Juri Nascimbene, Mag Zsuzsa,
Márialigeti Sára, Pataki Bálint, Samu Ferenc, Siller Irén, Szél Győző, Tinya Flóra, Vörös Mátyás

Borító terv: Németh János, Stúdió12 Bt.

Technikai szerkesztő: Peregovits László



E tanulmány megjelenését a „Klímahatás – Az éghajlatváltozás hatásainak komplex vizsgálata, nemzetközi K+F pályázatok előkészítése a Nyugat-magyarországi Egyetemen (TÁMOP-4.2.2.D-15/1/KONV-2015-0023)” projekt tette lehetővé. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósult meg.

ISBN 978-963-89460-7-2

ISSN 2416-3791

© szerzők, MTA Ökológia Kutatóközpont, Tihany

Nyomdai előkészítés: Pars Kft., Nagykovácsi
Nyomás: CEWE Magyarország Kft., Budapest

TARTALOMJEGYZÉK

Bevezetés (Ódor P. és Kovács B.)	7
Anyag és módszer	13
A terület bemutatása (Ódor P., Tinya F., Márialigeti S. és Király I.)	13
Az adatgyűjtés módszerei (Ódor P., Bidló A., Király I., Kovács B., Kövendi-Jakó A., Kutszegi G., Lakatos F., Mag Zs., Márialigeti S., Samu F. és Siller I.)	15
Az adatfeldolgozás módszerei (Ódor P.)	20
Eredmények és megvitatás.	23
A faállomány és a mikroklíma összefüggései (Kovács B. és Ódor P.)	23
A faállomány és a talaj-avar változók összefüggései (Bidló A. és Ódor P.)	25
Lágyszárúak (Márialigeti S., Tinya F. és Ódor P.)	27
Újulat (Ódor P., Tinya F. és Márialigeti S.)	29
Talajszint mohaközössége (Márialigeti S., Kövendi-Jakó A. és Ódor P.)	30
Kéreglakó mohák és zuzmók (Király I., Nascimbene J., Tinya F. és Ódor P.)	32
Nagygombák (Kutszegi G., Siller I., Dima B. és Ódor P.)	37
Pókok (Samu F. és Ódor P.)	40
Futóbogarak (Lakatos F., Szél Gy. és Ódor P.)	42
Szaproxyl bogárközösség (Lakatos F., Vörös M., Pataki B. és Ódor P.)	43
Madarak (Mag Zs. és Ódor P.)	44
A vizsgált élőlénycsoportok közötti összefüggések (Ódor P.)	45
Gyakorlati vonatkozások (Ódor P.)	47
Mellékletek	51
Irodalomjegyzék	59
Köszönetnyilvánítás	67

Bevezetés

(Ódor P. és Kovács B.)

Az erdőökológiai kutatások egyik alapkérdése, hogy az erdei biodiverzitást (az életközösségek fajgazdagságát, faji- és funkcionális összetételét) milyen tényezők határozzák meg. Évente több ezer tudományos publikáció bontja fel ezt az alapkérdést konkrét kérdésekre, illetve hipotézisekre attól függően, hogy milyen élőhelyen, milyen élőlénycsoportot, milyen tér- és időléptékben és milyen módszertani megközelítéssel (megfigyelés, kísérlet, modellezés) vizsgálják. Azonban ez nemcsak az erdőökológia és a természetvédelmi biológia, hanem a természetvédelem és az erdőgazdálkodás alapkérdése is, hiszen minden olyan erdőkezelés ökológiai alapját teremti meg, amely a gyakorlati beavatkozások során figyelembe veszi az erdei biodiverzitás fenntartását, növelését.

Az erdőkben a biodiverzitást meghatározó tényezők közül kiemelt jelentőséggel bír a faállomány. Számos élőlénycsoport közvetlen trofikus összefüggésben áll a faállománnyal. Egyesek az erdő fáinak különböző részeit fogyasztják (ilyenek a lombfogyasztó ízeltlábúcsoportok, a fák kérget, illetve osztódó szöveteit fogyasztó rovarok, vagy a rügyekkel, levelekkel táplálkozó nagyvadfajok), míg mások gazda – parazita viszonyban (pl. a fatestben fejlődő, patogén gombák), vagy szimbionta kapcsolatban (pl. a fákkal mikorrhizát képező gombák) élnek a fakkal (Thomas & Packham 2007). A kéreglakó zuzmóknak és moháknak a faállomány biztosítja az aljzatot, életteret (Barkman 1958, Ellis 2012). A rágcsáló kisemlősök és számos madárfaj esetében a fásszárúak termései, magjai képezik a fő táplálékforrást. Több élőlénycsoport számára a faállomány jelenti az elsődleges bújó és szaporodó helyet: az erdei madarak legnagyobb része vagy a fába vájt odúkban költ, vagy a faállomány

biztosítja számukra a fészkelőhelyet, és szintén a fában megjelenő odúkhöz kötődnek az erdei denevérek is (Frank 2000). A faállomány részének tekinthető az erdőben felhalmozódó korhadó faanyag is, amely az erdőkben változatos formában (élő fák korhadt részei, fekvő törzsek, ágak, gallyak, álló elhalt fák és facsonkok), méret és korhadási állapot szerinti összetételben lehet jelen (Csóka & Lakatos 2014). Az utóbbi években kezdték felismerni a holtfa óriási jelentőségét az erdei biodiverzitásban. Nem gondolnánk, hogy az erdőben megjelenő fajok több mint a fele kötődik a holtfához részlegesen vagy obligát módon, vagy részlegesen (Stokland et al. 2012). Ez különösen akkor megdöbbentő, ha belegondolunk, hogy a holtfát sokszor nélkülöző gazdasági erdőkből ez az élővilág gyakorlatilag hiányzik.

A faállomány termőhelyre (mikroklíma, fény- és talajviszonyok) gyakorolt közvetett hatásai szinte valamennyi erdei élőlénycsoportot érintik, de különösen fontosnak bizonyultak a fás-szárú újulat, a cserjeszint és az erdei lágyszárúak a mennyiségi és minőségi jellemzőiben (Hart & Chen 2006, Whigham 2004). Az erdőben kirándulók számára is egyértelműen tapasztalható, hogy az állományok alatt, a nyílt, fátlan térszínektől jelentősen eltérő, speciális mikroklíma alakul ki (Geiger et al. 1995). Az erdőkre jellemző állományklímát (Szász & Tőkei 1997) számos faállomány-szerkezeti, termőhelyi, illetve táji változó komplex kölcsönhatásrendszere alakítja ki (Aussenac 2000). A mikroklímát meghatározó tényezők zárt erdők esetében hierarchikus viszonyrendszerbe foglalhatók (Aussenac 2000, Weng et al. 2007): a regionális klíma és a domborzati viszonyok tekinthetők magasabb rendű háttérváltozóknak, amelyek meghatározzák a

(potenciális) klimatikus talajtípust és vegetációt. Ezek hatásait módosítják a talaj- és faállomány-jellemzők, mint például a humusztartalom, a faj- és korösszetétel vagy a vertikális szerkezet (Oke 1987, Geiger et al. 1995). A nyílt területekkel összehasonlítva, az erdők állományklímáját az egyes változók kiegyenlítetttsége jellemzi: alacsonyabb maximális és átlaghőmérséklet, kisebb szélsőesség, magasabb minimumhőmérséklet és páratartalom (pl. Geiger et al. 1995, Morecroft et al. 1998, Chen et al. 1999). Ez az erdőkre jellemző kiegyenlítő hatás már mozaikos tájban, kis kiterjedésű erdőfolt esetén is kimutatható (Hesslerová et al. 2013). Az erdei mikroklímára irányuló kutatások fókuszában rendszerint a természetes bolygatások, illetve különböző intenzitású erdészeti beavatkozások okozta lombkorona-záródási hiány (Abd Latif & Blackburn 2010, Heithecker & Halpern 2006) vagy a szegélyhatás (Wright et al. 2010) mikroklíma változókra gyakorolt hatásai állnak. Kevés olyan tanulmány készült, amely az egyes faállomány-szerkezeti elemek és a mikroklíma-változók közötti összefüggésekkel foglalkozik (Matlack 1993, Heithecker & Halpern 2006). A faállomány jellemzői (megléte, minősége, vagy hiánya) meghatározó az erdőtalajban zajló talajképződési és talajdegradációs folyamatokban is (Stefanovits et al. 1999). Az avarprodukciónak mennyisége és minősége szintén elsősorban a faállománytól függ, így annak közvetett hatása van a talajlakó életközösségek jellemzőinek kialakításában, valamint a talaj tápanyagforgalmában (Thomas & Packham 2007).

Európa jelenlegi erdőterülete esetében, a faállomány, mint az erdei biodiverzitást meghatározó tényező, elválaszthatatlan az emberi hatásoktól (Peterken 1996). Az erdőkben ma is változó intenzitású erdőgazdálkodás, erdőhasználat zajlik, és a jelenleg közvetlen hasznosítás alól kivont erdőterületek többségét is érték a múltban emberi hatások. Még a közvetlen emberi beavatkozások elkerülő őserdő maradványok is ki vannak téve az ember tájtalakító hatásainak, az önfajok inváziójának, vagy olyan térbelileg durva léptékben érvényesülő hatásoknak, mint a például a légszennyezés. Ha az erdő faállományát a természetes folyamatok alakítják ki, akkor annak fajösszetételét és szerkezetét elsősorban a termőhely, a fajok elérhető propagulum készlete, valamint a faállományra ható bolygatási rezsim



Gyertyános-kocsánytalan tölgyes állomány Óriszentpéter közelében.

határozza meg (Frelich 2002). Például a boreális erdők egy jelentős részében viszonylag nagy kiterjedésű és a fajok életciklusával összemérhető gyakoriságú tüzesetek érik a faállományt, ezért sok erdőben a természetes folyamatok mellett egykorú faállomány figyelhető meg viszonylag nagy területen (Heinselman 1981). Ezzel szemben a mérsékelt övi lombos erdők esetében a nagy kiterjedésű katasztrófák ritkák, állomány léptékben kis kiterjedésű bolygatási események jellemzők, ezért a természetes folyamatoknak kitett erdők faállományában zömében 50–500 m² kiterjedésű lékek és felújulási foltok figyelhetők meg, ami az erdő finom térléptékben heterogén kor és méret szerinti összetételét eredményezi (Standovár & Kenderes 2003).

A legtöbb élőlénycsoport biodiverzitása szempontjából nem elég a faállományra csak lokálisan (1–100 ha közötti állomány léptékében) tekinteni, hanem alapvetően az erdős táj állapota a meghatározó (Lindenmayer & Franklin 2002). A nagyobb testű herbivórok és ragadozók (madarak, emlősök) tevékenysége hatalmas (több száz, vagy több ezer hektáros) területen zajlik. Az er-

dős táj egyes elemeinek megléte az élettevékenységüket kisebb területen folytató állatok, valamint a helyt ülő növények és gombák számára is fontosak, meghatározva terjedési és kolonizációs folyamataikat. A táji környezet befolyásolja az élőlénycsoportok populációinak méretét meghatározó predációs és kompetíciós viszonyokat is, vagy bizonyos fajok invázióját is elősegítheti. A természetes folyamatok által kialakított erdős táj is különböző élőhelyfoltok mozaikjából állt, amelyeket elsősorban a heterogén termőhelyi viszonyok, illetve a térben és időben elkülönülten ható bolygatási események hoztak létre. Ezt a táji heterogenitást nyilván másképp képezték le az eltérő területhasználattal és élőhelyi igényekkel rendelkező populációk (pl. egy nagytestű ragadozó madár, vagy egy szécinege). Az emberi tevékenység során az erdőbelsőhöz adaptálódott populációk túlélését biztosító élőhelyek a tájban jelentős mértékben fragmentálódtak, továbbá nagy arányban jelentek meg olyan táji elemek, amelyek a populációk hosszú távú túlélésére nem alkalmasak (Standovár & Primack 2001). Egyértelműen ilyenek az intenzív használatnak kitett belterületek és a szántóföldek, de sok erdei faj számára átjárhatatlan élőhelynek bizonyulnak

a vágásterületek, zárt fiatalos állományok, sőt az irtásrétek is. A kedvező élőhely foltok közötti átjárhatóságot a vonalas emberi létesítmények is akadályozzák, mint az utak, vasutak, kerítések.

Az egy-egy erdőállományban megfigyelhető biodiverzitást a jelenlegi lokális és táji tényezők, illetve az adott erdőállomány és az erdős táj múltbeli állapotai (az egykori tájhasználat) együttesen határozzák meg. A múltbeli és jelenlegi táji biodiverzitást feltáró 42 vizsgálatból 38 esetben kimutatható volt az úgynevezett késleltetett kihalás jelensége (Kuussaari et al. 2009). Ez azt jelenti, hogy táj múltban történt degradációjának (élőhelyek megszűnésének, kedvező élőhelyek fragmentációjának) hatása nem azonnal jelentkezik, az átalakított táj fragmentumai még sokáig őrzik az egykori biodiverzitás elemeit. De ez egy átmeneti állapot, a fajok lokális kihalása a megmaradt fragmentumokban csak idő kérdése. Ezt főleg specialista, hosszú generációs idejű és rosszul terjedő fajcsoportoknál mutatták ki, például az erdei lágyszárúaknál, az epifiton makrozuzmóknál és a szaproxyl gombáknál (Kuussaari et al. 2009).

A legtöbb vizsgálat, amely az erdei biodiverzitást meghatározó legfontosabb tényezőket



Cserjeszintben gazdag egyes állomány Őriszentpéter közelében.

próbálja feltárni egy-egy régióban többnyire egy élőlénycsoportra (annak fajgazdagságára, fajösszetételére) koncentrálni. Ennek módszertani, finanszírozási és kutatói érdeklődésből adódó okai vannak, hiszen a sok élőlénycsoportra kiterjedő kutatás több kutató összehangolt munkáját igényli, annak szervezési, módszertani és finansziális korlátaival együtt. Területkezelői szempontból viszont nagy szükség van a sok élőlénycsoportra kiterjedő vizsgálatokra, hiszen ezek ismeretében lehet olyan fenntartási, kezelési terveket kidolgozni, amely több élőlénycsoport igényét egyszerre veszi figyelembe. A természetvédelmi biológiai egyik alapproblémája, hogy olyan könnyen mérhető indikátorokat találjon, amelyek utalnak a biodiverzitásra, illetve a természetesség állapotára. Ezek között megkülönböztetjük a fajösszetételen, fajok, vagy fajcsoportok meglétén illetve hiányán alapuló (kompozicionális), az élőhelyek szerkezeti jellemzőire vonatkozó (strukturális), és az ökoszisztémák működését jellemző (funkcionális) indikátorokat (Noss 1990). Elég sok kritika érte azt a koncepciót, amikor kiválasztott fajokat használnak a biodiverzitás indi-

kációjára, illetve azok védelme során igyekeznek megvédeni a biodiverzitás és az ökoszisztéma minél nagyobb részét (Simberloff 1998). Az indikátor-, zászlóshajó-, esernyő- és kulcsfajok jelentőségét részletesen tárgyalja Standovár & Primack (2001) tankönyve. Ha nem egy (vagy néhány) fajt, hanem közösségi jellemzőket próbálunk használni a biodiverzitás indikációjára, akkor fontos elvi (és gyakorlati) kérdés, hogy egy adott élőlénycsoport biodiverzitása, mennyire indikálja más élőlénycsoportok biodiverzitását. Ezt a koncepciót gyakran használják durva földrajzi léptékben a védett területek hálózatának tervezésekor (és felülvizsgálatakor), hiszen ez esetben néhány (jól feltárt) fajcsoport adatainak használatával kell (költség-haszon alapján) minél hatékonyabb hálózatot kialakítani a védett területeknek (Standovár & Primack 2001, 14. fejezet). Általánosan elmondható, hogy kontinentális léptékben viszonylag jól használhatók a különböző élőlénycsoportok közösségi jellemzői egymás indikációjára, azaz a különböző élőlénycsoportok jellemzői viszonylag erős korrelációt mutatnak (Lewandowski et al. 2010). Azonban azok a vizsgálatok, amelyek egy-egy kisebb területre vonatkozóan próbálták feltárni a különböző élőlénycsoportok biodiverzitása közötti összefüggéseket, általában gyenge kapcsolatokat találtak az élőlénycsoportok között, vagyis egymás indikációjára csak igen korlátozottan voltak használhatók. Erdők esetében az az általánosítás tehető, hogy a különböző szerkezeti jellemzők és egy-egy élőlénycsoport biodiverzitása között sokkal erősebb összefüggések mutathatók ki, mint az élőlénycsoportok között (Blasi et al. 2010, Berglund & Jonsson 2001, Irwin et al. 2014, Jonsson & Jonsell 1999). Tehát az erdők szerkezeti jellemzői, állomány és táji léptékű attribútumokat alkalmazva egyaránt az erdei biodiverzitás jó indikátorainak tekinthetők. Mivel ezek közül sok viszonylag könnyen mérhető változó, számos gyakorlatban használható rendszer született az erdők természetességi állapotának szerkezeti jellemzőkön alapuló értékelésére (Bartha et al. 2007, Geburek et al. 2010). Azonban ahhoz, hogy a szerkezeti indikátorokat ne csak tapasztalati alapon használjuk, nagy szükség van az élőlénycsoportok és a szerkezeti jellemzők kvantitatív feltárására. Mivel a különböző élőlénycsoportok más szerkezeti jellemzőkre érzékenyek, ahhoz,



Gyér cserje és gyepszinttel rendelkező elegyes erdő Kondorfa közelében.

hogyan megtaláljuk az erdei biodiverzitás fenntartásához (növeléséhez) szükséges legfontosabb szerkezeti indikátorokat, több élőlénycsoportra vonatkozó kutatások szükségesek. Ráadásul sok esetben ezek az összefüggések regionálisan eltérhetnek. Vagyis egy védett természeti terület kezelése szempontjából az a legideálisabb, ha az adott régióra vonatkozóan rendelkezik a kezelő, sok élőlénycsoport szempontjából fontos szerkezeti indikátorokkal. E tanulmánykötet ennek a gyakorlati kihívásnak próbál megfelelni.

Az őrségi idős fenyőelegyes lomberdőkre vonatkozóan próbáltuk feltárni, hogy sok élőlénycsoport biodiverzitása szempontjából, melyek a legfontosabb háttérváltozók. Az élőlénycsoportokat úgy igyekeztünk megválasztani, hogy az erdei ökoszisztémában betöltött funkció, méret és mobilitás szempontjából eltérő közösségeket reprezentáljanak, feltételezve azt is, hogy emiatt eltérő háttérváltozókra lesznek érzékenyek. Emellett természetesen praktikus (vizsgálhatóság, megfelelő szakember megléte) szempontokat is figyelembe vettünk a kiválasztás során. A fotoszintetizáló organizmusok közül belekerült a vizsgálatba a növényi biodiverzitás jelentős részét adó, természetvédelmi szempontból kiemelt jelentőségű lágyszárú aljnövényzet, az erdők természetes regenerációjában kulcsszerepet betöltő újulat- és cserjeszint, az Őrségben funkcionális szempontból jelentős talajszinten (a talajon és a fekvő faanyagokon egyaránt) megjelenő mohaközösség, valamint a fák törzsét benépesítő kéreglakó moha- és zuzmóközösség. A gombák esetében külön élőlénycsoportként kezeltük a talajlakó szaprotróf, a szintén talajlakó, de mikorrhizaképző, valamint (együtt tárgyalva a parazita és a szaprotróf fajokat) a fán élő nagygombák közösségeit. Az állatcsoportok közül bekerültek a vizsgálatba a talajszintben változatos funkciót betöltő futóbogarak, a ragadozó pókok, a faállományhoz kötődő szaproxyl bogarak és a teljes faállományt életterükként használó madarak. A vizsgálatba bevont háttérváltozókat is úgy választottuk meg, hogy lefedjék a különböző élőlénycsoportok szempontjából potenciálisan meghatározó tényezőket. Állomány léptékben vizsgáltuk az erdők fafajösszetételét, a faállomány méret (átmérő, magasság) szerinti megoszlását, az alsóbb szintek (cserjeszint, gyepszint, mohaszint) tömegességét (ezek az élőlénycsoportok



A Szalafői Őserdő holtfában gazdag, elegyes állománya.

között is megjelennek, de más élőlénycsoportoknál, mint háttérváltozók is használhatók). A termőhelyi jellemzők közül mértük az erdők fény- és záródásviszonyait, a mikroklímát, az avar és a feltalaj fizikai-kémiai jellemzőit. Vizsgáltuk az állományokat körülvevő táji elemek eloszlását a jelenben és a múltban (feltárva az állományok tájhasználati viszonyait).

A vizsgálat egyik célja az volt, hogy élőlénycsoportonként feltárjuk a közösség biodiverzitása szempontjából legfontosabb háttérváltozókat, és az élőlénycsoport jellemzői, valamint a háttérváltozók közötti összefüggéseket függvénykapcsolatok (modellek) formájában leírjuk. Minden élőlénycsoport esetében vizsgáltuk a fajsza-
mát, és a fajösszetételt. Sok élőlénycsoport esetében feltárva a legfontosabb háttérváltozókat, megtalálhatjuk azokat az elemeket, amelyek regionálisan a legfontosabbak az erdei biodiverzitás fenntartása szempontjából (sok élőlénycsoport biodiverzitásában meghatározók). Ennek nagy jelentősége lehet a régió erdőkezelésének tervezésénél. A kapott modellek segítségével elvben az élőlénycsoportok változói predikálhatók (jóslhatók) is lehetnek a kapott háttérváltozók alapján. Vizsgáltuk továbbá az élőlénycsoportok kiemelt közösségi jellemzői közötti összefüggéseket. Ezek megmutatják, hogy milyen mértékben tekinthetők egymás indikátorainak a külön-

böző élőlénycsoportok, illetve hogy melyek mutatnak összefüggést a legtöbb másikkal.

Az élőlénycsoportokat meghatározó tényezők mellett fontos kérdés, hogy milyen összefüggések vannak a vizsgált potenciális háttérváltozók között. E tekintetben vizsgáltuk, hogy a faállomány és a táj jellemzői közül melyek határozzák meg az erdei mikroklimát (hőmérséklet-, páratartalom- és fényviszonyokat), illetve hogyan befolyásolják a talaj- és az avar jellemzőit. A mikroklima esetében vizsgáltuk, hogy a léghőmérséklet, a relatív páratartalom és a relatív diffúz fény milyen térbeli varianciát mutat a vegetációs periódus különböző időszakaiban, mennyire függ össze ez a három változó, valamint milyen faállomány és táji változókkal mutatnak összefüggést. A vegetáció elemzése során a talaj tulajdonságaira elsősorban, mint a vegetáció szerkezetét és összetételét jelentős mértékben meghatározó háttérváltozókra tekintünk (Thomas & Packham 2007). Azonban erdőállomány és a feltalaj sajátságai esetében felmerül egy ellentétes irányú meghatározottság is: a faállomány talajváltozókra gyakorolt hatása. A fafajösszetétel és faállomány-szerkezet elsősorban a különböző mértékű és jellegű avarprodukció révén, de akár az eltérő árnyalásból, csapadék visszatartásból eredő hatásai miatt befo-

lyásolja a talajt, elsősorban a talaj felső rétegének időben viszonylag gyorsan változó jellemzőit (pl. humusztartalom, tápelemtartalom, kémhatás). A vizsgált területen a faállomány sokkal nagyobb változatosságot mutat, mint az erdők fő genetikai talajtípusa (amely zömében pszeudoglejes, vagy agyagbemosódásos barna erdőtalaj), ezért jelen tanulmányban elsősorban azt vizsgáltuk, hogy a faállomány (mint háttérváltozó), hogyan befolyásolja a feltalaj és az avar jellemzőit.

E tanulmányban bemutatott eredmények már megjelent nemzetközi publikációkon alapulnak: a talajszint mohái (Márialigeti et al. 2009), a kéreglakó mohák és zuzmók (Király & Ódor 2010, Király et al. 2013, Nascimbene et al. 2012, Ódor et al. 2013), a nagygombák (Kutszegi et al. 2015, Siller et al. 2013), a pókok (Samu et al. 2014), a szaproxyl bogarak (Lakatos et al. 2014), a madarak (Mag & Ódor 2015), valamint a háttérváltozókra vonatkozóan a fényviszonyok tekintetében (Tinya et al. 2009a,b). A többi élőlénycsoportra vonatkozó eredmények a tudományos publikációk különböző fázisaiban (előkészítés alatt, bírálat alatt, revízió alatt) vannak. A még publikálatlan (illetve csak konferenciákon bemutatott) eredmények részletesen megtalálhatók a kutatás honlapján (<http://orserdo.okologia.mta.hu/>).

Anyag és módszer

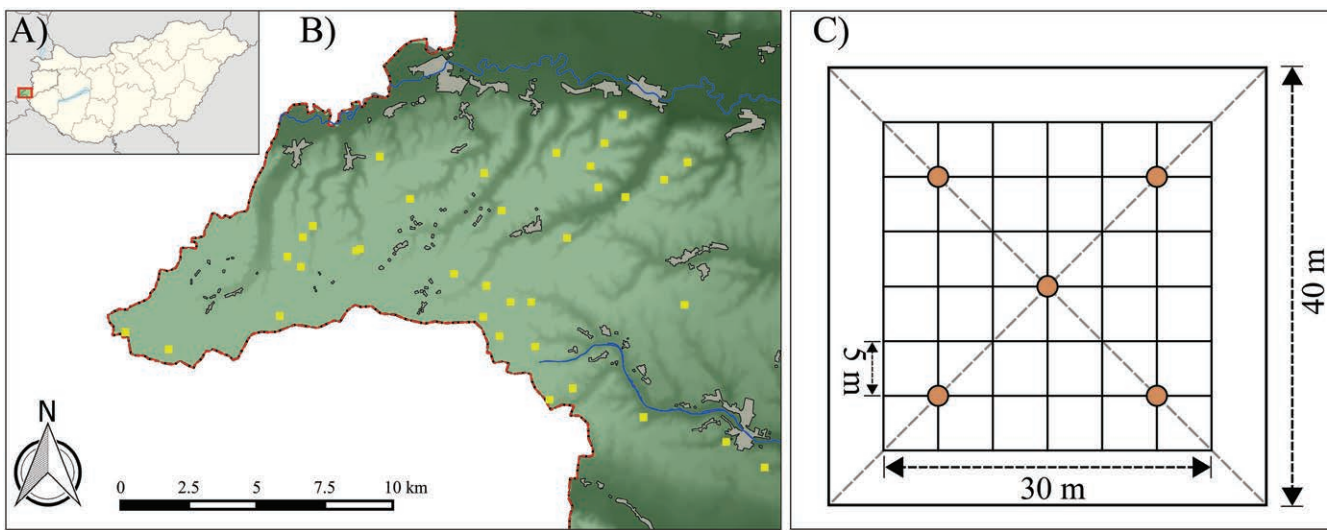
A terület bemutatása

(Ódor P., Tinya F., Márialigeti S. és Király I.)

A vizsgálati terület Magyarország nyugati részén, a Vendvidéken és az Őrségben helyezkedik el, északról a Rába, nyugatról és délről az országhatár, keletről az Őriszentpéter–Rábagyarmat vonal határolja, területe hozzávetőlegesen 13 km × 24 km (1.A,B ábra, É 46°51′–55′, NY 16°07′–23′). Földrajzi besorolás szerint a Nyugat-magyarországi peremvidék nagytájba, ezen belül a Vasi-hegyhát és a Felső-Zala völgy kistájakba tartozik (Dövényi 2010). A terület dombvidék, tengerszint feletti magassága 250 és 350 m közötti, nyugati részén a dombokat vízmosások, szűk völgyek tagolják, kelet felé a dombok egyre inkább ellaposodnak, közöttük a patak völgyek szélesebbek.

Az alapkőzetet üledékes kőzetek alkotják, elsősorban agyagos kavics, de előfordul agyag és homok is (Tímár 2002). A terület az ország legcsapadékosabb, szubalpin klímájú régiói közé tartozik, az átlagos éves csapadékmennyiség 750–800 mm, a tenyészidőszakra eső csapadék 490–510 mm körüli, az évi középhőmérséklet 9–9,5 °C közötti (Dövényi 2010). A nyugati Vendvidéken erőteljesebb a szubalpin klímahatás, ez a régió hűvösebb, párásabb és csapadékosabb a keletebbre fekvő Őrségnél.

A régió talajainak kialakulását jelentős mértékben meghatározza a csapadékos klíma, valamint a gyakran rossz vízvezető-képességű, agyagosodott alapkőzet. A talajok alapvetően savanyú kémhatásúak (felső 10 cm pH-ja 4,0–4,8



1. ábra. A vizsgálati terület földrajzi elhelyezkedése (A), a mintaterületek térképi pozíciói a régióban (B), a terepi mintavétel vázlatos rajza egy mintaterületen (C). A faállomány felvételezése 40 m × 40 m-es területen zajlott, a különböző élőlénycsoportok vizsgálatát ezen belül egy 30 × 30 m-es területen végeztük, egyes élőlénycsoportok felvételezése 5 m × 5 m-es rácshálóban történt. A barna pontok a talajcsapdák, és talaj mintavételi pontok pozícióját jelölik.

közötti) és erősen tápanyagszegények. A leggyakoribb típus a dombháton pszeudoglejes barna erdőtalaj, de kisebb területeken megjelenik az agyagbemosódásos barna erdőtalaj, vagy az erősen savanyú barna erdőtalaj is. A völgyekben nem karbonátos lejtőhordalék talajokkal, lejtőhordalék erdőtalajokkal, illetve különböző lápi és réti talajtípusokkal találkozhatunk (Tímár 2002).

A dombháton savanyú talajú, illetve mezofil lomberdőket találunk, amelyekben változatos elegyaránnal jelenik meg a kocsányos (*Quercus robur*) és kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*), a bükk (*Fagus sylvatica*), a gyertyán (*Carpinus betulus*) és az erdeifenyő (*Pinus sylvestris*). Az elegyfajok száma és aránya (a magyarországi viszonyokhoz képest) magas. A főbb elegyfajok a rezgőnyár (*Populus tremula*), a közönséges (bircses) nyír (*Betula pendula*), a madárcseresznye (*Prunus avium*), a szelídgesztenye (*Castanea sativa*) és a luc (*Picea abies*). A cserjeszint aránya az erdőkben változatos, elsősorban a lombos fajok (főleg a gyertyán és bükk) újulata alkotja. Az erdők aljnövényzetének borítása többnyire gyér, keverednek benne az üde lomberdők (*Oxalis acetosella*, *Ajuga reptans*, *Galium odoratum*) és a savanyú talajú erdők (*Galium rotundifolium*, *Luzula luzuloides*, *Carex pilulifera*) fajai. Az erdők nagy része a bükkösök (K5), gyertyános-ko-

csánytalan tölgyesek (K2), mészkerülő bükkösök (K7a) és gyertyános-tölgyesek (K7b), és mészkerülő erdeifenyvesek (N13) élőhely kategóriákba tartozik a fajok elegyarányától, termőhelytől és aljnövényzettől függően (Bölöni et al. 2011). Az erdők részletes leírása Tímár et al. (2002) munkájában olvasható. A mohaszint a lombos fák uralta állományokban gyér, elsősorban korhadó faanyaggon (*Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium velutinum*), és nyílt talajfelszíneken (*Atrichum undulatum*) jelenik meg, de jelentősebb fenyő elegyarány esetén folytonos mohatakaró is kialakulhat a talajszinten (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum formosum* dominanciával, Ódor et al. 2002). A völgyekben elsősorban kaszással kezelt réteket találunk, amelyek főbb típusai a lápi zsombékosok (B4), nem zsombékoló magassásrétek (B5), kékperjés rétek (D2), mocsárrétek (D34), franciaperjés (E1) és veres csenkeszes rétek (E2). A vízfolyások mentén égerligeteket (J5), fűzlápokat (J1a) és magaskórósokat (D5) találunk (Bölöni et al. 2011). A terület erdősültsége magas (80%), a rétek aránya 9%, a szántók aránya alacsony (7%), ezeket elsősorban a dombháton és lejtőkön alakították ki (Dövényi 2010).

A táj vegetációját (mind a megjelenő vegetáció típusokat, mind azok összetételét és szerkezetét) nagymértékben meghatározza a területen évszázadok óta jelen lévő emberi tájhasználat. A régió tájhasználat történetéről részletesen olvashatunk Bartha (1998), Gyöngyössi (2008), Pethő (1998), Tímár (2002), Tímár et al. (2002), és Vörös (1970) tanulmányaiban. Az intenzív emberi használat előtti idők vegetációjáról meglehetősen keveset tudunk, erre nehéz a jelenlegi vegetáció alapján következtetni. Ma is vita tárgya, hogy az erdeifenyő és az erdei fenyvesek nagy területi borítása mennyiben tekinthető a korábbi fenyő-nyír kor reliktumának (Pócs 1968), vagy az intenzív emberi használat hatására terjedt el az irtásgazdálkodás időszakában (Tímár 2002). A 11–18. század között a lakott területek környékén intenzíven használt rétek és trágyázott szántók helyezkedtek el, míg a nagy kiterjedésű külső területeken irtásgazdálkodást folytattak. Ennek során az erdőket kivágták, felégették, rajtuk néhány évig extenzív szántókat alakítottak ki, majd a szántókat felhagyták. A felhagyást követően kb. 20 év múlva a felferődött erdőt újra felégették és ismét szántóként hasznosították néhány



Elegyes kisparaszti szálalóerdő Kétvölgyön.

évig. Ebben az időszakban a területek művelési állapotai (erdő, szántó, kaszáló, legelő) folyamatosan változtak. Ez a gazdálkodásmód jelentős bolygatással, folyamatos tápanyag elvonással és erózióval járt, ami kedvezett a tápanyagszegény viszonyokat jól tűrő és pionír jellegű fajoknak, pl. erdeifenyő, csarab, sok acidofrekvens lágyszárú. Ezt fokozta a szántókon a bakhátak kialakítása, amely tovább növelte az eróziót, az erdőkben pedig a rendszeres alomszedés.

A 19. században az irtásgazdálkodás megszűnt, a tájhasználati módok stabilizálódtak. A települések körül állandósultak az intenzíven használt szántók, rétek, kaszálók, és az erdők, amelyeket alapvetően kisparaszti szálalással kezelték. Ez az erdő bölcs, de kvantitatív tervezés nélküli hasznosítását jelentette, megtartották a folyamatos erdőborítást, a faanyagtermelés kiszolgálta a mindenkor paraszti igényeket (tüzelő, időnként épületfa), biztosítva az erdő értékének megtartását a család későbbi generációinak számára. Emellett az alomszedés és egyéb másodlagos erdőkielések (pl. gyantagyűjtés) sokáig fennmaradtak.

A második világháború után a kisparaszti szálaló gazdálkodást egyre inkább a nagyüzemi, tervszerű erdőgazdálkodás váltotta fel, amelyre a vágásos gazdálkodás a jellemző. Lombos fafajok uralta állományokban fokozatos felújító vágásokkal, tűlevelű fajok esetében főleg tarvágással találkozunk. Ebben az időszakban az alomszedés, sarjztatás, egyéb erdőkielések megszűntek, illetve visszaszorultak. Napjainkban e változások hatására nő az erdőkben a lombos fafajok elegyaránya, és szorulnak vissza az aljnövényzetben az acidofrekvens növények.

Az adatgyűjtés módszerei

(Ódor P., Bidló A., Király I., Kovács B., Kövendi-Jakó A., Kutszegi G., Lakatos F., Mag Zs., Márialigeti S., Samu F. és Siller I.)

A vizsgálat során igyekeztünk lehatárolni azokat az erdőállományokat (alapsokaságot), amelyekre a feltett kérdések vonatkoznak. Ennek a vizsgált régió idős, felszíni víz által nem befolyásolt termőhelyen kialakult erdeit tekintettük. A vágásos üzemben kezelt erdők esetében az erdei biodiverzitás szempontjából rendkívül fontos tényező a faállomány kora. Mivel a fiatal és középkorú vágásos erdők nehezen vethetők össze a



Korhadó faanyagban gazdag fenyőelegyes lomberdő Két-völgy mellett (Pap-Erdő Erdőrezervátum).

régióban még mindig jelen levő kisparaszti szálaló erdőkkel, csak az idős állományokat vontuk be a vizsgálatba. A felszíni víz által befolyásolt erdőket azért hagytuk ki a vizsgálatból, mert azok élővilága termőhelyi okokból tér el jelentős mértékben az üde és savanyú talajú erdőkétől. A vizsgálat célja az volt, hogy az élővilág szempontjából legfontosabb faállomány jellemzőket (illetve a hozzájuk kapcsolódó termőhelyi változókat) tárja fel, ezért kor és termőhely szempontjából igyekeztünk hasonló állományokat bevonni a vizsgálatba. Az Országos Erdészeti Adattár 2000. évi adatbázisa alapján lehatároltuk a terület (1) felszíni víz által nem befolyásolt talajú, (2) 70 évnél idősebb faállományú, (3) plakor illetve enyhe lejtőkön megtalálható erdőrészeit. Az viszont célja volt a vizsgálatnak, hogy a régió különböző fajokösszetételű erdeit reprezentálja (lefedve a területre jellemző főbb fafaj kombinációkat). Emiatt az erdőrészeket csoportosítottuk a 3 legfontosabb fafaj: tölgy (kocsánytalan és kocsányos tölgy), bükk és erdeifenyő elegyaránya alapján, monodomináns és kevert állomány kombinációkat hozva létre. Az így kialakított csoportokból választottunk ki random módon 35 erdőállományt, vagyis rétegzett random mintavételt hajtottunk végre. A kiválasztott erdőrészek

legalább 500 m-re helyezkedtek el egymástól, a térbeli autokorreláció lehetőség szerinti csökkentése érdekében (1.B. ábra).

Minden kiválasztott erdőrészletben egy 40 m × 40 m-es mintaterületet jelöltünk ki, amely jól reprezentálta az erdőrészlet faállomány és termőhelyi viszonyait, az erdőbelsőben helyezkedett el, nem tartalmazott közelmúltbeli emberi létesítményeket (út, tűzrakóhely stb.). A faállományra vonatkozó felmérések ezen a területen zajlottak (1.C. ábra). Ennek közepén lehatároltunk egy 30 m × 30 m-es mintaterületet, ahol a különböző élőlénycsoportok mintavételei történtek. Több élőlénycsoport és háttérváltozó felvételezése során a 30 m × 30 m-es területet felosztottuk 36 db érintkező 5 m × 5 m kvadrátra, és ehhez igazodott a terepi mintavétel. A potenciális háttérváltozókat az alábbi szempontok szerint csoportosítottuk: fajokösszetétel, faállomány-szerkezet, aljzatviszonyok, fényviszonyok, táji változók, tör-

téneti változók, talaj és avar változók, mikroklíma (1. táblázat).

A faállomány felvételezése során minden 5 cm-es mellmagassági átmérő (DBH) feletti faegyed térképezésre került a mintaterületen belül. Megmértük az egyedek mellmagassági átmérőjét, magasságát (Vertex III ultrahangos fa-magasságmérő segítségével) és meghatároztuk fajfajukat. Faj specifikus függvényeket használva megállapítottuk a faegyedek törzstérfogatát (Sopp & Kolozs 2000). A felmért adatok alapján kifejeztük a faegyedek denzitását, a fajok elegyarányait (térfogat alapján), a fajokszámot, valamint a faj diverzitást a térfogatarányok alapján számolt Shannon-diverzitás segítségével (1. táblázat). A DBH adatok alapján megadtuk az állomány átlagos DBH-ját, valamint annak variációs koefficiensét (szórás és átlag hányadosa), a nagy fák (DBH > 50 cm) denzitását és a körlapösszeget. Az álló holtfa egyedek az élő faállománnyal együtt kerültek felvételezésre,

1. táblázat. A modellek során használt környezeti változók.

Környezeti változó	Egység	Átlag (tartomány)	Transzformáció
FAFAJ-ÖSSZETÉTEL			
Fajszám	–	5,63 (2–10)	ln
Faj diverzitás (Shannon)	–	0,847 (0,097–1,802)	ln
Bükk elegyarány	%	27,9 (0,0–94,4)	ln
Gyertyán elegyarány	%	3,9 (0,0–21,8)	ln
Tölgy elegyarány	%	36,4 (1,1–98,0)	ln
Erdeifenyő elegyarány	%	26,2 (0,0–76,9)	ln
Elegyfajok elegyaránya	%	0,02 (0,00–0,17)	ln
FAÁLLOMÁNY-SZERKEZET			
Fák denzitása	db/ha	593,39 (217,75–1392,75)	–
Nagy fák denzitása (DBH > 50 cm)	db/ha	17,14 (0,00–56,25)	ln
Cserjeszint denzitása (DBH = 0–5 cm)	db/ha	952,14 (0,00–4706,25)	ln
Körlapösszeg	m²/ha	32,87 (21,49–42,26)	–
Fák átlagos DBH-ja	cm	26,65 (13,70–40,75)	–
Fák DBH-jának variációs koefficiense	–	0,480 (0,172–0,983)	–
DBH osztályok diverzitása (Shannon)	–	1,257(0,975–1,513)	–
Álló holtfa térfogat	m³/ha	8,99 (0,90–65,02)	ln
Fekvő holtfa térfogat	m³/ha	10,51 (0,17–59,48)	ln
Holtfa térfogat	m³/ha	19,50 (1,93–73,37)	ln
ALJZATVISZONYOK			
Holtfa borítás	m²/ha	261,57 (79,44–729,99)	ln
Gyepszint borítás	m²/ha	740,80 (19,19–4829,30)	ln
Moha borítás	m²/ha	247,37 (16,57–2201,59)	ln
Nyílt talaj borítás	m²/ha	146,75 (8,56–472,22)	–
Avar borítás	m²/ha	9367 (7815–9834)	–

Környezeti változó	Egység	Átlag (tartomány)	Transzformáció
FÉNYVISZONYOK			
Relatív diffúz fény átlaga	%	2,93 (0,62–10,36)	ln
Relatív diffúz fény variációs koefficiense	%	0,51 (0,12–1,23)	ln
TÁJI VÁLTOZÓK			
Erdők aránya	%	89,80 (56,92–100,00)	–
Vágásterületek aránya	%	5,73 (0,00–23,03)	ln
Nyílt területek aránya (rétek, szántók, belterületek)	%	4,72 (0,00–45,25)	–
Táji elemek diverzitása (Shannon)	–	1,114 (0,108–1,858)	–
TÖRTÉNETI VÁLTOZÓK (1853)			
Erdők múltbeli aránya	%	76,58 (24,03–100,00)	–
Rétek múltbeli aránya	%	7,26 (0,00–40,73)	–
Szántók múltbeli aránya	%	16,16 (0,00–61,27)	–
Mintaterület erdő	bináris	0,800 (0–1)	–
TALAJ ÉS AVAR VÁLTOZÓK			
Avar pH	–	5,29 (4,86–5,68)	–
Talaj pH	–	4,33 (3,96–4,84)	–
Avar tömeg	g/900 cm ²	147,66 (105,41–243,08)	–
Lombavar arány	%	14,71 (2,54–32,80)	–
Korhadt avar arány	%	67,71 (51,58–84,16)	–
Talaj hidrolitikus aciditás	–	30,21 (20,68–45,22)	–
Talaj kicserélődési aciditás	–	15,27 (3,94–30,47)	–
Talaj agyag és iszap frakciójának aránya	%	51,95 (27,60–68,60)	–
Avar C tartalom	%	65,69 (42,87–78,09)	–
Talaj C tartalom	%	6,45 (3,30–11,54)	–
Avar N tartalom	%	1,28 (0,83–1,84)	–
Talaj N tartalom	%	0,22 (0,11–0,34)	–
Talaj AL-oldható P tartalom	mg P ₂ O ₅ /100 g	4,29 (1,96–9,35)	–
Talaj AL-oldható K tartalom	mg K ₂ O/100 g	7,74 (4,00–13,10)	–
MIKROKLÍMA			
Napi átlagos hőmérséklet eltérés	°C	–0,10 (–0,93–0,73)	–
Napi hőingás eltérés	°C	0,94 (–0,42–2,49)	–
Napi átlagos páratartalom eltérés	%	0,84 (–1,83–3,32)	–
Napi páratartalom ingadozás eltérés	%	1,89 (–2,27–6,58)	–

facsonkok és tuskók esetén térfogatukat henger illetve csonka kúp alapján határoztuk meg (átmérő és magasság mérések segítségével). A fekvő holtfa esetében az 5 cm-nél vastagabb és 0,5 m-nél hosszabb darabok kerültek felvételezésre a 30 m × 30 m-es mintaterületen, a darabok térfogatát átmérő és hossz mérések alapján számoltuk ki. A holtfa adatok alapján megadtuk a fekvő és az álló holtfa egységnyi területre vonatkoztatott térfogatát (1. táblázat). A cserjeszint elemeinek az 5 cm DBH-t el nem érő, de a 0,5 m-es magasságot meghaladó fásszárú egyedeket (fa- és cserjefajokat) tekintettük. A 40 × 40 m-es mintaterü-

letre vonatkozóan számolással állapítottuk meg a cserjeszint egyedszámát, ami alapján megadtuk a cserjeszint denzitását (1. táblázat). A faállomány és a cserjeszint felvételezése 2005–2006-ban történt.

A fényviszonyok jellemzésére az 1,3 m magasságban, LAI-2000 Plant Canopy Analyzer műszerrel mért relatív diffúz fényt használtuk. Ez a lombkorona feletti és a lombkorona alatti diffúz fény arányát (a lombkorona által kiszűrt diffúz fény arányát) fejezi ki százalékos értékben (Tinya et al. 2009a,b). A mérések a 30 m × 30 m-es mintanegyzetben belül a 36 db kvadrátban zajlottak,

így meg tudtuk adni a fény mintaterületen belüli átlagos értékét és variációs koefficiensét (1. táblázat). A lombkorona feletti fényviszonyok megállapításához időben szinkronizált méréseket végeztünk az állományhoz közeli nyílt területen. A fényviszonyok mérését 2006 és 2007 során végeztük. A fent említett módszer mellett egy másik módszert is alkalmaztunk, amely a faegyedek koronáinak részletes mérésén alapult, majd ezeket az adatokat felhasználva egy térben explicit faállomány modellt hoztunk létre a tRAYci szoftver segítségével (Brunner 2004). Ennek révén az állományon belül a tér bármely pontjára predikálni tudtuk a fény relatív mennyiségét. A modellt parametrizáló terepi felmérés és a feldolgozás módszertana részletesen megtalálható Tinya et al. (2009a,b) és Tinya (2011) publikációiban. A tRAYci modell segítségével kapott relatív fényértékeket egyedül az epifiton mohák és zuzmók esetében használtuk, ahol a vizsgált faegyedek fényviszonyait predikáltuk vele.

A táji változók rögzítése során a mintaterületek 300 m-es körzetében térképeztük a főbb tájhasználat típusokat légifotók és térképek segítségével. A feldolgozás és összevonások során az alábbi tájhasználat típusokat használtuk az elemzésekhez: erdők (faállomány idősebb, mint 20 év), nyílt vágásterületek és fiatalosok (faállomány fiatalabb, mint 20 év), nyílt területek (gye-

pek, rétek, emberi létesítmények összevonva, 1. táblázat). A táji elemek diverzitását Shannon-diverzitással fejeztük ki, a táji elemek területarányával számolva. A múltbeli tájhasználati viszonyok feltárásához az 1853-as 2. katonai felmérés térképszelvényeit használtuk (Arcanum 2006). Ez alapján a mintaterületek 300 m-es körzetében megállapítottuk az erdők, szántók és rétek arányát, valamint, hogy az adott mintaterület erdő volt-e a vizsgált időszakban, vagy nem (1. táblázat).

A talaj és avar jellemzőit mintaterületenként 5 db, szisztematikusan elhelyezett mintapont alapján vizsgáltuk (1.C. ábra). A minták feldolgozása során megállapítottuk az egységnyi felületre jutó avertömeget, a lombavar arányát, a pH-t (vízben), az avar szén és nitrogén tartalmát. Ugyanezeket a pontokon a feltalaj 0–10 cm-es rétegéből vettünk talajmintát. A talajminták esetében a pH, hidrolitos és kicserélődési aciditás, az agyag és iszapfrakció aránya, a szerves szén, nitrogén, ammónium-laktát (AL)-oldható foszfor és kálium tartalmat határoztuk meg (1. táblázat). Az 5 mintaponton mért adatokat mintaterületenként átlagoltuk. A pH vizes szuszpenzióból potenciometrikus pH mérővel, a hidrolitos és kicserélődési aciditást titrálós módszerrel (Bellér 1997), az agyag-iszap frakció arányát ülepítési módszerrel (Cools et al. 2010), a szerves



Tanácskozás a gombák felvételezése közben.

szén és nitrogén mennyiséget száraz égetéssel elemvizelés során Elementar Vario EL III CNS készülékkel, az ammónium-laktát-oldható foszfortartalmat kolorimetriás módszerrel, a káliumtartalmat emissziós lángfotometriával állapítottuk meg (Bellér 1997). A talaj terepi mintavételezése 2009-ben történt.

A mikroklíma változók közül a léghőmérsékletet és a relatív páratartalmat 1,3 m magasságban mértük a mintaterületeken Voltcraft DL-120 TH mérő és adatrögzítő eszközökkel. Egy mintaterületen egy alkalommal 24 órán át végeztünk méréseket 5 perces rögzítési gyakorisággal. Öt napon belül mértük a mikroklímát minden mintaterületen, ezalatt két mintaterületen folyamatos, időben szinkronizált referencia-mérést végeztünk. A mintaterületeken mért adatokat mindig a szinkronban működő referencia pontokhoz viszonyítottuk. A mikroklíma mérést összesen nyolcszor végeztük el három vegetációs időszak alatt (2009. június, október; 2010. június, augusztus, szeptember, október; 2011. március, május). A feldolgozás során a léghőmérséklet és a légnedvesség átlagának és tartományának referenciától való eltérését használtuk (1. táblázat).

A gyepszint és a mohaszint felvételezése a 30 m × 30 m-es mintaterületen történt 2006 június-júliusában. A gyepszintbe belekerültek a lágyszárúak és a 0,5 m-es magasságot el nem érő fásszárúak (fa és cserjefajok, továbbiakban újulat). A felvételezés során a 30 m × 30 m-es területet felosztottuk 36 db érintkező 5 m × 5 m-es négyzetre, ezekben történt a fajok borításának rögzítése (1.C. ábra). Külön adatmátrixot készítettünk a lágyszárúak és az újulat esetében, rögzítve a fajok mintaterületenkénti borítását, amelyeket külön elemeztünk. A mohaszint esetében a talajon és fekvő holtfán megjelenő mohákat felvételeztük, a lágyszárúakhoz hasonlóan az 5 m × 5 m-es négyzetekben megállapítva a fajok borítását (Márialigeti et al. 2009). A gyepszint és a mohaszint borítását egyes élőlénycsoportok (pl. állatcsoportok) esetében felhasználtuk, mint háttérváltozót is (1. táblázat).

A mohaszint esetében külön vizsgáltuk a talaj moha propagulum bankját (a talajban levő életképes szaporító képletek összessége, Kövendi-Jakó et al. 2015). Mintaterületenként 3 talajmintát vettünk szisztematikus elrendezésben a talaj felső 5 cm-es rétegéből 2009 novemberében. A



Faállomány kora tavaszi felvételezése egy fajokban gazdag fenyőlelkes lombdűben Kétyölgy közelében.

mintákat 10 cm átmérőjű műanyag edényekben csíráztattuk nedves perliten, amire 1 cm vastagságban rétegeztünk a talajt. A csíráztatás 2009 novembere és 2010 januárja között növénynevelő házban zajlott, 18–21 °C-os hőmérsékleten, 8–16 óra között napfény, 16–18 óra között mesterséges fény biztosítása mellett. A kicsírázott mohaegyedeket az edényekre helyezett 7 cm × 7 cm-es, 1 cm beosztású rácsháló segítségével mintavételeztük. A fajok tömegességét az edényekre vonatkoztatott lokális frekvenciával állapítottuk meg (maximális frekvencia edényenként 49, mintaterületenként 147).

A fán élő mohák és zuzmók felvételezéséhez külön módszert alkalmaztunk. A 30 m × 30 m-es mintaterületen előforduló, 20 cm DBH-nál vastagabb faegyedek esetében becsültük a moha és zuzmófajok abszolút borítását a fatörzsek 1,5 m-es magasságáig. A felmért faegyedeken becsült fajonkénti borításértékeket mintaterületenként összevontuk, ezt az adatmátrixot használtuk az elemzés során (Király & Ódor 2010, Király et al. 2013, Nascimbene et al. 2012, Ódor et al. 2013).

A nagygyomok esetében mintaterületenként 36 db szisztematikusán kihelyezett, 5 m × 5 m-es

kvadrátban rögzítettük a fajok termőtesteinek jelenlétét (1.C. ábra). A mintavételt háromszor végeztük el: egyszer 2009 augusztusában, 2010 májusában, valamint a 2010 szeptembere és novembere közé eső időszakban. A kvadrátokban történt észlelésük alapján lokális frekvenciaértékekkel fejeztük ki a fajok tömegességi viszonyait a mintaterületeken. Egy gombafaj maximális lokális frekvenciája maximum 108 lehetett (3 mintavétel $\times$ 36 kvadrát). A fajokat három fő funkcionális csoportba soroltuk (talajlakó szaprotrófok, fán élők és ektomikorrhizaképzők), amelyeket külön-külön elemeztünk (Kutszegi et al. 2015).

A pókokat talajcspadával, és kézi motoros rovarszippantóval mintavételeztük. Mindkét mintavételt elvégeztük 2009. júniusában, októberében, 2010. novemberében, továbbá a talajcspadák gyűjtést megismételtük 2012. májusában is. A talajcspadák esetében szisztematikus elrendezésben, mintaterületenként 5 ponton helyeztünk ki gyűjtőedényt, a gyűjtés 27–31 napig tartott (1.C. ábra). A rovarszippantó esetében mintaterületenként első alkalommal 3, második alkalommal 5, míg a harmadik alkalommal 8 részmintát gyűjtöttünk. Mindkét módszer részmintái esetében meghatároztuk a fogott pókok fajtát. A kétféle módszer különböző időpontokban gyűjtött részmintáinak adatait összegezve, mintaterületenként megállapítottuk a fogott pókfajok egyedszámát, és ezt az adatmátrixot használtuk a további elemzések során (Samu et al. 2014).



Madarak reggeli pontszámlálása.

A futóbogarakat a pókoknál ismertetett talajcspadákkal gyűjtöttük, a példányok határozása után mintaterületenként összevonva a részmintákat és a gyűjtési időpontokat, szintén egyedszám adatokat elemeztünk.

A szaproxyl bogarak vizsgálata során fogófás mintavételt alkalmaztunk. Minden mintaterületre egy darab erdeifenyő, kocsánytalan tölgy és bükk fogófát helyeztünk ki 2010 februárjában. A fogófák a kihelyezés előtt frissen kerültek kivágásra, hosszuk 80 cm, átmérőjük 20–30 cm volt. A fogófákat 2010 májusában (erdeifenyő) illetve júniusában (bükk, tölgy) szedtük be, majd eklektorokban keltettük ki és gyűjtöttük be a fogófákból kirepülő bogarakat. A keltetés 12 hónapig, 2011 májusáig tartott, ezalatt a kikelt bogarakat rendszeresen begyűjtöttük, meghatároztuk, keltetés után a fogófákat szétbontottuk (Lakatos et al. 2014). A három fogófából kikelt bogárfajok egyedszámait mintaterületenként összevontuk, ezt az adatmátrixot használtuk az elemzés során.

A madarak mintavételezése 2006 költési időszakában pontszámlálással történt. Hajnalban a mintaterületek közepén végzett 10 perces megfigyelés alatt feljegyeztük a mintaterület 100 m-es körzetében észlelt (hallott vagy látott) madárfajok egyedszámát. Minden mintaterületen a felvételezést kétszer végeztük el a költési időszakban (április 10–május 10 és május 11–június 10 között). A két észlelés közül mindig a nagyobb egyedszám értéket használtuk fel a madárfajok mintaterület szintű adatmátrixában, amelyet az elemzés során használtunk (Mag & Ódor 2015).

Az adatfeldolgozás módszerei (Ódor P.)

Minden vizsgált élőlénycsoport esetében feltártuk, hogy mely háttérváltozók bizonyultak a legfontosabbnak a mintaterületre vonatkoztatott fajsza és a fajösszetétel esetében. A vizsgálat során használt háttérváltozókat az 1. táblázat tartalmazza.

A fajsza és a háttérváltozók közötti összefüggések megállapításhoz általános lineáris regressziós modelleket alkalmaztunk (Faraway 2005). Feltártuk a modellek során a fajsza háttérváltozókkal lefedett varianciáját (determinációs koefficiens, amely a modellek magyarázó erejét mutatja), a modellekbe került háttérvál-

tozók súlyát (azaz a lefedett varianciát), és irányát (fajszámot növelik, vagy csökkentik). A modellek építése előtt elvégeztük a fajszám adatok természetes alapú logaritmus transzformációját (nagyombok esetében négyzetgyök transzformációt alkalmaztunk), a háttérváltozókat pedig standardizáltuk. Egyes háttérváltozók esetében a normalitás biztosítása miatt szintén logaritmus transzformációt alkalmaztunk. A statisztikai úton történő modellszelekció előtt a háttérváltozókat előválogattuk a fajszámokkal és egymással mutatott korrelációik, illetve pontdiagramjaik alapján. Azok a háttérváltozók kerültek be a modellszelekcióba, amelyek a fajszámokkal szignifikáns korrelációt, és kiegyenlített pontdiagram eloszlást mutattak. A modellen belüli kollinaritás csökkentése miatt az egymással abszolút értékben 0,5 feletti korrelációs koefficiens mutató háttérváltozók közül, csak egy került be a modellszelekcióba. A modellszelekció részben a háttérváltozók manuális kiléptetésével történt deviancia elemzést és F-tesztet alkalmazva, részben automatizált kiléptető és beléptető algoritmusokat használó log-likelihood módszerrel, Akaike-féle információs kritérium alapján (ennek során az R programcsomag „step” függvényét alkalmaztuk). Bár fajszámok esetében gyakran alkalmazzák a Poisson-eloszlást feltételező regressziós modelleket, a mi esetünkben a fajszámok „ln” transzformációja után alkalmazott normál eloszlású hibátagot feltételező modellek mind a diagnosztikájuk alapján, mind variancia magyarázó erejük alapján jobbnak bizonyultak. A gombok esetében a harmadik (2010. szeptember–november közötti) mintavétel időpontja befolyásolhatta az észlelt fajok számát, ezért ennek hatását kiktattuk mind a függő, mind magyarázó változók esetében, parciális lineáris regressziót alkalmazva a modellépítés előtt (Legendre & Legendre 1998).

Minden élőlénycsoport esetében a fajösszetételt meghatározó háttérváltozók feltárásához direkt ordinációs módszert, a redundancia analízist (RDA) alkalmaztuk (Podani 1997). Ennek során megállapítottuk a modellekbe kerülő háttérváltozók variancia lefedését (a változók fontosságát). Minden élőlénycsoport esetében az elemzéshez a mintaterület $\times$ faj mátrixot használtuk, a fajok tömegességének megadása élőlénycsoportonként eltért (borítás, egyedszám, lokális frekvencia). A

tömegesség adatokat elemzés előtt „ln” transzformáltuk. Azokat a fajokat, amelyek kevesebb, mint 4 mintaterületen fordultak elő kihagytuk az elemzésből. Az RDA során ugyanazokat a háttérváltozókat használtuk fel, mint a fajszám modellek esetében (1. táblázat). Az ordinációs modellek esetében a háttérváltozók szelekciója egyenkénti beléptetéssel történt a háttérváltozókra jutó lefedett variancia alapján. A modell szelekció során a háttérváltozókra jutó variancia lefedés szignifikanciáját Monte-Carlo szimulációval teszteltük, 500 permutációt és F-tesztet alkalmazva. Ha a modellszelekció során a földrajzi koordináták szignifikánsnak bizonyultak, kiiktatva hatásukat a modelltől, kovariánsként alkalmaztuk őket. A gombok esetében hasonlóan jártunk el a harmadik mintavétel időpontjának hatásával.

A fenti, minden élőlénycsoport esetében alkalmazott elemzés mellett, egyes élőlénycsoportoknál további elemzéseket végeztünk. A fán élő mohák és zuzmók vizsgálatakor a faegyedek szintjén is elemeztük a fajszámot és a fajösszetételt. Ennek során a fajszámok vizsgálatához lineáris kevert modelleket alkalmaztunk, amelyek során a fafajokat, a DBH-t és a fényt tekintettük háttérváltozónak a mintaterületeket pedig random faktorként kezeltük (Faraway 2006). A fajösszetételt kanonikus korrespondencia elemzéssel (CCA) végeztük, amely során szintén random faktorként kezeltük a mintaterületeket. A talajszint moháit vizsgálva összevetettük a felszíni mohavegetáció és a moha propagulum bank fajösszetételét és fajgazdagságát. A szaproxyl bogarak esetében összevetettük a három fogófa (tölgy, bükk, erdeifenyő) fajösszetételét.

A mikroklima esetében vizsgáltuk a hőmérséklet és a relatív páratartalom átlagainak, szélsőértékeinek és mintaterjedelmének térbeli varianciáját a vegetációs időszak különböző időpontjaiban. Az egyes mintavételi időszakok közötti eltérést Bartlett-teszttel és Tukey-féle többszörös összehasonlítással elemeztük (Zar 1999). A vizsgált változók közötti összefüggések feltárását az átlagaik korrelációelemzésével végeztük el minden mintavételi időszak esetében. A hőmérséklet és páratartalom változók szoros korrelációja lehetővé tette – az összes mintavételi időszakot felhasználva – az egységes és független származtatott mikroklima változók kialakítását, amelyeket indirekt ordinációval (standardizált főkomponens

analízissel, PCA) hoztunk létre (Podani 1997). A főkomponens elemzés során kapott mikroklíma változók, valamint a relatív diffúz fény átlagának, illetve variációs koefficiensének és az egyes potenciális faállomány és táji változók összefüggéseit általános lineáris modellekkel vizsgáltuk, az élőlénycsoportok fajsza­mainál bemutatott eljárást követve. A talaj-avar és a faállomány változók közötti összefüggések feltárásához az RDA direkt ordinációs módszerét alkalmaztuk.

Vizsgáltuk az élőlénycsoportok közötti összefüggéseket mind a fajsza­mok, mind a fajösszetétel esetében. A fajsza­mok esetében ez korreláció elemzéssel történt Holm korrekciót alkalmazva

(Reiczigel et al. 2007), a fajösszetétel esetében pedig mátrix korrelációt és Mantel-tesztet alkalmaztunk (Podani 1997). Összehasonlítottuk az élőlénycsoportok fajsza­mait a teljes minta és a mintaterület szintjén is, valamint a kettő hányadosával közelítettük az élőlénycsoport béta-diverzitását (Magurran 2004)

A fajsza­m modelleket és a Mantel-tesztet R statisztikai környezetben hajtottuk végre a „vegan” programcsomagot használva (The R Development Core Team 2012, Oksanen et al. 2011), az ordinációkhoz Canoco for Windows 4.5 programcsomagot használtunk (ter Braak & Smilauer 2002).

Eredmények és megvitatás

A faállomány és a mikroklíma összefüggései (Kovács B. és Ódor P.)

Az Őrség területe a mérsékelt nedves-mérsékelt hűvös klímazónába sorolható (Dövényi 2010), amelyet eredményeink is tükröznek. A nyolc mérési időszak 24 órás hőmérséklet és relatív páratartalom adatai olvashatók a 2. táblázatban.

A hőmérséklet és a relatív páratartalom átlagának, szélsőértékeinek és mintaterjedelmének mintaterületek közötti variációját vizsgáltuk a vegetációs időszak különböző időpontjaiban (3. táblázat). A legnagyobb variációt tavasszal tapasztaltuk, míg ősze a mért mikroklíma változók kisebb eltérést mutattak a mintaterületek között. A minimumértékekben mért variancia nagyobb volt, mint az átlagok vagy a maximumok esetén. A variancia csökkenése egybeesett a lombosodás fejlettségének (a záródás, illetve a lombsűrűség) csúcsával, azaz ahogy azt számos vizsgálat sugallja (például Holst et al. 2004, von Arx 2012), a vegetációs időszak folyamán, tavasztól ősziig nő az erdők mikroklíma-kiegyenlítő hatása, amelyben az lombosodás árnyékolása nevezhető meg az egyik kulcsfaktorként.

A mikroklíma változók közötti összefüggések feltárását az átlagaik korrelációelemzésével vé-

geztük. Feltételezéseinkkel és számos vizsgálat eredményeivel (pl. Matlack 1993, Heithecker & Halpern 2006) szemben, a diffúz fény mennyisége sem a hőmérséklettel ($r = -0.17$; $p = 0.353$), sem a relatív páratartalommal ($r = 0.21$; $p = 0.236$) nem korrelált. Kimutattuk azonban, hogy a hőmérséklet és a relatív páratartalom között konzisztens és erősen negatív összefüggés állt fenn: a korrelációs együttható -0.36 ($p = 0.032$) és -0.89 ($p < 0.001$) között változott (2. ábra). Ez az összefüggés széles körben ismert (pl. Ahrens & Henson 2015), erdei mikroklíma vizsgálata során is kimutatták (Baker et al. 2014), azonban kevés vizsgálat számszerűsíti a kapcsolat erősségét. Hasonló eredményekre jutottak például von Arx et al. (2012), több különböző állománytípus és mintavételi időpont elemzésekor, illetve Eskelson et al. (2013) patakminti ligeterdőkben végzett munkájukban.

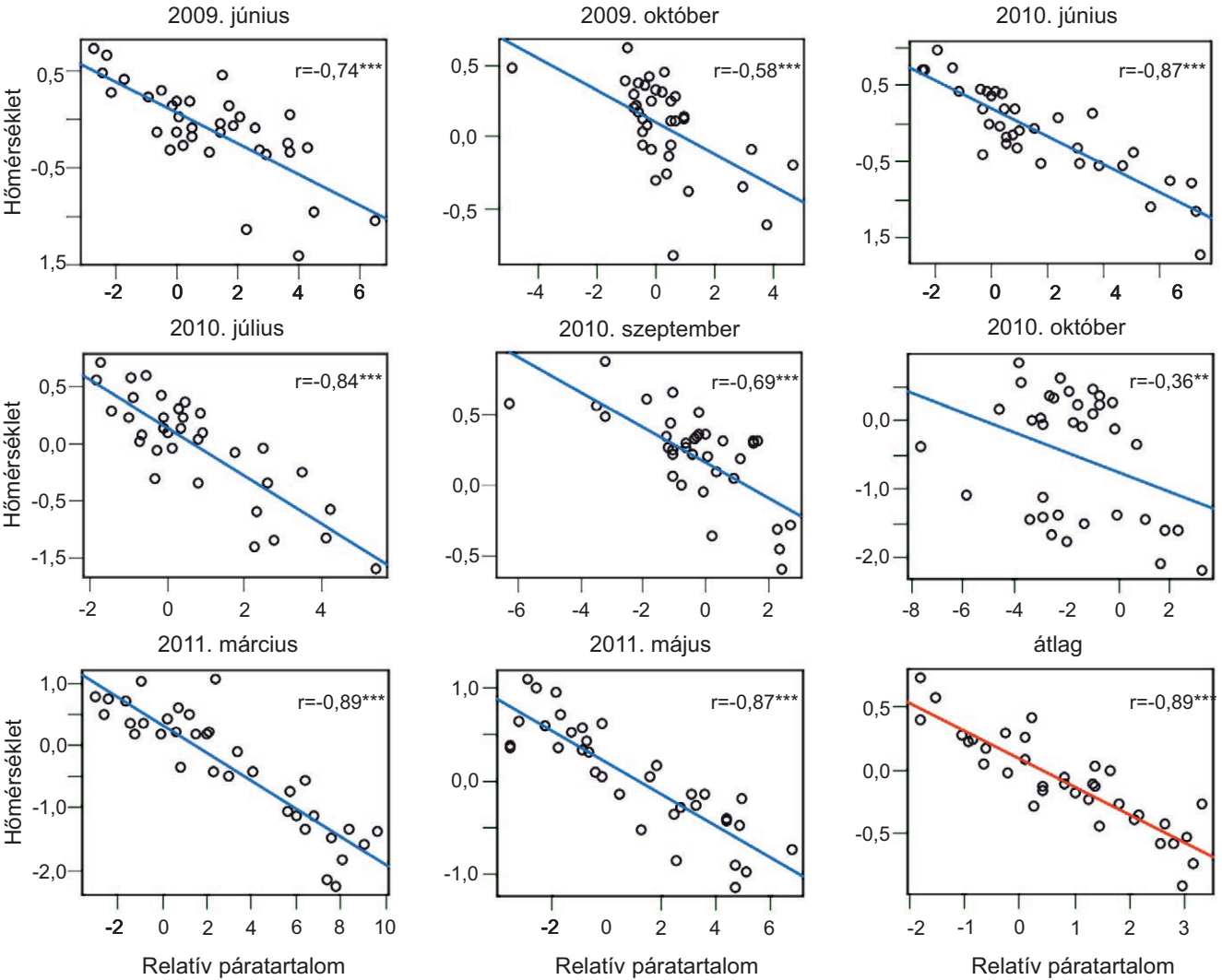
A mikroklíma-változók szoros korrelációja lehetővé tette, hogy a főkomponens analízis variancia sűrítését felhasználva az eredeti hőmérséklet és páratartalom adatokból származtatott mikroklíma változókat hozzunk létre. Az első PCA-tengely az összvariancia 27,25%-át fedte le és alapvetően egy hőmérséklet – páratartalom gradienst eredményezett, amelynek negatív oldalán a magas páratartalommal és alacsonyabb

2. táblázat. A 2009 és 2011 közötti mérési időszakok hőmérséklet (T) és relatív páratartalom (RH) adatai. átl. – napi átlag, min. – napi minimum, max. – napi maximum, tart. – napi ingadozás.

Mintavételi időszak	RH _{átl} (%)	RH _{min} (%)	RH _{max} (%)	RH _{tart} (%)	T _{átl} (°C)	T _{min} (°C)	T _{max} (°C)	T _{tart} (°C)
2009. június	79,86	41,47	97,07	55,6	15,8	6,46	26,15	19,7
2009. október	90,6	55,63	97	41,37	9,47	3,08	15,94	12,86
2010. június	73,27	43,84	95,08	51,24	21,38	13,24	31,15	17,91
2010. július	87,9	50,16	96,63	46,47	17,54	12,37	28,25	15,88
2010. szeptember	87,77	50,86	97,03	46,17	12,56	6,75	19,02	12,27
2010. október	88,37	62,15	95,59	33,44	11,07	6,46	16,74	10,29
2011. március	60,18	22,44	94,19	71,75	9,34	-4,35	22,33	26,68
2011. május	72,91	41,1	92,85	51,74	15,64	5,95	25,64	19,69

3. táblázat. A mikroklima változók mintaterületek közötti variációja a különböző mintavételi időszakokban. Az időszakok közötti eltérést Bartlett-tesztel vizsgáltuk, az értékek melletti betűk az értékek közötti statisztikai azonosságot, illetve eltérést jelölnek többszörös összehasonlítás alapján, $p < 0,05$ szignifikancia szintet alkalmazva. dRH – referenciához viszonyított páratartalom eltérés, dT – referenciához viszonyított hőmérséklet eltérés, átl – napi átlag, min – napi minimum, max – napi maximum, tart – napi ingadozás.

	dRH _{átl}	dRH _{max}	dRH _{min}	dRH _{tart}	dT _{átl}	dT _{max}	dT _{min}	dT _{tart}
Bartlett-féle K	41,76	265,635	14,706	22,159	79,406	54,027	44,935	42,968
p-érték	<0,01	<0,01	0,039	0,002	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
2009. június	4,853 ^{a, b}	3,098 ^{a, b, d}	10,929 ^{a, b}	14,43 ^{a, b}	0,23 ^{a, b}	0,499 ^{b, c}	0,567 ^{a, b}	0,915 ^{a, b}
2009. október	2,586 ^a	1,108 ^{a, d}	20,825 ^a	16,899 ^{a, b}	0,101 ^a	0,164 ^a	0,409 ^a	0,476 ^a
2010. június	7,791 ^{b, c}	6,597 ^b	13,61 ^{a, b}	11,888 ^{a, b}	0,347 ^{b, c}	1,217 ^c	0,79 ^{b, c}	2,287 ^{b, c}
2010. július	3,134 ^{a, b}	0,747 ^{c, d}	11,054 ^{a, b}	11,131 ^{a, b}	0,202 ^{a, b}	0,5 ^{b, c}	0,668 ^{a, b, c}	1,243 ^{a, b, c}
2010. szeptember	3,446 ^{a, b}	0,317 ^c	11,632 ^{a, b}	10,332 ^a	0,104 ^a	0,294 ^{a, b}	0,4 ^a	0,623 ^a
2010. október	5,051 ^{a, b}	1,529 ^{a, d}	10,953 ^{a, b}	7,438 ^a	0,841 ^{b, c}	0,867 ^c	1,493 ^{b, c}	1,689 ^{b, c}
2011. március	14,325 ^c	34,978 ^e	5,572 ^b	30,618 ^b	0,898 ^c	1,345 ^c	2,189 ^c	2,942 ^c
2011. május	8,841 ^{b, c}	5,368 ^b	11,396 ^{a, b}	14,23 ^{a, b}	0,351 ^{b, c}	0,488 ^{b, c}	1,026 ^{b, c}	1,575 ^{b, c}
Átlag	2,241	1,13	4,264	4,626	0,141	0,185	0,361	0,586



2. ábra. A nyolc mérési időszak hőmérséklet (dT) és relatív páratartalmának (dRH) referencialoggerek átlagától vett eltéréseinek korrelációelemzése. Az ábrán feltüntettük a Pearson-féle korrelációs együtthatókat, valamint a p-értékeket.

4. táblázat. A mikroklíma változók regressziós modelljeiben a háttérváltozók variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. Az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R²), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját.

Magyarázó változó	Irány	Variancia (%)	F-érték	p-érték
1. PCA-tengely (meleg és száraz mikroklíma irányba nő) (R ² = 0.61, F = 14.30, p < 0.001)				
Gyertyán elegyarány	–	33,31	29,04	<0.001
Cserjeszint denzitása	–	14,05	12,25	0,002
Erdők aránya	+	11,62	10,14	0,003
Tölgy elegyarány	+	6,62	7,76	0,023
2. PCA-tengely (mikroklíma ingadozás nő) (R ² = 0.22, F = 4.19, p = 0.013)				
Avarborítás	–	11,09	4,8308	0,036
Erdők aránya	–	9,74	4,2433	0,048
DBH osztályok diverzitása (Shannon)	–	8,02	3,4949	0,071
A relatív diffúz fény átlaga (R ² = 0.65, F = 21.64, p < 0.001)				
Körlapösszeg	–	37,06	35,553	<0.001
DBH osztályok diverzitása (Shannon)	–	19,67	18,87	<0.001
Tölgy elegyarány	+	10,95	10,502	0,003
A relatív diffúz fény variációs koefficense (R ² = 0.49, F = 11.94, p < 0.001)				
Fák átlagos DBH-ja	–	35,56	23,763	<0.001
Körlapösszeg	–	13,48	9,006	0,005
Bükk elegyarány	–	4,56	3,049	0,091

átlaghőmérséklettel jellemezhető mintaterületek, míg a pozitívon a melegebb, de szárazabb állományok helyezkedtek el. A második PCA-tengely (17.69%) a mintaterjedelem gradiensét adta meg: pozitív irányba nőtt a hőmérséklet és a páratartalom napi ingadozása. Így tehát az ordinációval lehetőségünk nyílt egy „átlagos mikroklíma” (első PCA tengely) és egy „napi ingadozás” (második PCA tengely) változókat definiálni.

Az első PCA tengely regressziós modellje alapján a zárt erdők hűvösebb és párásabb mikroklímáját elsődlegesen a gyertyán elegyaránya, illetve a cserjedenzitás határozta meg, míg az idős lombos erdők aránya, valamint a tölgyfajok relatív elegyaránya a melegebb és szárazabb mikroklímát eredményezett (4. táblázat). A modell varianciafedése 65,6%. A mikroklíma-változók napi ingadozását az avar borítása, az idős erdők aránya és az átmérőosztályok Shannon-diverzitása csökkentette. Ez a modell az előzőhöz képest kisebb magyarázó erejűnek bizonyult (28,9%-os lefedés). A hűvös és párás mikroklíma fenntartásában tehát a gyertyán elegyarány, általánosítva az alsó lombkoronaszint tekinthető kulcsfontosságúnak, aminek hatását a jól fejlett cserjeszint tovább erősíti. A sűrű lombzat, a jól fejlett lombkorona-szerkezet és dús cserjeszint

elsődlegesen az evapotranspiráció lassításával, az árnyékolás növelésével valamint a szél általi átkeveredés csökkentésével növeli a páratartalmat az egyes állományokban (Geiger et al. 1995, Clinton 2003, Williams & Ward 2010). Az idős lomberdők aránya, illetve a tölgyfajok relatív elegyaránya a kevésbé tömött lombzat, a kisebb



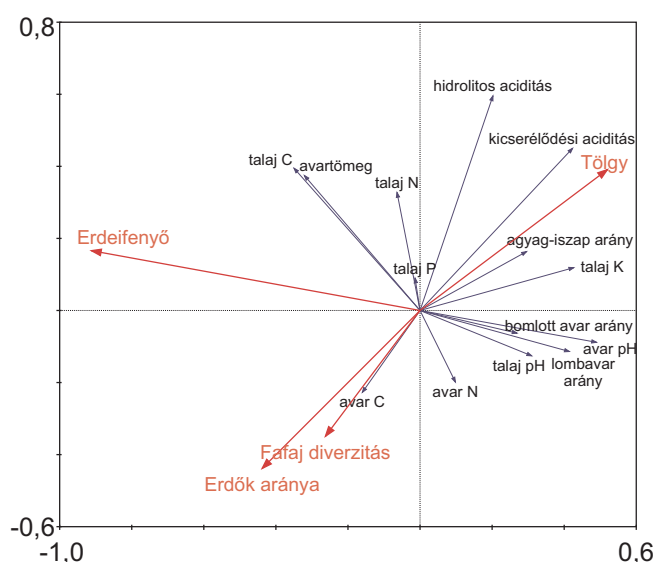
Bükk uralta állomány Felsőszölnök közelében a Vendvidéken.

össz-levélfelület (Bequet et al. 2011), a csökkenő fotoszintetikus aktivitás (Ryan et al. 1997), a lombkoronában található nagyobb holtfa-mennyiség (Fuller et al. 2012), valamint ezen állományok és fajok fokozottabb erdészeti hasznosítása révén növeli a hőmérsékletet. A zárt erdőkben a mikroklima napi ingadozását csökkentette az avarborítás (4. táblázat). Az avartakaró egy olyan porózus réteget képez a talajfelszínen, ami a talaj nedvességtartalmát és benne lévő vizet fokozatosan párologtatja el, jelentős a vízmegtartó képessége, ezáltal fontos szerepet játszik a talaj és a lombkorona közötti víz- és energiaáramlásban (Ogee & Brunet 2002, Matthews 2005). A laza, levegőben gazdag avartakarónak jelentős szigetelő hatása is van, így csökkenti a talaj felmelegedését, illetve lehűlését. Matlack (1993) munkájához hasonlóan, ezt a hatást 1,3 méteren is ki tudtuk mutatni. Más vizsgálatok is megneveztek továbbá az idős erdőket vagy az állománykort az erdei mikroklima stabilitását növelő tényezőként (pl. Baker et al. 2014), amit elemzésünkkel szintén meg tudunk erősíteni.

A diffúz fény átlagos mennyiségét leíró modell a variancia 67,7%-át fedte le (4. táblázat). A szignifikáns háttérváltozók közül a körlapösszeg és az átmérőosztályok diverzitása csökkentette, míg a tölgyek elegyaránya növelte az átlagos fény mennyiséget. A fény variációs koefficiense a zárt erdők állományterében mérhető fényellátottság térbeli változékonyságát fejezi ki. A modellbe (56,6%) bekerült változók – az átlagos átmérő, a körlapösszeg és a bükk relatív elegyaránya – egyaránt csökkentették a heterogenitást, azaz kiegyenlítettebb fényklimát idéztek elő. Az élőfakészlet számos vizsgálatban megjelenik, mint az állományterbe jutó fény mennyiségét alapvetően meghatározó háttérváltozó (Heithecker & Halpern 2006), ami gyakran összefügg a lombkorona zártságának mértékével. Az átmérőosztályok diverzitása a fák méret szerinti megoszlásának egyenletességét fejezi ki, növekedése az állomány összetettségének és színtettségének növekedését mutatja. Értéke összefügg a lombkorona színtettségével is, nagyobb átmérő diverzitás esetében a levélfelület index és a beérkező sugárzás elnyelésének mértéke is nő (Beudet et al. 2004, Aubin et al. 2009).

A faállomány és a talaj-avar változók összefüggései (Bidló A. és Ódor P.)

A talaj és avar változók elemzése során háttérváltozóként az 1. táblázat faállomány-összetétel és faállomány-szerkezet változóin kívül a gyepszint és a mohaszint borítását is figyelembe vettük (mint az erdő fontos szerkezeti jellemzőjét). Az RDA elemzés során a talaj-avar változókat tekintettük függő változónak, a faállomány jellemzőket magyarázó változóknak, a földrajzi koordinátákat pedig kovariánsként kezeltük. Az RDA modellben négy kanonikus változó bizonyult szignifikánsnak, amelyek közül három a fafajösszetételt jellemzi (3. ábra). A modell determinációs koefficiense 0,29 ($F = 2,9$; $p = 0,001$), az első tengely a függő változók varianciájának 10,7%-át, a második 9,1%-át magyarázza. A modellben a legnagyobb variancia lefedést az erdeifenyő elegyarány mutatta (9,3%), amellyel negatív összefüggést mutatott a talaj és az avar kémhatása, a lombavar és a bomlott avar tömegaránya, valamint kisebb mértékben az agyagiszap frakció aránya és a talaj oldható káliumtartalma. Az erdeifenyő elegyaránnal gyenge pozitív összefüggést mutatott az avartömeg és a talaj széntartalma, amelyet az erdeifenyő ne-



3. ábra. A talaj-avar változók (mint függő változók) és a faállomány összetétele és szerkezete (mint magyarázó változók) közötti redundancia elemzés diagramja. A változók magyarázata az 1. táblázatban található.

hezebben bomló avarja magyaráz. A talaj-avar változókat meghatározó másik háttérváltozó gradienst a tölgy elegyarány (variancia lefedés 5,1%) és az ezzel ellentétes irányba mutató fafaj diverzitás (variancia lefedés 5,8%), valamint az idős erdők aránya (variancia lefedés 6%) alkotta, ezek részesedése a két RDA tengelyen hasonló. A tölgy elegyaránnal pozitív összefüggést mutat a hidrolitos és kicserélődési aciditás, valamint az agyag-iszap frakció és a talaj káliumtartalom. A tölgy elegyaránnal negatív, az idős erdőkkel és a fafaj diverzitással pozitív összefüggést mutatott az avar széntartalma. Az avar és a talaj nitrogén tartalma, valamint a talaj AL-oldható foszfor tartalma nehezen hozható összefüggésbe a modellbe került háttérváltozókkal. A feltalaj és avar fizikai, kémiai változóit elsősorban a fafajösszetétel befolyásolta, amire elsősorban a talaj kémhatás és aciditás viszonyai bizonyultak érzékenynek. Az avar mennyiségét és minőségi összetételét elsősorban a lombos és a tűlevelű fák elegyaránya határozta meg. Az elemtartalmak közül a szén- és káliumtartalom viszonylag érzékeny a faállomány összetételére, ezzel szemben a nitrogén- és foszfortartalom kevésbé. Az idős erdők táji szerepe nehezen értelmezhető, aciditást csökkentő hatásuk valószínűleg a közelmúlt talán kevésbé intenzív gazdálkodásával, a kisebb erózióval függ össze.

Lágyszárúak
(Márialigeti S., Tinya F. és Ódor P.)

A teljes mintában 134 lágyszárú faj fordult elő (1. melléklet), a mintaterületenkénti átlagos fajszám 21,1 volt. A lágyszárúak fajszámát elsősorban a fény mennyisége és a fafajszám növelte, kisebb pozitív hatása volt a táji elemek diverzitásának is (5. táblázat). A fajösszetétel esetében szintén a fény és a fafajszám bizonyult a legfontosabb tényezőnek (5. táblázat). Az ordinációs ábrán jól látható, hogy a legtöbb faj az 1. tengely mentén pozitív összefüggést mutatott a fénnel, a mohaborítással és a fafajszámmal (4. ábra). A fajok második tengely mentén történő eloszlása alapján azonban látható, hogy a fénnel és a mohaborítással a legszorosabb összefüggést elsősorban a savanyú erdei fajok, illetve a nem erdei fajok (réti, vágásterületi elemek és gyomok) mutatták. Az üde, zárt erdők növényei elsősorban a

5. táblázat. A lágyszárúak esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R²), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: ° <0,1; * <0,05; ** <0,01; *** <0,001.

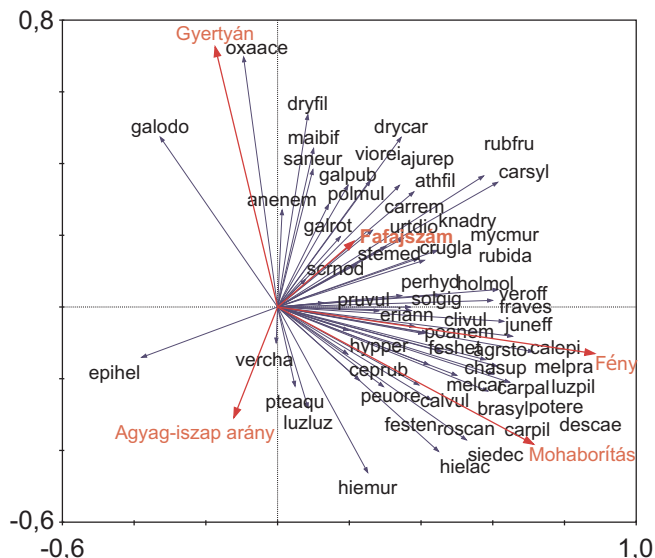
Változók	Irány	Variancia (%)	F-érték
Fajszám modell (R ² = 0,45; F = 9,88; p < 0,001)			
Relatív diffúz fény átlaga	+	21,7	12,94**
Fafajszám	+	21,3	12,70**
Táji elemek diverzitása	+	6,7	4,00°
Redundancia analízis (R ² = 0,37; F = 3,67; p < 0,002; 1. tengely 18,2%; 2. tengely 10,7%)			
Relatív diffúz fény átlaga		15	5,98**
Fafajszám		7	3,13**
Gyertyán elegyarány		6	2,47*
Talaj agyag és iszap frakciójának aránya		4	2,08*
Moha borítás		4	2,03*

fafajszámmal, gyertyán elegyaránnal mutatnak pozitív, míg a talaj finom fizikai frakciójával negatív összefüggést. Általánosan elmondható, hogy a zárt lombos erdők zónájában a fény mennyisége és mintázata tekinthető a lágyszárú közösséget meghatározó legfontosabb tényezőnek (Hardtle et al. 2003, Plue et al. 2013). Azonban az általunk vizsgált régióban megfigyelhető, hogy a fény bizonyos mennyiségének növekedése felett (nagy mértékben bontott, kiligetesedő állományok) már nem az erdei elemek tömegessége és fajgazdagsága nő, hanem egyre nagyobb arányban jelennek meg a nem erdei fajok (gyomok, vágásterületek és rétek növényei). Ezzel szemben, ha a lombkoronát kisebb záródási hiányok (lékek, fellazult foltok) törik meg, arra alapvetően a zárt erdei vegetáció reagál nagyobb tömegességgel és fajgazdagsággal (Tinya et al. 2009a). A fafajszám pozitív hatása a lágyszárú diverzitásra nem ennyire közvetlen. A nagyobb fafajgazdagság eredményezheti a fényviszonyok, valamint az avarprodukción keresztül az avar- és talajviszonyok nagyobb heterogenitását, ami növelheti állományon belül a lágyszárú közösség sokféleségét. Bár a fafajgazdagság és a lágyszárú szint diverzitása közötti pozitív összefüggés magyarázatait nehéz

megadni (és ez regionálisan eltér), a jelenséget számos tanulmány kimutatta (Vockenhuber et al. 2011, Macdonald & Fennia 2007). A fajszámot növelő tényezőnek bizonyult még a táji elemek diverzitása, amely feltehetően kedvez a nem erdei elemek zárt állományokban történő könnyebb megjelenésének. Érdekes eredmény, hogy a múltbeli tájhasználatot jellemző változók nem bizonyultak meghatározónak a jelenlegi fajgazdagság és összetétel szempontjából, pedig ennek hatását sok tanulmány kimutatta (Verheyen et al. 2003, Hermy & Verheyen 2007, Kelemen et al. 2014). Ennek egyik magyarázata az lehet, hogy a régióban az erdős tájat átalakító fragmentációs hatások olyan régóta érvényesülnek, hogy már nem figyelhető meg a késleltetett kihalás jelensége. A vizsgálat módszertani korlátai szintén okozhatták a történeti összefüggések elmaradását (ugyanis a kora tavaszi geofitonok kimaradtak a vizsgálatból, valamint a múltbeli tájhasználat feltárása is elnagyoltabb volt a célzottan ezt a kérdést vizsgáló kutatásokhoz képest). A fajösszetételben fontos tényező még a gyertyán elegyarány, amivel elsősorban zárt és üde lomberdei fajok korreláltak pozitívan. Ez feltehetőleg nem közvetlenül a fafajhoz, hanem egy árnyaló, második lombkoronaszint meglétéhez köthető jelenség. A talaj magasabb agyag és iszap aránya sok lágyszárú faj megjelenésére negatívan hatott, ami feltehetőleg az e jelenséggel összefüggő rosz-



A zárt bükkösökre fejletlen gyepterjeszt jellemző (Felsőszőlők).



4. ábra. A lágyszárúak fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (1. melléklet).

szabb vízgazdálkodással és pszeudoglejesedéssel magyarázható. A moha borítás szintén mutatott összefüggést a lágyszárúak fajösszetételével, a nagyobb mohaborítású állományokban nagy fajgazdagságban és tömegességgel jelentek meg a savanyú erdei fajok. Alapvetően pozitív összefüggés figyelhető meg az őrségi erdőkben a mohaszint és a gypszint borítása és fajgazdagsága között (Márialigeti et al. 2009), ami azért is érdekes, mert nem erdős élőhelyeken egyértelműen, de erdőkben is sok esetben negatív összefüggéseket kaptak a két szint között (Bergamini et al. 2001, Turkington et al. 1998). Ez a negatív kapcsolat az edényesek jobb forráshasznosításával és az ezáltal kompetíciós kiszorításával magyarázható, aminek viszont tápanyaglimitált, savanyú élőhelyeken – mint az őrségi erdők többsége – kisebb a jelentősége. Ezzel szemben a mohaszint elősegítheti egy párásabb, hűvösebb mikroklima kialakulását, valamint csökkentheti a feltalaj kiszáradását, ami szintén kedvező lehet az edényes fajoknak.

Újulat (Ódor P., Tinya F. és Márialigeti S.)

Az újulatot (0,5 m alatti fasszárúak) 40 faj alkotta a teljes mintában (2. melléklet), a mintaterületek

tős (Barbier et al. 2008, Hardtle et al. 2003, Tinya et al. 2009a).

Talajszint mohaközössége (Márialigeti S., Kövendi-Jakó A. és Ódor P.)

A talajszint mohaközösségét meghatározó háttérváltozókat Márialigeti et al. (2009) publikációjában közzétették, míg a moha propagulum bank és a felszíni mohavegetáció összehasonlítása Kövendi-Jakó et al. (2015) tanulmányában olvasható. A talajszinten összesen 79 mohafaj előfordulását rögzítettük (3. melléklet), a mintaterületenkénti átlagos fajszám 19,2 volt. Ezzel szemben a propagulum bank diverzitása jóval alacsonyabbnak bizonyult, a teljes minta 13 fajt tartalmazott (4. melléklet), a mintaterületek átlagos fajszáma 5,8 volt. A két közösség fajösszetétele jelentős mértékben eltért. Egyedül az *Atrichum undulatum*, *Dicranella heteromalla* és *Pohlia nutans* fajok tekinthetők gyakorinak mindkét közösségben. A propagulum bank domináns fajai (*Bryum rubens*, *Ditrichum* spp.) a felszíni vegetációban ritkák, csak a propagulum bankban fordult elő a *Dicranella rufescens*, *Philonotis arnellii*, *Physcomitrium pyriforme*, *Sphagnum* spp. és *Trichostomum brachydontium*. Ezzel szemben a talajszinten megjelenő domináns mohafajok közül sok nem jelenik meg a propagulum bankban, mint a talajlakó *Brachythecium rutabulum*, *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum formosum* fajok, vagy az élő és elhalt fákon megjelenő *Dicranum montanum*, *Frullania dilatata*, *Lophocolea heterophylla*, *Platygyrium repens*, *Plagiothecium* spp., *Radula complanata*. Összességében elmondható, hogy a moha propagulum bankot elsősorban rövid életű, csúcsotermő, kolonista illetve rövidéletű visszatérő stratégiát mutató mohák alkották, míg a felszíni mohavegetáció domináns évelő fajai gyakorlatilag hiányoztak. A két közösség fajkészletének eltérését, valamint a rövid életű fajok túlsúlyát számos összehasonlító vizsgálat igazolta (van Tooren et al. 1990, Jonsson 1993, Lloret 1994, During 1997, Hock et al. 2006; Caners et al. 2009). Azonban a legtöbb vizsgálat esetében a propagulum bank fajgazdagsága hasonló (vagy nagyobb) volt, mint a felszíni mohavegetációé (Jonsson 1993, Hock et al. 2006), az őrségi eredményekhez hasonló-

an fajszegény propagulum bankot inkább trópusi erdőkben találtak (Maciel-Silva et al. 2012). Számos vegetáció típusban (sziklagyepek, boreális erdők) a propagulum bank fontos szerepet játszik a bolygatások utáni regenerációban, valamint a fajok túlélésének biztosításában (van Tooren et al. 1990, Jonsson 1993, Lloret 1994, During 1997, Hock et al. 2006; Caners et al. 2009). Ezzel szemben az őrségi erdőkre vonatkozóan megállapítható, hogy a propagulum bank szerepe a mohaközösség regenerációjában (mind a talajlakó domináns fajok, mind a fekvő faanyagokon megjelenő fajok esetében) csekély, ebben sokkal nagyobb jelentősége van a túlélő felszíni gyepeknek és a propagulumok levegőn keresztüli transzportjának. Ugyanakkor meg kell jegyezni, hogy a propagulum bank fajszegénysége mögött módszertani okok is lehetnek. Míg a felszíni vegetáció esetében a teljes területen (30 m × 30 m) regisztráltuk a fajokat, addig a propagulum bank fajkészletét mintaterületenként három talajminta alapján állapítottuk meg. Az is elképzelhető, hogy a csírázás körülményei csak a fajkészlet egy részének kedveztek. Azonban az egy mintaterületről származó mintavételi egységek közötti eltérés rendkívül kicsi volt (megközelítőleg ugyanazok a fajok csíráztak ki). Ha egy mintavételi egység



Fejlett cserje- és gyepszinttel rendelkező fenyőelegyes lomb-erdő Őriszentpéter mellett.

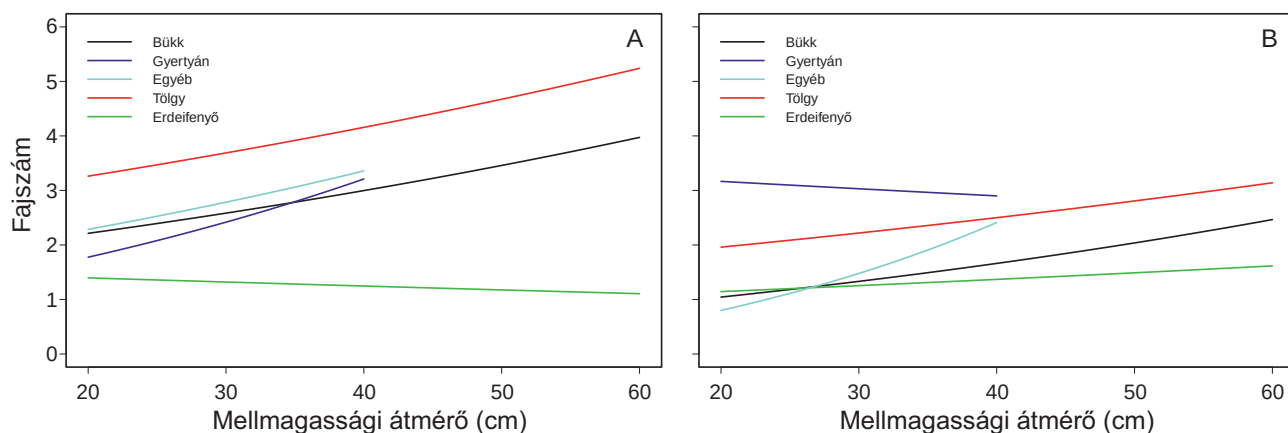
radásra érzékeny fakérgen és korhadékon megjelenő fajok esetében (Gustafsson & Eriksson 1995, Ranius et al. 2008, Thomas et al. 2001). Ugyanakkor a jelenséget egy közvetett hatás is magyarázhatja. Az egykori magas mohaszintű, zömében fenyő uralta erdők napjainkban sűrűbb cserjeszintet mutatnak, mint a lombos állományok a kedvezőbb fényviszonyok miatt, vagyis az erdefenyvesek ellombosodása figyelhető meg (Tímár et al. 2002). A fafajszám a légyszárúakhoz hasonlóan szintén a változatos fény és aljzatviszonyok megteremtése miatt lehet kedvező a mohák fajszerkezetére. A fénnel alapvetően a talajlakó mohák mutattak pozitív korrelációt, míg a kéreg és korhadéklakó fajok nem (Tinya et al. 2009a). A nagy fák denzitása szintén a fán élő fajok esetében jelentős, amit a kéreglakó mohák elkülönített vizsgálata is igazolt (Király et al. 2013), illetve a nagyméretű fák jelentősége a kéreglakó mohák szempontjából általános érvényűnek tekinthető (Aude & Poulsen 2000; McGee & Kimmerer 2002; Bardat & Aubert 2007).

Kéreglakó mohák és zuzmók (Király I., Nascimbene J., Tinya F. és Ódor P.)

A kéreglakó mohákat és zuzmókat, mivel gyakorlatilag térben együtt megjelenő közösséget alkotnak együtt értékeljük, bár külön elemeztük a fajgazdagságukat és fajösszetételüket meghatározó tényezőket. Külön-külön is publikáltuk a mohákra (Király & Ódor 2010) és a zuzmókra (Nascimbene et al. 2012) vonatkozó eredményeket, majd két cikkben összehasonlítottuk a két közösség fajgazdagságát (Király et al. 2013) és

fajösszetételét (Ódor et al. 2013) meghatározó tényezőket.

61 mohafajt regisztráltunk a kéreglakó mohák mintavétele során (5. melléklet), a mintaterületek átlagos fajszerkezetére 19,2-nek bizonyult egy faegyed átlagos fajszerkezetére 2,9 volt. A kéreglakó mohák fajszerkezetét mintaterület szinten a cserjeszint denzitása, a fafaj diverzitás és a fák mérete növelte, a fák denzitása csökkentette (8. táblázat). Faegyed szinten (amikor csak a fafajok, az átmérő és a fény hatását teszteltük), a fajszerkezetet alapvetően a fafajok határozták meg. Az erdefenyőn 1–2 faj kivételével nem éltek mohák, legfajgazdagabbnak a tölgyek bizonyultak, a bükkön és egyéb lombos fafajokon közepes fajgazdagságot találtunk (7.A. ábra). A fák mérete (az erdefenyő kivételével) növelte a fajszerkezetet. A fajösszetételt mintaterület szinten elsősorban a fafaj összetétel határozta meg (tölgy és erdefenyő elegyarány került bele a modellbe), de fontosnak bizonyult a mikroklíma, a fák mérete, az erdők táji aránya és a cserjeszint denzitása is (8. táblázat, 8. ábra). Az első tengely mentén alapvetően egy fafajösszetétel (erdefenyő-tölgy gradiens) jelenik meg. A legtöbb specialista epifiton mohafaj (*Isothecium alopecuroides*, *Radula complanata*, *Frullania dilatata*, *Dicranum montanum*, *Platygyrium repens*) a tölgyet preferálta, ami magyarázza a tölgyek magas fajgazdagságát is. E fajok közül több a tölgy preferencia mellett érzékeny a fák méretére is (*Homalia trichomanoides*, *Metzgeria furcata*, *Ulotia crispa*). A második tengely mentén inkább egy szerkezeti-mikroklíma gradiens figyelhető meg, a magasabb értékek mentén hűvösebb viszonyok és sűrűbb cserjeszint jellemző.



7. ábra. A kéreglakó mohák (A) és zuzmók (B) regressziós modell által predikált faegyed szintű fajszám értékei az átmérő függvényében, különböző fafajok esetén.

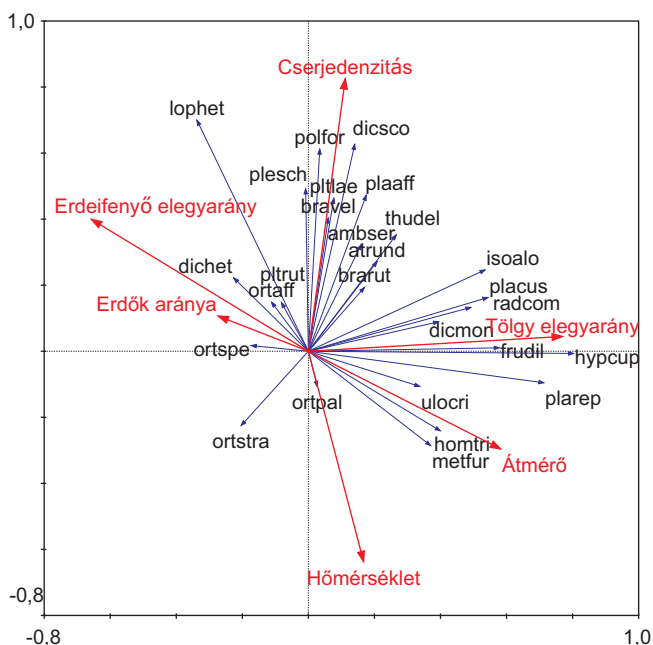
8. táblázat. A kéreglakó mohák mintaterület szintű fajszám modellje, mintaterület szintű redundancia analízis modellje, faegyed szintű fajszám modellje és faegyed szintű kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) modellje. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia és korrespondencia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. A faegyed szintű fajszám esetében kevert modellt és log-likelihood statisztikát alkalmaztunk, ezért ez esetben a variancia magyarázat csak a változók egymáshoz viszonyított fontosságát mutatja, a statisztika pedig χ^2 -érték. A fajszám modellek esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal, ez faktor esetén nem értelmezhető. Szignifikancia szintek: ° < 0,1; * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001.

Változók	Irány	Variancia (%)	F/ χ^2 érték
Mintaterület fajszám modell ($R^2 = 0,54$; $F = 10,81$; $p < 0,001$)			
Cserjeszint denzitása	+	23,43	17,16***
Fafaj diverzitás	+	18,35	13,44***
Fák denzitása	-	10,52	7,71**
Nagy fák denzitása (DBH > 50 cm)	+	6,74	4,94*
Redundancia analízis ($R^2 = 0,44$; $F = 3,65$; $p = 0,002$; 1. tengely 20,3%; 2. tengely 10,1%)			
Tölgy elegyarány		13,7	5,53**
Hőmérséklet		7,6	3,20**
Fák átlagos DBH-ja		7,5	3,42**
Erdeifenyő elegyarány		5,1	2,560**
Erdők aránya		4,8	2,490*
Cserjeszint denzitása		3,7	1,95*
Faegyed szintű fajszám modell			
Fafaj	faktor	81,2	295,94***
Átmérő	+	6,3	22,86***
Fény	+	1,4	5,19*
Fafaj – átmérő interakció	faktor	4,1	14,84**
Fafaj – fény interakció	faktor	3,5	12,60*
Faegyed szintű CCA ($R^2 = 0,08$; $F = 6,69$; $p = 0,002$; 1. tengely 4,0%; 2. tengely 2,2%)			
Fafaj		7,2	16,7**
Átmérő		0,6	2,8*
Fény		0,4	2,0*

Ezeket a körülményeket elsősorban olyan mohák részesítették előnyben, amelyek sokszor talajon vagy korhadó faanyagon fordulnak elő, a fákon inkább csak törzs alsó részén, mint fakultatív epifitonok jellennek meg (*Dicranum scoparium*, *Brachythecium* fajok, *Lophocolea heterophylla*, *Plagiomnium affine*). Az egyes fákon a mohák fajösszetételét alapvetően a fafajok határozták meg (9. ábra). A legtöbb moha, főleg a specialista epifiton fajok (ahogy az a mintaterület szintű elemzések alapján várható volt) a tölgyeket preferálta. Azonban volt néhány speciealista mohafaj, amely nagyobb gyakorisággal fordult elő a bükkön, illetve a gyertyánon (*Orthotrichum* fajok illetve *Ulotia crispa*). Az erdeifenyőhöz nem kötődtek mohafajok, egyedül a *Lophocolea heterophylla* mutatott irányába némi preferenciát.

A fafajok és a rajtuk megjelenő kéreglakó mohaközösség szoros kapcsolata igen jól feltárt az

irodalomban, sok publikáció bizonyítja, hogy egy állományon belül a különböző fafajokon más közösségek alakulnak ki (Berg et al. 2002, McGee & Kimmerer 2002, Mezaka et al. 2012). Ezt alapvetően a fák kérgének eltérő fizikai és kémiai tulajdonságai határozzák meg, amelyek más fajoknak képesek optimális aljzatot biztosítani (Barkman 1958, Bates & Brown 1981, Gustafsson & Eriksson 1995). Érdekes azonban, hogy ez a jelenség regionális, illetve kontinentális léptékben már nem érvényesül, vagyis nem lehet fafajokhoz általánosan érvényes kéreglakó mohaközösségeket rendelni (Bates et al. 2004, Frisvoll & Presto 1997). Magyarországon belül is az állomány illetve régió szintű vizsgálatok kimutatták a mohák fafaj preferenciáját (e tanulmányon kívül lásd pl. Felföldy 1943, Szövényi et al. 2004 publikációit), azonban általános érvényű fafaj-mohafaj összefüggéseket országos léptékben már nem lehet



8. ábra. A kéreglakó mohák mintaterületre vonatkozó fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük.

megfogalmazni. A fafajokhoz kapcsolódó eltérő epifiton fajösszetételből következik az a jelenség, hogy fafajokban gazdagabb erdők állomány szinten fajgazdagabb epifiton közösség kialakulását teszik lehetővé. Az Őrségben a legfajgazdagabb epifiton közösség a tölgyeken alakult ki, amelynek a kérge vízgazdálkodás, megtelepedés és tápanyaggazdálkodás szempontjából egyaránt kedvező, így sok mohafaj preferálta. A bükk és a gyertyán a tölgyhöz képest fajszegevényebb, ugyanakkor több specialista kéreglakó mohafaj (*Orthotrichum* és *Uloa* fajok) kötődött hozzá. A lombos fákkal szemben az erdeifenyő az epifiton mohák szempontjából sivatagnak tekinthető, kevés mohafajnak tud életteret nyújtani. Kérge rendkívül száraz, pikkelyesen leváló és tápanyagszegény, amelyen mind a kolonizáció, mind a túlélés korlátozott (Barkman 1958). Egy másik fontos tényező a fák mérete, általános jelenség, hogy nagyobb (és emellett sokszor idősebb) fákon fajgazdagabb mohaközösségek alakulnak ki, mint a vékonyakon (Fritz et al. 2008, McGee & Kimmerer 2002). Ez alapvetően három tényezővel magyarázható (Ódor & van Hees 2004, Király et al. 2013). Egyrészt itt is érvényesül a fajszám–terület összefüggés, vagyis a nagyobb törzsfelület, több faj megtelepedését biztosítja.

A másik tényező a törzsek eltérő habitat diverzitásával függ össze, nagyobb (és öregebb) fák kérge strukturáltabb, repedezettebb, többféle mikrohabitatot hoz létre, amely több faj számára biztosít életteret. A harmadik tényező nem a fák méretétől, hanem azok korától függ. Az idősebb fák esetében a fajoknak több idejük van a kolonizációra és növekedésre, ezáltal nagyobb a valószínűsége, hogy ritkább, valamint rosszabbul terjedő fajok is kolonizálják a fát. Ezt a jelenséget bizonyítja, hogy azokban az erdőkben ahol a fák mérete és kora nem mutatott összefüggést, a kor mérettől független diverzitásnövelő szerepe bizonyítható volt (Fritz et al. 2008). A cserjeszint epifiton közösségre gyakorolt pozitív hatása elsősorban annak párásabb mikroklímát kialakító tulajdonságával magyarázható. A relatív páratartalom és a cserjeszint között szoros összefüggést kaptunk a vizsgálat során. Sok epifiton mohafaj (főleg az opportunisták, holtfán is megjelenő fajok), igen érzékenyek a kiszáradásra, amelyet a cserjeszint igen hatékonyan képes lassítani, különösen az általunk vizsgált 0–1,5 m magasságig terjedő régióban.

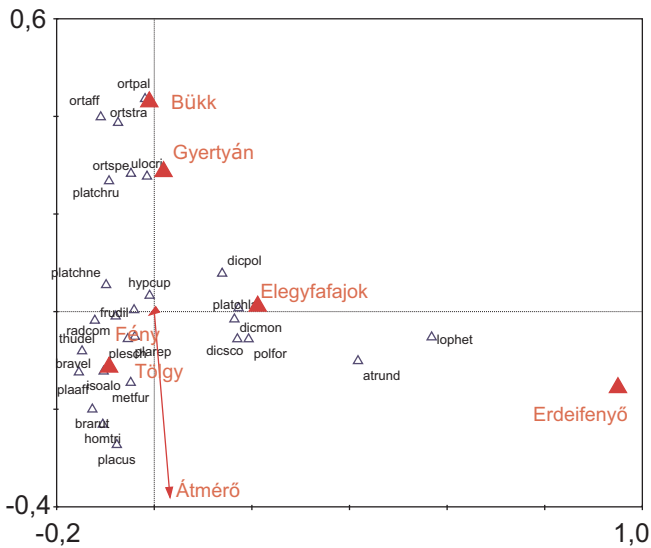
44 kéreglakó zuzmót regisztráltunk a mintavétel során (6. melléklet), a mintaterületek esetében az átlagos fajszám 9,9-nek bizonyult. Mintaterület szintű fajgazdagságukat a modell alapján a tölgy elegyarány, a cserje denzitás, a hőingás és a fény növelte (9. táblázat). Érdekes, hogy míg a moháknál a hűvösebb, árnyasabb mikroklíma bizonyult optimálisnak, addig a zuzmóknál a hőingás és a fény fajszám növelő hatása egyértelműen a nyíltabb állományok kedvezőbb hatását mutatta. Ugyanakkor a cserjeszint pozitív hatása, a mohákhoz hasonlóan, a páratartalommal magyarázható. A tölgy és a cserje denzitás interakciójának negatív hatása úgy értelmezhető, hogy tölgy uralta állományokban a cserjeszint kedvező hatása kevésbé érvényesült. A faegyed szintű fajszám esetében a mohákhoz képest kisebb súlya volt a fafajoknak, ezzel szemben nagyobbak bizonyult a fák átmérőjének és különösen a fénynek a fajszámot növelő hatása. A modell predikciója alapján készített grafikonon jól látszik, hogy a gyertyán zuzmó fajszáma magas, viszont az átmérő növekedésével (a többi fafajjal ellentétben) fajgazdagsága nem nő (7. ábra). Ez azt mutatja, hogy a gyertyánhoz több specialista faj kötődött, azonban ezek már a kisebb egye-

9. táblázat. A kéreglakó zuzmók mintaterület szintű fajszám modellje, mintaterület szintű redundancia analízis modellje, faegyed szintű fajszám modellje és faegyed szintű kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) modellje. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia és korrespondencia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. A faegyed szintű fajszám esetében kevert modellt és log-likelihood statisztikát alkalmaztunk, ezért ez esetben a variancia magyarázat csak a változók egymáshoz viszonyított fontosságát mutatja, a statisztika pedig χ^2 -érték. A fajszám modellek esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal, ez faktor esetén nem értelmezhető. Szignifikancia szintek: $^\circ < 0,1$; $^* < 0,05$; $^{**} < 0,01$; $^{***} < 0,001$.

Változók	Irány	Variancia (%)	F/ χ^2 -érték
Fajszám modell ($R^2 = 0,68$; $F = 13,06$; $p < 0,001$)			
Tölgy elegyarány	+	20,05	21,32 ^{***}
Cserje denzitás	+	19,98	21,25 ^{***}
Hőingás	+	13,10	17,66 ^{***}
Tölgy – Cserje interakció	–	10,99	11,69 ^{***}
Relatív diffúz fény variációs koefficiense	+	6,95	7,39 [*]
Relatív diffúz fény átlaga	+	4,76	5,06 [*]
Redundancia analízis ($R^2 = 0,59$; $F = 8,00$; $p = 0,002$; 1. tengely 31,2%; 2. tengely 20,7%)			
Relatív diffúz fény átlaga		21,9	9,52 ^{**}
Erdeifenyő elegyarány		19,5	11,26 ^{**}
Tölgy elegyarány		7,4	4,74 ^{**}
Gyertyán elegyarány		4,5	2,83 ^{**}
Körlapösszeg		3,2	2,36 ^{**}
Faegyed szintű fajszám modell			
Fafaj	faktor	63,9	169,18 ^{***}
Átmérő	+	17,9	47,37 ^{***}
Fény	+	23,0	60,96 ^{***}
Fafaj – átmérő interakció	faktor	4,7	12,39 [*]
Fafaj – Fény interakció	faktor	3,5	9,15 n.s.
Faegyed szintű CCA ($R^2 = 0,14$; $F = 8,19$; $p = 0,002$; 1. tengely 5,6%; 2. tengely 5,2%)			
Fafaj		12,6	18,2 ^{**}
Átmérő		0,5	1,9 [*]
Fény		0,5	1,7 [*]

deken is megjelentek, igazán nagy gyertyánok (ahol a kéreg megváltozása miatt várható lenne hirtelen fajszám növekedés) pedig nincsenek a területen. A tölgy fajgazdagsága közepes (gyertyánál alacsonyabb, a bükkénél és a többi fafajénál magasabb), vastagabb egyedeknél elérte a gyertyánét. Az erdeifenyő fajszegényebb volt, de nem olyan kiugróan, mint a mohák esetében. A mintaterület szintű fajösszetételben a fénynek és a fafajoknak volt meghatározó szerepe (9. táblázat, 10. ábra). Az első tengely mentén pozitív irányba a fény mennyisége és a tölgy elegyaránya nőtt, ezzel szemben a körlapösszeg és a gyertyán elegyaránya csökkent. A második tengelyt alapvetően az erdeifenyő elegyarány határozta meg. A fényő elegyaránnal pozitív összefüggést mutató fajok (*Dimerella pineti*, *Chaenotheca ferruginea*, *Hypocenomyce scalaris*) alapvetően

tülevelű fákhoz kötődő, acidofrekvens zuzmók. A gyertyán elegyaránnal (és a körlapösszeggel) pozitív összefüggést a sima kérgű fákhoz kötődő, kéregzuzmó fajok mutattak (pl. *Graphis scripta*, *Lecanora expallens*). A tölgy elegyarányhoz és a kedvezőbb fényviszonyokhoz a nagyobb méretű, lombos zuzmók asszociálódtak (pl. *Parmelia sulcata*, *Flavoparmelia caperata*). A többi fajtól elkülönülő *Phlyctis argena* egy igen gyakori korai kolonizálója több lombos fafajnak, gyertyánon, bükkön és tölgyön egyaránt előfordult. A faegyed szintű fajösszetétel esetében a mohákhoz képest még nagyobbban bizonyult a fafajok szerepe (9. táblázat, 11. ábra). A mintaterület szintű eredményekhez hasonlóan az erdeifenyőhöz elsősorban acidofrekvens fajok kötődtek (*Hypocenomyce scalaris*, *Hypogymnia physodes*). A tölgyön előforduló fajok főleg közepesen sava-



9. ábra. A kéreglakó mohák faegyed szintű fajösszetétele és a háttérváltozók (fafajok, átmérő, fény) közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (5. melléklet).

nyú kérget kedvelő, nagy termetű lombos zuzmók (pl. *Flavoparmelia caperata* és *Parmelia sulcata*), számos természetvédelmi szempontból jelentős faj is megtalálható közöttük, mint pl. a *Cetrelia olivetorum*, *Parmotrema perlatum*. A második tengely mentén elsősorban a gyertyánhoz kötődő közösség különült el (negatív összefüggést mutatva a fényvel és az átmérővel). Ezek az árnyas körülményeket jól viselő, a sima kérgű fák viszonyaihoz jól alkalmazkodó kéregzuzmó fajok, mint pl. a *Graphis scripta*, *Phlyctis argena*, és a *Pyrenula nitida*.

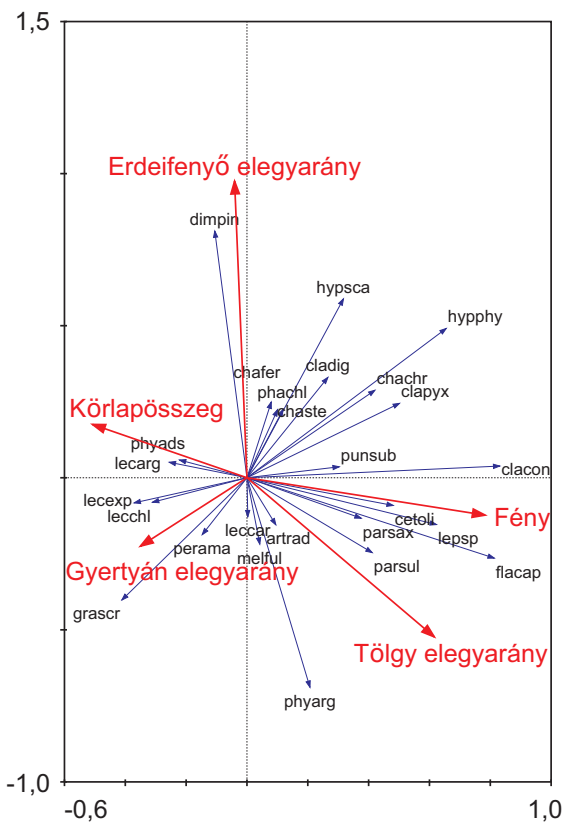
A kéreglakó zuzmók esetében szintén (sőt a moháknál talán jobban) érvényesül a fafajok közösség alakító szerepe, amit jól mutat, hogy e közösség fajösszetételét alapvetően a fafajok elegyarányai határozzák meg (Barkman 1958, Nascimbene et al. 2009a). A zuzmók esetében ez funkcionális eltérést is mutat, a kedvezőbb viszonyokat biztosító tölgyön inkább nagyobb termetű lombos zuzmókat, míg gyertyánon főként kéregzuzmókat találunk. Fajgazdagság szempontjából kiemelt jelentősége van a tölgy mellett a gyertyánnak, amit korábbi vizsgálatok is igazoltak (Hauck et al. 2012). A főleg gyertyánhoz kötődő lassú növekedésű stressztoleráns kéregzuzmók jól alkalmazkodnak a sima kérgű fák kedvezőtlen víz és tápanyag viszonyaihoz, viszont kedvezőbb feltételek esetén (pl. tölgyön) a gyorsabb növekedésű lombos zuzmók és a mohák kiszorítják őket

(John & Dale 1995, Ranius et al. 2008, Aptroot 2012). A faméret és kor pozitív hatása hasonlóan nyilvánul meg, mint a moháknál (Fritz et al. 2008, Nascimbene et al. 2009b). Amiben eltérés mutatkozik a kéreglakó moha- és zuzmóközösség között az a fény szerepe. A zuzmók esetében a fény limitáló tényezőnek bizonyult, mind a fajszám, mind a fajösszetétel szempontjából. A zuzmók jóval fényigényesebbek, esetükben rendkívül fontos, hogy az erdőkben legyenek záródásihiányok, fellazuló foltok (Norden et al. 2012, Nascimbene et al. 2013), a mohák egy sokkal árnyéktűrőbb közösséget alkotnak. A cserjeszint (és a páratartalom) a zuzmók esetében is fontos, de kevésbé meghatározó, mint a moháknál.

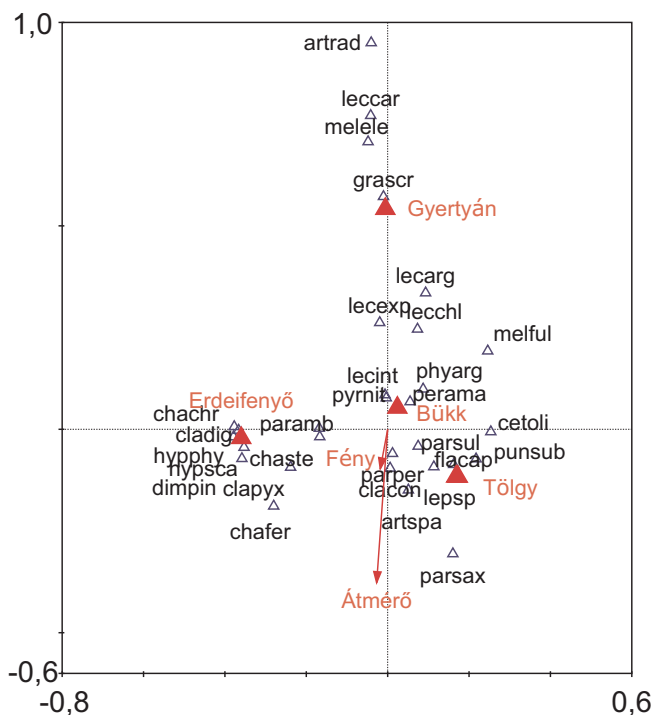
Nagygombák

(Kutszegi G., Siller I., Dima B. és Ódor P.)

A nagygombák a felvételezés során hatalmas fajkészlettel jelentek meg a többi élőlénycsoporthoz képest. Összesen 726 faj (és fajkomplexum) termőtesteit regisztráltuk, melyek közül 61 faj bizo-



10. ábra. A kéreglakó zuzmók mintaterületre vonatkozó fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (6. melléklet).



11. ábra. A kéreglakó zuzmók faegyed szintű fajösszetétele és a háttérváltozók (fafajok, átmérő, fény) közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (6. melléklet).

nyult újnak a hazai funga szempontjából (Siller et al. 2013). Utóbbiak közül két tudományra nézve új fajt is leírtunk (Dima et al. 2014). A gombák extrém gyakorisági viszonyait jól mutatja, hogy a fajok 36%-a csak egyetlen termőtesttel képviseltette magát a mintában. A teljes regisztrált gombaközösség magas fajszámából adódóan az ezen belül egyértelműen elkülöníthető, de az elemzésekhez még mindig kellően magas fajszámot biztosító funkcionális csoportokat (a fán élőket, a talajlakó szaprotrófokat és az ektomikorrhizaképzőket) külön értékelhettük. A három gombaközösség és a háttérváltozók összefüggéseit önálló publikációban közzétettük (Kutszegi et al. 2015).

A fán élő gombák esetében 245 faj fordult elő a mintában, az átlagos fajszám mintaterületenként 40,1 volt. Ezen közösség fajszámának alakulását tekintve a legfontosabb pozitív tényezőnek az avar kémhatása, a mintaterületeken található teljes holtfatérfog, valamint a bükk elegyaránya bizonyult. A modellben kisebb súllyal ugyan, de a fajszámot csökkentő tényezőként jelent meg a mohaborítás (10. táblázat). A fán élő gombák fajösszetételét alapvetően az élő

fák fajösszetétele határozta meg. Szinte az összes főbb faj (bükk, erdeifenyő, gyertyán és elegyfajok) elegyaránya bekerült az ordinációs modellbe. A gombafajok eloszlását a modellen belül alapvetően a faállomány túlevélű–lombos dominanciája határozta meg (12. ábra). A legtöbb megjelenített faj pozitív összefüggést mutatott a lombos fafajok (a bükk és a gyertyán) elegyarányával. Elsősorban az *Antrodiella fragrans*, *Biscogniauxia nummularia*, *Mycetinis alliaceus*, *Postia subcaesia*, *Skeletocutis nivea*, *Xylaria carpophila* és *X. hypoxylon* fajok mutattak szoros, pozitív kapcsolatot a bükkal. A melegebb mikroklimájú mintaterületeken (amelyekben főleg tölgyek voltak az uralkodók) nagyobb gyakorisággal jelent meg a *Hymenochaete rubiginosa*, a *Schizopora paradoxa* s.l., a *Stereum ochraceoflavum* és a *S. subtomentosum* taxon. Elsősorban erdeifenyvesekben fordult elő a *Mycena epipterygia*, a *Crepidotus variabilis* és a *Stereum sanguinolentum*. A fán élő gombák fajszámát tekintve számos tanulmány hangsúlyozza a fafajok alapvető jelentőségét (Heilmann-Clausen et al. 2005, Sippola et al. 2005, Boddy & Heilmann-Clausen 2008). Saját eredményeinkben azonban a fán élő gombák fajszámát az avar pH-értékének pozitív hatása dominálta (10. táblázat). Ezen összefüggés mögött inkább a lombos fák nagyobb elegyarányának közvetett hatása állhat. Fajszámuk alakulásában várható volt a holtfa mennyiségének jelentősége, azonban lényeges, hogy nem a holtfa térfogata, hanem annak borítása került be a modellbe. Míg a holtfa térfogatát elsősorban a nagyméretű álló és fekvő törzsek határozzák meg, addig a holtfa borításának nagy



Tölgy uralta egyszintes erdő Csörötnek közelében.

11. táblázat. A talajlakó szaprotróf gombák esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (merektség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R²), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: ° <0,1; * <0,05; ** <0,01; *** <0,001.

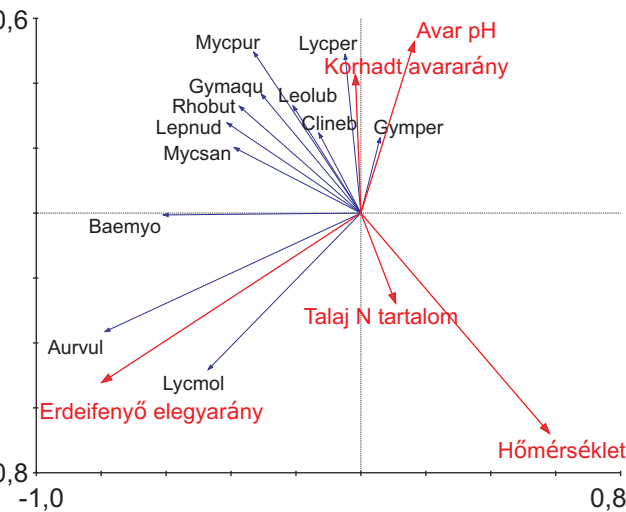
Változók	Irány	Variancia (%)	F-érték
Fajszám modell (R ² = 0,52; F = 13,20; p < 0,001)			
Hőmérséklet	–	36,69	25,90***
Avar tömeg	+	9,77	6,89*
Körlepesség	+	9,64	6,81*
Redundancia analízis (R ² = 0,37; F = 3,31; p = 0,001; 1. tengely 16,3%; 2. tengely 9,9%)			
Erdeifenyő elegyarány		11,7	5,11***
Hőmérséklet		9,1	4,37***
Avar pH		3,6	1,84**
Korhadt avar arány		3,6	1,77*
Talaj N tartalom		3,5	1,86**

nitrogén tartalma bizonyultak meghatározóknak (11. táblázat, 13. ábra). A legtöbb faj (pl. *Clitocybe nebularis*, *Gymnopus aquosus*, *Leotia lubrica*, *Lepista nuda*, *Mycena pura*, *M. sanguinolenta*, *Rhodocollybia butyracea*, *Lycoperdon perlatum*, *Gymnopus peronatus*) negatív összefüggést mutatott a hőmérséklettel, vagyis hűvösebb mikroklimájú területeket preferált. Ugyanez a fajcsoport a talaj nitrogén tartalmával is erős, negatív összefüggést mutatott. Ezek közül a *Lycoperdon perlatum* és a *Gymnopus peronatus* faj a magasabb pH-értékű, bomlott avart nagyobb arányban tartalmazó, alapvetően lombos dominanciájú állományokhoz kötődött. Az *Auriscalpium vulgare* és a *Baeospora myosura* faj az erdeifenyő által uralt állományokban fordult elő. A talajlakó szaprotróf gombák cellulóz- és ligninbontó enzimeinek aktivitása jelentősen függ a hőmérséklettől. A lombos erdők zónájában a zártabb, hűvösebb állományok hőmérsékletviszonyai voltak kedvezőbbek számukra (Berg & McClaugherty 2014). A közösség fajösszetételét alapvetően egy avar pH – erdeifenyő elegyarány gradiens határozta meg. Az avarviszonyok meghatározó szerepét a talajlakó szaprotróf közösségben más régiókból is kimutatták (pl. Ferris et al. 2000, Talbot et al. 2013).

12. táblázat. Az ektomikorrhizas gombák esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (merektség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R²), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: ° < 0,1; * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001.

Változók	Hatás	Variancia (%)	F-érték
Fajszám modell (R ² = 0,27; F = 5,29; p = 0,005)			
Talaj N tartalom	–	19,67	9,22**
Avar pH	+	8,68	4,07°
Fafajszám	+	5,53	2,59°
Redundancia analízis (R ² = 0,38; F = 2,65; p = 0,001; 1. tengely 16,7%; 2. tengely 6,4%)			
Bükk elegyarány		8,8	3,32**
Fák átlagos DBH-ja		6,6	2,65**
Erdők aránya		5,6	2,33**
Relatív diffúz fény átlaga		4,9	2,24*
Avar pH		4,9	2,13**
Táji elemek diverzitása		3,5	1,63*

Összesen 290 mikorrhizaképző nagygomba fordult elő a mintában; a mintaterületek átlagos fajszáma 41,2 volt. Fajszámmodelljük variancia-lefedése jóval gyengébb volt, mint a másik két gombacsoport esetében, vagyis e közösség fajgazdagságát a vizsgálatba bevont háttérváltozókkal



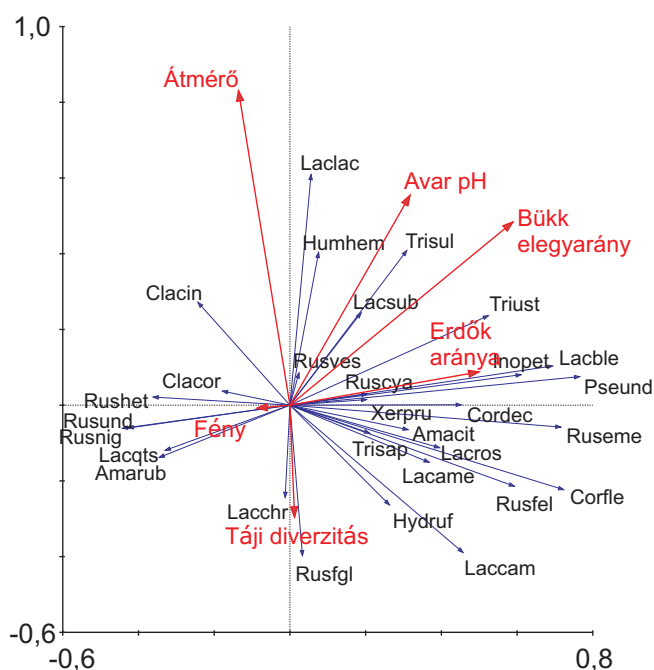
13. ábra. A talajlakó szaprotróf nagygombák fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. Az ábrán csak a 12 leggyakoribb (a 14-nél több mintaterületen detektált) faj helyzetét ábrázoltuk. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük.

csak kevésbé tudtuk magyarázni (12. táblázat). Fajszámuk a legerősebb (negatív) összefüggést a talaj N-tartalmával adta. Ez jól magyarázható az-
 al, hogy nitrogénben (és egyéb tápanyagokban) limitált környezetben jelentősebb a növények mikorrhizakapcsolatokon keresztüli tápanyag-felvétele, ami közvetlenül, szorosan összefügg a mikorrhizaképző gombák nagyobb termőtest-produkciójával (pl. Buée et al. 2011, Tarvainen et al. 2003). A csoport fajösszetételében a bükk elegyaránya és a fák törzsátmérője bizonyultak a legfontosabb változóknak. Kisebb súllyal ugyan, de megjelentek táji változók (az erdők aránya, illetve a táji elemek diverzitása), valamint a fény és az avar pH-értéke is (12. táblázat, 14. ábra). Számos tanulmány hangsúlyozza a mikorrhizaképző gombák közösségének fafajokhoz való kötődését (pl. Ferris et al. 2000, Kernaghan et al. 2003), bár e kérdés még napjainkban is erősen vitatott, sokan inkább a talajváltozók fontosságát emelik ki (pl. Talbot et al. 2013). Az RDA-modellben az első tengely jelentősége a többinél jóval nagyobb. Ezt elsősorban a bükk elegyaránya, az erdősültség, az avar pH-értéke, valamint (negatív irányban) a fény határozták meg. Több gombafaj mutatott pozitív összefüggést a bükk elegyarányával és a

neutrálisabb avarviszonyokkal (pl. *Inocybe pectiginosa*, *Lactarius blennius*, *L. subdulcis*, *Pseudocraterellus undulatus*, *Tricholoma sulphureum*, *T. ustale*). A *Clavulina cinerea*, a *Humaria hemisphaerica* és a *Laccaria laccata* faj elsősorban a nagyobb átlagos törzsátmérőjű állományokban fordultak elő, míg a *Russula fragilis* és a *Lactarius chrysorrheus* fajok inkább a kisebb faátmérőt mutató állományokat preferálták. Fiatalabb faegyedek mellett a kiterjedtebb gyökézzettel rendelkező, nagyméretű faegyedek szimultán jelenléte elősegíti a mikorrhizák kapcsolatok sokféleségét, és ezzel megalapozza a mikorrhizaképző gombák termőtestképzését (Simard et al. 2012). Saját munkánkban nyíltabb állományok mikorrhizaképző gombáinak bizonyult az *Amanita rubescens*, a *Lactarius quietus*, a *Russula heterophylla*, a *R. nigricans* és a *R. undulata* faj.

Pókok (Samu F. és Ódor P.)

A pókok esetében 91 faj került a mintába (7. melléklet), a mintaterületek átlagos fajszáma 17,6 volt. A pók közösség fajszámát és fajösszetételét Samu et al. (2014) publikációjában közzétették. A közösség fajszámát a fafajszám és a cserjeszint denzitása növelte, míg a faji összetételt elsősorban a fafajösszetétel (tölgy, bükk, gyertyán elegyarány) határozta meg, ezen felül a relatív páratartalomnak volt némi szerepe (13. táblázat, 15. ábra). Az RDA elemzés jelentős variancia lefedést mutató első tengelye alapvetően egy tölgy–gyertyán (bükk) gradienst reprezentált. E mentén több farkaspók faj (*Pardosa lugubris*, *Trochosa terricola*, Lycosidae) a tölgy uralta állományokhoz asszociálódott, míg a tölcserhálós fajok (Agelenidae) a gyertyánhoz. Más fajok a gyertyán elegyarány mellett, a párásabb mikroklímához is kötődnek (*Cicurina cicur*, *Dysdera ninnii*), ezek közül az utóbbi párás környezetben előfordulása magyarázható az ászkákat preferáló táplálékválasztásával. A bükköt elsősorban az avarszinten háló nélkül vadászó fajok (*Harpactea lepida*, *Dysdera ninnii*, *Clubiona terrestris*), illetve speciálisan a bükk kérgén vékony hálót szövő vitorlaspók faj (*Drapetisca socialis*, Linyphiidae) preferálták. Az egyéb hálószövő fajok alulreprezentáltsága magyarázható a bükkösben uralkodó fényszegény viszonyokkal és a hálóépítésre



14. ábra. Az mikorrhizaképző nagygombák fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. Az ábrán csak a 30 leggyakoribb (a 14-nél több mintaterületen megtalált) faj helyzetét ábrázoltuk. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük.

13. táblázat. A pókok esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: ° < 0,1; * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001.

Változók	Irány	Variancia (%)	F-érték
Fajszám modell ($R^2 = 0,48$; $F = 16,67$; $p < 0,001$)			
Fajszám	+	43,29	29,29***
Cserje denzitás	+	7,73	5,05*
Redundancia analízis ($R^2 = 0,31$; $F = 3,18$; $p = 0,002$; 1. tengely 18,2%; 2. tengely 7,1%)			
Tölgy elegyarány		9,7	4,29**
Bükk elegyarány		5,6	2,59**
Gyertyán elegyarány		5,4	2,64**
Páratartalom		4,3	2,17*

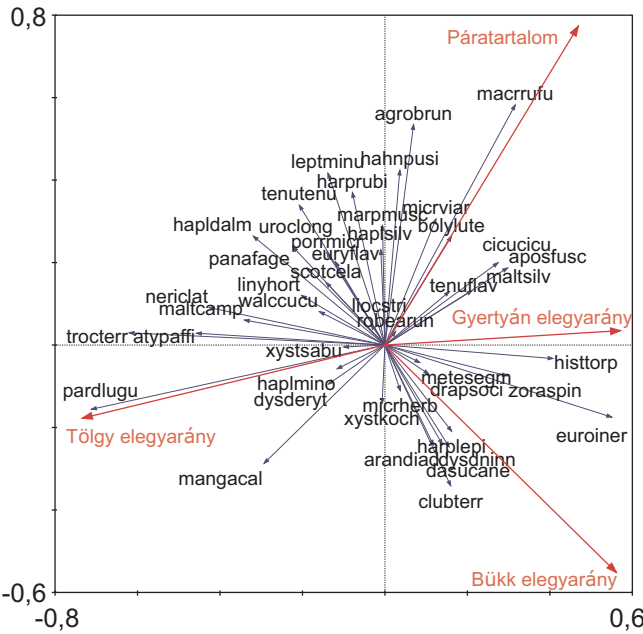
kevésbé alkalmas szegényes, vagy hiányzó aljnövényzettel. Az *Eurocoelotes inermis* eretnekpók (Amaurobidae) a gyertyán alsószintes, bükk dominálta állományokhoz kötődött. A második tengely alapvetően egy mikroklíma gradienst reprezentált, humidabb állományokhoz kötődött a *Macrargus rufus* vitorláspók (Linyphiidae), míg szárazabb, fénygazdagabb erdőkhez a réti keresztspók (*Mangora acalypha*, Araneidae).

A fajgazdagság szerepét erdei pók közösségekben más vizsgálatok is hangsúlyozták (Pearce et al. 2004, Ziesche & Roth 2008), annak ellenére, hogy a fajok a pókközösségre közvetetten (avar, aljzat, fény és mikroklíma viszonyokon, illetve a prédaközösségen keresztül) hatnak. Bár e potenciálisan közvetlenül ható háttérváltozók jó részét bevontuk a vizsgálatba, mégis ezeknél a több hatást magába foglaló, komplexebb faj diverzitás jobb indikátornak bizonyult a pókközösség fajgazdagsága esetében. A pók fajszám és fajgazdagság pozitív összefüggése összhangban van azzal, hogy a pókközösséget elsősorban a fajösszetétel határozta meg, így a kevert fajú erdők fajgazdagabbnak bizonyultak. A fajok és a pókközösség összefüggéseit több vizsgálat is alátámasztja, különösen a lombos és tűlevelű állományok közösségei tértek el nagyon egymástól (Korenko et al. 2011). A cserjeszint fajszámnövelő hatása, valamint a relatív páratartalom fajösszetételre gyakorolt hatása azt mutat-

ja, hogy a párás, zárt erdei mikroklíma (amiben nagy jelentősége van a cserjeszintnek) a pókközösség esetében is meghatározó.

Futóbogarak
(Lakatos F., Szél Gy. és Ódor P.)

34 futóbogár faj került bele a mintába (8. melléklet), a mintaterületek átlagos fajszám 8,2-nek bizonyult. A mintaterületek fajszámát két szerkezeti jellemző, a cserje denzitás és a holtfa borítás növelte kb. hasonló fontossággal (14. táblázat). Ugyanakkor hozzá kell tenni, hogy a többi élőlénycsoporthoz képest a modell variancia lefedése alacsony. A relatív páratartalom szintén erős pozitív korrelációt mutatott a futóbogár fajszámmal, azonban a páratartalom és a cserjeszint szoros összefüggése miatt a modellbe végül a cserjeszint denzitása került bele. A fajösszetételt elsősorban a fajösszetétel (tölgy és erdeifenyő elegyarány) és a mikroklíma (relatív páratartalom) határozta meg (14. táblázat, 16. ábra), a fajok alapvetően egy erdeifenyő-tölgy elegyarány gradiens mentén helyezkedtek el. Az erdei fenyő elegyaránnal és a magas páratartalommal pozitív összefüggést mutatott a *Carabus arvensis* (ami a fenyvesek tipikus faja), *Pterostichus oblongopunctatus*, *Abax parallelus*,



15. ábra. A pókok fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első négy betűiből képeztük (7. melléklet).

Carabus glabratus, *Carabus hortensis*, *Carabus nemoralis*. Negatív összefüggés figyelhető meg a *Platynus assimilis*, *Nebria brevicollis* fajok esetében. A tölgy elegyaránnal pozitív összefüggést mutatott a *Calosoma inquisitor*, amelynek jelentős táplálékbázisát adják a tölgyfogyasztó lepkehernyók, és a *Carabus coriaceus*, amely változatos élőhelyeken megjelenő generalista ragadozó. míg negatív kapcsolat figyelhető meg a *Molops piceus*, *Cychrus attenuatus*, *Abax carinatus*, és *Abax parallelepipedus* fajok esetében.

A cserjeszint jelenléte és emiatt egy kiegyenlített páratartalom biztosítása úgy tűnik a futóbogarak fajgazdagsága szempontjából hasonlóan fontos, mint a pókoknál. A legtöbb Carabidea faj előnyben részesítette a párásabb élőhelyeket, amely a területek változatosabb fajösszetételében is megmutatkozott. Ezeken a területeken feltehetőleg bőségesebb táplálék kínálat áll rendelkezésükre. A legtöbb faj főként csigákkal és meztelencsigákkal táplálkozik, melyek erősen kötődnek a párásabb élőhelyekhez. A holtfa borításának fajgazdagságot növelő hatása az aljzaton megjelenő magasabb habitat diverzitással lehet összefüggésben. Hasonlóan, mint a pókoknál, az Őrségben a futóbogár közösség fajösszetételét elsősorban a fenyő–lombos fafaj gradiens határozta meg, amely feltehetőleg elsősorban az aljzat és avarviszonyokon keresztül érvényesült. Az általunk is tapasztalt fafaj összetétel meghatározó

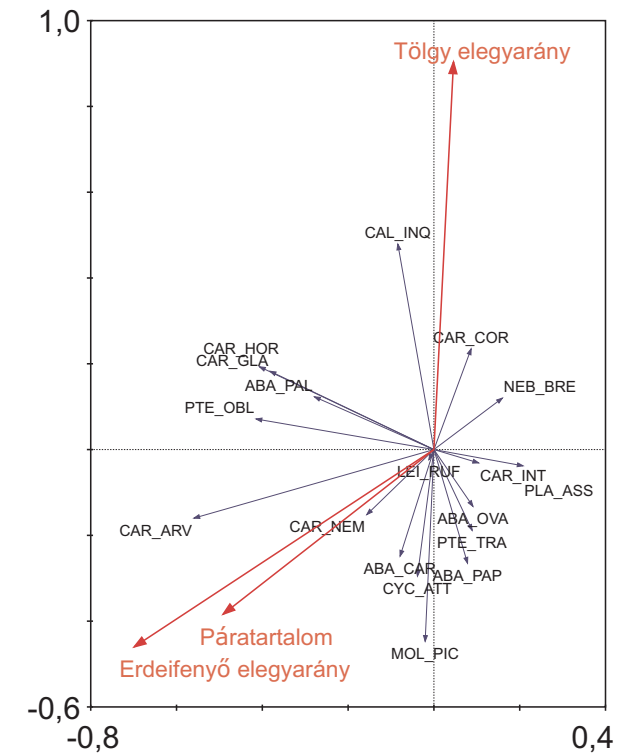
14. táblázat. A futóbogarak esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R²), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: ° < 0,1; * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001.

Változók	Irány	Variancia (%)	F-érték
Fajszám modell (R ² = 0,19; F = 5,02; p < 0,013)			
Cserjeszint denzitása	+	12,8	5,39*
Holtfa borítás	+	11,1	4,65*
Redundancia analízis (R ² = 0,21; F = 2,54; p = 0,001; 1. tengely 12,3%; 2. tengely 5,1%)			
Erdeifenyő elegyarány		8,6	2,95**
Tölgy elegyarány		6,7	2,33**
Páratartalom		5,4	1,97*

szerepét a futóbogár közösségek fajösszetételében más vizsgálatok is alátámasztották (Lange et al. 2014, Sklodowski 2014, da Silva et al. 2015).

Szaproxyl bogárközösség
(Lakatos F., Vörös M, Pataki B. és Ódor P.)

A szaproxyl bogarak esetében 21 faj fordult elő a mintában, a mintaterületek átlagos fajszáma 4,8 volt. A három fogófa esetében nagyon eltérő fajkészletet tapasztaltunk (15. táblázat). Az erdeifenyő fajkészlete teljesen eltért a két lombos fafajétól, míg a bükk fajkészlete két faj (*Taphrorychus bicolor*, *Agrilus viridis*) kivételével a jóval fajgazdagabb kocsánytalan tölgy részalmazának tekinthető (eltérő gyakoriság viszonyokkal). Fontos megjegyezni, hogy a többi élőlénycsoporttal szemben a szaproxyl bogarak fogófás mintavétele nem az aktuálisan jelenlevő fajkészletet mintázta meg, hanem a fogófát kolonizáló bogarak utódait. Ezért a kapott fajkészletet jelentősen befolyásolhatják a kikelés körülményei (pl. milyen mértékben fejlődtek ki ragadozó bogarak a fo-



16. ábra. A futóbogarak fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (8. melléklet).

gófákban). A frissen kirakott fogófák csak a friss elhalt faanyagot preferáló fajokat mutatják meg, a későbbi korhadási fázisokhoz kötődő bogarakat nem. A csoport mind rendszertanilag, mind funkcionálisan heterogén (pl. cincérek, díszbogarak, kopogóbogarak, ormányosok), valamint sok fajuk tömeges szaporodásra hajlamos. A fenti okok miatt kiértékelésük a többi élőlénycsoporthoz képest több nehézséggel járt.

A fajszámot az állomány múltbeli erdősültsége (erdő volt-e a XIX. sz. közepén), valamint a gyertyán elegyarány növelte, míg a cserjeszint csökkentette (16. táblázat). Úgy tűnik, hogy több faj érzékenynek bizonyult az erdő kontinuitására, ami a potenciális élőhely (vagyis a frissen elhalt fák) folyamatos jelenlétével, illetve a fajok korlátozott terjedésével lehet összefüggésben. Számos rosszul terjedő, veszélyeztetett faj esetében igazolták, hogy preferálják az elsődleges erdőket, mivel terjedési korlátaik miatt nehézséget okoz számukra az újonnan megjelenő mikrohabitatok kolonizációja (Brunet & Isacson 2009, Sverdrup-Thygeson 2014, Bouget 2015). A cserjeszint az összes élőlénycsoport esetében (ahol fontosnak bizonyult) növelte a fajgazdagságot. A szaproxyl bogarak esetében tapasztalt negatív hatása esetleg a mintavétellel függhet össze. A zárt cserjeszint csökkenthette a fogófák megtalálását a peterakó bogarak számára, valamint elképzelhető, hogy a fajok kolonizációja szempontjából a cserjék alatti párás, nedves mikroklíma kevésbé kedvező, mint a kitett nyílt területeké az erdőn belül. A gyertyán elegyarány fajszámot növelő hatása inkább a második lombkoronaszint meglétével és

kevésbé magával a fafajjal lehet összefüggésben. A második lombkoronaszintet képező fák között viszonylag sok az elhalt, illetve elhalt részeket tartalmazó egyed, ami igen kedvező a szaproxyl bogaraknak, különösen a friss elhalt faanyaghoz kötődő fajok esetében (Müller et al. 2007).

A fajösszetétel esetében a holtfa bizonyult a legfontosabb tényezőnek: a holtfában gazdag, illetve az abban szegény állományok esetében a kimutatott szaproxyl bogarak összetétele eltért (16. táblázat, 17. ábra). A holtfa jelentőségét a szaproxyl fajok összetételében és diverzitásában számos tanulmány igazolta (Csóka 2000, Siitonen 2001, Paillet et al. 2010, Stokland et al. 2012, Csóka & Lakatos 2014). Feltűnő azonban, hogy a holtfa két fő komponense, a fekvő és az álló holtfa szerepe elkülönül a szaproxyl bogarak fajösszetételében. Egyes nedvesebb faanyagot (pl. *Hylurgops palliatus*), illetve detrituszt fogyasztó (pl. *Cryptolestes duplicatus*) fajok inkább a humidabb viszonyokat biztosító, fekvő faanyagot preferálták, míg más fajok (pl. *Tomicus piniperda*, *Xylosandrus germanus*) számára inkább a szárazabb viszonyokat kialakító álló holtfa volt a megfelelő élőhely. A szűbogarak esetén ezek az összefüggések magyarázhatók a társult („kékülést okozó”) gombafajok (például *Ophisostoma* és *Ceratocystis* fajok) környezeti preferenciájával, bár ez utóbbiról még elég korlátozott ismerettel rendelkezünk a területen talált fajok vonatkozásában. Azok a fajok, amelyek inkább a még élő, illetve egészen frissen elhalt faanyagba képesek csak kolonizálni (*Taphrorychus bicolor*), a holtfában szegényebb állományokban is meg tudnak

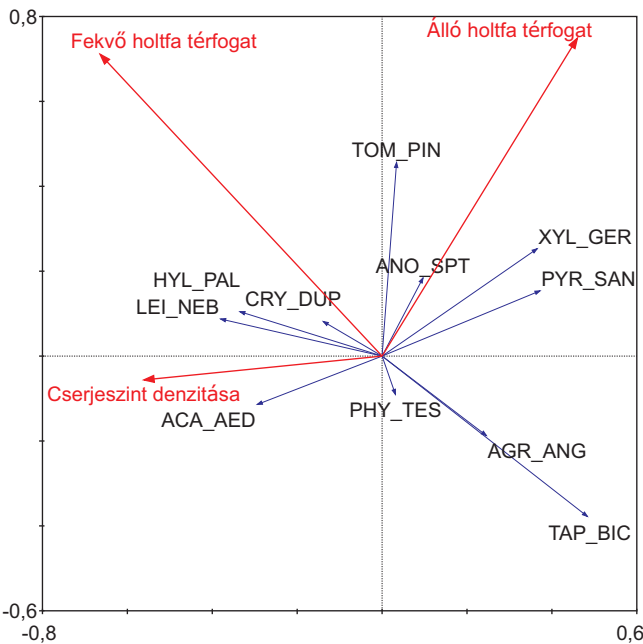
15. táblázat. A különböző fogófákban előforduló szaproxyl fajok és gyakoriságuk (maximális gyakoriság 35).

Erdeifenyő		Kocsánytalan tölgy		Bükk	
Fajok	Gyak.	Fajok	Gyak.	Fajok	Gyak.
<i>Thanasimus formicarius</i>	27	<i>Cryptolestes duplicatus</i>	30	<i>Taphrorychus bicolor</i>	30
<i>Tomicus piniperda</i>	23	<i>Phymatodes testaceus</i>	17	<i>Xylosandrus germanus</i>	12
<i>Hylurgops palliatus</i>	11	<i>Pyrrhidium sanguineum</i>	7	<i>Agrilus viridis</i>	3
<i>Acanthocinus aedilis</i>	4	<i>Leiopus nebulosus</i>	5	<i>Nemosoma elongatum</i>	2
<i>Rhagium inquisitor</i>	4	<i>Agrilus angustulus</i>	4	<i>Pyrrhidium sanguineum</i>	1
<i>Hylastes attenuatus</i>	3	<i>Xylosandrus monographus</i>	3	<i>Thanasimus formicarius</i>	1
<i>Crypturgus spp.</i>	3	<i>Scolytus intricatus</i>	2		
<i>Hylastes opacus</i>	1	<i>Nemosoma elongatum</i>	2		
<i>Pissodes pini</i>	1	<i>Thanasimus formicarius</i>	2		
		<i>Xyleborus saxeseni</i>	1		
		<i>Xylosandrus germanus</i>	1		

16. táblázat. A szaproxyl bogarak esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R²), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: ° < 0,1; * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001.

Változók	Írány	Variancia (%)	F-érték
Fajszám modell (R ² = 0,27; F = 5,20; p = 0,005)			
Mintaterület erdő (1853)	+	14,1	6,59*
Cserjeszint denzitás	–	10,9	5,10*
Gyertyán elegyarány	+	8,40	3,90°
Redundancia analízis (R ² = 0,18; F = 2,22; p = 0,001; 1. tengely 8,1%; 2. tengely 5,5%)			
Fekvő holtfa térfogat		6,6	2,32*
Álló holtfa térfogat		5,9	2,15*
Cserjeszint denzitása		5,2	1,96*

jelenni. A cserjeszint hatása jelentős a fajok első tengely menti elkülönülésében. A cserjeszintet preferáló fajok elsősorban tölgy (pl. *Leiopus nebulosus*) és erdeifenyő (pl. *Hylurgops palliatus* és *Acanthocinus aedilis*) fogófákban fejlődtek, míg a cserjeszinttel negatív összefüggést muta-



17. ábra. A szaproxyl bogarak fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (15. táblázat).

tók inkább bükkben (pl. *Xylosandrus germanus*, *Taphrorychus bicolor*), ami összefügghet a tölgy és erdeifenyő uralta állományok tömegesebb illetve a bükkösök gyéresebb cserjeszintjével. Ugyanakkor érdekes, hogy míg a fogófák faja abszolút meghatározta a benne fejlődő bogarak fajösszetételét, az összevont minták esetében az erdőállományok fajokösszetétele kevésbé bizonyult fontosnak, mint a szerkezeti jellemzők (holtfa, cserjeszint).

Madarak
(Mag Zs. és Ódor P.)

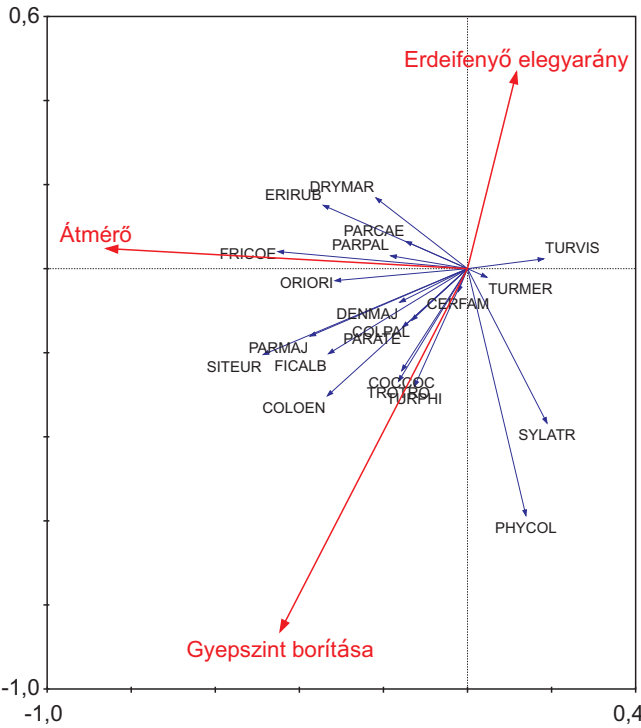
37 madárfaj fordult elő a felvételezés során (9. melléklet), egy mintaterületen átlagosan 9,4 fajt regisztráltunk. A madárközösség fajszámát és fajösszetételét meghatározó tényezőket Mag & Ódor (2015) publikációjában közzétettük. A madarak esetében szinte ugyanazok a háttérváltozók jelentek meg a fajszám modellben és a fajösszetétel RDA elemzésében (17. táblázat, 18. ábra), mindkét esetben a fák mérete és a gyepszint borítása bizonyult a legfontosabb (fajszámot növelő) tényezőnek. Ezen kívül növelte a fajszámot a holtfa térfogata, míg a fajösszetételben az erdeifenyő elegyarányának volt jelentősége. Az ordinációs ábra alapján a fák mérete elsősorban az odúlakó madarak esetében bizonyult meghatározónak, pozitív összefüggést mutattak vele a harkályok (*Dendrocopos major*, *Dryocopus martius*), cinegék (*Parus ater*, *P. major*, *P. palustris*, *Cyanistes caeruleus*), örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) és a csuszka (*Sitta europaea*). A gyepszint borításával főleg a talajon, illetve a cserjeszintben fészkelő madarak mutattak pozitív összefüggést, mint a például a csilpcsalp fűzike (*Phylloscopus collybita*), barátposzáta (*Sylvia atricapilla*) és több rigó faj (*Turdus merula*, *T. viscivorus*). Az erdeifenyő elegyarány a legtöbb madárfajjal negatív összefüggést mutatott.

A fák méretének a fontosságát számos tanulmány hangsúlyozza (Angelstam & Mikusinski 1994, Hewson et al. 2011), mivel a nagyobb fák mind fészkelés (több és nagyobb méretű odú), mind táplálékszerzés szempontjából kedvezőbb feltételeket nyújtanak (Bereczki et al. 2014, Lencinas et al. 2008). A gyepszint borításának fontossága annyiban meglepő, hogy jóval több vizsgálat igazolta a cserjeszint fontosságát (Moskát & Fuisz 1992, Wilson et al. 2006), bár a gyepszint je-

17. táblázat. A madarak esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: $^{\circ} < 0,1$; $* < 0,05$; $** < 0,01$; $*** < 0,001$.

Változók	Írány	Variancia (%)	F-érték
Fajszám modell ($R^2 = 0,40$; $F = 6,81$; $p = 0,001$)			
Fák átlagos DBH-ja	+	19,5	10,03**
Gyepszint borítása	+	13,7	7,06*
Holtfa térfogat	+	6,5	3,34 $^{\circ}$
Redundancia analízis ($R^2 = 0,16$; $F = 1,88$; $p = 0,001$; 1. tengely 8,1%; 2. tengely 5,1%)			
Fák átlagos DBH-ja		6,3	2,30**
Gyepszint borítása		4,7	1,74*
Erdeifenyő elegyarány		3,9	1,47 $^{\circ}$

lentségét is támasztották alá kutatások (Donald et al. 1998, Hewson et al. 2011). Feltételezhető, hogy a gyepszint a közvetlen hatásokon kívül jó indikátora a heterogén záródás viszonyoknak, ami szintén jelentős hatással lehet a madarakra.



18. ábra. A madarak fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (9. melléklet).

A holtfa jelentősége az odúlakó madarak (elsősorban az elsődleges odúlakó harkályok) esetében jól feltárt ismeret (Fuller 1995, Rosenvald et al. 2011), amelyet ez a vizsgálat is igazolt.

A vizsgált élőlénycsoportok közötti összefüggések (Ódor P.)

Fajszámokat tekintve az élőlénycsoportok közül kiemelkedik a fán élő és az ektomikorrhizas nagygombák diverzitása, a teljes fajszámot, egy mintaterület fajszámát, illetve a béta diverzitást tekintve egyaránt (18. táblázat). Teljes fajkészleteiket tekintve (100 taxon körüli érték) vagy egy mintaterületre vonatkozóan (20 körüli érték) közepes fajszámot mutattak a lágyszárúak, a talajlakó szaprotróf gombák és a pókok (az első két csoportnál a béta diverzitás kifejezetten magas volt). A többi élőlénycsoport esetében a fajszámok alacsonyabbak voltak. Természetesen a különböző élőlénycsoportok fajszám adatai csak tájékoztató jellegűek, azok nem vethetők össze az eltérő mintavételi módok és intenzitások miatt. A vizsgált élőlénycsoportok fajszámai közötti korrelációkat, valamint a fajösszetételen alapuló távolságmátrix-korrelációkat mutatja a 19. táblázat. Ez a vizsgálat is igazolja a korábbi több élőlénycsoportra vonatkozó tanulmányok eredményét, hogy egy szűkebb régió esetében az egyes élőlénycsoportok közösségi jellemzői között viszonylag kevés erős kapcsolatot találni, az élőlénycsoportok jobban indikálhatók környezeti (főleg faállományra vonatkozó) háttérváltozókkal, mint más élőlénycsoportokkal (Berglund & Jonsson 2001, Blasi et al. 2010, Irwin et al. 2014, Jonsson & Jonsell 1999). Viszont azoknál a csoportoknál ahol találtunk szorosabb összefüggést, ott ez mind a fajszám, mind a fajösszetétel esetében megnyilvánult. Ilyen csoportot alkotnak a talajszint növényei: a lágyszárúak, az újulak és a mohák. Ez összefügg azzal, hogy nagyon hasonló háttérváltozók bizonyultak fontosnak esetükben, elsősorban a fény és a fafajgazdagság. Szintén a fény és a fafaj diverzitás magyarázza a lágyszárúak és a kéreglakó zuzmók közötti összefüggést (bár ez csak fajszám szintjén jelentkezik). Szoros összefüggést regisztráltunk a három nagygombacsoport között. A talajlakó szaprotrófok és az ektomikorrhizasok esetében a

18. táblázat. A vizsgált élőlénycsoportok fajszámai a teljes mintában, egy mintaterület átlagos fajszáma, valamint az élőlénycsoport béta diverzitása (teljes fajszám/mintaterület fajszám).

Élőlénycsoport	Teljes fajszám	Mintaterület fajszám	Béta diverzitás
Lágyszárúak	134	21,1	6,35
Újulat	40	9,8	4,08
Talajszint mohái	79	19,2	4,11
Kéreglakó mohák	61	14	4,36
Kéreglakó zuzmók	44	9,9	4,44
Fánélő gombák	245	40,1	6,11
Talajlakó szaprotróf gombák	127	18,3	6,94
Ektomikorhízás gombák	290	41,2	7,04
Pókok	91	17,6	5,17
Futóbogarak	34	8,2	4,15
Szaproxyl bogarak	21	4,8	4,38
Madarak	37	9,4	3,94

mikroklíma, a fánélők és a talajlakó szaprotrófok esetében az avarviszonyok bizonyultak fontos közös tényezőnek. Egymástól rendszertanilag és funkcionálisan is távoli élőlénycsoportok között is megfigyelhetünk pozitív összefüggéseket: például a madarak és a fán élő gombák fajszáma között (elsősorban a faméret és a holtfa hasonló mértékű fontossága miatt), vagy a pókok és az újulat fajszáma esetében (itt valószínűleg a fafajszám közös hatása érvényesült).

Gyakorlati vonatkozások
(Ódor P.)

Gyakorlati szakemberek (például az erdő kezelését meghatározó erdész és természetvédő szakemberek) számára hasznos lehet, ha a fenti, élőlénycsoportok szerinti tárgyalás után a környezeti változók szempontjából is áttekintjük az eredményeket. Az élőlénycsoportok fajszámát és fajösszetételét meghatározó főbb háttérváltozókat és azok fontosságát a regressziós modellek és az RDA alapján a 20. táblázat foglalja össze. Ez alapján látható, hogy a különböző élőlénycsoportok fajösszetételét elsősorban a fafajösszetétel határozta meg, szinte minden RDA modellben

19. táblázat. A vizsgált élőlénycsoportok fajszámai közötti korrelációk (felső félmátrix) és a fajösszetétel hasonlóságán alapuló távolság mátrix korrelációs együtthatók (alsó félmátrix). A Holm-korrekción is szignifikáns összefüggéseket vastagon szedett betűk jelölik.

	Lágyszárúak	Újulat	Talajszint mohái	Kéreglakó mohák	Kéreglakó zuzmók	Fánélő gombák	Talajlakó szaprotróf gombák	Ektomikorhízás gombák	Pókok	Futóbogarak	Szaproxyl bogarak	Madarak
Lágyszárúak	–	0,79	0,67	0,28	0,57	0,15	0,49	0,36	0,29	0,33	0,03	0,38
Újulat	0,60	–	0,62	0,14	0,31	0,06	0,33	0,51	0,53	0,42	–0,15	0,18
Talajszint mohái	0,54	0,53	–	0,27	0,34	0,15	0,49	0,41	0,42	0,33	–0,14	0,36
Kéreglakó mohák	0,13	0,11	0,20	–	0,35	0,17	0,22	0,20	0,23	0,18	–0,22	0,23
Kéreglakó zuzmók	0,38	0,27	0,48	0,35	–	–0,01	0,30	0,05	0,05	0,13	0,01	0,30
Fánélő gombák	0,14	0,15	0,06	0,24	0,08	–	0,56	0,38	0,09	0,21	–0,04	0,58
Talajlakó szaprotróf gombák	0,39	0,31	0,27	0,22	0,20	0,53	–	0,39	0,26	0,43	0,02	0,46
Ektomikorhízás gombák	0,19	0,19	0,20	0,09	0,08	0,30	0,53	–	0,58	0,19	–0,09	0,05
Pókok	0,22	0,36	0,22	0,09	0,29	0,13	0,14	0,21	–	0,46	–0,18	0,02
Futóbogarak	0,22	0,27	0,01	0,06	0,05	0,27	0,34	0,10	0,12	–	–0,22	0,30
Szaproxyl bogarak	0,10	0,18	0,19	0,06	0,06	–0,16	–0,02	–0,03	0,11	0,13	–	0,04
Madarak	0,34	0,19	0,11	0,07	0,11	0,24	0,27	0,14	0,12	0,24	–0,05	–

megjelentek (többnyire jelentős súllyal) a különböző fafajok elegyarányai. Ezzel szorosan összefügg, hogy amennyiben a fafajok nagymértékben meghatározzák az élőlénycsoportok fajösszetételét, akkor a fafajgazdagság nagymértékben növeli az élőlénycsoportok állomány szintű diverzitását. Ez bizonyult az egyik legfontosabb változónak a fajszám modellekben. Tehát eredményeinket úgy is általánosíthatjuk, hogy az Őrség erdeinek biodiverzitása szempontjából kulcsszerepe van az erdők elegyességének. Ebbe beletartozik a főbb állományalkotó fafajok (bükk, tölgyek, erdeifenyő) kevert előfordulása, a gyertyán megjelenése a második lombkoronaszinten, és az elegyfafajok minél nagyobb fajajszámú és elegyarányú megjelenése. Különösen nagy hatása van az élővilágra a lombos és tűlevelű (erdeifenyő, luc) fafajok egymás melletti változatos előfordulásának. Természetvédelmi szempontból azonban kívánatosabb, ha az erdők többsége lombos dominanciájú, amelybe elegyednek a fenti tűlevelű fajok, de kis mennyiségben ezek domináns állományai is előfordulhatnak. Szerencsére a régióban az elegyes erdők kialakítása a gazdálkodás során viszonylag könnyű, ugyanis a természetes folyamatok alapvetően ebbe az irányba hatnak, inkább a monodomináns állományok kialakítása kíván jelentős emberi energia befektetést. Alapvetően minél inkább a természetes erdődinamikai folyamatokra alapozzák az erdőgazdálkodást, az elegyesség annál könnyebben (gyakorlatilag önmagától) fenntartható.

20. táblázat. A környezeti változók (változócsoportok) megjelenésének száma az élőlénycsoportok fajszám és fajösszetétel (redundancia analízis) modelljeiben.

Változó csoport	Fajszám modellek	Redundancia analízis	Összes
Fafaj elegyarány	4	21	25
Fafaj diverzitás	5	2	7
Cserjeszint	5	4	9
Faméret	2	4	6
Holtfa	3	1	4
Fény	3	5	8
Táji változók	1	3	4
Történeti változók	1	1	2
Mikroklíma	4	6	10
Avar	3	5	8
Talaj	2	3	5

Meglepő módon nagy jelentősége volt a cserjeszint denzitásának, főleg a fajszám modellekben, nagyon eltérő élőlénycsoportoknál (mohák, zuzmók, pókok, futóbogarak) bizonyult fajgazdagságot növelő tényezőnek. A cserjeszint nagy szerepet játszik az erdei mikroklíma, főleg a magasabb páratartalom megtartásában, szerepe e tekintetben nagyobb is lehet, mint az uralkodó szint fajösszetétele. A régióban a cserjeszintet elsősorban nem cserjék, hanem fafajok alkotják, vagyis megjelenése, megtartása biztosítja az erdők természetes felújulását. Uralkodó benne a gyertyán, a bükk, sok az elegyfafaj, de hazai viszonyokhoz képest a tölgyek is gyakorinak mondhatók benne. A cserjeszint fenntartása tehát szintén kulcsfontosságúnak bizonyult az erdei biodiverzitás szempontjából, amit talán kevesebbet hangsúlyoz a szakirodalom. Megkímélése igen fontos lenne a fahasználatok során, amelytől sajnos sok esetben eltér a jelenlegi gyakorlat.

Sok élőlénycsoport esetében meghatározónak volt a mikroklíma, különösen a gombák és a gerinctelenek fajösszetételében. Minden esetben a hűvösebb, párásabb, „erdei” mikroklíma bizonyult kulcsfontosságúnak. A mikroklíma és a faállomány szerkezet hatásai nehezen választhatók szét, hiszen köztük szoros összefüggés tapasztalható. Vizsgálataink alapján az erdei mikroklímát (a nyílt területekhez képest az árnyas, hűvös, párás viszonyokat) jobban meghatározza a második lombkoronaszint (alapvetően a gyertyán) és a cserjeszint jelenléte, mint az uralkodó szint viszonyai. Tágabb kontextusba helyezve a vizsgálat eredményeit, a változatos erdőszerkezet következtében kialakuló stabil erdei mikroklíma képes mérsékelni, lassítani a klímaváltozás hatásait, megőrizve az erdei specialista élőlénycsoportok életkörülményeit.

Nagyon fontos tényező a fény, különösen a növények és a zuzmók esetében. Ezeknél az élőlénycsoportoknál a szinte teljes záródású erdők fényviszonyai (főleg ha jelentős bennük a bükk és a gyertyán elegyaránya) korlátozzák a fajok megtelepedését és növekedését. Ugyanakkor sok élőlénycsoport szempontjából kulcsfontosságú a zárterdei viszonyok biztosítása. A fényklíma kialakításában az élőfakészlet, valamint a változatos méret- és korszerkezet segíti elő a zárterdei fényklíma kialakítását és stabilitását. E tekintetben az ideális köztes megoldást a kis kiterjedésű

fahasználatok, a lékek, a szálalás során kialakított egyedi záródáshiányok, illetve a térben elnyújtott alakú felújítások jelentik. Ezek a kezelési módok leginkább szálaló és átalakító üzemmódban valósíthatók meg. A vágásos üzemmód során sok más fontos erdőszerkezeti elem biztosítható, ha a kezelő figyelembe veszi a természetvédelmi szempontokat és a természetes folyamatokat. Azonban éppen a fény és mikroklíma viszonyok tekintetében elkerülhetetlen két természetvédelmi szempontból kedvezőtlen állapot kialakítása, a vágásterületé (nem erdei fény és mikroklíma viszonyok) és a zárt fiatalosoké (maximálisan fényhiányos állapot).

Az avar és talaj kémiai és fizikai viszonyai elsősorban a nagygombák esetében voltak fontosak: a neutrálisabb viszonyok inkább a fánélő és talajlakó szaprotróf gombáknak kedveztek, a tápanyagszegényebb, savanyúbb viszonyok pedig az ektomikorrhizásaknak. Érdekes, hogy a lágy-szárúak esetében e változók szerepe kisebb volt a fényhez képest, bár általános jelenség, hogy tápanyagszegény, savanyú talajú erdőtípusokban inkább a fény a limitáló tényező. Az általános aljzatviszonyok (avar, nyílt talajfelszín, holtfa borítás) gyakorlatilag az összes talajszinten megje-

lenő élőlénycsoport esetében fontosak. E tekintetben a leglényegesebb szempont a változatos aljzatviszonyok biztosítása, valamint a különböző mikrohabitatok megkímélése a talajszinten. Ezt részben biztosítja a változatos fafajösszetétel, a finom léptékű bolygatások megjelenése, valamint a talajszinten felhalmozódó holtfa részleges visszahagyása.

A holtfa jelentősége elsősorban a hozzá közvetlenül kapcsolódó élőlénycsoportoknál (madaraknál, szaproxyl bogaraknál és fán élő gombáknál) mutatható ki. Ezeknél a csoportoknál a holtfa eltérő (álló, fekvő, vastag, vagy vékony) formáinak egyaránt nagy szerepe volt. Napjainkra mind a természetvédelem, mind az erdőgazdálkodás felismerte a holtfa rendkívüli fontosságát az erdei biodiverzitás és erdővédelem tekintetében egyaránt, aminek hatására a holtfa mennyisége nagyobb a gazdálkodás alatt álló erdeinkben, mint 20–30 évvel ezelőtt. Az Őrség esetében azonban a holtfa viszonyok kedvezőlenebbek, mint a középhegységeinkben (Ódor publikálatlan adatok). A holtfa változatos formáinak és folyamatos jelenlétének biztosítása tudatos szemléletet (odafigyelést) igényel a gazdálkodás során, ugyanakkor bármilyen üzemmódban megvalósítható, és jelentős mennyiségű holtfa visszahagyható különböző gazdálkodási szituációkban gyakorlatilag a gazdasági szempontok sérülése nélkül.

A fák méretének a hatása viszonylag kevés élőlénycsoportnál (mohák, madarak) jelent meg, bár ott nagy jelentőségű volt. Ez a vártnál kisebb hatás volt, ami részben azzal magyarázható, hogy a fiatalabb állományokra nem terjedt ki a mintavétel. További magyarázat, hogy az Őrségben az igazán nagy fák sajnos az idős állományokból is hiányzanak (illetve annyira ritkák, hogy az alkalmazott intenzitású, e tekintetben nem célzott mintavételbe nem kerültek bele). Ez elsősorban az évszázadok alatt jelen lévő emberi használattal magyarázható, aminek a kispaszti szálalás sem kedvezett. Jelentős kihívása a régió erdőgazdálkodásának a nagyméretű fák denzitásának növelése, amit természetesen csak évtizedek alatt lehet elérni. Ezt a vágásos gazdálkodás során hagyásfák, hagyásfacsoportok visszahagyásával, a szálalás esetében pedig nagyméretű egyedek tudatos megkímélésével lehet elérni. Feltételezhető, hogy ha több lenne a nagy



Bükk, erdeifenyő és tölgy elegyes állománya gyér cserje- és gyepszinttel Csörötnek közelében.

fa a régióban, akkor a biodiverzitásban betöltött szerepük is jobban érvényesülne, vagyis a jelenlegi vizsgálatban a vártnál kisebb hatásuk első sorban hiányuknak tulajdonítható.

Szintén érdekes eredmény, hogy a táji és történeti változók szerepe a vártnál kisebb volt, a legtöbb élőlénycsoport esetében a jelenlegi állomány léptékű környezeti változók fontosabbnak bizonyultak a közösségi jellemzőkben. A történeti változók esetében elképzelhető, hogy a táj évszázados intenzív használata miatt a fragmentációra, illetve az erdők átalakítására érzékeny fajok már eltűntek a fajkészletből (vagy annyira megritkultak, hogy nem kerültek a vizsgálatba). Viszont mivel a jelenlegi erdősültség magas (a mintában 90%, regionálisan 80%), a jelenlegi erdei fajkészletet, a fragmentáció kevésbé korlátozza.

Eddig elsősorban környezeti változokról, faállomány-szerkezetéről, fafajösszetételéről írtunk, azonban nem megkerülhető, hogy az ezeket kialakító fahasználatokat, üzem módokat is értékeljük. A legtöbb biodiverzitás szempontjából meghatározó változó elsősorban a folyamatos erdőborítást fenntartó erdőgazdálkodás mellett biztosítható a gazdálkodás alatt álló erdőkben. Vannak olyan fontos tényezők (például a heterogén fényviszonyok és az erdei mikroklíma fenntartása), amelyek a vágásos üzem mód esetében mindenképpen sérülnek. Ugyanakkor számos fontos tényező (például fafaj diverzitás, nagy fák visszahagyása, holtfa biztosítása, cserjeszint kímélése) vágásos üzem mód mellett is biztosítható (bár jelentős odafigyelést igényel). Vágásos üzem módban az erdei specialista élőlénycsoportok számára fontos a felújítási időszak elnyújtása, a természetes felújítás biztosítása, a cserjeszint kímélése, hagyasfacsportok a jelenleginél nagyobb arányú visszahagyása, valamint holtfa visszatartása (pl. természetesen keletkező holtfa állományban hagyása, fahasználatoknál holtfa visszahagyása). Azt gondolom, hogy a szálló üzem módnak a jelenleginél nagyobb aránya lenne kedvező természetvédelmi szempontból, azonban a vágásos gazdálkodásnak (a két üzem



Bükk uralta fejtelen cserje- és gyepszinttel rendelkező elegyes erdő Kondorfa közelében.

mód párhuzamos jelenlétének) védett területeken is helye van, ez a táji szintű diverzitás szempontjából még kedvező is. Nagy jelentősége van a régióban a gazdálkodás alól kivont erdőterületek biztosításának (jelenlegi arányuk megtartásának, sőt növelésének). Ezek egy részében természetvédelmi célú erdőkezelést érdemes folytatni, a fontos szerkezeti elemek gyorsabb kialakítása miatt, de fontos olyan állományok biztosítása is (pl. erdőrezervátum magterületek), ahol csak a természetes folyamatok érvényesülnek. Ennek a tanulmánynak a legfontosabb üzenete talán az, hogy a vizsgált élőlénycsoportokat meghatározó legfontosabb tényezők, elsősorban a jelenlegi erdők faállományához kapcsolódnak, amelyet közvetlenül tud befolyásolni a gazdálkodás. Vagyis természetvédelmi szempontból igen nagy az erdőkezelő felelőssége az erdei élővilág szempontjából kedvező (vagy kedvezőtlen) viszonyok kialakításában.

Mellékletek

1. melléklet. A mintavétel során regisztrált lágyszárú növényfajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyakoriság, maximális érték 35). A fajlista Tutin et al. (1964–1993) nevezéktanát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyakoriság	Fajkód	Fajnév	Gyakoriság
rubfru	<i>Rubus fruticosus</i>	32	descae	<i>Deschampsia caespitosa</i>	9
ajurep	<i>Ajuga reptans</i>	25	eriann	<i>Erigeron annuus</i>	9
carsyl	<i>Carex sylvatica</i>	25	oxaace	<i>Oxalis acetosella</i>	9
luzpil	<i>Luzula pilosa</i>	25	scrnod	<i>Scrophularia nodosa</i>	9
viorei	<i>Viola reichenbachiana</i>	25	melcar	<i>Melittis carpatica</i>	8
carpil	<i>Carex pilulifera</i>	23	solgig	<i>Solidago gigantea</i>	8
hiemur	<i>Hieracium murorum</i>	23	agrsto	<i>Agrostis stolonifera</i>	7
veroff	<i>Veronica officinalis</i>	22	anenem	<i>Anemona nemorosa</i>	7
mycmur	<i>Mycellis muralis</i>	21	clivul	<i>Clinopodium vulgare</i>	7
hielac	<i>Hieracium lachenalii</i> és <i>H. umbellatum</i>	20	festen	<i>Festuca tenuifolia</i>	7
galrot	<i>Galium rotundifolium</i>	18	galodo	<i>Galium odoratum</i>	7
galpub	<i>Galeopsis pubescens</i>	17	poanem	<i>Poa nemoralis</i>	7
roscan	<i>Rosa canina</i>	17	rubida	<i>Rubus idaeus</i>	7
athfil	<i>Athyrium filix-femina</i>	15	calvul	<i>Calluna vulgaris</i>	5
drycar	<i>Dryopteris carthusiana</i>	15	carrem	<i>Carex remota</i>	5
fraves	<i>Fragaria vesca</i>	15	crugla	<i>Cruciata glabra</i>	5
brasyl	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	14	epihel	<i>Epipactis helleborine</i>	5
luzluz	<i>Luzula luzuloides</i>	14	hypper	<i>Hypericum perforatum</i>	5
polmul	<i>Polygonatum multiflorum</i>	14	potere	<i>Potentilla erecta</i>	5
saneur	<i>Sanicula europaea</i>	13	pruvul	<i>Prunella vulgaris</i>	5
calepi	<i>Calamagrostis epigeios</i>	12	ceprub	<i>Cephalanthera rubra</i>	4
dryfil	<i>Dryopteris filix-mas</i>	11	chasup	<i>Chamaecytisus supinus</i>	4
juneff	<i>Juncus effusus</i>	11	feshet	<i>Festuca heterophylla</i>	4
maibif	<i>Maianthemum bifolium</i>	11	hedhel	<i>Hedera helix</i>	4
stemed	<i>Stellaria media</i>	11	holmol	<i>Holcus mollis</i> és <i>H. lanatus</i>	4
melpra	<i>Melampyrum pratense</i>	10	knadry	<i>Knautia drymeia</i>	4
pteaqu	<i>Pteridium aquilinum</i>	10	perhyd	<i>Persicaria hydropiper</i>	4
siedec	<i>Sieglingia decumbens</i>	10	peuore	<i>Peucedanum oreoselinum</i>	4
urtdio	<i>Urtica dioica</i>	10	vacmyr	<i>Vaccinium myrtillus</i>	4
carpal	<i>Carex pallescens</i>	9	vercha	<i>Veronica chamaedrys</i>	4
			campat	<i>Campanula patula</i>	3
			cardig	<i>Carex digitata</i>	3
			genova	<i>Genista ovata</i> ssp. <i>nervata</i>	3
			geuurb	<i>Geum urbanum</i>	3

Fajkód	Fajnév	Gyakoriság	Fajkód	Fajnév	Gyakoriság
lammac	<i>Lamium maculatum</i>	3	carhir	<i>Carex hirta</i>	1
luzmul	<i>Luzula multiflora</i>	3	chatem	<i>Chaerophyllum temulum</i>	1
molaru	<i>Molinia arundinacea</i>	3	chiumb	<i>Chimaphila umbellata</i>	1
monhyp	<i>Monotropa hypopitys</i>	3	corcav	<i>Corydalis cava</i>	1
samnig	<i>Sambucus nigra</i>	3	cycpur	<i>Cyclamen purpurascens</i>	1
actspi	<i>Actea spicata</i>	2	dacpol	<i>Dactylis polygama</i>	1
avefle	<i>Avenella flexuosa</i>	2	dapcne	<i>Daphne cneorum</i> ssp. <i>arbusculoides</i>	1
carlep	<i>Carex leporina</i>	2	eupamy	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1
cirarv	<i>Cirsium arvense</i>	2	fesgig	<i>Festuca gigantea</i>	1
cirlu	<i>Circea lutetiana</i>	2	galapa	<i>Galium aparine</i>	1
conmaj	<i>Convallaria majalis</i>	2	galsyl	<i>Galium sylvaticum</i>	1
dapmez	<i>Daphne mezereum</i>	2	genasc	<i>Gentiana asclepiadea</i>	1
epimon	<i>Epilobium montanum</i>	2	genpne	<i>Gentiana pneumonanthe</i>	1
eupcyp	<i>Euphorbia cyparissias</i>	2	hiebau	<i>Hieracium bauhini</i>	1
galmol	<i>Galium mollugo</i>	2	impnol	<i>Impatiens noli-tangere</i>	1
gerrob	<i>Geranium robertianum</i>	2	imppar	<i>Impatiens parviflora</i>	1
glehed	<i>Glechoma hederacea</i> és <i>G. hirsuta</i>	2	lapcom	<i>Lapsana communis</i>	1
hyphum	<i>Hypericum humifusum</i>	2	lemnig	<i>Lembotropis nigricans</i>	1
juntén	<i>Juncus tenuis</i>	2	lyceur	<i>Lycopus europaeus</i>	1
leohis	<i>Leontodon hispidus</i>	2	lyspun	<i>Lysimachia punctata</i>	1
melnut	<i>Melica nutans</i>	2	orelim	<i>Oreopteris limbosperma</i>	1
meluni	<i>Melica uniflora</i>	2	oxadil	<i>Oxalis dillenii</i>	1
menpul	<i>Mentha pulegium</i>	2	pethyb	<i>Petasites hybridus</i>	1
neonid	<i>Neottia nidus-avis</i>	2	plalan	<i>Plantago lanceolata</i>	1
pyrmin	<i>Pyrola minor</i>	2	puloff	<i>Pulmonaria officinalis</i>	1
solvir	<i>Solidago virga-aurea</i>	2	pyrchl	<i>Pyrola chlorantha</i>	1
stehol	<i>Stellaria holostea</i>	2	pyrrot	<i>Pyrola rotundifolia</i>	1
tancor	<i>Tanacetum corymbosum</i>	2	ranacr	<i>Ranunculus acris</i>	1
agrcap	<i>Agrostis capillaris</i>	1	ribrub	<i>Ribes rubrum</i>	1
betoff	<i>Betonica officinalis</i>	1	selcar	<i>Selinum carvifolia</i>	1
bidfro	<i>Bidens frondosus</i>	1	senher	<i>Senecio hercynicus</i>	1
blespi	<i>Blechnum spicant</i>	1	solnig	<i>Solanum nigrum</i>	1
camper	<i>Campanula persicifolia</i>	1	symtub	<i>Symphytum tuberosum</i>	1
camrap	<i>Campanula rapunculoides</i>	1	trirep	<i>Trifolium repens</i>	1
careri	<i>Carex ericetorum</i>	1	vinmin	<i>Vinca minor</i>	1

2. melléklet. A mintavétel során az újulati szintben (0.5 m-nél alacsonyabb fásszárú fajok egyedei) regisztrált növényfajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyakoriság, maximális érték 35). A fajlista Tutin et al. (1964-1993) nevezéktanát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyakoriság
quepet	<i>Quercus petraea</i>	35
carbet	<i>Carpinus betulus</i>	35
fagsyl	<i>Fagus sylvatica</i>	34
picabi	<i>Picea abies</i>	29
pruavi	<i>Prunus avium</i>	27
corave	<i>Corylus avellana</i>	20
pyrpyr	<i>Pyrus pyraeaster</i>	19
cramon	<i>Crataegus monogyna</i>	15
fraaln	<i>Frangula alnus</i>	15
pinsyl	<i>Pinus sylvestris</i>	14
rhacat	<i>Rhamnus catharticus</i>	10
acepse	<i>Acer pseudolatanus</i>	8
cassat	<i>Castanea sativa</i>	8
poptre	<i>Populus tremula</i>	8
pruspi	<i>Prunus spinosa</i>	8
querub	<i>Quercus rubra</i>	8
vibopu	<i>Viburnum opulus</i>	8
corsan	<i>Cornus sanguinea</i>	6
querob	<i>Quercus robur</i>	6
salcap	<i>Salix caprea</i>	6
tilpla	<i>Tilia platyphyllos</i>	6
betpen	<i>Betula pendula</i>	5
tilcor	<i>Tilia cordata</i>	5
ligvul	<i>Ligustrum vulgare</i>	4
malsyl	<i>Malus sylvestris</i>	4
quecer	<i>Quercus cerris</i>	4
fraexc	<i>Fraxinus excelsior</i>	3
juncom	<i>Juniperus communis</i>	3
acecam	<i>Acer campestre</i>	2
euoeur	<i>Euonymus europaeus</i>	2
popcan	<i>Populus canescens</i>	2
robpse	<i>Robinia pseudoacacia</i>	2
abialb	<i>Abies alba</i>	1
acepla	<i>Acer platanoides</i>	1
jugreg	<i>Juglans regia</i>	1
lardec	<i>Larix decidua</i>	1
sorauc	<i>Sorbus aucuparia</i>	1
sortor	<i>Sorbus torminalis</i>	1
taxbac	<i>Taxus baccata</i>	1
ulmgla	<i>Ulmus glabra</i>	1

3. melléklet. A talajszint moháinak mintavétele során regisztrált fajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyakoriság, maximális érték 35). A fajlista Erzberger & Papp (2004) nevezéktanát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyakoriság
dichet	<i>Dicranella heteromalla</i>	35
hypcup	<i>Hypnum cupressiforme</i>	35
polfor	<i>Polytrichum formosum</i>	35
bravel	<i>Brachytecium velutinum</i>	34
dicmon	<i>Dicranum montanum</i>	33
lophet	<i>Lophocolea heterophylla</i>	33
plarep	<i>Platygyrium repens</i>	33
atrund	<i>Atrichum undulatum</i>	29
dicSCO	<i>Dicranum scoparium</i>	27
hersel	<i>Herzogiella seligeri</i>	27
brarut	<i>Brachytecium rutabulum</i>	22
pohnut	<i>Pohlia nutans</i>	19
plaaFF	<i>Plagiomnium affine</i>	17
brasal	<i>Brachytecium salebrosum</i>	16
plalae	<i>Plagiothecium laetum</i>	16
plesch	<i>Pleurozium schreberi</i>	16
sclpur	<i>Scleropodium purum</i>	15
radcom	<i>Radula complanata</i>	14
leugla	<i>Leucobryum glaucum</i>	13
fistax	<i>Fissidens taxifolius</i>	11
pladen	<i>Plagiothecium denticulatum</i>	11
ditpal	<i>Ditrichum pallidum</i>	10
hylspl	<i>Hylocomium splendens</i>	10
placus	<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	9
ulocri	<i>Ulota crispa</i>	9
dicpol	<i>Dicranum polysetum</i>	7
eurang	<i>Eurhynchium angustirete</i>	7
isoalo	<i>Isothecium alopecuroides</i>	7
tetpel	<i>Tetraphis pellucida</i>	7
bryrub	<i>Bryum rubens</i>	6
bryrud	<i>Bryum rudelare</i>	5
fisbry	<i>Fissidens bryoides</i>	5
frudil	<i>Frullania dilatata</i>	5
ortaff	<i>Orthotrichum affine</i>	5
ptipul	<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	5
ambser	<i>Amblystegium serpens</i>	4
brycap	<i>Bryum capillare</i>	4
metfur	<i>Metzgeria furcata</i>	4
ortspe	<i>Orthotrichum speciosum</i>	4
ortstr	<i>Orthotrichum stramineum</i>	4
planem	<i>Plagiothecium nemorale</i>	4

Fajkód	Fajnév	Gyakoriság
hipun	<i>Rhizomnium punctatum</i>	4
brapop	<i>Brachythecium populeum</i>	4
calfis	<i>Calypogeia fissa</i>	3
homtri	<i>Homalia trichomanoides</i>	3
nowcur	<i>Nowellia curvifolia</i>	3
eurhia	<i>Eurhynchium hians</i>	3
placav	<i>Plagiothecium cavifolium</i>	3
plesub	<i>Pleuridium subulatum</i>	3
scanem	<i>Scapania nemorea</i>	3
thudel	<i>Thuidium delicatulum</i>	3
anoatt	<i>Anomodon attenuatus</i>	2
leprep	<i>Lepidozia reptans</i>	2
parlon	<i>Paraleucobryum longifolium</i>	2
plasuc	<i>Plagiothecium succulentum</i>	2
poljun	<i>Polytrichum juniperinum</i>	2
ambsub	<i>Amblystegium subtile</i>	1
buxaph	<i>Buxbaumia aphylla</i>	1
calazu	<i>Calypogeia azurea</i>	1
calmue	<i>Calypogeia muellerana</i>	1
cepbic	<i>Cephalozia bicuspidata</i>	1
cerpur	<i>Ceratodon purpureus</i>	1
dictau	<i>Dicranum tauricum</i>	1
dipfol	<i>Diphyscium foliosum</i>	1
leprir	<i>Leptodictyum riparium</i>	1
ortpal	<i>Orthotrichum pallens</i>	1
oxysch	<i>Oxyrrhynchium schleicheri</i>	1
plaund	<i>Plagiomnium undulatum</i>	1
pylpol	<i>Pylaisia polyantha</i>	1
rhysqu	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	1
rhytri	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	1
thutam	<i>Thuidium tamariscinum</i>	1
weibra	<i>Weissia brachycarpa</i>	1
weirut	<i>Weissia rutilans</i>	1

4. melléklet. A moha propagulum bank mintavétele során regisztrált fajok listája (Fajnév), kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyakoriság, maximális érték 35). A fajlista Erzberger & Papp (2004) nevezéktanát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyakoriság
ditssp	<i>Ditrichum</i> spp.	33
bryrub	<i>Bryum rubens</i>	32
pohnut	<i>Pohlia nutans</i>	31
atrund	<i>Atrichum undulatum</i>	30
dichet	<i>Dicranella heteromalla</i>	28
dicruf	<i>Dicranella rufescens</i>	13
tribra	<i>Trichostomum brachydontium</i>	4
phiarn	<i>Philonotis arnelli</i>	3
hersel	<i>Herzogiella seligeri</i>	2
phypyr	<i>Physcomitrium pyriforme</i>	2
sphspp	<i>Sphagnum</i> spp.	2
bravel	<i>Brachytecium velutinum</i>	1
hipun	<i>Rhizomnium punctatum</i>	1

5. melléklet. A kéreglakó mohák mintavétele során regisztrált fajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyakoriság, maximális érték 35). A fajlista Erzberger & Papp (2004) nevezéktanát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyakoriság
dicmon	<i>Dicranum montanum</i>	35
hypcup	<i>Hypnum cupressiforme</i>	35
radcom	<i>Radula complanata</i>	34
bravel	<i>Brachythecium velutinum</i>	33
ulocri	<i>Ulota crispa</i>	32
lophet	<i>Lophocolea heterophylla</i>	29
frudil	<i>Frullania dilatata</i>	28
plarep	<i>Platygyrium repens</i>	26
metfur	<i>Metzgeria furcata</i>	22
isoalo	<i>Isothecium alopecuroides</i>	21
plalae	<i>Plagiothecium laetum</i>	18
ortstra	<i>Orthotrichum stramineum</i>	17
dicSCO	<i>Dicranum scoparium</i>	15
polfor	<i>Polytrichum formosum</i>	14
brarut	<i>Brachythecium rutabulum</i>	11
plaaFF	<i>Plagiomnium affine</i>	11
homtri	<i>Homalia trichomanoides</i>	10
ortpal	<i>Orthotrichum pallens</i>	10
ortspe	<i>Orthotrichum speciosum</i>	9
placus	<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	7
thudel	<i>Thuidium delicatulum</i>	6

Fajkód	Fajnév	Gyakoriság
ambser	<i>Amblystegium serpens</i>	5
ortaff	<i>Orthotrichum affine</i>	5
plarut	<i>Plagiothecium ruthei</i>	5
plesch	<i>Pleurozium schreberi</i>	5
atrund	<i>Atrichum undulatum</i>	4
dichet	<i>Dicranella heteromalla</i>	4
brylae	<i>Bryum laevifillum</i>	3
dicpol	<i>Dicranum polysetum</i>	3
hombes	<i>Homalia besseri</i>	3
placav	<i>Plagiothecium cavifolium</i>	3
planem	<i>Plagiothecium nemorale</i>	3
ptipul	<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	3
ambsub	<i>Amblystegium subtile</i>	2
atrang	<i>Atrichum angustatum</i>	2
lespol	<i>Leskea polycarpa</i>	2
ortlye	<i>Orthotrichum lyelli</i>	2
ortstri	<i>Orthotrichum striatum</i>	2
pohnut	<i>Pohlia nutans</i>	2
anoatt	<i>Anomodon attenuatus</i>	1
brasal	<i>Brachythecium salebrosum</i>	1
ctemol	<i>Ctenidium molluscum</i>	1
dictau	<i>Dicranum tauricum</i>	1
eurang	<i>Eurhynchium angustirete</i>	1
fistax	<i>Fissidens taxifolius</i>	1
hersel	<i>Herzogiella seligeri</i>	1
homser	<i>Homalothecium sericeum</i>	1
hylspl	<i>Hylocomium splendens</i>	1
lejcav	<i>Lejeunea cavifolia</i>	1
leujun	<i>Leucobryum juniperoideum</i>	1
leusci	<i>Leucodon sciuroides</i>	1
ortdia	<i>Orthotrichum diaphanum</i>	1
pladen	<i>Plagiothecium denticulatum</i>	1
plasuc	<i>Plagiothecium succulentum</i>	1
porpla	<i>Porella platyphylla</i>	1
ptefil	<i>Pterigynandrum filiforme</i>	1
pypol	<i>Pylaisia polyantha</i>	1
rhytri	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	1
thurec	<i>Thuidium recognitum</i>	1
thutam	<i>Thuidium tamariscinum</i>	1

6. melléklet. A kéreglakó zuzmók mintavétele során regisztrált fajok (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyakoriság, maximális érték 35). A fajlista Nimis & Martenlos (2003) nevezékτανát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyakoriság
leblob	<i>Lepraria lobificans</i>	35
phlarg	<i>Phlyctis argena</i>	34
clacon	<i>Cladonia coniocraea</i>	28
dimpin	<i>Dimerella pineti</i>	24
grascr	<i>Graphis scripta</i>	24
flacap	<i>Flavoparmelia caperata</i>	18
melful	<i>Melanelixia fuliginosa</i>	17
hypscs	<i>Hypocenomyce scalaris</i>	15
lecexp	<i>Lecanora expallens</i>	15
hypphy	<i>Hypogymnia physodes</i>	12
chafer	<i>Chaenotheca ferruginea</i>	11
clapyx	<i>Cladonia pyxidata</i>	9
parsul	<i>Parmelia sulcata</i>	9
parsax	<i>Parmelia saxatilis</i>	8
perama	<i>Pertusaria amara</i>	8
artrad	<i>Arthonia radiata</i>	7
chachr	<i>Chaenotheca chrysocephala</i>	6
leccar	<i>Lecanora carpinea</i>	6
cetoli	<i>Cetrelia olivetorum</i>	5
chaste	<i>Chaenotheca stemonea</i>	5
punsub	<i>Punctelia subrudecta</i>	5
cladig	<i>Cladonia digitata</i>	4
lecarg	<i>Lecanora argentata</i>	4
lecchl	<i>Lecanora chlarotera</i>	4
phachl	<i>Phaeophyscia chloantha</i>	4
phyads	<i>Physcia adscendens</i>	4
paramb	<i>Parmeliopsis ambigua</i>	3
clafim	<i>Cladonia fimbriata</i>	2
melele	<i>Melanohalea elegantula</i>	2
norpul	<i>Normandina pulchella</i>	2
parper	<i>Parmotrema perlatum</i>	2
plagla	<i>Platismatia glauca</i>	2
pyrnit	<i>Pyrenula nitida</i>	2
anibif	<i>Anisomeridium biforme</i>	1
artspa	<i>Arthonia spadicea</i>	1
canref	<i>Candelariella reflexa</i>	1
chatri	<i>Chaenotheca trichialis</i>	1
chrcan	<i>Chrysothrix candelaris</i>	1
evepru	<i>Evernia prunastri</i>	1
hyprev	<i>Hypotrachyna revoluta</i>	1
lecint	<i>Lecanora intumescens</i>	1
phyten	<i>Physcia tenella</i>	1
ramfar	<i>Ramalina farinacea</i>	1
rampol	<i>Ramalina pollinaria</i>	1

7. melléklet. A pókok mintavétele során regisztrált fajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyakoriság, maximális érték 35).

Fajkód	Fajnév	Gyakor- ság
pardlugu	<i>Pardosa lugubris s.str.</i>	31
micrviar	<i>Microneta viaria</i>	29
trocterri	<i>Trochosa terricola</i>	28
atypaffi	<i>Atypus affinis</i>	24
cicucicu	<i>Cicurina cicur</i>	24
tenutenu	<i>Tenuiphantes tenuis</i>	23
agobrun	<i>Agroeca brunnea</i>	22
macrrufu	<i>Macrargus rufus</i>	20
euoiner	<i>Eurocoelotes inermis</i>	19
apofusc	<i>Apostenus fuscus</i>	17
uroclong	<i>Urocoras longispinus</i>	17
dysderyt	<i>Dysdera erythrina</i>	16
dysdninn	<i>Dysdera ninnii</i>	16
historp	<i>Histocona torpida</i>	15
leptminu	<i>Lepthyphantes minutus</i>	15
panafage	<i>Panamomops fagei</i>	14
tenuflav	<i>Tenuiphantes flavipes</i>	14
micrherb	<i>Micrargus herbigradus</i>	12
bolylute	<i>Bolyphantes luteolus</i>	11
haplsilv	<i>Haplodrassus silvestris</i>	10
metesegm	<i>Metellina segmentata</i>	10
scotcela	<i>Scotina celans</i>	10
nericlat	<i>Nerienne clathrata</i>	9
porrmicr	<i>Porrhomma microphthalmum</i>	9
xystsabu	<i>Xysticus sabulosus</i>	9
harprubi	<i>Harpactea rubicunda</i>	8
linyhort	<i>Linyphia hortensis</i>	8
robearun	<i>Robertus arundineti</i>	8
hapldalm	<i>Haplodrassus dalmatensis</i>	7
liocstri	<i>Liocranoeca striata</i>	7
zoraspin	<i>Zora spinimana</i>	7
maltcamp	<i>Malthonica campestris</i>	6
mangacal	<i>Mangora acalypha</i>	6
walccucu	<i>Walckenaeria cucullata</i>	6
clubterr	<i>Clubiona terrestris</i>	5
dasucane	<i>Dasumia canestrinii</i>	5
euryflav	<i>Euryopsis flavomaculata</i>	5
hahnpusi	<i>Hahnina pusilla</i>	5
harlepi	<i>Harpactea lepida</i>	5
maltsilv	<i>Malthonica silvestris</i>	5
marpmusc	<i>Marpissa muscosa</i>	5
arandiad	<i>Araneus diadematus</i>	4
drapsoci	<i>Drapetisca socialis</i>	4

haplmino	<i>Haplodrassus minor</i>	4
xystkoch	<i>Xysticus kochi</i>	4
cercprom	<i>Cercidia prominens</i>	3
diplconc	<i>Diplostyla concolor</i>	3
hahnnav	<i>Hahnina nava</i>	3
maltferr	<i>Malthonica ferruginea</i>	3
mecopeus	<i>Mecopisthes peusi</i>	3
phrufest	<i>Phrurolithus festivus</i>	3
walcmitr	<i>Walckenaeria mitrata</i>	3
amaufero	<i>Amaurobius ferox</i>	2
anypacce	<i>Anyphaena accentuata</i>	2
centincu	<i>Centromerus incultus</i>	2
clubcaer	<i>Clubiona caerulea</i>	2
clubross	<i>Clubiona rosseae</i>	2
dysdlong	<i>Dysdera longirostris</i>	2
enopthor	<i>Enoplognatha thoracica</i>	2
epistrun	<i>Episinus truncatus</i>	2
erigdent	<i>Erigone dentipalpis</i>	2
erofurc	<i>Ero furcata</i>	2
gnapluci	<i>Gnaphosa lucifuga</i>	2
meiorure	<i>Meioneta rurestris</i>	2
oedoapic	<i>Oedothorax apicatus</i>	2
pisamira	<i>Pisaura mirabilis</i>	2
segebava	<i>Segestria bavarica</i>	2
tricaffi	<i>Trichoncus affinis</i>	2
trocruri	<i>Trochosa robusta</i>	2
walcsimp	<i>Walckenaeria simplex</i>	2
agrocupr	<i>Agroeca cuprea</i>	1
amaufene	<i>Amaurobius fenestralis</i>	1
arctcine	<i>Arctosa cinerea</i>	1
auloalbi	<i>Aulonia albimana</i>	1
clubphra	<i>Clubiona phragmitis</i>	1
crusgutt	<i>Crustulina guttata</i>	1
macanidi	<i>Macarozia nidicolens</i>	1
metemeri	<i>Metellina merianae</i>	1
micrpusi	<i>Microlinyphia pusilla</i>	1
nemepann	<i>Nemesia pannonica</i>	1
robilivi	<i>Robertus lividus</i>	1
saltscen	<i>Salticus scenicus</i>	1
steabipu	<i>Steatoda bipunctata</i>	1
tapiinse	<i>Tapinocyba insecta</i>	1
tenutene	<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	1
trocterr	<i>Trochosa ruficola</i>	1
trocspin	<i>Trochosa spinipalpis</i>	1
walcalti	<i>Walckenaeria alticeps</i>	1
walcanti	<i>Walckenaeria antica</i>	1
zeloaeene	<i>Zelotes aeneus</i>	1
zeloelec	<i>Zelotes electus</i>	1

8. melléklet. A futóbogarak mintavétele során regisztrált fajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyakoriság, maximális érték 35).

Fajkód	Fajnév	Gyakori- ság
ABA_PAL	<i>Abax parallelus</i>	35
PTE_OBL	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	29
ABA_PAP	<i>Abax parallelepipedus</i>	25
CAR_ARV	<i>Carabus arvensis</i>	25
MOL_PIC	<i>Molops piceus austriacus</i>	22
CAR_GLA	<i>Carabus glabratus</i>	14
CAR_INT	<i>Carabus intricatus</i>	14
ABA_CAR	<i>Abax carinatus</i>	13
CAR_NEM	<i>Carabus nemoralis</i>	13
CYC_ATT	<i>Cychrus attenuatus</i>	12
NEB_BRE	<i>Nebria brevicollis</i>	12
CAR_HOR	<i>Carabus hortensis</i>	10
CAL_INQ	<i>Calosoma inquisitor</i>	9
CAR_COR	<i>Carabus coriaceus</i>	7
PLA_ASS	<i>Platynus assimilis</i>	6
ABA_OVA	<i>Abax ovalis</i>	5
PTE_TRA	<i>Pterostichus transversalis</i>	5
LEI_RUF	<i>Leistus rufomarginatus</i>	4
APT_BOM	<i>Aptinus bombardia</i>	3
CAR_ULR	<i>Carabus ulrichii</i>	3
PTE_NIG	<i>Pterostichus niger</i>	3
PTE_OVO	<i>Pterostichus ovoideus</i>	3
LOR_PIL	<i>Loricera pilicornis</i>	2
MOL_ELA	<i>Molops elatus</i>	2
PTE_MEL	<i>Pterostichus melas</i>	2
PTE_NIR	<i>Pterostichus nigrita</i>	2
AMA_SIM	<i>Amara similata</i>	1
CAR_CON	<i>Carabus convexus</i>	1
HAR_LAT	<i>Harpalus latus</i>	1
PAT_ATR	<i>Patrobis atrorufus</i>	1
PLA_SCR	<i>Platynus scrobiculatus</i>	1
POE_CUP	<i>Poecilus cupreus</i>	1
PTE_RHA	<i>Pterostichus rhaeticus</i>	1
PTE_STR	<i>Pterostichus strenuus</i>	1

9. melléklet. A madarak mintavétele során regisztrált fajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyakoriság, maximális érték 35). A fajlista Hagemeier & Blair (1997) nevezékta-
nát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyako- riság
COLOEN	<i>Columba oenas</i>	5
COLPAL	<i>Columba palumbus</i>	13
STRTUR	<i>Streptopelia turtur</i>	4
CUCCAN	<i>Cuculus canorus</i>	8
JYNTOR	<i>Jynx torquilla</i>	1
PICCAN	<i>Picus canus</i>	2
PICVIR	<i>Picus viridis</i>	2
DRYMAR	<i>Dryocopus martius</i>	11
DENMAJ	<i>Dendrocopos major</i>	19
DENMIN	<i>Dendrocopos minor</i>	2
TROTRO	<i>Troglodytes troglodytes</i>	7
ERIRUB	<i>Erithacus rubecula</i>	33
TURMER	<i>Turdus merula</i>	15
TURPHI	<i>Turdus philomelos</i>	33
TURVIS	<i>Turdus viscivorus</i>	8
SYLATR	<i>Sylvia atricapilla</i>	15
PHYCOL	<i>Phylloscopus collybita</i>	19
PHYSIB	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	1
PHYTRO	<i>Phylloscopus trochilus</i>	2
REGREG	<i>Regulus regulus</i>	3
REGIGN	<i>Regulus ignicapillus</i>	2
MUSSTR	<i>Muscicapa striata</i>	1
FICALB	<i>Ficedula albicollis</i>	5
AEGCAU	<i>Aegithalos caudatus</i>	2
PARPAL	<i>Parus palustris</i>	14
PARCRI	<i>Parus cristatus</i>	2
PARATE	<i>Parus ater</i>	7
PARCAE	<i>Parus caeruleus</i>	22
PARMAJ	<i>Parus major</i>	28
SITEUR	<i>Sitta europaea</i>	15
CERFAM	<i>Certhia familiaris</i>	18
CERBRA	<i>Certhia brachydactyla</i>	3
ORIORI	<i>Oriolus oriolus</i>	6
GARGLA	<i>Garrulus glandarius</i>	8
STUVUL	<i>Sturnus vulgaris</i>	2
FRICOE	<i>Fringilla coelebs</i>	36
COCCOC	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	11

Irodalomjegyzék

- Abd Latif, Z., Blackburn, G.A. 2010. The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest. *International Journal of Biometeorology* 54, 119–129.
- Ádám, R., Ódor, P., Bölöni, J. 2013. The effects of stand characteristics on the understory vegetation in *Quercus petraea* and *Q. cerris* dominated forests. *Community Ecology* 14, 101–109.
- Ahrens, C.D., Henson, R. 2015. *Meteorology today*. Cengage Learning, Boston.
- Angelstam, P., Mikusinski, G. 1994. Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest – A review. *Annales Zoologici Fennici* 31, 157–172.
- Aptroot, A. 2012. Changes in the epiphytic flora on four *Tilia* trees in Belgium over 59 years. *Herzogia* 25, 39–45.
- Arcanum, 2006. A második magyar katonai felmérés 1806–1869. Arcanum Kft., Budapest.
- Aubin, I., Ouellette, M.H., Legendre, P., Messier, C., Bouchard, A. 2009. Comparison of two plant functional approaches to evaluate natural restoration along an old-field – deciduous forest chronosequence. *Journal of Vegetation Science* 20, 185–198.
- Aude, E., Poulsen, R.S. 2000. Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish *Fagus* forest. *Applied Vegetation Science* 3, 81–88.
- Aussenac, G. 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57, 287–301.
- Baker, T.P., Jordan, G.J., Steel, E.A., Fountain-Jones, N.M., Wardlaw, T.J., Baker, S.C. 2014. Microclimate through space and time: Microclimatic variation at the edge of regeneration forests over daily, yearly and decadal time scales. *Forest Ecology and Management* 334, 174–184.
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254, 1–15.
- Bardat, J., Aubert, M. 2007. Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation* 139, 47–66.
- Barkman, J.J. 1958. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum, Assen.
- Bartha, D. 1998. Az őrségi erdők elemzése történeti ökológiai alapon. In: Víg, K. (Ed.), *Húsz éves az Őrségi Tájvédelmi Körzet. Fertő-Hanság Nemzeti Park Igazgatóság, Sarród*, pp. 59–68.
- Bartha, D., Gálhidy, L., Aszalós, R., Bodoncz, L., Bölöni, J., Kenderes, K., Ódor, P., Standovár, T., Szomorad, F., Tímár, G. 2007. A magyarországi erdők természetessége. In: Bartha, D., Gálhidy, L. (Eds). *WWF Magyarország, Budapest*.
- Bates, J.W., Brown, D.H. 1981. Epiphyte differentiation between *Quercus petraea* and *Fraxinus excelsior* trees in a maritime area of South West England. *Vegetatio* 48, 61–70.
- Bates, J.W., Roy, D.B., Preston, C.D. 2004. Occurrence of epiphytic bryophytes in a 'tetrad' transects across southern Britain. 2. Analysis and modelling of epiphyte – environment relationships. *Journal of Bryology* 26, 181–197.
- Beaudet, M., Messier, C., Leduc, A. 2004. Understorey light profiles in temperate deciduous forests: recovery process following selection cutting. *Journal of Ecology* 92, 328–338.
- Bellér, P. 1997. *Talajvizsgálati módszerek*. Soproni Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Sopron.

- Bequet, R., Campioli, M., Kint, V., Vansteenkiste, D., Muys, B., Ceulemans, R. 2011. Leaf area index development in temperate oak and beech forests is driven by stand characteristics and weather conditions. *Trees – Structure and Function* 25, 935–946.
- Bereczki, K., Ódor, P., Csóka, G., Mag, Zs., Báldi, A. 2014. Effects of forest heterogeneity on the efficiency of caterpillar control service provided by birds in temperate oak forests. *Forest Ecology and Management* 327, 96–105.
- Berg, A., Gärdenfors, U., Hallingbäck, T., Norén, M. 2002. Habitat preferences of red-listed fungi and bryophytes in woodland key habitats in southern Sweden – analyses of data from a national survey. *Biodiversity and Conservation* 11, 1479–1503.
- Berg, B., McClaugherty, C. 2014. *Plant Litter: Decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Springer Verlag, Berlin.
- Bergamini, A., Pauli, D., Peintinger, M., Schmid, B. 2001. Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants. *Journal of Ecology* 89, 920–929.
- Berglund, H., Jonsson, B.G. 2001. Predictability of plant and fungus species richness of old-growth boreal forest islands. *Journal of Vegetation Science* 12, 857–866.
- Blasi, C., Marchetti, M., Chiavetta, U., Aleffi, M., Audisio, P., Azzella, M.M., Brunialti, G., Capotorti, G., Del Vico, E., Lattanzi, E., Persiani, A.M., Ravera, S., Tilia, A., Burrascano, S. 2010. Multi-taxon and forest structure sampling for identification of indicators and monitoring of old-growth forest. *Plant Biosystems* 144, 160–170.
- Boddy, L. 2001. Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris. *Ecological Bulletins* 49, 43–56.
- Boddy, L., Heilmann-Clausen, J. 2008. Basidiomycete community development in temperate angiosperm wood. In: Boddy, L., Frankland, J.C., West, P. (Eds) *Ecology of saprotrophic basidiomycetes*. The British Mycological Society, Academic Press, London, pp. 211–237.
- Bouget, C., Brin, A., Tellez, D., Archaux, F. 2015. Intraspecific variations in dispersal ability of saproxylic beetles in fragmented forest patches. *Oecologia* 177, 911–920.
- Bölöni, J., Molnár, Zs., Kun, A. 2011. Magyarország élőhelyei. Vegetáció típusok leírása és határozója. ÁNÉR 2011. MTA ÖBKI, Vácrátót.
- Brunet, J., Isacson, G. 2009. Restoration of beech forest for saproxylic beetles – effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation* 18, 2387–2404.
- Brunner, A. 2004. tRAYci – A light calculation program for spatially explicit forest stand models. Manual. Danish Centre for Forest, Landscape and Planning, KLV, Hørsholm.
- Buée, M., Maurice, J.P., Zeller, B., Andrianarisoa, S., Ranger, J., Courtecuisse, R., Marçais, B., Le Tacon, F. 2011. Influence of tree species on richness and diversity of epigeous fungal communities in a French temperate forest stand. *Fungal Ecology* 4, 22–31.
- Caners, R.T., Macdonald, S.E., Belland, R.J. 2009. Recolonization potential of bryophyte diaspore banks in harvested boreal mixed-wood forests. *Plant Ecology* 204, 55–68.
- Chen, J., Saunders, S.C., Crow, T.R., Naiman, R.J., Brosofske, K.D., Mroz, G.D., Brookshire, B.L., Franklin, J.F. 1999. Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience* 49, 288–297.
- Clinton, B.D. 2003. Light, temperature, and soil moisture responses to elevation, evergreen understory, and small, canopy gaps in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* 186, 243–255.
- Cools, N., De Vos, B. 2010. Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Sampling and analysis of soil. Manual Part X. UNECE, ICP Forests, Hamburg.
- Csóka, Gy. 2000. Az elpusztult, korhadó fa szerepe az erdei biodiverzitás fenntartásában. In: Frank, T. (Ed.), *Természet – erdő – gazdálkodás*. MME, Pro Silva Hungaria, Eger, pp. 85–98.
- Csóka, Gy., Lakatos, F. (Eds) 2014. *A holtfa*. Silva Naturalis 5., Nyugat-magyarországi Egyetem, Sopron.
- da Silva, P.M., Berg, M.P., da Silva, A.A., Dias, S., Leito, P.J., Chamberlain, D., Niemela, J., Serrano, A.R.M., Sousa, J.P. 2015. Soil fauna through the landscape window: factors shaping surface- and soil-dwelling communities across spatial scales in cork-oak mosaics. *Landscape Ecology* 30, 1511–1526.
- Dima, B., Liimatainen, K., Niskanen, T., Kytovuori, I., Bojantchev, D. 2014. Two new species of *Cortinarius*, subgenus *Telamonina*, sections *Colymbadini*

- and Uracei, from Europe. *Mycological Progress* 13, 867–879.
- Donald, P.F., Fuller, R.J., Evans, A.D., Gough, S.J. 1998. Effects of forest management and grazing on breeding bird communities in plantations of broad-leaved and coniferous trees in western England. *Biological Conservation* 85, 183–197.
- Dövényi, Z. (Ed.) 2010. Magyarország kistájainak katasztere. MTA Földrajztudományi Kutatóintézet, Budapest.
- During, H.J. 1997. Bryophyte diaspore banks. *Advances in Bryology* 6, 103–134.
- Dzwonko, Z., Gawronski, S. 2002. Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak – pine woodland. *Biological Conservation* 106, 389–398.
- Ellis, C.J. 2012. Lichen epiphyte diversity: A species, community and trait based review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14, 131–152.
- Erzberger, P., Papp, B. 2004. Annotated checklist of Hungarian bryophytes. *Studia Botanica Hungarica* 35, 91–149.
- Eskelson, B.N.I., Anderson, P.D., Temesgen, H. 2013. Modeling relative humidity in headwater forests using correlation with air temperature. *Northwest Science* 87, 40–58.
- Faraway, J.J. 2005. *Linear models with R*. Chapman and Hall, London.
- Faraway, J.J. 2006. *Extending the linear model with R*. Chapman and Hall, London.
- Felföldy, L. 1943. Szociológiai vizsgálatok az Ohat-erdő epiphyton vegetációján. *Magyar Biológiai Kutatóintézet Munkái* 15, 3–17.
- Ferris, R., Peace, A.J., Newton, A.C. 2000. Macro-fungal communities of lowland Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten.) plantations in England: relationships with site factors and stand structure. *Forest Ecology and Management* 131, 255–267.
- Frank, T. (Ed.), 2000. *Természet – erdő – gazdálkodás*. MME, Pro Silva Hungaria, Eger.
- Frelich, L.E. 2002. *Forest dynamics and disturbance regimes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frisvoll, A.A., Presto, T. 1997. Spruce forest bryophytes in central Norway and their relationship to environmental factors including modern forestry. *Ecography* 20, 3–18.
- Fritz, Ö., Gustafsson, L., Larsson, K. 2008. Does forest continuity matter in conservation? – A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biological Conservation* 141, 655–668.
- Fuller, R.J. 1995. *Bird life of woodland and forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fuller, R.J., Smith, K.W., Hinsley, S.A. 2012. Temperate western European woodland as a dynamic environment for birds: a resource-based view. In: Fuller, R.J. (Ed.), *Birds and habitat: relationships in changing landscapes*. Cambridge University Press, pp. 352–380.
- Geburek, T., Milasowszky, N., Frank, G., Konrad, H., Schadauer, K. 2010. The Austrian forest biodiversity index: all in one. *Ecological Indicators* 10, 753–761.
- Geiger, R., Aron, R.H., Todhunter, P. 1995. *The climate near the ground*. Vieweg, Braunschweig.
- Gustafsson, L., Eriksson, I. 1995. Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. *Journal of Applied Ecology* 32, 412–424.
- Gyöngyössy, P. 2008. Gyántásország. Történeti adatok az Őrségi erdők erdészeti és természetvédelmi értékeléséhez. Kerekerdő Alapítvány, Szombathely.
- Hagemeier, E.J.M., Blair, M.J. 1997. *The EBCC atlas of European breeding birds: their distribution and abundance*. T. and A.D. Poyser, London.
- Hardtle, W., von Oheimb, G., Westphal, C. 2003. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig–Holstein). *Forest Ecology and Management* 182, 327–338.
- Hart, S.A., Chen, H.Y.H. 2006. Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* 25, 381–397.
- Hauck, M., Javkhlan, S., Lkhagvadorj, D., Bayartogtokh, B., Dulamsuren, C., Leuschner, C. 2012. Edge and land-use effects on epiphytic lichen diversity in the forest – steppe ecotone of the Mongolian Altai. *Flora* 207, 450–458.
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E., Christensen, M. 2005. Cryptogam communities on decaying deciduous wood – does tree species diversity matter? *Biodiversity and Conservation* 14, 2061–2078.
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E., van Dort, K.W., Christensen, M., Piltaver, A., Veerkamp, M.T., Walley, R., Siller, I., Standovár, T., Ódor, P. 2014. Communities of wood-inhabiting bryophytes and fungi on dead beech logs in Europe – reflecting substrate

- quality or shaped by climate and forest conditions? *Journal of Biogeography* 41, 2269–2282.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. In: West, D.C., Shugart, H.H., Botkin, D.B. (Eds) *Forest succession*. Springer Verlag, New York, pp. 374–405.
- Heithecker, T.D., Halpern, C.B. 2006. Variation in microclimate associated with dispersed-retention harvests in coniferous forests of western Washington. *Forest Ecology and Management* 226, 60–71.
- Helliwell, D.R. 1978. Floristic diversity in some Central Swedish forests. *Forestry* 51, 151–161.
- Hermý, M., Verheyen, K. 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research* 22, 361–371.
- Hesslerová, P., Pokorný, J., Bromb, J., Rejsková-Procházková, A. 2013. Daily dynamics of radiation surface temperature of different land cover types in a temperate cultural landscape: Consequences for the local climate. *Ecological Engineering* 54, 145–154.
- Hewson, C.M., Austin, G.E., Gough, S.J., Fuller, R.J. 2011. Species-specific responses of woodland birds to stand-level habitat characteristics: The dual importance of forest structure and floristics. *Forest Ecology and Management* 261, 1224–1240.
- Hock, Zs., Szövényi, P., Tóth, Z. 2006. Seasonal variation in the spore bank of ferns in grasslands on dolomite rock. *Plant Ecology* 187, 289–296.
- Holst, T., Mayer, H., Schindler, D. 2004. Microclimate within beech stands – part II: thermal conditions. *European Journal of Forest Research* 123, 13–28.
- Irwin, S., Pedley, S.M., Coote, L., Dietzsch, A.C., Wilson, M.W., Oxbrough, A., Sweeney, O., Moore, K.M., Martin, R., Kelly, D.L., Mitchell, F.J.G., Kelly, T.C., O'Halloran, J. 2014. The value of plantation forests for plant, invertebrate and bird diversity and the potential for cross-taxon surrogacy. *Biodiversity and Conservation* 23, 697–714.
- John, E., Dale, M.B. 1995. Neighbour relations within the community of epiphytic lichens and bryophytes. *The Bryologist* 98, 29–37.
- Jonsson, B.G. 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 4, 819–826.
- Jonsson, B.G., Jonsell, M. 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 8, 1417–1433.
- Kelemen, K., Kriván, A., Standovár, T. 2014. Effects of land-use history and current management on ancient woodland herbs in Western Hungary. *Journal of Vegetation Science* 25, 172–183.
- Kernaghan, G., Widden, P., Bergeron, Y., Legare, S., Pare, D. 2003. Biotic and abiotic factors affecting ectomycorrhizal diversity in boreal mixed-woods. *Oikos* 102, 497–504.
- Király, I., Ódor, P. 2010. The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous-coniferous forests of Western Hungary. *Biological Conservation* 143, 2063–2069.
- Király, I., Nascimbene, J., Tinya, F., Ódor, P. 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 22, 209–223.
- Korenko, S., Kula, E., Simon, V., Michalkova, V., Pekar, S. 2011. Are arboreal spiders associated with particular tree canopies? *North-Western Journal of Zoology* 7, 261–269.
- Kövendi-Jakó, A., Márialigeti, S., Bidló, A., Ódor, P. 2015. Environmental drivers of the bryophyte propagule bank and its comparison with forest-floor assemblage in Central European temperate mixed forests. *Journal of Bryology* [in press].
- Küffer, N., Gillet, F., Senn-Irlet, B., Aragno, M., Job, D. 2008. Ecological determinants of fungal diversity on deadwood in European forests. *Fungal Diversity* 30, 83–95.
- Kutszegi, G., Siller, I., Dima, B., Takács, K., Merényi, Zs., Varga, T., Turcsányi, G., Bidló, A., Ódor, P. 2015. Drivers of macrofungal species composition in temperate forests, West Hungary: functional groups compared. *Fungal Ecology* 17, 69–83.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Ockinger, E., Partel, M., Pino, J., Roda, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 564–571.
- Lakatos, F., Vörös, M., Pataki, B. 2014. Adatok az Őrség és a Szalafői Őserdő erdőrezervátum (ER-53) xylofág bogárfaunájához. In: Bartha, D., Horváth, J. (Eds) *A Szalafői Őserdő*. *Silva Naturalis* 3, Nyugat-magyarországi Egyetem, Sopron, pp. 157–172.
- Lange, M., Turke, M., Pasalic, E., Boch, S., Hessenmoller, D., Muller, J., Prati, D., Socher, S.A., Fischer, M., Weisser, W.W., Gossner, M.M. 2014. Effects of forest management on ground-dwelling beetles (Coleoptera; Carabidae, Staphylinidae) in Central

- Europe are mainly mediated by changes in forest structure. *Forest Ecology and Management* 329, 166–176.
- Legare, S., Pare, D., Bergeron, Y. 2005. Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant and Soil* 275, 207–220.
- Legendre, P., Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lencinas, M.V., Pastur, G.M., Anderson, C.B., Busso, C. 2008. The value of timber quality forests for insect conservation on Tierra del Fuego Island compared to associated non-timber quality stands. *Journal of Insect Conservation* 12, 461–475.
- Lewandowski, A.S., Noss, R.F., Parsons, D.R. 2010. The effectiveness of surrogate taxa for the representation of biodiversity. *Conservation Biology* 24, 1367–1377.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F. 2002. *Conserving forest biodiversity*. Island Press, Washington.
- Lloret, F. 1994. Gap colonization by mosses on a forest floor: an experimental approach. *Lindbergia* 19, 122–128.
- Macdonald, S.E., Fenniak, T.E. 2007. Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: Natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecology and Management* 242, 34–48.
- Maciel-Silva, A.S., Valio, I.F.M., Rydin, H. 2012. Diaspore bank of bryophytes in tropical rain forests: the importance of breeding system, phylum and microhabitat. *Oecologia* 168, 321–333.
- Mag, Zs., Ódor, P. 2015. The effect of stand-level habitat characteristics on breeding bird assemblages in Hungarian temperate mixed forests. *Community Ecology* 16, 156–166.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Márialigeti, S., Németh, B., Tinya, F., Ódor, P. 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodiversity and Conservation* 18, 2223–2241.
- Matlack, G.R. 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66, 185–194.
- Matthews, S. 2005. The water vapour conductance of Eucalyptus litter layers. *Agricultural and Forest Meteorology* 135, 73–81.
- McGee, G.G., Kimmerer, R.W. 2002. Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1562–1576.
- Mezaka, A., Brumelis, G., Piterans, A. 2012. Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. *Biodiversity and Conservation* 21, 3221–3241.
- Morecroft, M.D., Taylor, M.E., Oliver, H.R. 1998. Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agricultural and Forest Meteorology* 90, 141–156.
- Moskát, C., Fuisz, T. 1992. Forest Management and bird communities in the beech and oak forests of the Hungarian Mountains. In: Hagemeyer, E.J.M., Verstrael, T.J. (Eds) 12th International Conference of IBCC and EOAC. Statistics Netherlands, Voorburg/Heerlen & SOVON, Beek-Ubbergen, Noordwijkerhout, The Netherlands.
- Müller, J., Hothorn, T., Pretzsch, H. 2007. Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management* 242, 297–305.
- Nascimbene, J., Marini, L., Nimis, P.L. 2009a. Influence of tree species on epiphytic macrolichens in temperate mixed forests of northern Italy. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 785–791.
- Nascimbene, J., Marini, L., Motta, R., Nimis, P.L. 2009b. Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodiversity and Conservation* 18, 1509–1522.
- Nascimbene, J., Marini, L., Ódor, P. 2012. Drivers of lichen species richness at multiple spatial scales in temperate forests. *Plant Ecology and Diversity* 5, 355–363.
- Nascimbene, J., Thor, G., Nimis, P.L. 2013. Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe – A review. *Forest Ecology and Management* 298, 27–38.
- Nimis, P.L., Martenlos, S. 2003. A second checklist of the lichens of Italy with a thesaurus of synonyms. Museo Regionale di Scienze Naturali Saint-Pierre, Valle d'Aosta.
- Norden, B., Paltto, H., Claesson, C., Gotmark, F. 2012. Partial cutting can enhance epiphyte conservation in temperate oak-rich forests. *Forest Ecology and Management* 270, 35–44.

- Noss, R.F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity – a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4, 355–364.
- Ódor, P., van Hees, A.F.M. 2004. Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *Journal of Bryology* 26, 79–95.
- Ódor, P., Szurdoki, E., Tóth, Z. 2002. Az Őrségi Tájvédelmi Körzet főbb élőhelyeinek mohavegetációja. *Kanitzia* 10, 15–60.
- Ódor, P., Király, I., Tinya, F., Bortignon, F., Nascimbene, J. 2013. Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *Forest Ecology and Management* 306, 256–265.
- Ogee, J., Brunet, Y. 2002. A forest floor model for heat and moisture including a litter layer. *Journal of Hydrology* 255, 212–233.
- Oke, T.R. 1987. *Boundary layer climates*. Routledge.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solyomos, P., Henry, M., Stevens, H., Wagner, H. 2011. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0, <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Paillet, Y., Berges, L., et al. 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24, 101–112.
- Pearce, J.L., Venier, L.A., Eccles, G., Pedlar, J., McKenney, D. 2004. Influence of habitat and microhabitat on epigeal spider (Araneae) assemblages in four stand types. *Biodiversity and Conservation* 13, 1305–1334.
- Peterken, G.F. 1996. *Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pethő, J. 1998. Erdőgazdálkodás az Őrségben. In: Víg, K. (Ed.), *Húsz éves az Őrségi Tájvédelmi Körzet. Konferenciakötet. Őrségi Tájvédelmi Körzet, Szombathely, Szentgotthárd*, pp. 69–74.
- Plue, J., Van Gils, B., De Schrijver, A., Peppler-Lisbach, C., Verheyen, K., Hermy, M. 2013. Forest herb layer response to long-term light deficit along a forest developmental series. *Acta Oecologica – International Journal of Ecology* 53, 63–72.
- Pócs, T. 1968. A magyarországi tűlevelű erdők ökológiai és ökológiai viszonyai. *Kandidátusi Értekezés*, Eger.
- Podani, J. 1997. Bevezetés a többváltozós adatfeltárás rejtelmibe. *Scientia Kiadó, Budapest*.
- Ranius, T., Johansson, P., Niclas, B., Niklasson, M. 2008. The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *Journal of Vegetation Science* 19, 653–662.
- Reiczigel, J., Harnos, A., Solymosi, N. 2007. *Bio-statisztika nem statisztikusoknak*. Pars Kft., Nagykovácsi.
- Renvall, P. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35, 1–51.
- Rosenvald, R., Löhmus, A., Kraut, A., Remm, L. 2011. Bird communities in hemiboreal old-growth forests: The roles of food supply, stand structure, and site type. *Forest Ecology and Management* 262, 1541–1550.
- Ryan, M.G., Binkley, D., Fownes, J.H. 1997. Age-related decline in forest productivity: pattern and process. In: Begon, M., Fitter, A.H. (Eds) *Advances in ecological research* 27. Academic Press, London, pp. 214–262.
- Samu, F., Lengyel, G., Szita, E., Bidló, A., Ódor, P. 2014. The effect of forest stand characteristics on spider diversity and species composition in deciduous-coniferous mixed forests. *Journal of Arachnology* 42, 135–141.
- Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49, 11–42.
- Siller, I., Kutszegi, G., Takács, K., Varga, T., Merényi, Zs., Turcsányi, G., Ódor, P., Dima, B. 2013. Sixty-one macrofungi species new to Hungary in Őrség National Park. *Mycosphere* 4, 871–924.
- Simard, S.W., Beiler, K.J., Bingham, M.A., Deslippe, J.R., Philip, L.J., Teste, F.P. 2012. Mycorrhizal networks: Mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biology Reviews* 26, 39–60.
- Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single species management passi in the landscape era? *Biological Conservation* 83, 247–257.
- Sippola, A.L., Monkkonen, M., Renvall, P. 2005. Polypore diversity in the herb-rich woodland key habitats of Koli National Park in eastern Finland. *Biological Conservation* 126, 260–269.

- Sklodowski, J. 2014. Consequence of the transformation of a primeval forest into a managed forest for carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) – a case study from Białowieża (Poland). *European Journal of Entomology* 111, 639–648.
- Sopp, L., Kolozs, L. 2000. Fatömegszámítási táblázatok. Állami Erdészeti Szolgálat, Budapest.
- Standovár, T., Primack, R.P. 2001. A természetvédelmi biológia alapjai. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Standovár, T., Kenderes, K. 2003. A review of information on natural stand dynamics in European beech forests. *Applied Ecology and Environmental Research* 1, 19–46.
- Startsev, N., Lieffers, V.J., Landhausser, S.M. 2008. Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: Implication for forest floor development. *Journal of Vegetation Science* 19, 253–260.
- Stefanovits, P., Filep, Gy., Füleki, Gy. 1999. Talajtan. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G. 2012. Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sverdrup-Thygeson, A., Gustafsson, L., Kouki, J. 2014. Spatial and temporal scales relevant for conservation of dead-wood associated species: current status and perspectives. *Biodiversity and Conservation* 23, 513–535.
- Szász, G., Tőkei, L. (Eds) 1997. Meteorológia mezőgazdáknek, kertészeknek, erdészeknek. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- Szövényi, P., Hock, Z., Tóth, Z. 2004. Phorophyte preferences of epiphytic bryophytes in a stream valley in the Carpathian Basin. *Journal of Bryology* 26, 137–146.
- Talbot, J.M., Bruns, T.D., Smith, D.P., Branco, S., Glassman, S.I., Erlandson, S., Vilgalys, R., Peay, K.G. 2013. Independent roles of ectomycorrhizal and saprotrophic communities in soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 57, 282–291.
- Tarvainen, O., Markkola, A.M., Strommer, R. 2003. Diversity of macrofungi and plants in Scots pine forests along an urban pollution gradient. *Basic and Applied Ecology* 4, 547–556.
- ter Braak, C.J.F., Smilauer, P. 2002. Canoco 4.5. Biometris, Wageningen and Ceske Budejovice.
- The R Developmental Core Team, 2012. R. 2.15.2. A language and environment for statistical computing. www.r-project.org.
- Thomas, P.A., Packham, J.R. 2007. Ecology of woodlands and forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Thomas, S.C., Liguori, D.A., Halpern, C.B. 2001. Corticolous bryophytes in managed Douglas-fir forests: habitat differentiation and responses to thinning and fertilization. *Canadian Journal of Botany* 79, 886–896.
- Tímár, G. 2002. A Vendvidék erdeinek értékelése újnézőpontok alapján. Doktori Értekezés, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Sopron.
- Tímár, G., Ódor, P., Bodoncz, L. 2002. Az Őrségi Tájvédelmi Körzet erdeinek jellemzése, Kanitzia 10, 109–136.
- Tinya, F. 2011. Fényviszonyok és az aljnövényzet közötti összefüggés vizsgálata őrségi erdőkben. Doktori Értekezés, Eötvös Loránd Tudományegyetem, Budapest.
- Tinya, F., Márialigeti, S., Király, I., Németh, B., Ódor, P. 2009a. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Őrség, Western Hungary. *Plant Ecology* 204, 69–81.
- Tinya, F., Mihók, B., Márialigeti, S., Mag, Zs., Ódor, P. 2009b. A comparison of three indirect methods for estimating understory light at different spatial scales in temperate mixed forests. *Community Ecology* 10, 81–90.
- Turkington, R., John, E., Krebs, C.J., Dale, M.R.T., Nams, V.O., Boonstra, R., Boutin, S., Martin, K., Sinclair, A.R.E., Smith, J.N.M. 1998. The effects of NPK fertilization for nine years on boreal forest vegetation in northwestern Canada. *Journal of Vegetation Science* 9, 333–346.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A. 1964. *Flora Europea*. Cambridge University Press, Cambridge.
- van Tooren, B.F., Odé, B., During, H.J., Bobbink, R. 1990. Regeneration of species richness in the bryophyte layer of Dutch chalk grasslands. *Lindbergia* 16, 153–160.
- Verheyen, K., Guntenspergen, G.R., Biesbrouck, B., Hermy, M. 2003. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *Journal of Ecology* 91, 731–742.
- Vockenhuber, E.A., Scherber, C., Langenbruch, C., Meissner, M., Seidel, D., Tschardtke, T. 2011. Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's largest

- connected deciduous forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13, 111–119.
- von Arx, G., Dobbertin, M., Rebetez, M. 2012. Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology* 166, 144–155.
- Vörös, A. 1970. Az őrségi gazdálkodás az úrbérrendezéstől a XX. század elejéig. *Vas megye múltjából* III., Levéltári évkönyv, pp. 217–235.
- Weng, S.H., Kuo, S.R., Guan, B.T., Chang, T.Y., Hsu, H.W., Shen, C.W. 2007. Microclimatic responses to different thinning intensities in a Japanese cedar plantation of northern Taiwan. *Forest Ecology and Management* 241, 91–100.
- Whigham, D.F. 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35, 583–621.
- Williams, S.C., Ward, J.S. 2010. Effects of Japanese barberry (*Ranunculales: Berberidaceae*) removal and resulting microclimatic changes on *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) abundances in Connecticut, USA. *Environmental Entomology* 39, 1911–1921.
- Wilson, M.W., Pithon, J., Gittings, T., Kelly, T.C., Giller, P.S., O'Halloran, J. 2006. Effects of growth stage and tree species composition on breeding bird assemblages of plantation forests. *Bird Study* 53, 225–236.
- Wright, T.E., Kasel, S., Tausz, M., Bennett, L.T. 2010. Edge microclimate of temperate woodlands as affected by adjoining land use. *Agricultural and Forest Meteorology* 150, 1138–1146.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Ziesche, T.M., Roth, M. 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: What makes the difference, tree species or microhabitat? *Forest Ecology and Management* 255, 738–752.

Köszönetnyilvánítás

E tanulmánykötet szakmai eredményei az Őrserdő projekt keretében zajlottak. A kutatásba e tanulmány szerzőin kívül még sokan bekapcsolódtak. Az alábbi személyek munkáját, segítségét ezúton is szeretnénk megköszönni: Bodonczi László (mikroklíma), Botos Istvánné (pókok), Francesco Bortignon (zuzmók), Juhász Péter (talaj), Lengyel Gábor (pókok, bogarak), Marilena Dalle Vedove (zuzmók), Mazál István (faállomány), Merényi Zsolt (gombák), Németh Balázs (faállomány, aljnövényzet), Takács Katalin (gombák), Szűcs Péter (talaj), Turcsányi Gábor (gombák), Varga Torda (gombák). A kutatás 2004–2011 között az ELTE Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai tanszékén, 2011 után az MTA Ökológiai Kutatóközpont Ökológiai és Botanikai Intézetében zajlott. Mindkét intézménynek és munkatársainak szeretnénk megköszönni az infrastruktúra és az inspiráló szakmai légkör biztosítását. A kutatás alatt kapott hasznos tanácsokat külön szeretnénk megkö-

szönni Podani Jánosnak, Standovár Tibornak és Tímár Gábornak. A kiadványban szereplő fotókat Kövendi-Jakó Anna, Kutszegi Gergely, Ódor Péter, Takács Péter és Tinya Flóra készítette.

A kutatás eredményei és publikációi megtalálhatók a <http://orserdo.okologia.mta.hu/> honlapon.

A kiadvány létrejöttét a „Klímahatás – Az éghajlatváltozás hatásainak komplex vizsgálata, nemzetközi K+F pályázatok előkészítése a Nyugat-magyarországi Egyetemen (TÁMOP-4.2.2.D-15/1/KONV-2015-0023)” projekt finanszírozta. A kutatást az OTKA (D46045, K79158), a Magyary Zoltán Posztdoktori Ösztöndíj, az MTA Bolyai János Kutatás Ösztöndíja és az Őrségi Nemzeti Park Igazgatóság támogatta, köszönet érte. A tanulmány részben az „Élet az erdőben” rövidcímű, LIFE13 INF/HU/001163 azonosító számú projekt keretében készített őrségi esettanulmány felhasználásával készült (B3 akció).

Az MTA Ökológia Kutatóközpont Tanulmányai a kutatóközpontban folyó tudományos kutatásokba enged betekintést kutatóknak, gyakorlati szakembereknek, döntéshozóknak és a széles olvasóközönségnek. E sorozat keretében magyar nyelvű összefoglaló tanulmányokat jelentetünk meg a kutatóközpont szakemberei által koordinált tudományos kutatásokról, amelyek az ökológiai változatos szakterületeit érintik.

Az MTA Ökológiai Kutatóközpont három Intézetből áll:



Balatoni Limnológiai Intézet
(Tihany)



Duna-kutató Intézet
(Budapest, Debrecen)



Ökológiai és Botanikai Intézet
(Vácrátót).

A környezeti tényezők (elsősorban a faállomány) és az erdei biodiverzitás összefüggéseit vizsgáltuk őrségi erdőkben több élőlénycsoportra vonatkozóan (lágyszárúak, újulak, mohák, zuzmók, nagyombák, szaproxyl bogarak, futóbogarak, pókok, madarak). Fajsám, fajösszetétel és funkcionális összetétel szempontjából tártuk fel a közösségeket meghatározó háttérváltozókat. A faállomány összetétele és szerkezete mellett vizsgáltuk a fény-, mikroklima-, talaj- és avarviszonyokat, táji és történeti tényezőket.

Biodiverzitás szempontjából legfontosabb tényezőnek a fafaj diverzitás bizonyult, amely növelte a lágyszárúak, magoncok, talajlakó és kéreglakó mohák, kéreglakó zuzmók és pókok diverzitását. Az odúlakó madarak esetében a fák mérete volt a legfontosabb faktor. A cserjeszint növelte talajlakó és kéreglakó mohák, kéreglakó zuzmók, pókok, futóbogarak fajgazdagságát. A fény mennyisége és mintázata meghatározta a lágyszárúak, magoncok és kéreglakó zuzmók diverzitását. A hűvös mikroklima és az avar- és talajviszonyok voltak a legjelentősebb tényezők a mikorrhizás és a talajlakó szaprotróf nagyombák esetében. A holtfa a talajszint mohaközössége, a fán élő nagyombák és az odúlakó madarak esetében volt fontos. A táji és történeti változók jelentősége kisebbnek bizonyult, mint az aktuális állomány szintű változóké.

Gyakorlati szempontból a régióban a legfontosabb tényező az elegyesség, a cserjeszint, a heterogén fényviszonyok, a holtfa és az erdei mikroklima. Ezeket a feltételeket elsősorban a folyamatos erdőborítást biztosító szálaló üzemmód tudja biztosítani.