

Bölöni János (szerk.)

Tanulmányok a félszáraz tölgyesek ökológiai viszonyairól



MTA Ökológiai Kutatóközpont Tanulmányai 1.

TANULMÁNYOK A FÉLSZÁRAZ TÖLGYESEK
ÖKOLÓGIAI VISZONYAIRÓL

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 1.

Tanulmányok a félszáraz tölgyesek ökológiai viszonyairól

Szerkesztette Bölöni János



Kézirat lezárva: 2015. november 1.

Szerkesztette: Bölöni János

Szerzők:

Ádám Réka, Aszalós Réka, Bölöni János, Horváth Ferenc
Kovács Gabriella, Lengyel Attila, Mázsa Katalin, Ódor Péter

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 978-963-89460-6-5

ISSN 2416-3791

© szerzők, MTA Ökológia Kutatóközpont, Tihany

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

TARTALOMJEGYZÉK

Előszó.....	7
Ádám Réka, Ódor Péter és Bölöni János: Állományjellemzők hatása a gyepszint fajösszetételére cseres-kocsánytalan tölgyes erdőkben.....	9
Aszalós Réka, Horváth Ferenc, Mázsa Katalin, Ódor Péter, Lengyel Attila, Kovács Gabriella és Bölöni János: A faállomány-szerkezet és összetétel változása egy középhegységi cseres-tölgyesben négy évtizedes felhagyás után	19
Bölöni János, Ádám Réka, Aszalós Réka és Ódor Péter: Holtfa az észak-magyarországi kezelt és felhagyott cseres-kocsánytalan tölgyesekben	31
Irodalomjegyzék	47
Köszönetnyilvánítás	59

Előszó

Bölöni János

Közép-Európában a száraz és félszáraz tölgyesek nagy változatosságban találhatók, ökológiai niche-ük az üde kevert erdők és a száraz, felnyíló tölgyesek között van (Borhidi 2003, Roleček 2005). A magyarországi hegy-dombvidékek jellemző élőhelyei (ÁNÉR 2011: L1 – Mész- és melegkedvelő tölgyesek, L2a – Cseres-kocsánytalan tölgyesek, Bölöni et al. 2011, Natura 2000: 91H0 – Pannonian woods with *Quercus pubescens*, 91M0 – Pannonian-Balkanic turkey oak-sessile oak forests, European Commission DG Environment, 2013), állományaikban az uralkodó fafajok a négy hazai tölgyfaj (cser-, kocsánytalan, molyhos és kocsányos) közül kerülnek ki.

A félszáraz, hegy- és dombvidéki tölgyesek jelenlegi hazai összes kiterjedése 180 000 ha körüli (Bölöni et al. 2008, 2011). Közülük a

cser- és kocsánytalan tölgy által együttesen uralt „cseres-kocsánytalan tölgyesek” a legnagyobb kiterjedésűek (min. 135 000 ha, az erdőterület 7%-a), az állományok jelentős része (min. 85 000 ha) az Északi-középhegységben található. A cseres-kocsánytalan tölgyes a természetközeli erdei élőhelytípusok közül a második leggyakoribb Magyarországon, amely biodiverzitás-megőrzési és kulturális szempontból is jelentős. A két fafaj gazdaságilag is fontos, a cser összes élőfakészlete 44,3 millió, a kocsánytalan tölgyé 45,0 millió m³ (Kottek 2008), ebből mintegy 30 millió m³ (az ország összes élőfakészletének 8%-a) eshet a két fafaj által uralt cseres-kocsánytalan tölgyesekre.

A cser- és kocsánytalan tölgy uralta erdők fajösszetétele botanikusok által jól feltártnak mond-



ható a Kárpát-medencében (pl. Chytrý 1997, Coldea & Pop 1996, Karrer & Kilian 1990, Roleček 2005), így hazánkban is (pl. Kun 2000, Borhidi 2003, Kevey 2008). Az erdőtípus jellemző, bár többnyire csak alacsony elegyaránnal és nem minden állományban előforduló elegyfajjai a mezei juhar, a barkócaberkenye, a virágos és a magas kőris, a kis- és nagylevelű hár, a molyhos tölgy, a gyertyán, valamint a Dél-Dunántúlon az ezüsthár. A gyakran jól fejlett cserjeszintben a fafajok, elsősorban az elegyfajok fiatal egyedei mellett az egybibés galagonya, a húsos som, a kökény és a fagyal a legjellemzőbb. Az általunk vizsgált állományok gyepszintjének leggyakoribb fajai a ligeti perje, az egyvirágú gyöngyperje, az erdei ebír, az ösztörűs veronika, az erdei szamóca, a fénytelen és a közönséges galaj, a sátoros margitvirág, valamint az illatos és erdei ibolya.

Tölgyesek természetes dinamikájának, szerkezetének leírásával sok tanulmány foglalkozik, ezekben azonban elsősorban különféle üde, elegyes tölgyeseket vizsgálnak. Mind az erdészeti kezelés alatt álló, mind a felhagyott, illetve őserdő jellegű félszáraz, tölgy uralta európai erdőkről igen hiányos ismeretekkel rendelkezünk. A hiányok a faállomány változatossága, szerkezete és dinamikája terén a legszembetűnőbbek, de jelentkeznek a gyepszint és cserjeszint szerkezete, részben összetétele terén is. Mindez kihat arra is, hogy keveset tudunk a száraz tölgyesek termé-

zetes körülmények közötti dinamikájáról, különösen felújulásáról.

Ezek az okok játszottak szerepet abban, hogy immár több mint egy évtizede vizsgáljuk kisebb-nagyobb intenzitással az Északi-középhegységben a félszáraz, cseres-kocsánytalan tölgyeseket. Kutatásaink eleinte az erdőrezervátumok magterületére korlátozódtak, ahol felhagyott, a természeteshez fokozatosan közelítő szerkezetű és dinamikájú állományokat vizsgáltunk. Később a kutatást kiterjesztettük a gazdasági erdőkre is, ahol rendszeres erdőgazdálkodás folyik.

Az elmúlt mintegy tíz évben szerzett legfontosabb ismereteinkből válogattunk ebbe a kötetbe. A továbbiakban bemutatjuk, hogy a kezdeti adataink alapján mi befolyásolja leginkább cseres-kocsánytalan tölgyesek gyepszintjének összetételét, milyen környezeti tényezőknek van erre a leginkább kimutatható hatása. Második tanulmányunkban azt vizsgáljuk, hogy közel négy évtizedes háborítatlan fejlődés után egy cseres-kocsánytalan tölgyes faállományának szerkezete mennyire és milyen tulajdonságaiban került kimutathatóan közelebb a természetes erdők szerkezetéhez, és milyen szerkezeti és összetételi jellemzők alapján áll még mindig közelebb a gazdasági erdőkhöz. Végül az erdei életközösségek egyik legfontosabb összetevőjének, a holtfa mennyiségének alakulását mutatjuk be északmagyarországi kezelt és felhagyott félszáraz tölgyesek esetében.



Állományjellemzők hatása a gyepszint fajösszetételére cseres-kocsánytalan tölgyes erdőkben

Ádám Réka, Ódor Péter és Bölöni János

Bevezetés

A római kor óta az emberiség egyre nagyobb hatással van környezetére (Bengtsson et al. 2000, Rackham 2000, Szabó 2005). A különböző erdőhasználati módok – fakitermelés, tűzifa- és avargyűjtés, legeltetés, vadászat – jelentősen megváltoztatták erdeink fajösszetételét, szerkezetét, dinamikáját (Rubio et al. 1999, Bengtsson et al. 2000). Az erdei körülményekhez alkalmazkodott fajoknak természetes élőhelyük csökkenésével, fragmentációjával és új bolygatási rendszerrel kell szembe nézniük. A megváltozott környezeti feltételek sokkal inkább kedveznek a jó kolonizációs képességű generalista fajoknak, mint a gyenge reprodukciós képességű és rosszul terjedő erdei specialistáknak (Hermý et al. 1999, Bengtsson et al. 2000). A magoncok megtelepedése és növekedése, az újulat fajösszetétele, és ezek térbeli és időbeli mintázata képezi az erdődinamika és regeneráció alapját. A lágyszárú fajok jelentősen hozzájárulnak az erdő növényzetének diverzitásához, primer produkcióhoz, szén raktározáshoz és tápanyag ellátáshoz; továbbá élőhelyként és táplálékként szolgálnak számos élőlénycsoport számára (Whigham 2004). Ezen túl a lágyszárú fajok rövid élettartama miatt a gyepszint viszonylag gyorsan reagál a környezet változásaira, így potenciális ökológiai indikátornak tekinthetők (Standovár et al. 2006, von Oheimb & Härdtle 2009). Elengedhetetlen tehát, hogy megértsük a gyepszint fajösszetételét meghatározó állományjellemzőket. A legfontosabb környezeti változók, amik a gyepszint növényzetére közvetlenül hatással vannak a talaj jellemzők (pl. alapkőzet típusa, pH, tápanyag tartalom, talajnedvesség), a fény

mennyisége és mintázata, illetve a propagulum források elhelyezkedése. A faállomány és a cserjeszint szerkezete és fajösszetétele jelentős hatással van felsorolt állomány jellemzőkre (Rogers et al. 2008, Van Calster et al. 2008). A lombkorona és a cserjeszint szerkezete és fejlettsége meghatározza a gyepszintre jutó fény mennyiségét (Horn 1971, Barkman 1992, Barbier et al. 2008, Tinya et al. 2009), az avar mennyisége és minősége pedig befolyásolja a talaj nedvességét, hőmérsékletét, a pH-t és C:N arányt (Sharpe et al. 1996, Graae & Heskjaer 1997). A különböző bolygatási típusok közvetett és közvetlen módon is módosítják a növényzeti szintek fajösszetételét és szerkezetét. Számos tanulmány tárgyalja a gyepszint diverzitásának változását az olyan emberi bolygatások hatására, mint az erdőgazdálkodás (Brunet et al. 1996, Decocq et al. 2004, 2005, Van Calster et al. 2008, von Oheimb & Härdtle 2009), vagy a nagy létszámú vadállomány (Chytrý & Danihelka 1993, Rooney & Waller 2003, Kramer et al. 2006).

Míg a faállomány és lágyszárú szint kapcsolata üde erdőkben jól feltártnak tekinthető (Graae & Heskjaer 1997, Härdtle et al. 2003, Standovár et al. 2006, Burrascano et al. 2011, Kelemen et al. 2012), száraz, félszáraz, tölgy uralta erdők esetében ismereteink sokkal hiányosabbak. Vizsgálataink során szeretnénk feltárni az erdőszerkezet (fafajösszetétel, faállomány-szerkezet, cserjeszint, topográfia) és a gyepszint fajösszetétele közötti kapcsolatot, továbbá célunk, hogy meghatározzuk az újulat és a lágyszárúak közösségének fajösszetételét meghatározó legfontosabb állományjellemzőket.

Módszer

Vizsgálati terület

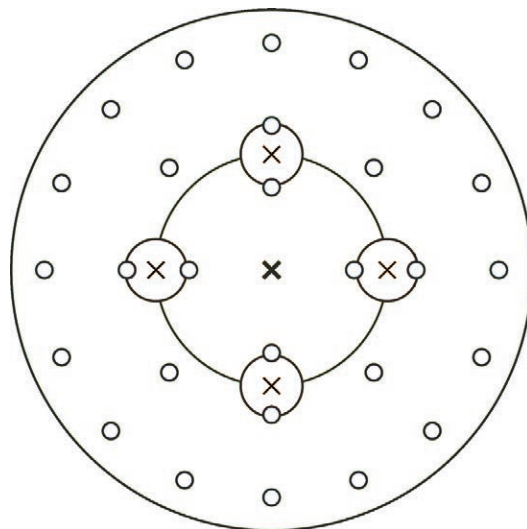
A vizsgált területek a Bükk-hegység déli részén, 300–600 m tengerszint feletti magasságon helyezkednek el. A kocsánytalan tölgy és csertölgy uralta területeken az éves csapadék mennyiség 600–700 mm, az éves átlagos középhőmérséklet $8,5^{\circ}\text{C}$ (Mersich et al. 2002). A januári átlagos középhőmérséklet $-4,1^{\circ}\text{C}$ és $-3,4^{\circ}\text{C}$, a júliusi $17,7^{\circ}\text{C}$ – $19,2^{\circ}\text{C}$ között változik (Mersich et al. 2002). A területek nagy részén mészkő alapkőzet található, csak néhány mintavételi pontnál jelenik meg dolomit, agyag, illetve homokkő (Balogh 1963), a talaj típusa döntően barnaföld és rendzina (AESz, Erdőállomány Adattár).

Mintavétel

Harmincegy erdőrészletet jelöltünk ki a Bükkben, rétegzett random mintavétellel az Erdőállomány Adattár segítségével. A kiválasztott állományok azonos erdőtípusban, tengerszint feletti magasságon (300–600 m) találhatók, az északi kitettségű területeket kizártuk a vizsgálatból. A leválogatást a faállomány kora alapján végeztük, ami a teljes mintán belül többé-kevésbé egyenletesen oszlott meg 48 és 150 év között. Az állományokat három korcsoportba soroltuk: a fiatal (80 év alatti), és az idős (80–119 éves) állományok jelenleg is erdészeti kezelés alatt állnak. A felhagyott (120 évnél idősebb) állományokban legalább 40 éve nem történt erdészeti beavatkozás, ezeket két erdőrezervátum magterületén jelöltük ki (Kecskes-Galya Erdőrezervátum, Vár-hegy Erdőrezervátum, Horváth and Borhidi 2002, www.erdorezervatum.hu). Százhuszonkét mintavételi pontot tűztünk ki, a mintapontokat egymástól, továbbá az utaktól és az erdőszéltől is legalább 50 m távolságra helyeztük el a szegélyhatás elkerülése érdekében.

A növényzeti felmérést négy szinten végeztük: (1) faállomány – 5 cm mellmagassági átmérőnél nagyobb fásszárúak; (2) magas cserjeszint – 130 cm-nél magasabb, de 5 cm mellmagassági átmérőnél kisebb fásszárúak; (3) alacsony cserjeszint – 50 cm-nél magasabb, 130 cm-nél alacsonyabb fásszárúak; (4) gyepszint – 50 cm-nél alacsonyabb fásszárúak és lágyszárú fajok. A gyepszint vizsgálatára 2009 nyarán, míg a faállomány és a két cserjeszint felmérésére 2009 tava-

szán és őszén került sor. A mintavételi elrendezést az 1. ábra mutatja. A faállomány felmérését a teljes mintavételi területen, 500 m^2 területű körön belül végeztük. Minden fa esetében feljegyeztük a fajt, kerületet, egészségügyi állapotot (az egészséges, törzssérült, lombkorona-sérült, törzs és lombkorona sérült, illetve álló holtfa kategóriákat alkalmazva), továbbá, hogy a fa felére a lombkorona szintbe (uralkodó), vagy ennél alacsonyabb (alászorult). A fekvő holtfa felmérést vonalmenti (line-intercept) módszerrel végeztük a mintapont közepétől induló három irányba (0° , 120° és 240° , Warren & Olsen 1964, van Wagner 1968, Ståhl et al. 2001) induló 12,6 m hosszú vonal mentén. A lombkorona záródását szférikus denziométer segítségével, egységesített módon mértük: négy ponton (a mintapont közepétől 5,6 m-re a főégtájak felé), észak, kelet, dél és nyugat felé nézve (Lemmon 1956). Ezáltal 16 lombkorona záródás értéket kaptunk, amit már megbízható becslésnek tekintettünk. Minden mintavételi pontnál megmértük 1–3 átlagos fa magasságát Haglőf Vertex III magasság- és távolságmérővel. A cserjeszintek esetében fajonkénti egyedszámot jegyeztünk fel. A magas cserjeszintet egy 100 m^2 területű almintában, míg az alacsony cserjeszintet négy, a középponttól 5,64 m-re, főégtájak felé



1. ábra. Mintavételi elrendezés. A körök szimbolizálják a mintavételi egységeket: nagyméretű kör ($r = 12,6\text{ m}$) – faállomány; közepes méretű kör ($r = 5,6\text{ m}$) – magas cserje szint; 4 kisebb kör ($r = 1,5\text{ m}$) – alacsony cserje szint; 28 kisméretű kör ($r = 0,4\text{ m}$) – gyepszint; négy kereszt – lombkorona záródás mérési pontjai.



Gyepszint felmérés viszonylag fiatal (65 éves) homogén szerkezetű, kezelt gazdasági erdőben.



Gyepszint felmérés felhagyott állományban.

elhelyezkedő, egyenként 7 m² területű kvadrátban mintáztuk meg. A gyepszint felméréséhez összesen 28 db 0,5 m² területű kört helyeztünk el a középponttól számított 4, 7 és 11 m sugarú kör mentén. Minden almintában a fajok preszenca/abszenca adatait jegyeztük fel. Az elemzések során a teljes fajnevek helyett a nemzetség és a fajnév első három-három betűjéből alkotott rövidítéseket használtuk (1. és 2. függelék). Az abiotikus jellemzők közül a kitettséget, illetve a terület lejtésének mértékét jegyeztük fel.

Adatfeldolgozás

A magyarázó változók és a vizsgált közösségek kapcsolatát Redundancia Analízissel (RDA) tártuk fel; előzetes vizsgálatként Főkomponens Analízist (PCA) és „Detrendált” Korrespondencia Elemzést (DCA) alkalmaztunk (Podani 2000,

Ter Braak & Smilauer 2002). A lágyszárúakat és a fásszárú újulat fajait elkülönítve elemeztük, az egyes fajok fontosságát a lokális frekvencia értékeikkel fejeztük ki. A ritka fajokat kihagytuk, így összesen 51 lágyszárú és 22 fásszárú faj került bele a többváltozós elemzésekbe. A magyarázó változók korrelációját előzetesen teszteltük, az erősen korreláló környezeti változókat kizártuk az elemzésből (1. táblázat). A Redundancia Analízis során manuális szelekciót használtunk a lehetséges magyarázó változókra. A kanonikus változók modellen belüli variancia lefedését Monte Carlo szimuláción alapuló F statisztikával vizsgáltuk 1000 permutációt alkalmazva. A szelekciót követően az összes kanonikus tengely szignifikanciáját az előzőekhez hasonlóan teszteltük (Ter Braak & Smilauer 2002). Az elemzésekhez Canoco 4.5 programot használtunk (Ter Braak & Smilauer 2002).

Eredmények

A vizsgálati területen a gyepszintben összesen 183 lágyszárú és 31 fásszárú faj fordult elő. A mintavételi pontokon átlagosan 29 lágyszárú fajt találtunk, a legalacsonyabb fajszám 7, a legmagasabb 56 volt. A fásszárúak esetében az átlagos érték 10 volt, a legfajszegényebb mintaponton 2, míg a legfajgazdagabb mintaponton 17 faj fordult elő. A leggyakoribb lágyszárú fajok a csomós ebír (*Dactylis glomerata*), egyvirágú gyöngyperje (*Melica uniflora*), borsfű (*Clinopodium vul-*

gare), fénytelen galaj (*Galium schultesii*), erdei szamóca (*Fragaria vesca*), erdei gyömbérgyökér (*Geum urbanum*), ösztörűs veronika (*Veronica chamaedrys*), ligeti perje (*Poa nemoralis*), és az illatos ibolya (*Viola odorata*) voltak. A fásszárú fajok közül az újulatban legtöbbször mezei juhar (*Acer campestre*), csertölgy (*Quercus cerris*), gypűrózsa (*Rosa canina*), húsos som (*Cornus mas*), magas kőris (*Fraxinus excelsior*) és fagyal (*Ligustrum vulgare*) fordult elő.

1. táblázat. A magyarázó változók rövidítései és definíciói

Rövidítés	Magyarázó változók definíciója	Mértékegység	Minimum	Átlag	Maximum
Lejt	Lejtés	fok	0	27	64
KitED	Északi iránytól való eltérés	fok	20	133	180
KitKN	Keleti iránytól való eltérés	fok	0	77	180
Mag	Faállomány átlagos magassága	m	13	20	27
ZarH	Lombkorona záródás hiánya	százalék	3,3	9,2	24,5
Atm	A fák átlagos mellmagassági átmérője	cm	11,2	23,0	48,1
Atmcv	A fák mellmagassági átmérőjének variációs koefficiense	–	0,09	0,50	1,18
UrAtm	Az uralkodó fák átlagos mellmagassági átmérője	cm	13,4	33,6	55,6
UrAtmcv	Az uralkodó fák mellmagassági átmérőjének variációs koefficiense	–	0,02	0,18	0,57
Al	Alászorult fák aránya	százalék	0	39	85
FaDiv	Fa fajok Shannon diverzitása		0	1,02	1,99
CSKTT	Csertölgyek aránya a két uralkodó tölgyfajon belül	százalék	0	42	100
Bet	Beteg fák aránya	százalék	0	13	50
HoltA	Álló holtfa mennyisége	m3/ha	0	18,8	127,3
HoltF	Fekvő holtfa mennyisége	m3/ha	0	26,5	273,8
MCs	Magas cserjék denzitása	tő/ha	0	2043	8100
ACs	Alacsony cserjék denzitása	tő/ha	0	11938	59000
CsDiv	Cserje fajok Shannon diverzitása	–	0	1,18	2,24

Mindkét cserjeszint esetében a leggyakoribb fajok a közönséges fagyal, a húsos som, a gye-pűrőzsa, a mezei juhar és az egybibés galagonya (*Crataegus monogyna*) voltak. Az alacsony cserjeszintben az átlagos denzitás 12 000 tő hektáronként, a legalacsonyabb érték 0, a legmagasabb 59 000 volt. A magas cserjeszint esetében az átlagos érték 2000 tő/ha, a cserjében leggazdagabb területeken 8100 hajtást volt, míg a másik végletet a cserjék teljes hiánya jelentette. (1. táblázat).



Száraz erdei és mészkerülő fajoknak kedvező fényben gazdag állományok.

2. táblázat. A gyepszint fásszárú fajösszetételét meghatározó szignifikáns háttérváltozók. A Redundancia Analízis (RDA) kanonikus tengelyeinek variancia lefedése 43,2%. Szignifikancia szintek: *** < 0,001; ** < 0,01; * < 0,1

Rövidítés	Változó	Variancia lefedés (%)	F-érték
ACs	Alacsony cserjék denzitása	12	15,86***
CSKTT	Csertölgyek aránya a két uralkodó tölgyfajon belül	9	14,70***
Atm	A fák átlagos mellmagassági átmérője	7	10,96***
FaDiv	Fafajok Shannon diverzitása	5	9,40***
MCs	Magas cserjék denzitása	4	6,46***
KitED	Északi iránytól való eltérés	3	5,63***
UrAtmcv	Az uralkodó fák mellmagassági átmérőjének variációs koefficiense	2	3,60**
CsDiv	Cserje fajok Shannon diverzitása	1	2,90**

Fásszárú újulat

A PCA első négy tengelye által lefedett variancia 74,1% volt, a mintavételi egységek nem képeztek csoportokat. A DCA tengelyek mentén a gradiens hossza a függő változók szórásegységében kifejezve 2–3 közöttinek bizonyult. A fásszárú fajok és a háttérváltozók kapcsolatát vizsgáló RDA kanonikus tengelyeinek variancia lefedése 43,2% (az első négy tengely variancia lefedése: 15,6%, 11,7%, 9,6% és 3,4%). A fajösszetételt meghatározó legfontosabb háttérváltozóknak az alacsony és magas cserjék denzitása, a csertölgy/kocsánytalan tölgy arány, a fák átlagos átmérője és a fafaj diverzitás bizonyult (2. táblázat). A fásszárú fajok döntő többsége (*C. monogyna*, *C. mas*) – beleértve a csertölgyet is – a cserek uralta, fejlett alacsony és magas cserjeszintű területeken jelent meg (2. ábra). A közönséges fagyal (*L. vulgare*) magoncai leginkább az alacsony és ma-

gas cserjében gazdag állományokhoz kötődtek, míg a kökény (*P. spinosa*) újulatának megjelenéséhez változatos fajösszetételű cserjeszintre, jól fejlett magas cserjeszintre és északias kitettségre volt szükség. A két leggyakoribb elegyfaj – a mezei juhar és magas kőris – újulata elsősorban a magas fafaj diverzitású, változatos faállomány szerkezetű, délies oldalakon volt megtalálható. A kocsánytalan tölgy magoncai az általa uralt, homogén szerkezetű, nagy fák-ból álló ligetes állományokhoz kötődtek.

Lágyszárú fajok

A lágyszárú fajok esetében a PCA első négy tengely variancia lefedése 59,6% volt, a mintavételi egységek ebben az esetben sem képeztek csoportokat és a DCA tengelyek mentén a gradiens hossza szintén 2 és 3 közti értéket vett fel. A



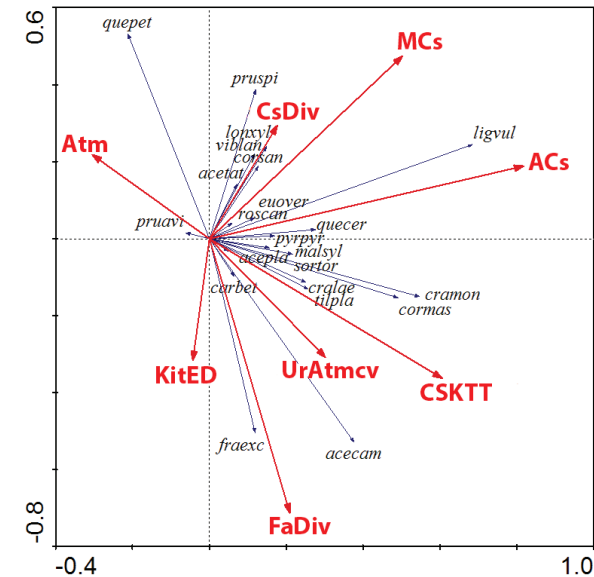
Általános és üde erdei fajoknak kedvező, sűrű cserjeszintű állományok.

3. táblázat. A gyepszint lágyszárú fajösszetételét meghatározó szignifikáns háttérváltozók. A Redundancia Analízis (RDA) kanonikus tengelyeinek variancia lefedése 35,9%. Szignifikancia szintek: *** < 0,001; ** < 0,01; * < 0,1

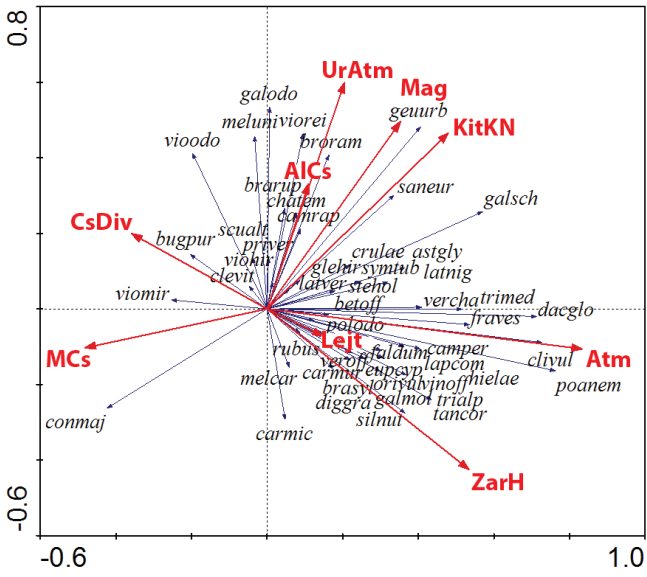
Rövidítés	Változó	Variancia lefedés	F-érték
Atm	A fák átlagos mellmagassági átmérője	14%	19,42***
KitKN	Keleti iránytól való eltérés	5%	7,69***
UrAtm	Az uralkodó fák átlagos mellmagassági átmérője	5%	6,72***
Lejt	Lejtés	3%	3,76***
ZarH	Lombkorona záródás hiánya	2%	4,38***
Mag	Faállomány átlagos magassága	2%	3,50***
CsDiv	Cserje fajok Shannon diverzitása	2%	3,34**
MCs	Magas cserjék denzitása	2%	2,49**
ACs	Alacsony cserjék denzitása	1%	3,40***

RDA során az összes kanonikus tengely a variancia 35,9%-át magyarázta (az első négy kanonikus tengely variancia lefedése 19,5%, 7,8%, 2,6% és 1,7%). A lágyszárúak fajösszetételét meghatározó legfontosabb háttérváltozók az összes fa, illetve az uralkodó helyzetű fák átlagos átmérője, a keleti iránytól való eltérés, a lombkorona nyitottsága és a faállomány magassága (3. táblázat, 3. ábra). A száraz tölgyesekre és savanyú talajú területekre jellemző fajok az első tengely jobb oldalán találhatóak, ezek a fajok a kevésbé zárt lombkoronájú, nagyméretű fákból álló, gyér cserjeszintű állományokban fordultak elő. Az üde és általános erdei fajok esetében a második tengely volt meghatározó, ezzel pozitív korrelációt mutattak. Ezek a lágyszárúak a nagy átmérőjű és magas uralkodó fákból álló, dús alacsony cserjeszintű, nyugatias kitettségű területekhez kötődtek.

tekre jellemző fajok az első tengely jobb oldalán találhatóak, ezek a fajok a kevésbé zárt lombkoronájú, nagyméretű fákból álló, gyér cserjeszintű állományokban fordultak elő. Az üde és általános erdei fajok esetében a második tengely volt meghatározó, ezzel pozitív korrelációt mutattak. Ezek a lágyszárúak a nagy átmérőjű és magas uralkodó fákból álló, dús alacsony cserjeszintű, nyugatias kitettségű területekhez kötődtek.



2. ábra. A magoncok és környezeti háttérváltozók biplot ábrázolása a Redundancia Analízis első és második tengelye mentén. A szignifikáns háttérváltozókat a vastag vonalak jelölik, a rövidítéseiket az 1. táblázat tartalmazza, a fajnevek rövidítéseiként a nemzetség és a fajnév első három-három betűjét használtuk (1. függelék). A Redundancia Analízis 1. kanonikus tengelyének variancia lefedése 11,7%, míg a második tengely variancia lefedése 10,4%.



3. ábra. A lágyszárú fajok és környezeti háttérváltozók biplot ábrázolása a Redundancia Analízis első és második tengelye mentén. A szignifikáns háttérváltozókat a vastag vonalak jelölik, rövidítéseiket az 1. táblázat tartalmazza, a fajnevek rövidítéseiként a nemzetség és a fajnév első három-három betűjét használtuk (2. függelék). A Redundancia Analízis 1. kanonikus tengelyének variancia lefedése 13,6%, míg a második tengely variancia lefedése 4,9%.

Értékelés

Fásszárú újulat

Eredményeink szerint a gypszint fásszárú fajainak megjelenését a cserjeszint jellemzői, továbbá a faállomány szerkezete és fajösszetétele határozta meg. Kirby (1988) kutatásai alapján szintén arról számol be, hogy a gypszint változásaira elsősorban a fajösszetétel és az állomány korszerkezetének változása van hatással.

A két leggyakoribb elegyfaj – a mezei juhar és a magas kőris – újulata elsősorban azokban az állományokban volt megtalálható, ahol aránylag magas a faj diverzitás, ami egyben a két faj magas faállománybeli arányát is jelenti. Ez a megfigyelés a propagulum limitáció fontosságára utal, ami azzal az általános várakozással szemben áll, miszerint a szél által terjesztett termésű fajok regenerációja nem függ szorosan az anyanövény közelségétől. Hermy et al. (1999) szintén arra a következtetésre jutottak, hogy erdei körülmények közt a diszperzió sokszor limitáló tényező lehet, még szél által terjesztett termésű fajok esetében is.

A gyakori cserje fajok azokon a területeken képeztek nagyobb mennyiségű újulatot, ahol legalább az egyik cserjeszint jól fejlett volt. A fajok többségének termését nem szél terjeszti, így érthető, hogy a propagulum forrás közelsége a felújulás egyik legmeghatározóbb feltétele. A fagyal magoncai esetében a sűrű cserjeszint volt az egyik legfontosabb állomány jellemző. Ez a klonálisan is terjedő cserje a fényigényes fajoknál jobban tűri a dús cserjeszint alatti erősen árnyékos környezetet (Horváth et al. 1995, Roleček 2005, Bölöni et al. 2011, Borhidi et al. 2012). A faállomány fajösszetétele szintén jelentős hatással volt a gypszintben megjelenő cserjefajok előfordulására. Az egyibés galagonya, a húsos som és a fagyal magoncai is elsősorban a csertölgy uralta állományokban voltak megtalálhatóak. Elképzelhető, hogy a talaj jellemzők és az alapkőzet típusa okozza mind a megfigyelt tölgy arányt, mind a cserje magoncok előfordulását. A kökény (*Prunus spinosa*) magoncai – ellentétben a másik három gyakori cserje fajjal – a homogén, nagyobb fákban álló, ligetesebb, kocsánytalan tölgy uralta állományokban jelentek

meg. A kökény alapvetően fényigényes, erdőszegélyekre jellemző cserje faj (Gencsi & Vancsura 1992, Horváth et al. 1995, Simon 2000), így érthető, hogy a nyílt, fényben gazdagabb élőhelyekhez kötődik.

A kocsánytalan tölgy magoncai esetében a fajösszetétel és a faállomány szerkezete volt meghatározó állományjellemző, a nagyobb méretű fákban álló, ligetes területeken voltak megtalálhatóak, ahol mind a faj diverzitás, mind a cser arány alacsony, azaz a kocsánytalan tölgy uralja a faállományt. Eredményeink szerint a fajnak a jelentősebb mennyiségű újulat létrehozásához szüksége van az anyanövény közelségére. Az erdőgazdálkodás számára fontos lehet ez az erős diszperzál limitáltság, mivel a kocsánytalan tölgy felújítása sokszor nehézségekbe ütközik. A ligetes, homogén faállomány fényben gazdag gypszintet eredményez, ami kedvez a kocsánytalan tölgy felújulásának. A jelenség nem új keletű, számos kutatás hozott hasonló eredményt. A fényigényes tölgy fajok esetében gyenge regenerációs sikert tapasztaltak zárt állományokban, ami a fajösszetétel átalakulásához vezet (von Oheimb & Brunet 2007, Tinya et al. 2009). Von Oheimb & Brunet (2007) zárt, fényben szegény erdőkben a kocsányos tölgyek (*Quercus robur*) csökkent újulását írja le, míg Schumann et al. (2003) vörös tölgy (*Q. rubra*) esetében mutatták ki, hogy lékekben erőteljesebb a regeneráció. Rogers et al. (2008) szerint a tölgyfajok (*Q. rubra*, *Q. velutina*, *Q. alba*) faállománybeli aránya hosszú távú csökkenést mutat az erősen záródott lombkorona miatt.

A csertölgy magoncok – számos cserje fajhoz hasonlóan – a kevésbé savanyú, meszes talajokat részesítik előnyben (Gencsi & Vancsura 1992). Mivel a cserje fajok többségének hasonló az élőhely igénye, így érthető, hogy nagyobb mennyiségű cser újulatot elsősorban dús cserjeszintű területeken találunk. A csertölgy újulatot meghatározó másik fontos állományjellemző a cserek faállománybeli aránya volt, ami ennél is a diszperzál limitáltság jelenségére utal.

Lágyszárú fajok

A faállomány és a gyepszint közt fennálló szoros kapcsolat általánosan elfogadottnak tekinthető (Tobisch & Standovár 2005, Barbier et al. 2008). Vizsgálatunk során a savanyúság tűrő (*Hieracium laevigatum*, *Silene nutans* stb.), és a száraz tölgyes fajok (*Poa nemoralis*, *Clinopodium vulgare*, *Campanula persicifolia* stb.) (Chytrý & Tichý 2003) hasonló élőhelyhez kötődtek. Azokban az állományokban jelentek meg, ahol a fák átlagos átmérője nagyobb, a lombkorona kevésbé zárt, és legfeljebb ritkás cserjeszint található. Az eredmények alapján úgy tűnik, a gyepszintre jutó fény a legfontosabb környezeti változó, ami a száraz erdei fajok előfordulását meghatározza. A fény mennyisége és a gyepszint fajösszetétele közti kapcsolat részben feltártnak tekinthető. Számos tanulmány alapján elmondható, hogy a fény mennyisége, mintázata és minősége az egyik legfontosabb állományjellemző, ami hatással van a lágyszárú növényzet fajösszetételére és a fásszárúak regenerációjára (von Oheimb & Brunet 2007, van Calster et al. 2008, Tinya et al. 2009). A lombkorona záródása, továbbá a faállomány és a cserjeszint fajösszetétele alapvetően meghatározza a gyepszintet elérő fény mennyiségét (Brunet et al. 1996, Maranón et al. 1999, Barbier et al. 2008, von Oheimb & Härdtle 2009). Azokban a ligetes állományokban, ahol a cserjeszint is gyengén fejlett, több fény éri el az erdőtalajt, ami megnöveli a gyepszint diverzitását (von Oheimb & Härdtle 2009), továbbá a fényigényes és ruderalis fajok arányát (Brunet et al. 1996, Tybirk & Strandberg 1999, Pérez-Ramos et al. 2008). A lombkorona záródásával csökken a lágyszárú szint diverzitása és fajgazdagsága, továbbá a fényigényes fajok gyakorisága és borítása, ezzel párhuzamosan az árnyéktűrő és generalista fajok arányának növekedése figyelhető meg (Tybirk & Strandberg 1999, von Oheimb & Brunet 2007, Rogers et al. 2008). Von Oheimb & Härdtle (2009) szerint a lombkorona zártságának mértéke a gyepszint fajösszetételének és fajgazdagságának egyik legjobb indikátora a mérsékelt övi erdőkben. A savanyúság tűrő fajok esetében a fénnel való közvetett kapcsolat is elképzelhető. Sekély, savanyú talajon a fák és cserjék csak viszonylag alacsony egyedsűrűségben képesek megélni; a talaj jellemzői pedig közvetlen módon

a gyepszint fajösszetételét is befolyásolják. A talaj alacsony tápanyag tartalma a stressztűrő fajok számára kedvez (Dzwonko & Gawronski 2002). Brunet et al. (1996) szerint tölgy uralta erdőkben a gyepszint fajösszetételét elsősorban a talaj kémhatása határozza meg. Tybirk & Strandberg (1999) szintén azt hangsúlyozzák, hogy a talaj típusa az egyik legfontosabb környezeti változó, ami kialakítja a lágyszárú és moha közösségek fajösszetételét. Ezen túl a tápanyag tartalom mennyisége és hozzáférhetősége jelentős hatással van a talaj mikrobiális és mikorrhiza közösségére, így a gyepszint fajösszetételét közvetett módon is befolyásolja (Pérez-Ramos et al. 2008).

Az üde erdei lágyszárúak (*Viola reichenbachiana*, *Galium odoratum*, *Sanicula europea* stb.) a sűrű cserjeszintű, zárt lombkoronájú területekhez kötődtek, ahol magasabb a páratartalom és kevesebb fény jut le a gyepszintre. Rogers et al. (2008) kimutatták, hogy azokban az állományokban, ahol gazdag a cserjeszint, a páratartalom magasabb, ezáltal üde erdei fajok jelennek meg a gyepszintben. Vizsgálatunk során az üde erdei fajok a magasabb és nagyobb átmérőjű uralkodó fákból álló állományokban fordultak elő gyakrabban. A fák és cserjék denzitása meghatározza az avar mennyiségét is, míg fajösszetétele hatással van az avar kémhatására, a C:N arányára és a lebomlási sebességére (Graae & Heskjaer 1997). A faállomány és cserjeszint lombjának zártsága pedig az alsóbb szintek hőmérsékletét és páratartalmát befolyásolja (Sharpe et al. 1996). Az állományszerkezet számos közvetett módon is hatással van a lágyszárú szint fajösszetételére: meghatározza a fény mennyiségét és mintázatát, illetve befolyásolja a talaj- és avarjellemzőket. A faállomány magassága és átmérője az állomány korával szoros összefüggésben lévő jellemzők. A különböző tanulmányok az állomány korának gyepszint diverzitására gyakorolt hatását vizsgálva egymásnak ellentmondó eredményekre jutottak. Decocq et al. (2005) szerint a kornak nagy szerepe van a gyepszint fajösszetételének kialakításában: a fakitermelést követően sok fajnak hosszú időre van szüksége ahhoz, hogy újra megjelenjen a területen. Az állomány korának növekedésével a gyepszint diverzitása csökken ugyan, de a valódi erdei fajok (geofitonok, árnyéktűrő és nedvesség igényes fajok) aránya növekszik. Az erdészeti beavatkozások intenzitásának és

az utolsó vágás óta eltelt időnek jelentős hatása van a lágyszárúak fajösszetételére (Fredericksen et al. 1999). Idősebb erdőkben a felhalmozódott avar javítja az élőhely minőségét, ahol az üde erdei fajok már megtalálják életterüket. Honnay et al. (1999) kimutatták, hogy az erdő kora befolyásolja a talaj kémiai és fizikai jellemzőit, ezáltal hatással van a növényzetre is. Tölgyek uralta erdőkben a talaj szervesanyag tartalma jelentősen befolyásolja a lágyszárú szint növényzetét (Brunet et al. 1996). Ezzel ellentétben Graae és Heskjaer (1997) tanulmánya szerint 50–150 éves erdőkben az állomány korának nincs jelentős hatása a gyepszint összetételére. Ford et al. (2000)

kutatásuk során szintén arra a következtetésre jutottak, hogy a faállomány kora nem befolyásolja a lágyszárú szint fajgazdagságát, diverzitását, sem az egyenletességét. Ito et al. (2004) eredményei szerint a korábbi területhasználat felülírja a mikrotopográfia és az erdőállományok jelenlegi szerkezetének hatását. Kutatásunk során a kitettség a gyepszint fajösszetétele szempontjából fontos állomány jellemzőnek bizonyult, az üde erdei fajok a nyugatias területeken fordultak elő nagyobb gyakorisággal. A jelenség magyarázata az lehet, hogy az eső általában nyugati irányból érkezik, a nyugati oldalakon párásabb mikroklimát hozva létre.

Következtetések

A lágyszárú fajok előfordulását elsősorban a lombkorona záródás, a fák mérete és a cserjeszint fejlettsége határozta meg, a legfontosabb állományjellemzők tehát a páratartalommal és a fényviszonyokkal vannak kapcsolatban. A savanyúság tűrő és a száraz erdei fajok a fényben gazdag, ligetes állományokhoz kötődtek, míg az üde erdei lágyszárúak a magas faállományú és nyugatias kitettségű területeken fordultak elő nagyobb számban. A fásszárú újulat fajainak előfordulását a faállomány és a cserjeszint fajösszetétele határozta meg, ez alapján elmondható, hogy a fásszárúak esetében a propagulum forrás közelsége elsődleges fontosságú. A magoncok fajösszetételére jelentős hatással volt a két uralkodó

tölgy faj aránya, a cserjeszint fejlettsége és a fafaj diverzitás. A kocsánytalan tölgy szinte kizárólag azokban az állományokban volt képes jelentősebb újulatot létrehozni, ahol a faállományban uralkodó szerepe volt. A tapasztalt jelenségnek a tölgyesek sokszor problémás felújítása miatt erdőgazdasági szempontból is kiemelt jelentősége lehet. Elmondható tehát, hogy az erdőgazdálkodás jelentősen befolyásolja a faállomány fajösszetételét és szerkezetét, ezáltal közvetett és közvetlen módon is hatással van a gyepszint közösségére. A továbbiakban az állományjellemzők és gyepszint kapcsolatának mélyebb megértéséhez a talajjellemzők részletes vizsgálatára lenne szükség.

1. függelék. Az újulati fásszárú fajainak rövidítései és gyakoriságuk

Rövidítés	Tudományos név	Gyakoriság (%)
acecam	<i>Acer campestre</i>	91,8
acepla	<i>Acer platanoides</i>	27,0
acetat	<i>Acer tataricum</i>	10,7
carbet	<i>Carpinus betulus</i>	49,2
cormas	<i>Cornus mas</i>	77,9
corsan	<i>Cornus sanguinea</i>	14,8
cralae	<i>Crataegus laevigata</i>	29,5
cramon	<i>Crataegus monogyna</i>	63,1
euover	<i>Euonymus verrucosus</i>	29,5
fraexc	<i>Fraxinus excelsior</i>	77,9

Rövidítés	Tudományos név	Gyakoriság (%)
ligvul	<i>Ligustrum vulgare</i>	75,4
lonxyl	<i>Lonicera xylosteum</i>	13,9
malsyl	<i>Malus sylvestris</i>	16,4
pruavi	<i>Prunus avium</i>	36,1
pruspi	<i>Prunus spinosa</i>	68,0
pyrpyr	<i>Pyrus pyraeaster</i>	16,4
quecer	<i>Quercus cerris</i>	87,7
quepet	<i>Quercus petraea</i>	69,7
roscan	<i>Rosa canina</i>	85,2
sortor	<i>Sorbus torminalis</i>	33,6
tilpla	<i>Tilia platyphyllos</i>	13,1
viblan	<i>Viburnum lantana</i>	13,9

2. függelék. A lágyszárú fajok rövidítései és gyakoriságuk

Rövidítés	Tudományos név	Gyakoriság (%)
astgly	<i>Astragalus glycyphyllos</i>	59,0
betoff	<i>Betonica officinalis</i>	18,0
brarup	<i>Brachypodium rupestre</i>	31,1
brasyl	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	25,4
broram	<i>Bromus ramosus</i>	63,1
bugpur	<i>Buglossoides purpureo-coerulea</i>	37,7
camper	<i>Campanula persicifolia</i>	23,8
camrap	<i>Campanula rapunculoides</i>	51,6
carmic	<i>Carex michelii</i>	54,1
carmur	<i>Carex muricata</i>	58,2
chatem	<i>Chaerophyllum temulum</i>	41,0
clevit	<i>Clematis vitalba</i>	45,9
clivul	<i>Clinopodium vulgare</i>	83,6
conmaj	<i>Convallaria majalis</i>	29,5
crulae	<i>Cruciata laevipes</i>	22,1
dacglo	<i>Dactylis glomerata</i>	86,9
diggra	<i>Digitalis grandiflora</i>	19,7
eupcyp	<i>Euphorbia cyparissias</i>	31,1
faldum	<i>Fallopia dumetorum</i>	54,1
fraves	<i>Fragaria vesca</i>	73,8
galmol	<i>Galium mollugo</i>	29,5
galodo	<i>Galium odoratum</i>	33,6
galsch	<i>Galium schultesii</i>	77,9
geuurb	<i>Geum urbanum</i>	73,0
glehir	<i>Glechoma hirsuta</i>	29,5

Rövidítés	Tudományos név	Gyakoriság (%)
hielae	<i>Hieracium laevigatum</i>	27,9
lapcom	<i>Lapsana communis</i>	25,4
latnig	<i>Lathyrus niger</i>	36,1
latver	<i>Lathyrus vernus</i>	59,8
melcar	<i>Melittis carpatica</i>	49,2
meluni	<i>Melica uniflora</i>	85,2
orivul	<i>Origanum vulgare</i>	19,7
poanem	<i>Poa nemoralis</i>	69,7
polodo	<i>Polygonatum odoratum</i>	18,9
priver	<i>Primula veris</i>	20,5
rubus	<i>Rubus sp.</i>	20,5
saneur	<i>Sanicula europea</i>	27,0
scualt	<i>Scutellaria altissima</i>	33,6
silnut	<i>Silene nutans</i>	28,7
stehol	<i>Stellaria holostea</i>	32,8
symtub	<i>Symphytum tuberosum</i>	46,7
tancor	<i>Tanacetum corymbosum</i>	64,8
trialp	<i>Trifolium alpestre</i>	18,9
trimed	<i>Trifolium medium</i>	49,2
vercha	<i>Veronica chamaedrys</i>	71,3
veroff	<i>Veronica officinalis</i>	17,2
vinoff	<i>Vincetoxicum officinale</i>	60,7
viohir	<i>Viola hirta</i>	26,2
viomir	<i>Viola mirabilis</i>	20,5
vioodo	<i>Viola odorata</i>	68,0
viorei	<i>Viola reichenbachiana</i>	64,8

A faállomány-szerkezet és összetétel változása egy középhegységi cseres-tölgyesben négy évtizedes felhagyás után

Aszalós Réka, Horváth Ferenc, Mázsa Katalin, Ódor Péter, Lengyel Attila, Kovács Gabriella és Bölöni János

Bevezetés

Ha egy erdőállományban az erdészeti és egyéb meghatározó emberi tevékenység abbamarad, az erdő fajösszetétele, szerkezete és funkcionális jellemzői fokozatosan elindulnak az őserdő állapot felé (Peterken 1996, p. 17). Erre, az ún. old-growth állapotra nincs általánosan elfogadott kritériumrendszer, külön lett definiálva az észak-amerikai (Old-Growth Definition Task Force 1986, Hale et al. 1999) és az európai erdőkre (Gilg 2005, Chiavetta et al. 2012). Sok szerző szerint nem is adható általános definíció, hiszen az egyes erdőtípusok karakterisztikusan más és más fajösszetéti, szerkezeti, funkcionális és bolygatási jellemzőkkel bírnak (Hilber & Wiensczyk 2007). Emellett a koncepció táji léptékű kiterjesztése szükséges (Hilber & Wiensczyk 2007, Er & Innes 2003), ha a nagyméretű, intenzív bolygatási események beépítése is szempont az old-growth koncepció kialakításakor, ahol az egyes fejlődési fázisok egy mozaikos mintázatot alakítanak ki (Lorimer 1989, Parviainen 2005).

Az egységes definíció hiánya mellett mégis sok olyan – elsősorban erdőszerkezeti – jellemzőt lehet találni, amelyek jelenlétét sok szerző kiemeli, mint az őserdők, vagy őserdő jellegű állományok (old-growth stands) fő indikátorait. Ilyen a nagyméretű faegyedek jelenléte, a fásszáruak magasságának és átmérőjének nagy varianciája, a többszintű lombkorona, a lékek jelenléte a lombkoronában, a kifejlett cserje- és újulati szint jelenléte, a nagy mennyiségű, különböző méretű és korhadási fázisban lévő holtfa megléte (Hardt 1993, Oliver & Larson 1996, Goodburn & Lorimer 1999, Franklin et al. 2002, Piovesan et al. 2005, Gilg 2005, Chiavetta et al. 2012).

A kárpáti régió lombhullató erdeinek természetes fajösszetételéről, szerkezetéről és dinamikájáról alkotott tudásunk kettős képet mutat. Elsősorban a hegységek magasabb régióiban még viszonylag sok érintetlen, vagy régóta felhagyott bükkös, jegenyefenyves-bükkös és egyéb üde erdőfoltot lehet találni (Veen et al. 2010). Ilyen a Kékes Erdőrezervátum Magyarországon, a Stuzica és Havesova érintetlen erdők Szlovákiában, a 9000 hektáros Uholka Ukrajnában (a legnagyobb érintetlen bükkös Európában), a Nera Erdőrezervátum Romániában, a Rajhenav és Pecka bükkös-jegenyefenyves állományok Szlovéniában, valamint a hatalmas kiterjedésű síkvidéki Białowieża tű- és lomblevelű erdői Lengyelországban. Sok tudományos mű tárgyalja fajösszetételüket (Chiavetta et al. 2012), a nagyméretű fák mennyiségét (Nilsson et al. 2002), a holtfa jellemzőket (Bobiec 2002, Nilsson et al. 2002, Christensen et al. 2005, Piovesan et al. 2005, Vandekerckhove et al. 2009), a faállomány szerkezetét (Piovesan et al. 2005, Westphal et al. 2006, Horváth et al. 2012), biodiverzitásukat (Ódor et al. 2006, Heilmann-Clausen et al. 2014), dinamikai és erdőtörténeti jellemzőiket (Koop & Hilgen 1987, Korpel 1995, Standovár & Kenderes 2003). Ezzel szemben, a történelmi időkre visszanyúló emberi használat miatt az érintetlen, vagy őserdő állapotú tölgyesek nagyon ritkák egész Európában, de a kárpáti régióban is, különösen száraz és félszáraz termőhelyeken (Parviainen 2005, Rahman et al. 2008, Veen et al. 2010, Petritan et al. 2013, Saniga et al. 2014).

Az érintetlen, vagy őserdő állapotú száraz és félszáraz tölgyesek hiánya, illetve a rájuk vonatkozó elenyészően kevés publikált adat komoly aka-

dályt képez természetvédelmi kezelésükben, és természetközeli erdőgazdálkodásban (Rahman et al. 2008), különösen azokban az esetekben, amikor a természetes regeneráció is hiányzik. Ezen akadály leküzdésének egyik lehetősége a felhagyott, erdészeti kezelés alól kivont száraz, vagy félszáraz termőhelyű tölgyesek vizsgálata (Horváth et al. 2012). Sok ilyen jellegű tölgyest hagynak fel egyszerűen gazdasági okok miatt (nem éri meg kitermelni), vagy mert az állomány védettségi jellege ezt megköveteli. Az erőművelés alól kivont európai tölgyes állományok vizsgálata nagyon fontos azok fenntartható és természetközeli művelésük kialakítása (Rahman et al. 2008), szerkezeti és funkcionális komplexitásukat megőrző védelmük, a hozzájuk kötődő változatos növény- és állatközösségek megőrzése (Carvalho 2011, Petritan et al. 2013), a klímaváltozással szembeni ellenálló képességük fenntartása szempontjából (Petritan et al. 2014).

Vizsgálatunk során egy 120 éves kocsánytalan tölgy uralta, félszáraz termőhelyű erdőfoltot

tanulmányoztunk, amelynek erdészeti kezelésével négy évtizede hagytak fel. A vizsgálat fő célja, hogy a 40 év alatt bekövetkezett spontán változásokat mind fajösszetételi, mind szerkezeti szempontból meghatározza az állomány fő szintjeiben.

Kérdéseink a következők voltak:

- Milyen fő fafajok alkotják a faállományt, és milyen denzitás, dominancia és fatérfogat értékekkel rendelkeznek?
- Milyen fásszárúak alkotják a magas és alacsony cserjeszintet, és milyen denzitás értékekkel rendelkeznek?
- Milyen kvalitatív (típus, fafaj) és kvantitatív (mennyiség, méret) értékekkel rendelkeznek a holtfák?
- Milyen eloszlást mutatnak a magasság és átmérő kategóriák és milyen az egyes fajok átmérő szerinti eloszlása?
- Milyen térbeli mintázatot mutatnak az álló holtfák, az erdő vastagabb és vékonyabb fái?

Anyag és módszer

A vizsgálati terület

Kutatási területünk Eger közelében, a 669 méter magas, nagyrészt triász mészkő alkotta Vár-hegyen található. A Bükk tömbjétől kicsit délnyugatra elkülönülő hegy erdőállományait 1993-ban nyilvánították erdőrezervátummá. Az évi középhőmérséklet 8,5–9 °C, az évi csapadék átlaga 650 mm, ebből 400 mm a vegetációs időszakban esik. A hótakarásos napok átlagos száma 45, az átlagos maximális hóvastagság 18 cm (Mersich et al. 2002). A rezervátum 341 hektáros területét nagyrészt természetközeli, tölgy uralta erdők borítják (Natura 2000 élőhely-típusok: 91G0 – Pannon gyertyános-tölgyesek, 91H0 – Pannon molyhos tölgyesek, 91M0 – Pannon cseres-tölgyesek, European Commission DG Environment, 2013), de az északi, meredekebb oldalakon bükkösök és sziklaerdők is előfordulnak.

2003-ban a faállomány-szerkezet és a fajösszetétel természetes változásainak vizsgálatára egy 3 hektáros (150 × 200 m) mintaterületet létesítettünk a Vár-hegy Erdőrezervátumban. A kijelölés

szempontja volt, hogy a vizsgálati terület a magterületen belül helyezkedjen el, és lehetőleg jól reprezentálja a cseres-tölgyes élőhelyet. A kiválasztott terület az erdőrezervátum déli részén, kb. 600 m tengerszint feletti magasságon, egy 20°-os, déli kitettségű lejtőn helyezkedik el, a Felsőtárkány 200A erdőrészletben. Talaja sekély termőrétegű, vályog fizikai talajféleségű rendzina (Bidló et al. 2004). Az erdőrészlet kora az üzemtervi adatok szerint 120 év (2003-ban). Az állomány uralkodó fafajai a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) és a csertölgy (*Quercus cerris*); a tölgyek alkotta lombkoronaszint nagyrészt sarjeredetű egyedekből áll. Mezei juhar (*Acer campestre*) és húsos som (*Cornus mas*) adja a cserjeszintet és a második lombkoronaszintet. Az aljnövényzetben a *Melica uniflora* az uralkodó faj, további gyakori és jellemző fajok: *Scutellaria altissima*, *Dactylis polygama*, *Vincetoxicum officinale*, *Poa nemoralis*, *Clinopodium vulgare*, *Buglossoides purpureo-caerulea*, *Stellaria holostea*.

1. táblázat. Az állomány szintjeinek definíciója és a használt mintavételi módszerek.

Név	Definíció	Mintavételi módszer
lombszint vastag osztály	élő fásszárúak, DBH min. 20 cm	egyedi fafelmérés 3 hektáron
lombszint vékony osztály	élő fásszárúak, $5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 20 \text{ cm}$	egyedi fafelmérés 3 hektáron
magas cserjeszint	élő fásszárúak, DBH $< 5 \text{ cm}$, magasság $\geq 130 \text{ cm}$	15 db 100 m ² -es mintavételi kör
alacsony cserjeszint	élő fásszárúak, magasság 50–130 cm	15 × 4 db 7 m ² -es mintavételi kör
álló holtfa	álló holtfák és csonkok, DBH min. 5 cm, magasság $\geq 50 \text{ cm}$	egyedi fafelmérés 3 hektáron
fekvő holtfa	átmérő $> 20 \text{ cm}$, magasság $< 50 \text{ cm}$	holtfa felmérés
tuskó	átmérő $> 20 \text{ cm}$, magasság $< 50 \text{ cm}$	holtfa felmérés

Az erdő története a levéltári adatok (Gesztes 1887) és a múlt század második felének részletes üzemterveiből tárható fel (Anonymus 1953–2005). Egy 1261-es birtoklevél arról tanúskodik, hogy a Vár-hegy környéki, nagyságrendileg 6000 ha-os erdő az Egri Érsekség birtokába került. Az Érsekség az erdő tulajdonjogát a II. világháborúig megtartotta. Az első részletes erdészeti üzemterv 1887-ben készült, az ezt megelőző időkben a fahasználat igazodott a mészégetésre, tűzifára és egyéb erdei javakra vonatkozó uradalmi igényekhez. A rezervátum mai területének nagy részét 1880-ban levágták (Gesztes 1887), bár több helyen idős faegyedeket-facsoportokat hagytak (Mázsa et al. 2013). A vizsgálati területen a korábbi évszázadok és a második világháború intenzív erdőhasználata egy kocsánytalan tölgy uralta, 120 éves, nagyrészt sarjeredetű, homogén szerkezetű erdőt hagyott hátra. Az utolsó gazdasági céllal végzett bontóvágás 1968–1969-ben volt, ez a vizsgálati terület felét érintette. Néhány évvel később cserjeirtást végeztek, feltehetően a rezervátum teljes területén. Ezután a területen az erdőgazdálkodást beszüntették, bár 1988-ben a tölgypusztulást követően a kiszáradt tölgyek egy részét egészségügyi termelés keretében kivitték a területről.

Terepi adatgyűjtés

A mintaterületen minden, 5 cm-es vagy annál nagyobb mellmagassági átmérőjű (DBH = diameter at breast height), álló élő fásszárút és holtfát egyedi azonosítószámmal láttunk el, és festékkel megjelöltünk. 2003 és 2004 folyamán az összes megjelölt fásszárú felvételezését egyedi fafelméréssel elvégeztük (1. táblázat). A következő adatok gyűjtése történt meg:

- 1) fafaj/fásszárú faj;
- 2) pozíció: X, Y koordináta;

3) mellmagassági átmérő;

4) famagasság, VERTEX III műszerrel mérve.

A holtfa felmérést három módszerrel végeztük (1. táblázat): Az álló holtfákat és facsonkokat a fent leírt egyedi fafelméréssel felvételeztük. A tuskók esetén (felső átmérő $> 20 \text{ cm}$, magasság $< 50 \text{ cm}$) a fafaj (ha azonosítható volt), tönél mért átmérő, a magasság és a korhadási fázis került felmérésre. A fekvő holtfa esetén a tuskóknál felvett változók mellett (magasság kivételével) a fekvő fa hosszát is mértük.

Az alsó és felső cserjeszint felmérésére külön módszert használtunk (1. táblázat). A 3 hektáros vizsgálati területen egy 50×50 méteres virtuális háló pontjaiban 15 mintavételi pontot jelöltünk ki. A mintavételi pontokban található fásszárú egyedeket két méretcsoportban mértük fel, tőszámálással. A „magas cserjeszintet” egy 5,64 méter sugarú körben (100 m²) számoltuk. Az „alacsony cserjeszint” felvételezése almintákban történt, az 5,64 méter sugarú körön belül. A négy égtáj irányában négy kisebb kört (sugár = 1,49 m, 7 m²) helyeztünk ki és ezekben számoltuk a hajtásokat. A négy kiskör adatait összevonva, a mintavételi ponthoz rendelve kezeltük.

Adatelemzés

A fafajösszetétel és a faállomány-szerkezet jellemzésére az egyedszám (denzitás, tő/ha), a körlapösszeg (dominancia, m²/ha) és a fatérfogat (m³/ha) leíró statisztikákat használtuk. A faegyedek térfogatának kiszámolására fafaj-specifikus fatömegfüggvényeket használtunk (Sopp & Kolozs 2000). Az egyedi fafelmérés összes élő fásszárú egyede alapján számoltuk a teljes egyedszámot (denzitás), a fafajonkénti egyedszámot (relatív denzitás), az összes körlapösszeget (dominancia), a fajonkénti körlapösszeget (relatív dominancia) és a térfogat értékeket. Az élő fákat

ezután két osztályba soroltuk; vékony átmérő-osztály ($5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 20 \text{ cm}$) és vastag átmérő-osztály ($\text{DBH} \geq 20 \text{ cm}$) (1. táblázat), és a fenti értékeket a két osztályra külön is kiszámoltuk.

A denzitás és relatív denzitás értékeket a cserjeszintekre is kiszámoltuk. A denzitás, körlap-összeg és térfogat értékek a három holtfa csoportra (álló holtfák és csonkok, fekvő holtfák, tuskók) együtt és külön is meg lettek adva. Álló holtfák esetében a térfogatot az élőfák esetében is használt függvényekkel számoltuk (Sopp & Kolozs 2000). A tuskókat és csonkokat hengerrel, a fekvő holtfákat kúppal és csonka kúppal közelítettük.

Az erdő vertikális szerkezetének jellemzésére a mellmagassági átmérő és fmagasság értékek eloszlását használtuk. A vékony és vastag faosztályok, valamint az álló holtfák pontmintázatának jellemzésére Ripley K-statisztikát használtunk, és a K-függvény variancia-stabilizált verzióját, az ún. L-függvényt használtuk az illusztrációhoz. A megfigyelt L-függvényeket összehasonlítottuk a 200 random pontmintázatból számolt L-függvények konfidencia intervallumaival. A statisztikai analízis R környezetben (R Core Team 2013), a „spatstat” csomag (Baddeley & Turner 2005) használatával történt.

A vizsgált állomány szerkezetének értékeléséhez kiválasztottunk néhány jól dokumentált érintetlen, illetve őserdő állapotban lévő (old-growth) tölgyes állományt. A referenciaként szóba jöhető legtöbb közép-európai példa üde tölgyes. Ilyen a kocsányos tölgy uralta Białowieża

(Faliński 1986) Lengyelországban, néhány üde kocsánytalan tölgy uralta állomány Szlovákiában (pl. Kasivárová, Bujanov; Saniga et al. 2014), egy bükk elegyes kocsánytalan tölgyes Romániában (Runcu-Grosi rezervátumban, Petritan et al. 2012), vagy az ausztriai Lange-Leitn erdőrezervátum nagyobbik, gyertyános-tölgyes része (Rahman et al. 2008). Érintetlen vagy őserdő jellegű, félszáraz termőhelyű tölgyesről alig találni adatot. Ilyen a kocsánytalan tölgy uralta Boky rezervátum Szlovákiában (Saniga & Shütz 2002, Halamová & Saniga 2006, Saniga et al. 2014), néhány idős, *Quercus robur*–*Q. suber*, és *Q. pyrenaica*–*Arbutus unedo* uralta erdő Portugáliában (Carvalho 2011), és a szárazabb *Quercus petraea*–*Q. cerris* típusok (Luzolo-Quercetum typicum) az 50 éve felhagyott (nem kezelt) ausztriai Lange-Leitn rezervátumban (Rahman et al. 2008). Az összehasonlításakor észak-amerikai tölgyesekről szóló tanulmányok eredményeit is figyelembe vettük (Goebel & Hix 1996, Hart et al. 2012, Pallardy et al. 1988, Fralish et al. 1991, Mikan et al. 1994, Shifley et al. 2000), mivel az USA keleti államainak több tölgy uralta erdőtípusa hasonló termőhelyi tulajdonságokkal rendelkezik, mint a vizsgált félszáraz cseres-kocsánytalan tölgyesek. Bár az észak-amerikai állományok vegetációtörténeti okok miatt sokkal magasabb fásszárú fajszámmal rendelkeznek, mint a hazai, vagy közép-európai tölgyesek (Latham & Ricklefs 1993), szerkezeti szempontból a vizsgált erdőtípusok nagyon fontos referenciáinak tekinthetők.

Eredmények

A faállomány fajokösszetétele és a faállomány-szerkezet alapstatisztikái

Összesen 1745 élő fásszárú egyed ($\text{DBH} \geq 5 \text{ cm}$) került felvételezésre a 3 hektáros vizsgálati területen, amelyek 14 fajhoz tartoztak. A fásszárúak denzitása 582 tő/ha, a körlapösszeg 31 m^2/ha (2. táblázat). A teljes fatérfogat 355 m^3/ha .

A faállomány leggyakoribb faja a mezei juhar és a kocsánytalan tölgy; 219 és 197 db/ha (2. táblázat). Ezután következik a csertölgy (77 db/ha), a húsos som (25 db/ha), a molyhos tölgy (*Quercus pubescens*, 24 db/ha), és a magas kőris

(*Fraxinus excelsior*, 22 db/ha). Ez a hat faj adja az összes tőszám 96%-át.

Legnagyobb körlapösszeggel (relatív dominancia) a kocsánytalan tölgy rendelkezik (19,78 m^2/ha , 64,4%), utána a csertölgy, a molyhos tölgy és a mezei juhar következik; 7,6 m^2/ha , 1,65 m^2/ha és 1,17 m^2/ha (2. táblázat). Ez a négy faj adja a körlap 98,3%-át. Átlagos mellmagassági átmérőik az előbbi sorrendben 35, 35, 29 és 8 cm-nek adódtak. A faállomány többi fásszárúinak körlapösszege összesen csak 0,54 m^2/ha volt (1,7%). A fatérfogat adatok a körlapösszegekhez hasonló viszonyokat mutatnak (2. táblázat).

2. táblázat. A faállomány élő fásszárúinak (DBH ≥ 5 cm) fajösszetétele, valamint denzitás, körlapösszeg és térfogat értékei, a körlapösszeg aránya (relatív dominancia) szerint rendezve; a < 1 tő/ha, b < 0,01 m²/ha, c < 0,1%, d < 0,1 m³/ha

Faj	denzitás (db/ha)	relatív denzitás (%)	körlapösszeg (m ² /ha)	relatív dominancia (%)	fatérfogat (m ³ /ha)
<i>Quercus petraea</i> L. s.l.	197	33,9	19,78	64,4	247,6
<i>Quercus cerris</i> L.	77	13,2	7,60	24,7	81,3
<i>Quercus pubescens</i> Willd.	24	4,1	1,65	5,4	15,4
<i>Acer campestre</i> L.	219	37,7	1,17	3,8	6,1
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	22	3,8	0,22	0,7	2,2
<i>Cornus mas</i> L.	25	4,2	0,09	0,3	0,4
<i>Acer platanoides</i> L.	6	1,0	0,11	0,3	1,0
<i>Carpinus betulus</i> L.	5	0,9	0,08	0,2	0,5
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Cr.	1	0,2	0,02	0,1	0,2
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	4	0,7	0,01	c	d
<i>Cerasus avium</i> (L.) Mönnch	1	0,2	0,01	c	0,1
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	a	0,1	b	c	d
<i>Pyrus pyrausta</i> Burgsd.	a	0,1	b	c	d
<i>Sorbus domestica</i> L.	a	0,1	b	c	d
Összesen	582	100	30,74	100	354,8

A három tölgyfaj átmérő szerint vastag osztályba tartozó egyedeinek denzitás és körlapösszeg adatai a lombkoronaszintben a tölgyek teljes dominanciáját jelzik (3. táblázat). A vékony méretosztály ellenkező képet mutat: a tölgyfajok szinte teljesen hiányoznak, egyéb fásszárúak, elsősorban a mezei juhar és a húsos som adják a tőszám nagy részét (3. táblázat).

Cserjeszintek

A magas cserjeszintben összesen 10 faj egyedeit találtuk, a 15 mintavételi pont alapján számolt átlagos denzitásuk 1750 db/ha (4. táblázat). A leg-

3. táblázat. A tölgyfajok (*Quercus petraea*, *Q. cerris*, *Q. pubescens*) és a többi fásszárú denzitás és körlapösszeg értékei a faállomány vékony (5 cm ≤ DBH < 20 cm) és a vastag (DBH > 20 cm) átmérőosztályában

Faj	denzitás (db/ha)	relatív denzitás (%)	körlap- öss- zeg, (m ² /ha)	relatív domi- nancia (%)
vékony átmérőosztály				
tölgyfajok	6	2	0,13	8
többi fásszárú	281	98	1,45	92
vastag átmérőosztály				
tölgyfajok	292	99	28,90	99
többi fásszárú	3	1	0,26	1

nagyobb egyedszámmal a húsos som fordul elő (750 db/ha), ami az összes egyed közel 43%-a. A mezei juhar, az egybibés- (*Crataegus monogyna*) és a cseregalagonya (*C. laevigata*) a következő leggyakoribb fajok, sorrendben 23,8%, 15,5%, és 7,1%-kal (a négy faj összesen 89,4%). Az alacsony cserjeszintben 5313 db/ha gyakoriságot találunk, amelyet 16 faj egyedei adtak. A leggyakoribbak a magas kőris, a kökény (*Prunus spinosa*), a mezei juhar és a húsos som fiatal egyedei, relatív denzitásuk 22,4% (magas kőris) és 12,2%



A 3 ha-os mintaterület 40 év felhagyás után. Kétkorú, két-szintes állomány, a felső, vastagabb fák alkotta lombcsintet szinte kizárólag 120 éves tölgyek alkotják, az alsó lombcsintet fiatal mezei juharok urálják.

4. táblázat. A magas (DBH < 5 cm és magasság ≥ 130 cm) és az alacsony (magasság 50–130 cm) cserjeszintek fajösszetétele, a fásszárú fajok denzitása és relatív denzitása

faj	magas cserjeszint		alacsony cserjeszint	
	denzitás (db/ha)	relatív denzitás (%)	denzitás (db/ha)	relatív denzitás (%)
<i>Cornus mas</i> L.	750	42,9	646	12,2
<i>Acer campestre</i> L.	417	23,8	729	13,7
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	271	15,5	167	3,1
<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC.	125	7,1	125	2,4
<i>Rosa canina</i> L. s. str.	63	3,6	333	6,3
<i>Prunus spinosa</i> L.	42	2,4	1021	19,2
<i>Carpinus betulus</i> L.	21	1,2	167	3,1
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	21	1,2	1188	22,4
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	21	1,2	354	6,7
<i>Pyrus pyraeaster</i> Burgsd.	21	1,2	–	–
<i>Acer platanooides</i> L.	–	–	250	4,7
<i>Cerasus avium</i> (L.) Mönnch	–	–	83	1,6
<i>Malus sylvestris</i> (L.) Mill.	–	–	63	1,2
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Cr.	–	–	63	1,2
<i>Quercus petraea</i> L. s.l.	–	–	63	1,2
<i>Quercus cerris</i> L.	–	–	42	0,8
<i>Tilia cordata</i> Mill.	–	–	21	0,4
Összes	1750	100,0	5313	100,0

(húsos som) között van. A magas cserjeszintből a tölgyfajok teljesen hiányoznak, de az alacsony cserjeszint egyedei között is csak néhányal képviseltették magukat (4. táblázat).

Holtfa: álló és fekvő holtfák és tuskók

Átlagosan 33 db álló holtfát, 70 db fekvő holtfát és 171 db tuskót találtunk hektáronként (5.

táblázat). Ha a mesterségesen létrehozott holtfákat (tuskók) nem vesszük figyelembe, az álló és fekvő holtfák részaránya 32 és 68%-nak adódott. Az álló és fekvő holtfa, valamint a tuskók térfogata 14,1 m³/ha, 27,9 m³/ha, és 3,8 m³/ha, így összesen 45,8 m³/ha holtfával jellemezhető a terület. Mivel a legtöbb holtfa korai korhadási fázisban volt, faji hovatartozásuk meghatározható maradt. Összesen hét fafajhoz tartoznak,



A 3 ha-os mintaterület a Vár-hegyen, 40 év felhagyás után. A holtfa már viszonylag nagy mennyiségben van jelen az állományban.

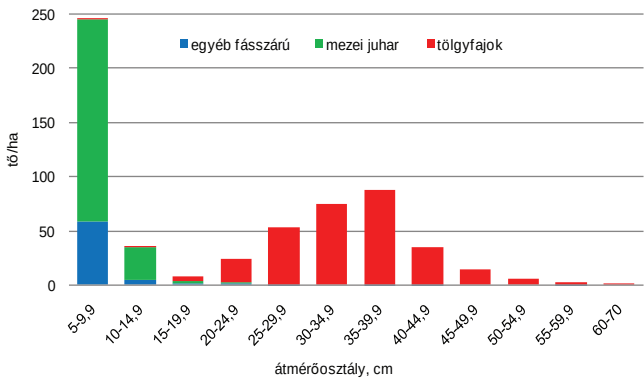
5. táblázat. Holtfa viszonyok: fajösszetétel, az egyes fajok mennyisége hektáronként.

holtfa	álló holtfa			fekvő holtfa		tuskó		összes
faj	tő/ha	m ² /ha	m ³ /ha	db/ha	m ³ /ha	db/ha	m ³ /ha	m ³ /ha
<i>Quercus petraea</i> L. s. l.	17,3	1,18	11,9	53,3	23,4	156,3	3,1	38,3
<i>Quercus cerris</i> L.	2,0	0,15	0,8	7,7	2,2	13,0	0,6	3,7
<i>Quercus pubescens</i> Willd	2,7	0,15	1,2	7,0	1,8	1,0	0,0	3,0
<i>Acer campestre</i> L.	11,0	0,05	0,2	0,3	0,0			0,2
<i>Cerasus avium</i> (L.) Mönnch	0,3	0,00	0,0	0,7	0,0			0,1
<i>Carpinus betulus</i> L.				0,3	0,3			0,3
<i>Pyrus pyraeaster</i> Burgsd.				0,3	0,0			0,0
Meghatározhatatlan				0,3	0,1	1,0	0,0	0,2
Összes	33,3	1,52	14,1	70,0	27,9	171,0	3,8	45,8

6. táblázat. A faállomány fásszárú fajainak átmérő- és magassági kategóriák szerinti eloszlása

átmérő osztályok, cm												
	5–9,9	10–14,9	15–19,9	20–24,9	25–29,9	30–34,9	35–39,9	40–44,9	45–49,9	50–54,9	55–59,9	60–
db/ha	245	35	7	23	53	74	87	34	14	5	2	1
magassági kategóriák, m												
	≤5	5,1–7,5	7,6–10,0	10,1–12,5	12,6–15,0	15,1–17,5	17,6–20,0	20,1–22,5	22,6–25,0	25,1–27,5	27,6–30,0	30,1–
db/ha	32	123	104	46	39	72	70	55	29	8	1	1

elsőprő többségben tölgyfajok adják (45 m³/ha, 98%), azon belül is első helyen a kocsánytalan tölgy áll (38,3 m³/ha, 84%). Az álló holtfa (DBH ≥ 5 cm) átlagos mellmagassági átmérője 21 cm, ezek közül a legvastagabb egy 63 cm-es átmérővel rendelkező kocsánytalan tölgy volt. Igen sok álló holtfa – elsősorban mezei juharok – 10 cm alatti átmérővel rendelkeztek (11 tő/ha), de a 20 és 35 m közötti átmérőjűek száma is magasnak adódott (18 tő/ha). 40 cm feletti átmérőjű álló holtfa csak elenyésző számban volt jelen.

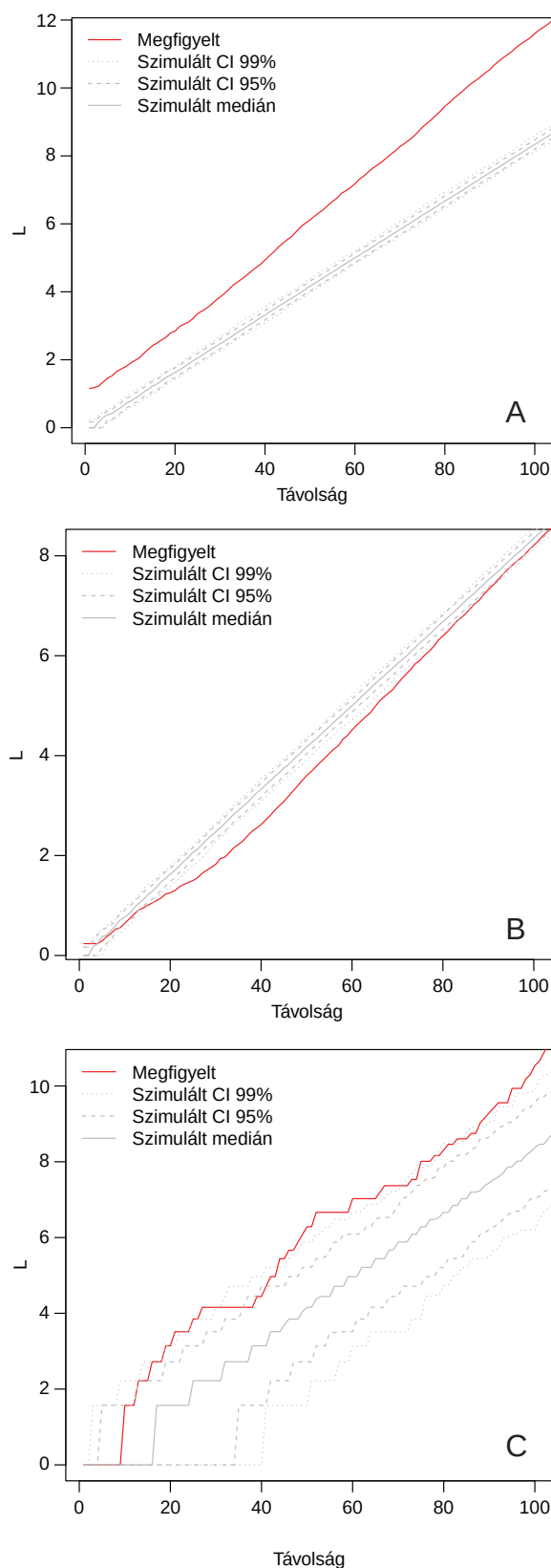


1. ábra. A tölgyfajfajok (*Quercus petraea*, *Q. cerris*, *Q. pubescens*), a mezei juhar és a többi fásszárú faj átmérőosztályainak eloszlása (DBH ≥ 5 cm).

Átmérő- és magasságosztályok

A faállomány mellmagassági átmérőosztályai kifejezett kétcsúcsú eloszlást mutatnak (6. táblázat, 1. ábra). Ha a fajokat három nagy csoportra osztjuk (tölgyfajok, mezei juhar és egyéb fásszárúak), a méretookosztályok eloszlása az erdőállomány szerkezetének további részleteit tárja fel. A mellmagassági átmérő esetében az első kategóriának (5–10 cm) nagyon magas az aránya, ezt a méretookosztályt nagyrészt a második lombkoronaszintet alkotó mezei juharok adják (1. ábra). A 10 és 20 cm közötti átmérőosztályba tartozó egyedek szinte teljesen hiányoznak, de az idősebb állomány tölgyegyedeinek köszönhetően a 20 cm feletti méretookosztály megint nagy arányban van képviselve. Ennek a méretookatagóriának, az ún. vastag osztálynak (DBH ≥ 20 cm) az átlagos mellmagassági átmérője 34,8 cm.

A magassági kategóriák hasonló trendet mutattak; az alacsonyabb (≤ 12,5 m) és magasabb osztályok (≥ 17,5 m) magas faegyedszám értékekkel rendelkeznek, a kettő közötti magasság értékkel viszont kevés faegyed rendelkezett (6. táblázat), ami az állomány kétszintűségére utal.



2. ábra. Ripley-féle L-függvény A) a faállomány vékony átmérőosztályába ($5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 20 \text{ cm}$) tartozó egyedek, B) a vastag átmérőosztályba ($\text{DBH} \geq 20 \text{ cm}$) tartozó egyedek, és C) az álló holtfa esetén. A fekete vastag vonal (Observed = megfigyelt) a konfidencia intervallum szürke vonala (CI) aggregált mintázatot, a fekete vonal a CI alatt szegregált mintázatot mutat.

Pontmintázatok

A Ripley-féle L-statisztikák alapján a vékony osztályba ($5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 20 \text{ cm}$) tartozó faegyedek minden vizsgált térléptékben aggregált mintázatot mutatnak. A vastag osztály ($\text{DBH} \geq 20 \text{ cm}$) egyedei 20 és 70 méteres térbeli távolság között szegregált mintázatot mutatnak. Az álló holtfák enyhén (szignifikancia szinthez közel) aggregáltak (2. ábra).

Értékelés

A fajösszetétel alapján látható, hogy a vizsgált terület faállományában a tölgyfajok nagyon erős dominanciája mutatkozik (három tölgyfaj tőszám szerinti aránya: 51%, körlapösszeg szerinti aránya: 94,5%, 2. táblázat). A tölgydominancia a vastagabb átmérőosztályban különösen erős: az elegyfajok szinte teljesen hiányoznak ebből a méretkategóriából (a három tölgyfaj tőszám és körlapösszeg szerinti aránya is 99%, 3. táblázat). Az ilyen nagyon homogén tölgyesek Magyarországon nagyon jellemzőek. 207 félszáraz tölgyesben készült cönológiai felvétel alapján kimutatható, hogy a tölgyfajok átlagos relatív dominanciája 95% felett van (Horánszky 1964, Szujkó-Lacza 1964, Isépy 1970, Papp & Jakucs 1976, Szollát 1989, Kun 2000, Király 2001, Csiky 2002). A szlovákiai Boky rezervátum érintetlen tölgyes állományai termőhelyüket tekintve a vizsgált állományéhoz nagyon hasonlítanak. A tölgyfajok összevont körlapösszeg és a térfogat összegei is nagyon hasonlóak, mint az általunk felmért vár-hegyi állományban; Vár-hegy Erdőrezervátum: $29,03 \text{ m}^2/\text{ha}$, $344,3 \text{ m}^3/\text{ha}$; Boky rezervátum: $29,44 \text{ m}^2/\text{ha}$, $313,8 \text{ m}^3/\text{ha}$. Ezzel szemben a nagyobb méretosztályokban is előforduló elegyfajok miatt a tölgyek relatív dominanciája kicsit alacsonyabb a Boky rezervátumban, mint a vár-hegyiben (körlapösszeg szerinti arány, Boky: 93%, Halamová & Saniga 2006). A portugáliai idős tölgyesekben, ahol az elegyfajok aránya a nagyobb méretkategóriákban is jelentős, a tölgyek relatív dominanciája már jóval kisebb, 58% és 83% között mozog (Carvalho 2011). Az észak-amerikai félszáraz tölgyesekben a tölgyek körlapösszeg szerinti részaránya szinte minden

esetben sokkal alacsonyabb, mint a hazai hasonló termőhelyen növő tölgyesekben. A tölgyek összevont relatív dominanciája általában 60% és 85% között van (Fralish et al. 1991, Mikan et al. 1994, Dodds & Smallidge 1999, Feist et al. 2004), csak nagyon ritkán éri el a 90%-ot (Abrams et al. 1997), de egyes esetekben 50% alatti a körlapösszeg szerinti részarányuk (Hart et al. 2012, Elliott et al. 1999) is előfordul. Eredményeink összevetése az irodalmi adatokkal arra utal, hogy a vizsgálati területen a tölgyek nagyon erős dominanciája, és az elegyfajok hiánya a nagyobb méretosztályokban nem tekinthető természetes folyamatok eredményének, hanem az elmúlt évszázadok tölgyeket érintő direkt emberi preferenciájának (Gesztos 1887). Emellett természetesen az elmúlt 150 év szisztematikus és üzemterv alapú vágásos erdőgazdálkodása is a homogén tölgyesek kialakulásának kedvezett. Az ültetés, ápolás, gyérítés és – fokozatos felújítógázás esetén – a bontóvágások mind a célfafaj (főfafaj) elegyarányának maximalizálását célozták és célozzák többnyire ma is (Danszky 1972).

Az erdőgazdálkodás felhagyása és a 80-as években bekövetkezett tölgypusztulás eredményeképpen az állományba jutó megnövekedett fény mennyiség a mezei juhar tömeges megjelenéséhez vezetett a második lombkoronaszintben. A tölgyfajok csökkenő részaránya és az elegyfajok előretörése európai szintű jelenség az erdészeti kezeléstől mentes, magára hagyott erdőkben. A vizsgálati területhez térben legközelebbi példa a Síkfőkút projekt cseres-tölgyes állománya, amelynek hosszútávú, komplex vizsgálatát 1972-ben kezdték. A csertölgy és kocsánytalan tölgy lombkoronaszint alatt szintén egy nagyon sűrű mezei juhar második szint található (Kotroczó et al. 2012), jelentős tölgyújulat nélkül. Európa számos erdőrezervátuma és védett tölgyes állománya mutatja, hogy az erdőművelés felhagyása az elegyarányok jelentős eltolódását vonhatja maga után, legtöbb esetben a tölgyfajok kárára, mint a Forêt de Fontainebleau Franciaországban, Białowieża Lengyelországban, vagy a Neuenburger Urwald Németországban (Koop & Hilgen 1987, Bernadzki et al. 1998, Vera 2000, pp. 189–276). A tölgyfajok részarányának csökkenését és különböző árnyéktűrő fafajok előretörését mutatták ki Saniga és munkatársai (2014) három szlovákiai erdőrezervátumban (Boky, Kasivarova

és Bujanov) négy évtizedes kutatási eredményekre támaszkodva. Petritan et al. (2013, 2014) hasonló folyamatokat észlelt az üde kocsánytalan tölgy uralta Runcu-Grosi romániai rezervátumban. Sok észak-amerikai tölgyerdőben juharfajok (*Acer saccharum*, *A. rubrum*) és egyéb árnyéktűrők tömeges megjelenése tapasztalható a második lombkoronaszintben (Lorimer 1984, Pallardy et al. 1988, Shotola et al. 1992, Goebel & Hix 1996, Abrams et al. 1997, McCarthy & Bailey 1996, Lin & Augspurger 2008). A tölgyesek ilyen jellegű átalakulását (árnyéktűrők előretörése) Észak-Amerikában leggyakrabban a rendszeres tüzek múlt századi megszűnésével magyarázzák (Abrams 1992, Shumway et al. 2001, McCarthy et al. 2001, Signell et al. 2005). Kivételt éppen a száraz, félszáraz termőhelyű erdőállományok jelentenek, amelynél ez a megfigyelt szukceszziós változás sokkal kisebb mértékű (Abrams et al. 1997). Európában a tölgyesek felhagyás utáni gyors átalakulásának egyik magyarázata a legelőerdő-koncepció (Vera 2000), amely szerint a jégkorszak után a nagy legelő állatok nyitott, fátlan élőhelyeket tartottak fenn az elmúlt évezredekben, és a fénykedvelő tölgyfajok állományai ebben a nyitott tájban tudták elérni nagy kiterjedésüket. A koncepció alapvetően Európa nyugati részének síkvidékeire lett kidolgozva, közép-európai alkalmazhatóságáról eltérőek a vélemények, de az emberi, vagy más intenzív bolygatás hiányát több szerző kiemeli, mint a tölgyesek átalakulásának fő mozgatórugóját (Bobiec et al. 2011a, Saniga et al. 2014).

Az árnyéktűrő fajok uralma nemcsak a második lombkoronaszintben, hanem a cserjeszintekre is jellemző a vizsgált területen. Az állomány ezen szintjeiben a fafajok közül a leggyakoribb a mezei juhar, a magas kőris, a korai juhar és a gyertyán. A magas cserjeszintben a fafajok közül igazából csak a mezei juhar nevezhető gyakornak (417 db/ha), mellette olyan, a félszáraz tölgyesekre jellemző cserjefajok jellemzőek, mint a húsos som, az egybibés- és cseregalagonya, a gypűrözsa (*Rosa canina*) és a kökény. A tölgyfajok teljes hiánya a magas cserjeszintben részben a nagy egyedszámú vadállománynak tulajdonítható, ahogy ezt más európai állományokban kimutatták (Côté et al. 2004, Götmark et al. 2005, Ammer et al. 2010). A vizsgálati területünk magas cserjeszintjére is jellemző, hogy hajtásokat

sokszorososan visszarágták, és egyáltalán nem rendelkeznek rügyekkel, vagy ha igen, azok nagyon sérültek. A hajtások rágottságáért muflonok, szarvasok és őzek, míg a talajszintben a tölgy-makkok hiánya miatt a területen nagy csapatokban jelenlévő vaddisznók tehetők részben felelőssé. A tölgyújulat ilyen mérvű hiányának azonban más okai is lehetnek. A fényigényes tölgyfajok, mint a területen jellemző három tölgyfaj, nyitott, fényben gazdag foltot igényelnek a felújuláshoz (Reif & Gärtner 2007). Ha megfelelő mennyiségű fény jut az újulatra, a tölgycsemeték még viszonylag nagy mennyiségű vad jelenléte mellett is képesek a felújulásra (Bobiec et al. 2011b). Kutatásaink sok egyéb vizsgálattal összecsengve rávilágítanak arra, hogy ha nyílt, fényben gazdag tér, vagy lék nem keletkezik emberi hatásra, vagy egyéb bolygatás (tűz, szél, patogének) nyomán, a tölgyes erdőnek kis esélye van a felújulásra. Ezt támasztja alá számos észak-amerikai (Mikan et al. 1994, Pallardy et al. 1988, Shotola et al. 1992, Abrams et al. 1997, McCarthy et al. 2001, Hart et al. 2012) és európai szerző (Bobiec et al. 2011, Petritan et al. 2014) kutatása. Egy viszonylag száraz termőhelyű *Quercus alba* uralta észak-amerikai tölgyesben készült részletes dendroökológiai vizsgálat szerint a tölgyegyedek nagy része egymásra következő állományleptékű bolygatások (széldöntés, jégtörés) okozta felnyílások hatására érte el a lombkoronát (Hart et al. 2012).

A vizsgálati területen talált 46 m³/ha holtfa viszonylag magas értéknek tekinthető egy félszáraz tölgyes állományban. Sokkal magasabb, mint az erdészetiileg kezelt tölgyerdőkben található érték, ami általában 1 és 6 m³/ha között van (Bretz Guby & Dobbartin 1996, Bobiec 2002, Lombardi et al. 2008). Az álló és fekvő holtfák száma (43 db/ha) szintén viszonylagosan magas. Más félszáraz termőhelyű felhagyott vagy érintetlen tölgyes állományok hasonló értékekkel rendelkeznek: a Boky rezervátumban a holtfa mennyisége 10 és 90 m³/ha között változik, fejlődési fázistól függően (Saniga & Schütz 2002). Az álló és fekvő holtfa térfogata 6,9 m³/ha a korai fejlődési fázisban lévő és 65,4 m³/ha a késői fejlődési fázisban lévő portugáliai elegyes tölgyesekben (Carvalho 2011). Az osztrák Lange-Leitn erdőrezervátum szárazabb termőhelyű tölgyes állományai (Luzolo-Quercetum typicum és Luzolo-Quercetum callunatosum) az ösz-

szes holtfa mennyisége 83 m³/ha és 57 m³/ha (Rahman et al. 2008). Az észak-amerikai félszáraz tölgyesek is hasonló értékeket mutatnak, a holtfa teljes mennyisége 30 és 60 m³/ha között mozog (Goebel & Hix 1996, Shifley et al. 1997). Emellett az üde tölgyesek sokkal magasabb holtfa térfogat-értékeket mutathatnak. A lengyelországi Białowieża vegyes tölgyerdőben például a fejlődési fázistól függően 87 és 160 m³/ha közötti mennyiségű holtfát lehet találni (ennek nagy részét a lucfenyő adja, Bobiec 2002), Lange-Leitn erdőrezervátum üde termőhelyű tölgyes állományaiban 118 m³/ha (Rahman et al. 2008), a romániai Runcu-Grosi rezervátumban kocsánytalan tölgy uralta részében 135 m³/ha holtfát találtak a kutatók (Petritan et al. 2012). Az álló és fekvő holtfa aránya (darabszám szerint arány – álló: 32%, fekvő: 68%, térfogat szerinti arány – álló: 33%, fekvő: 67%) megfelel a Nilsson-féle őserdő kritériumnak (Nilsson et al. 2002), amely szerint a holtfa térfogatának nagyjából 30%-a álló formában található az őserdőkben. Nilsson másik kritériuma az, hogy az álló fák 10%-a holtfa – ez a Vár-hegyen csak 6%. A haldokló idős faegyedek magas számát tekintve ez az arány gyorsan növekedni fog a közeljövőben.

Az átmérőosztályok kétcsúcsú eloszlása a középső méretosztályok hiányáról tanúskodik. A magas cserjeszint és a második lombkoronaszint (az átmérőosztály-eloszlás első hulláma az 1. ábrán és a 12,5 méter alatti magassági osztályok) a felhagyás 40 évének során jelent meg (az utolsó cserjeirtás az 1960-as években volt). A kétcsúcsú eloszlás egy átmenetet mutat az intenzív erdészeti művelés alatt lévő, egycsúcsú formából az őserdők jellemzően fordított J alakú eloszlása felé (Saniga et al. 2014). Ilyet találni pl. a Boky rezervátumban (Halamová & Saniga 2006). A tölgyfajok átmérőosztályai normál eloszlást mutatnak, ami a végvágással kezelt erdőkre jellemző (Goodburn & Lorimer 1999, Rouvinen & Kuuluvainen 2005). A faállomány vastag átmérőosztályába tartozó egyedek átlagos átmérője 34,8 cm. A nagyméretű fák tehát – a lombkoronaszintben lévő egyedek relatíve magas kora ellenére – hiányoznak a területről, amelynek részben a gyenge termőhely és az állomány sarjeredete lehet az oka. A száraz termőhelyű öreg állományok általában kevesebb nagyméretű faegyeddel

rendelkeznek, mint üde termőhelyű társaik (Hart et al. 2012).

A faállomány vastagabb átmérőosztályba tartozó egyedei – alapvetően a lombkorona tölgyegyedei – szegregált mintázatot mutatnak, hasonlóan sok őserdő jellegű tölgyes állományhoz. Ilyenek például a nyugat-kárpáti alluviális ártéri és jegenyefenyő-bükk erdőállományok (Janik et al. 2013), a romániai *Quercus petraea-Fagus sylvatica* erdők (Petritan et al. 2014), a *Quercus macrocarpa* erdők Indianában (Ward et al. 1996) és a szurdokerdők a Great Smoky Mountains-ban (Busing 1998). Általában a kompetitív kizárás és öngyérülés folyamataival magyarázzák a lombkorona egyedeinek szegregált vagy random mintázatát (Ward et al. 1996, Collins & Klahr 1998). Véleményünk szerint a vizsgálati terüle-

ten a korábbi erdészeti művelés (ezen belül is a rendszeres gyérítés és egyenletes bontóvágások) szintén hozzájárulhatott a szegregált mintázat kialakulásához. A terület felhagyása után a spontán beinduló folyamatok – a holtfa-képződés és a keletkező lékek hatására megjelenő cserje- és újulati szint – egy aggregált mintázatot hozott létre. Ez az eredmény összecseng több európai és észak-amerikai tölgyes és vegyes erdőállományban tett megfigyeléssel. Egy illinoisi őserdőben az *Acer saccharum* foltos inváziója figyelhető meg (Lin & Augspurger 2008), Indianában (Ward et al. 1996) és Oklahomában (Collins & Klahr 1998) a második lombkoronaszint aggregált mintázatot mutatták ki, Petritan et al. (2014) az alsószortult faegyedek csoportos megjelenését vizsgálta a romániai Rancu Grosi rezervátumban.

Következtetések

Negyven év spontán fejlődés túl rövid idő ahhoz, hogy egy felhagyott, idős, félszáraz tölgyesben változatos fajösszetétel és faállomány-szerkezet alakuljon ki. Ehelyett egy kétszintű, fajösszetételében még viszonylag szegény állomány jött létre, amelynek felső lombkoronaszintjét három tölgyfaj, az alsót leginkább a mezei juhar alkotja.

Emellett az őserdő állapot egyes fontos szerkezeti és összetételbeli jellemzőit is kimutattuk. A szerkezeti jellemzők közül a holtfa reagált leggyorsabban a felhagyásra, a holtfa mennyiségi értékei hasonlóak, mint az érintetlen vagy őserdő állapotú félszáraz tölgyesekben. Ez azért jelentős, mert a holtfa mennyisége az egyik legfontosabb indikátora az őserdő állapotnak (Hale et al. 1999). A felhagyás hatásaként helyenként sűrű cserje- és második lombkoronaszint alakult ki, amelyet főleg mezei juhar és húsos som alkot. A felső lombkoronaszint tölgyegyedeinek szegregált mintázata, és a második lombkoronaszint egyedeinek, valamint a holtfának aggregált

mintázata is őserdőkre jellemző karakter. Az elegyfajok előretörése minden alsóbb erdőszintben kimutatható volt, ami az alacsony és a magas cserjeszint, valamint az alsó lombszint fajösszetételének diverzitását növeli.

Ha a megfigyelt trendek tovább folytatódnak, a vizsgált felhagyott állomány egy sokkal alacsonyabb tölgyelegyarányú, árnyéktűrő fajokban gazdagabb elegyes erdőhöz vezet. Ennek ellenére az állomány jövőbeli fejlődése – például a klímaváltozás, a tölgyfajok felújulása, a bolygatási események és a vadhatás jövőbeli szerepének ismerethiánya miatt – nem egyértelmű. Az őserdő állapot felé való lassú fejlődés, a tölgyfajok elegyarányának csökkenése és a bizonytalan jövőbeli állapotok lehetősége számos elméleti és gyakorlati kérdést állít a természetvédelem felé, amelyek megválaszolása csak az őserdő állapotú vagy felhagyott félszáraz termőhelyű tölgyes állományok intenzív és átfogó vizsgálatával lehetséges.

Holtfa az észak-magyarországi kezelt és felhagyott cseres-kocsánytalan tölgyesekben

Bölöni János, Ádám Réka, Aszalós Réka és Ódor Péter

Bevezetés

Az álló és a fekvő holtfa igen fontos része az erdei életközösségeknek. Bár a holtfa ökológiai fontossága régóta ismert (Elton 1966), vizsgálata igazán az elmúlt mintegy harminc évben került előtérbe (Harmon et al. 1986, Spetich et al. 1999, Jonsson et al. 2005, Paletto et al. 2012). A holtfa erdőkben betöltött fontos és sokrétű szerepét többben is összefoglalták az utóbbi évtizedben (Christensen et al. 2005, Vandekerkhove et al. 2009, Lombardi et al. 2008, 2010, Merganičová et al. 2012).

A holtfa mennyiségét a biodiverzitás fenntartásának egyik indikátorának tartják (McComb & Lindenmayer 1999, Larsson 2001, Stokland 2001, Corona et al. 2003, Marchetti 2004). Szintén figyelembe veszik mint indikátort a természetesség értékelésekor (Grabherr et al. 1998, Bartha et al. 2006) és az őserdőhöz történő hasonlítás-kor (Peterken 1996, Bobiec 2002, Lombardi et al. 2010). Európában a holtfa hektáronkénti mennyiségét a fenntartható erdőgazdálkodás kilenc mérőszámának egyikévé választották (MCPFE, 2002). Egy erdőben található holtfa mennyisége a természeti tényezők, mint a klíma, talajviszonyok, domborzat, természetes bolygatási rezsim, lebomlás sebessége (Harmon et al. 1986, Hytteborn & Packham 1987, Spies et al. 1988, Hofgaard 1993, Sturtevant et al. 1997, Siitonen et al. 2000, Stokland 2001, Rubino & McCarthy 2003, Kueppers et al. 2004, Webster & Jenkins 2005, Brassard & Chen 2008, Lombardi et al. 2008, Kennedy et al. 2008, Harmon 2009, Castagneri et al. 2010, Paletto & Tosi, 2010) mellett nagyban függ az erdőgazdálkodás erősségétől és módjától (Green & Peterken 1997, Duvall & Grigal, 1999, Fridman & Walheim 2000, Currie & Nadelhoffer 2002, Vandekerkhove

et al. 2009, Webster & Jenkins 2005). A kezelt erdőkben általában csak 2–30% a holtfa mennyisége a nem kezelt állományokhoz képest, különösen a nagyobb méretű holt faanyag mennyisége alacsonyabb számottevően (Harmon et al. 1986, Kirby et al. 1998, Kruys et al. 1999, Winter & Nowak 2001, Ódor & Standovár 2001, Gibb et al. 2005, Marage & Lemperiere 2005, Vandekerkhove et al. 2009).

Bár Közép- és Dél-Európában nagy területeket borítanak tölgyesek, ezek holtfa viszonyai kevésbé ismertek. Kevés olyan cikket találni, amely akár csak érintőlegesen is foglalkozik azzal, hogy Közép- vagy Dél-Európában az erdészetiileg kezelt és nem kezelt tölgyesekben mennyi holtfát találni (Kirby et al. 1991, Bobiec 2002, Nilsson et al. 2002, Meyer et al. 2006, Sweeney et al. 2010, Lassauce et al. 2012, Petritan et al. 2012). Fokozottan igaz ez a félszáraz tölgyesekre (pl. Lombardi et al. 2008, Barreca et al. 2008, Rahman et al. 2008, Carvalho 2011, Saniga et al. 2014, Paletto et al. 2014). Ez csak részben magyarázható azzal, hogy Európában kevés a régebb óta (legalább néhány évtizede) nem kezelt tölgyes és még kevesebb az őserdőnek tekinthető állomány.

Tanulmányunkban ezért a következő kérdésekre keressük a választ:

- Mennyi holtfát tartalmaznak a hazai kocsánytalan tölgy uralta félszáraz tölgyesek az ország északi részén?
- Mekkora a különbség a holtfa mennyiségében eltérő erősségű erdészeti kezelés esetén, és ez mennyire függ az állományok átlagkorától?
- A régebb óta nem kezelt állományok holtfa viszonyai mennyire térnek el vagy hasonlóak egymáshoz?

Anyag és módszer

Mintavételi területek

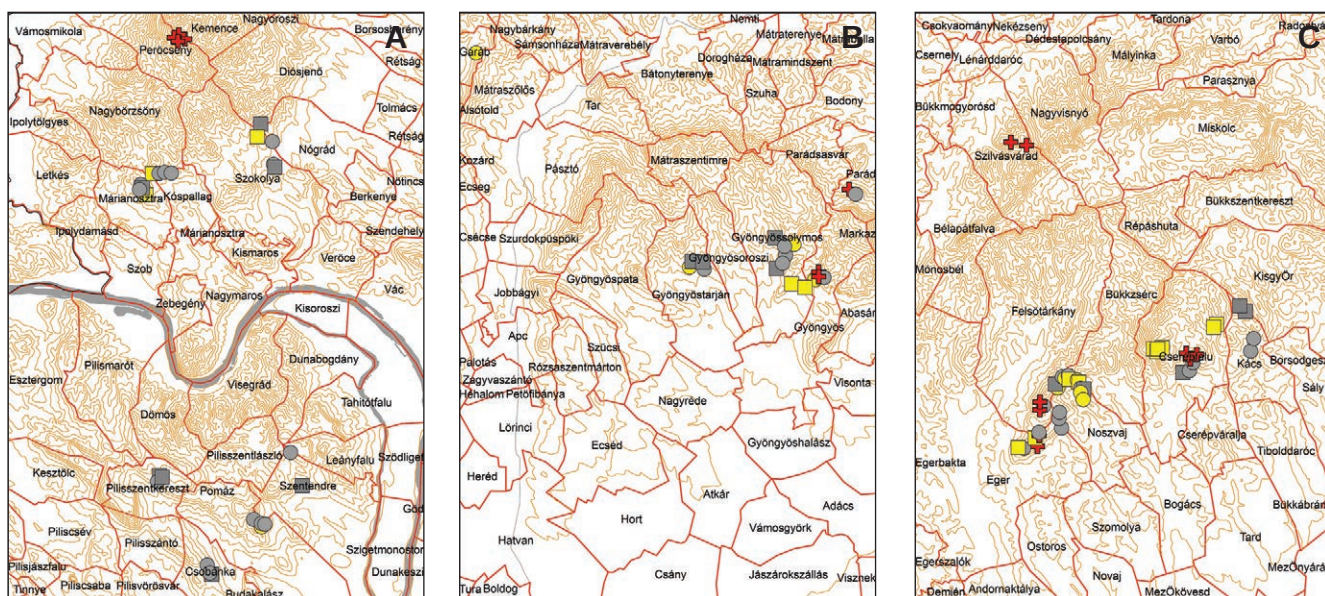
Az Északi-középhegység nyugati felében, a Pilis-Visegrádi-hegységtől a Bükkig 100 erdőrészletben 338 mintavételi pontot jelöltünk ki cserestölgyesek vizsgálatára (1. ábra). A terepi felvételeket 2009 és 2014 között végeztük. A kijelölésnél szempont volt a kor és az eltérő használati típus is. A lombszint uralkodó fáinak üzemtervi átlagkora alapján a mintapontokat „fiatal” (40–79 éves), „középkorú” (80–119 éves) és „idős” (120–165 éves) csoportba soroltuk. A fiatal és a középkorú állományokat tovább bontottuk az erdészeti kezelés intenzitása alapján „kezelt” és „régén kezelt” csoportokra, attól függően, hogy az elmúlt 10 évben történt-e erdészeti beavatkozás vagy csak 10–25 éve. A 120–165 éves állományokat felhagyott erdőknek tekinthetjük, ahol erdészeti beavatkozás az elmúlt 30 évben nem volt. Ezek az állományok szinte kizárólag fokozottan védett területen, részben erdőrezervátumok magterületén találhatóak. Így az állományok kora és kezelése alapján a vizsgálatunk értékelésekor öt állománytípust használunk: 1. – fiatal, kezelt, 2. – fiatal, régén kezelt, 3. – középkorú, kezelt, 4. – középkorú, régén kezelt és 5. – idős, felhagyott állományok. A mintaterületek három régióban

csoportosulnak (Pilis-Visegrádi-hegység – Börzsöny, Kelet-Cserhát – Márta, Bükk), de a különféle állománytípusok mindháromban jelen vannak (1. táblázat).

A felmérés módszere

Jelen tanulmányunkban a holtfának két legfontosabb típusával, az álló és a fekvő holtfával foglalkozunk. Álló holtfának a legalább 5 cm mellmagassági átmérőjű egész halott fákat, illetve csonkokat, letört, hiányzó koronájú álló holtfákat tekintettük, utóbbiak minimális magassága 0,5 m. Fekvő holtfának a legalább 5 cm középmérőjű és 1 m hosszúságú fekvő egész folt fákat, törzsdarabokat, illetve letört ágakat, ágdarabokat tekintettük. Az adott holtfát a talajfelszínnel bezárt 45 fokos hajlásszög alatt fekvőnek, felette állónak minősítettük.

Az álló holtfa felmérése (az élőfákhoz hasonlóan) kombinált módszerrel történt. Az 5–25 cm közötti mellmagassági átmérőjű fákat 250 m²-es körös próbával vettük fel, a vastagabbakat kettes szorzójú szögszámláló mintavétellel. Minden álló holtfa esetében feljegyeztük a fafajt, a mellmagassági átmérőt és mértük, ritkábban becsül-



1. ábra. Mintavételi helyek a Pilis-Visegrádi-hegységben és a Börzsönyben (A), a Cserhárban és a Mátrában (B), valamint a Bükkben (C). Jelmagyarázat: Szürke kör = 40–79 éves kezelt állományok; sárga kör = 40–79 éves régén kezelt állományok; szürke négyzet = 80–119 éves kezelt állományok; sárga négyzet = 80–119 éves régén kezelt állományok; piros kereszt = 121–165 éves felhagyott állományok. Egy-egy jel egy erdőrészletben felvett 2–25 db mintavételi pontot jelent.

1. táblázat. A mintavételi pontok állománytípusai és legfontosabb faállomány-szerkezeti jellemzőik.					
állománytípus	1. fiatal, kezelt	2. fiatal, régén kezelt	3. középkorú, kezelt	4. középkorú, régén kezelt	5. idős, felhagyott
kor 2010-ben	40–79		80–119		120–165
	mintaszám				
Pilis-Visegrádi-hegység - Börzsöny	28	2	15	8	27
Kelet-Cserhát - Mátra	14	12	11	7	15
Bükk	33	10	15	23	118
összes mintaszám	75	24	41	38	160
élőfa egyedszám (db/ha)	1067	762	412	636	515
élőfa körlapösszeg (m²/ha)	27,40	27,75	28,30	30,34	27,85
élőfa térfogat (m³/ha)	270	288	332	340	312
átlagos felsőmagasság (m)	17,1	17,2	19,5	18,9	18,8
átlagos mellmagassági átmérő (cm)	19	23	31	26	30

tük a magasságot is. A fekvő holtfa felmérése három, 16 m hosszú, a mintapontból kiinduló, egymással 120 fokos szöget bezáró vonal mentén történt („line intercept method”, Ståhl et al. 2001, Warren & Olsen 1964, Van Wagner 1968). Fekvő holtfa esetében átmérőt mértünk ott, ahol a vonal metszette az adott holtfát. A holtfák korhadtságát egy ötfokozatú skálán becsültük (2. táblázat).

Adatfeldolgozás

Az álló egész holtfák térfogatát fatömegfüggvények segítségével határoztuk meg (Sopp & Kolozs 2000). A csonkok térfogatát hengernek tekintve a $V1 = H \times D^2 \Pi/4$ képlettel közelítettük, ahol V1 az egyes fák térfogata, H a magasság, D a mellmagassági átmérő. Az egyes fa adatokból számoltuk a hektáronkénti álló holtfa térfogatot. A fekvő holtfa hektáronkénti térfogatának számításakor a Van Wagner formulát követtük:

$$V = \frac{\pi^2 \sum d^2}{8L}$$

ahol V a hektáronként fatérfogat, d az átmérő, L a vonal hossza.

A kiértékelés során erősen lebomlottnak (korhadtnak) a IV és V korhadási fokú fákat tekintettük, vastag fának a 30 cm átmérőt meghaladók számítottak. Mivel kevés az európai tölgyesből származó holtfa adat, ezért elsősorban a szintén nem sok amerikai példával tudjuk ezeket összevetni. Az üde és a félszáraz tölgyesek termőhelye és így holtfa viszonyai jelentős mértékben eltérhetnek, ezért az amerikai tölgyeseket be kellett

soroljuk az üde / félszáraz kategóriákba. Ez elsősorban a kitettség és a fafajösszetétel adatok alapján történt. A délies kitettségű, tölgyek, vagy tölgy és hikori fajok uralta állományokat tekintettük félszáraznak, de figyelembe vettük a tölgyfajok arányait is. A szárazabb viszonyokra utal a lombszintben pl. a *Q. prinus*, *Q. coccinea*, *Q. stellata*, *Q. muehlenbergii*, *Q. marilandica*, esetleg a *Q. velutina* nagyobb arányú jelenléte.

Az adatfeldolgozás során az (öt) állománytípus hatását a vizsgált holtfa változók esetében lineáris kevert modellekkel elemeztük, amely során az állománytípust tekintettük fix és a régiókat random faktornak. Az elemzések az alábbi származtatott változók alapján történtek: összes holtfa mennyisége (m³/ha), összes holtfa aránya a teljes föld feletti biomaszához képest (%), álló holtfa tőszáma (db/ha), körlapja (m²/ha) és fatérfogata (m³/ha), álló holtfa mellmagassági átmérője (cm), fekvő holtfa térfogata (m³/ha), fekvő holtfa átmérője (cm), álló/fekvő holtfa arány (%), 30 cm-nél vastagabb holtfák fatérfogat aránya (%), korhadt holtfa térfogataránya (%). A reziduálisok normalitása és a varianciák homogenitásának biztosítása miatt a függő változók esetében természetes alapú logaritmus transzformációt alkalmaztunk. A fix faktor tesztelése „maximum likelihood”, a random faktoré pedig „restricted maximum likelihood” módszerrel történt, Chi² teszt alapján (Faraway 2006, Zuur et al. 2009). Az állománytípus szignifikáns hatása esetén a különböző állománytípusok közötti eltérés szignifikanciáját „Tukey HSD” többszörös összehasonlítással teszteltük (Zaar 1999, Reicziger et al. 2007). Az elemzéseket R 3.0.2 környezetben

2. táblázat. A korhadási fokok legfontosabb jellemzői.

korhadási fok	jellemzők
I	Kéreg ép vagy csak foltokban hiányzik; gallyak megvannak; szíjács ép; geszt nem korhad; fa és a talaj határa éles; fa alakja kör
II	Kéreg nagyrészt megvan; ágak többnyire megvannak; szíjács nagyrészt megvan (>50%), részben már korhad vagy hiányzik; geszt megvan, kemény, még nem bomlott, lehet minimális belső korhadás; fa és a talaj határa éles; fa alakja kör
III	Kéreg nagyrészt hiányzik; ágak már többnyire hiányoznak; szíjács nagyrészt korhadt vagy hiányzik; geszt megvan, kemény, kisebb darabok hiányozhatnak, kiterjedt belső korhadás, üregesedés lehet; fa és a talaj határa éles; fa alakja kör
IV	Kéreg hiányzik; ágak nincsenek; szíjács hiányzik; gesztből nagyobb darabok hiányoznak, kiterjedt belső korhadás; fa és a talaj határa éles vagy elmosódott; fa alakja kör vagy ellipszis
V	Kéreg hiányzik; ágak nincsenek; szíjács hiányzik; a geszt nagy területeke korhadt vagy szétesőben van, kiterjedt belső üregesség; fa és a talaj határa részben elmosódott; fa alakja ellipszis

hajtottuk végre (R Development Core Team, 2013). Az elemzéshez az alábbi csomagokat használtuk: „lattice” (Sakar 2008), „multcomp” (Hothorn et al. 2008), „nlme” (Pinheiro et al. 2015).

Az eredmények mintapontonkénti összesített értékelése az állománytípusonkénti összes átlagos holtfamennyiség bemutatására megfelelő. A holtfa állományon belüli térbeli előfordulása azonban nagy eltéréseket mutat, egy adott álló-

mányon belül gyakori, hogy a holtfa nagy része az állomány kis részére összpontosul (Muller & Liu 1991, Motta et al. 2006). Ahhoz, hogy az állományonkénti holtfaviszonyokat is be tudjuk mutatni, a mintapontokat csoportosítottuk. Csak azokat használtuk, ahol egy vagy néhány, max. 5, egymással érintkező erdőrészletben min. 4 mintapont található. Így összesen a 338 mintapontból 289-et tudtunk felhasználni, ezek a pontok 33 állományt alkotnak (4. táblázat).

Eredmények

Az öt állománytípus összes holtfa mennyisége három, szignifikánsan elváló csoportra oszlik. A legkevesebb, 8,6 m³/ha az átlagos összes holtfa mennyisége a középkorú (80–119 éves) kezelt állományokban (3. táblázat). Ennél csak kicsit több a fiatal (40–79 éves) kezelt és régen kezelt állományokban, ahol 12,4, illetve 11,6 m³/ha. Jóval magasabb az összes holtfa mennyisége a középkorú régen kezelt, és az idős, 120–165 éves falhagyott állományokban (egyenként 36,4 m³/ha, illetve 45,1 m³/ha – a különbség viszonylag nagy-nak tűnik, de nem bizonyult szignifikánsnak).

Hasonló eredményt kapunk, ha az összes holtfát az összes föld feletti (élő+holt) faanyaghoz hasonlítjuk. Ez az arány a 80–119 éves kezelt állományok esetében nem éri el a 3%-ot, míg másik végletként 80–119 éves régen kezelt, és a 120–165 éves falhagyott állományokban meghaladja a 9%-ot (3. táblázat).

Az álló holtfák együttes tőszáma a legtöbb állománytípusban 36 és 68 db/ha között változik,

ettől csak 80–119 éves kezelt állományok térnek el szignifikánsan, ahol az álló holtfák száma jóval alacsonyabb, mindössze 6 db/ha. Az álló holtfa átlagos körlap és térfogat adatai alapján az állománytípusok két, szignifikánsan eltérő csoportot alkotnak. Az elsőbe az összes 80 év alatti (fiatal), valamint a 80–119 éves kezelt állományok tar-



Rendszeresen kezelt, 40–79 éves állomány, kevés holtfával (8 m³/ha, Felsőtárkány 196A).

3. táblázat. A holtfa legfontosabb jellemzőinek alakulása az állománytípusokban (DBH = mellmagassági átmérő). Az értékek melletti betűk a csoportok közötti szignifikáns eltérésekre utalnak.

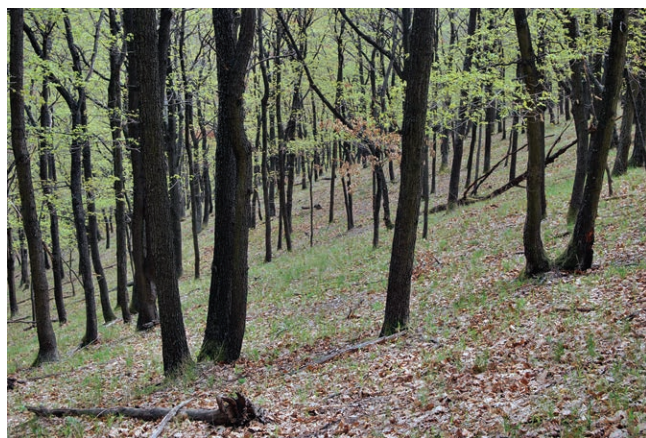
Állománytípus	40–79 éves, kezelt	40–79 éves, régen kezelt	80–119 éves, kezelt	80–119 éves, régen kezelt	120–165 éves, felhagyott	Chi ²	p-value
mintaszám	75	24	41	38	160		
összes holtfa mennyisége, m ³ /ha, átlag	12,4 a	11,9 a	8,6 b	36,4 c	45,1 c	115,22	<0,0001
összes holtfa aránya a teljes föld feletti biomasszához, %, átlag	4,5 a	4,1 a	2,6 b	9,4 c	11,8 c	116,22	<0,0001
álló holtfa db/ha, átlag	67,8 a	52,5 a	5,6 b	60,1 a	36,0 a	73,58	<0,0001
álló holtfa m ² /ha, átlag	0,71 a	0,65 a	0,31 a	2,18 b	2,06 b	88,24	<0,0001
álló holtfa m ³ /ha, átlag	4,7 a	4,4 a	3,2 a	17,7 b	17,3 b	72,65	<0,0001
álló holtfa DBH, cm, átlag	11,7 a	13,7 a	25,9 b	22,4 b	30,9 b	126,42	<0,0001
fekvő holtfa m ³ /ha, átlag	7,7 a	7,5 a	5,4 a	18,8 b	27,8 b	59,73	<0,0001
fekvő holtfa átmérő, cm, átlag	7,4 a	8,4 a	9,0 a	12,8 b	13,3 b	161,69	<0,0001
álló/fekvő holtfa arány, %, átlag	31,8 a	32,8 a	15,1 b	45,8 c	41,9 c	55,16	<0,0001
30 cm-nél vastagabb összes holtfa arány, %, átlag	1,0 a	0,0 a	5,4 a	10,8 a	37,5 b	222,81	<0,0001
korhadt holtfa arány, %, átlag	10,4 a	15,0 a	1,5 b	8,0 a	14,6 a	24,92	0,0142

toznak, ezekben az álló holtfa körlapja 1 m²/ha, a térfogata 5 m³/ha alatti. A legkevesebb ebben az esetben is a 80–119 éves kezelt állományokban, 3,2 m³/ha, de a különbség nem szignifikáns. Nagyobb mennyiségben tartalmaznak álló holtfát a 80–119 éves régen kezelt és a felhagyott állományok. Ezekben a holtfa körlapja meghaladja a 2 m²/ha-t, a térfogata pedig a 17–18 m³/ha közötti (3. táblázat). Az álló holtfa átlagos átmérője a korosztállyal együtt folyamatosan nő, legkisebb, 11,7 cm a 40–79 éves kezelt állományok esetében, míg a legnagyobb, 30,9 cm a 120–165 éves felhagyott erdőkben.

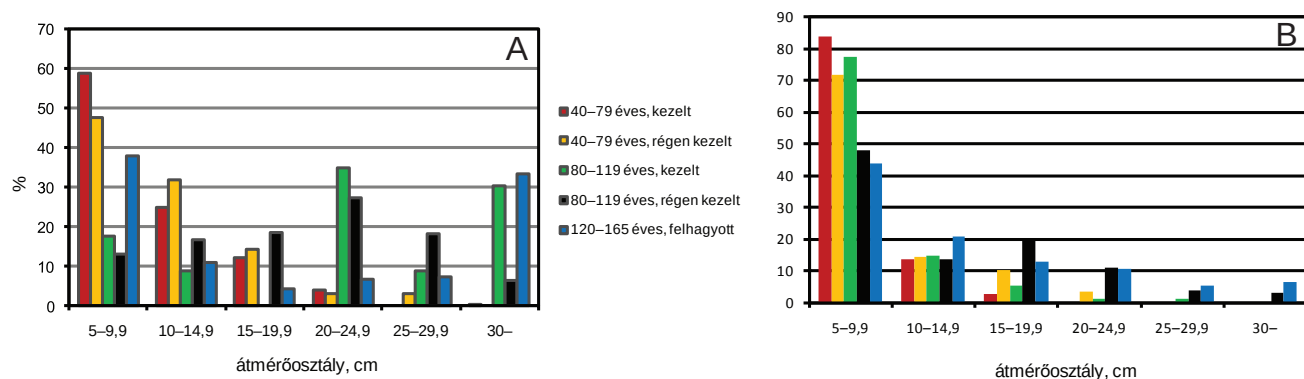
A fekvő holtfa átlagos mennyiségének megoszlása az állománytípusok között az álló holt-

fához hasonló, de az értékek kissé nagyobbak, valamint a 80–119 éves régen kezelt és a felhagyott állományokban a fekvő holtfa jelentősen eltérő, 18,8, illetve 27,8 m³/ha, de a különbség ez esetben sem bizonyult szignifikánsnak. A fekvő holtfa átlagos átmérője a 40–79 éves és a 80–119 éves kezelt állományok esetében 7,4–9,0 cm, míg a 80–119 éves régen kezelt és a 120–165 éves állományok esetében 12,8, illetve 13,3 cm.

Az álló és fekvő holtfa arányát tekintve az állománytípusok három csoportra oszthatók. A legkisebb, 15% az álló holtfa aránya a 80–119 éves kezelt állományokban. Ezt a 40–79 éves (kezelt és régen kezelt) állományok követik, ahol az álló holtfa aránya 30% körüli. A legmagasabb 40% feletti az



Régen kezelt 40–79 éves állomány, kevés holtfával (17 m³/ha, Bükkzsérc 67G).



2. ábra. Az álló (A) és fekvő holtfa (B) megoszlása (db%), átmérőosztályonként.

álló holtfa aránya a 80–119 éves régen kezelt és a felhagyott (120–165 éves) állományokban.

A nagyobb méretű (min. 30 cm mellmagassági átmérőjű) álló holtfák száma a felhagyott állományokban szignifikánsan nagyobb, 12 db/ha, mint a többi típusban. A többi típus között is vannak kisebb különbségek. Míg a 80 alatti állományokból gyakorlatilag hiányoznak a vastag, min. 30 cm átmérőjű álló holtfák és csonkok, addig a 80–119 éves régen kezeltben számuk megközelíti a 4 db/ha-t (3. táblázat), de a különbség nem bizonyult szignifikánsnak. Ha az álló és fekvő holtfára együttesen nézzük, hogy a vastag, min. 30 cm-es átmérőjű holtfák összesített mennyisége (térfogata), illetve ennek összes holtfához viszonyított aránya hogyan alakul, akkor a főbb trendek hasonlóak. Az állománytípusok közül szignifikánsan több a nagyméretű holtfa a 120–165 éves felhagyott állományokban (25,3 m³/ha, 37,5%). A többi típus között szignifikáns különbség nincs, a minimum a 40–79 éves állományokban található, ahol a vastag holtfa aránya 1% alatti, a maximum a 80–119 éves régen kezelt állományokban, ahol a vastag holtfa eléri a 8 m³/ha-t, illetve 10,8%-ot. Az álló holtfa méreteloszlása a 80–119 régen kezelt állományokban közel egyenletes, a 40–79 éves állományokban az 5–20 cm mellmagassági átmérőjű holtfák tözsámaránya kiemelkedő. A kezelt 80–119 éves állományokat leginkább 20 cm-nél vastagabb holtfák jellemzik, míg a felhagyott állományokban a vékony (10 cm alatti) és a vastag (30 cm feletti) átmérőosztályok a leggyakoribbak (2.A. ábra). A fekvő holtfa méreteloszlását a vékony holtfa (10

cm alatti) uralja mind az öt állománytípusban, azzal a különbséggel, hogy a 80 év alatti állományokból a 25 cm-es átmérő feletti fák hiányoznak, a 30 cm feletti pedig csak a 80–119 éves régen kezelt és a 120–165 éves állományokban fordulnak elő (2.B. ábra).

A lebomlott holtfa mennyisége és aránya is igen kevés az összes állománytípusban. A 80 év alatti és a 80–119 éves kezelt állományokban mennyisége nem éri el a 2 m³/ha-t, de a felhagyottakban is csak 8,2 m³/ha. Az átlagos arányok még kiegyenlítettebbek, többnyire 8–15% között változnak, egyedül a 80–119 éves kezelt állományokban még alacsonyabb, itt a 2%-ot sem éri el (3. táblázat).

Állomány szinten a 40–79 éves erdőrészekben készült felvételeket nem különítettük el kezelt és régen kezelt állományokra, mert egyrészt ezek egymás mellett, váltakozva fordulnak elő, másrészt holtfa mennyiségi viszonyokban sem különböznek egymástól. Az összes holtfa ezekben az állományokban viszonylag egyenletes, többnyire 10 m³/ha körüli és a 18 m³/ha-t nem haladja meg. Hasonló mennyiségeket találni a 80–119 éves kezelt állományokban is. A régen kezelt, „középkorú” (80–119 éves) állományok holtfamennyiség szempontjából két nagyon eltérő csoportra lehet osztani. Két állományban a kezelt állományokhoz hasonló mennyiségű az összes holtfa (15 m³/ha alatti), a másik háromban azonban meghaladja a 45 m³/ha-t is. A felhagyott állományok többségében az összes holtfa mennyisége meghaladja a 25 m³/ha-t, négy állományban a 45 m³/ha-t is.

Értékelés

A holtfa mennyisége és aránya

A különféle állományok holtfa mennyiségének összevetése több problémát is felvet, amit nem lehet említés nélkül hagyni és részben az összevethetőséget is megnehezítik. A felmérésekben alkalmazott minimális átmérő gyakran különböző, többnyire 5–10 cm között változik, de szélsőségeként lehet 2, illetve 20 cm is (Richards et al. 1995, illetve Hardt & Swank 1997, Muller & Liu 1991). A minimális átmérő a holtfa hektáronkénti számát alapvetően befolyásolja, de hatása akkor sem teljesen elhanyagolható, ha a térfogatokat próbáljuk összehasonlítani. A saját vizsgálatunkban pl. az 5–10 cm közötti holtfa adja átlagosan az összes holtfa 6 és 5%-át, ami 2,3 m³/ha-t jelent, a régen kezelt 80–119 éves és a felhagyott állományokban is. Egyes cikkekben az összes holtfa mennyiségére nincs adat, mert vagy nem mérték fel az adott vizsgálat keretében az álló vagy a fekvő holtfa mennyiségét, vagy felmérték, de a mértékegység eltérő (legtöbbször m²/ha álló, m³/ha fekvő holtfa esetében). Ez mindenképpen szükségessé teszi az összes holtfa mennyiségének összehasonlítása mellett külön az álló és a fekvő holtfa mennyiségének összevetését is (sőt, álló holtfa esetében külön a tőszám, a körlap és a térfogat összehasonlítását). Ezt a többlépcsős összevetést a nem túl sok rendelkezésre álló adat miatt mindenképpen szükségesnek tartjuk. Szintén a viszonylag kevés összehasonlítási alap miatt az eredményeket összehasonlítottuk nem csak a megegyező vagy hasonló félszáraz tölgyesekkel, hanem az üdebb termőhelyű, így jobb növekedésű/magasabb produktív, de még tölgyek uralta állományokkal ritkábban egyéb lombos erdőkkel is.

Kezelt állományok (1., 2., 3. állománytípus)

Az összevetés szempontjából (a továbbiakban), az eredmények alapján “kezeltnek” az 1., 2., és 3. állománytípusba tartozó mintákat tekintjük. Ezekben nyilvánvalóan (szignifikánsan) jóval kevesebb a holtfa, mint a felhagyott erdőnek tekint-

hető állományokban (4. és 5. állománytípus). A három kezelt állománytípusban (összesen 140 db mintavételi pont) átlagosan, együttesen 11,2 m³/ha az összes holtfa mennyisége. Hasonló eredményeket kaptak mások is, ez a kis mennyiségű holtfa nyilván ez erdőkezelés-erdőgazdálkodás történetével van összefüggésben nálunk, és máshol is (Kirby et al. 1998, Colak et al. 2009). Az erdőgazdálkodás erősen korlátozhatja a holtfa előfordulását, de akár teljes hiányát is okozhatja (Pedlar et al. 2002, Debeljak 2006). Mások nem találtak ekkora különbséget a kezelt és a nem kezelt állományok között (Lombardi et al. 2008).

A európai kezelt gazdasági lombos erdőkről meglehetősen kevés adatot találni, a gazdasági erdőkben a holtfa összes mennyisége még az üdebb, magasabb produktív üde elegyes tölgyesekben, gyertyános tölgyesekben is csak kivételesen haladja meg a 20 m³/ha-t, de az átlag 10 m³/ha alatti (5. táblázat). Hasonlóak az európai (-kisázsiai) kezelt bükkösökből származó adatok is (Bretz Guby & Dobbartin 1996, Burrascano et al. 2008, Atici et al. 2008, Colak et al. 2009, Larrieu et al. 2012, Koprivica et al. 2013), egyedül Szlovénia kezelt gazdasági bükköseiből jeleznek nagyobb mennyiségű holtfát (17–36 m³/ha álló+fekvő holtfa, Debeljak 2006).

Száraz-üde kezelt tölgyesekre igen kevés adatot találni és csak Olaszországból (Lombardi et al. 2008, Barreca et al. 2008, Paletto et al. 2014), ezek az általunk talált 11 m³/ha-nál kisebbek (5–9 m³/ha). Általános jellemzője a kezelt erdők holtfa viszonyainak, hogy az összes holtfa nem éri el a teljes föld feletti élő és holt faanyag 5%-át. Mindezek alapján a kezelt hazai félszáraz cseres-kocsánytalan tölgyesekben talált átlagosan 11 m³/ha holtfa, amely átlagosan a teljes föld feletti élő és holt faanyag 4%-a, európai összehasonlításba viszonylag magasnak tekinthető – ha a rendszeres erdészeti kezelés alatt álló állományokhoz hasonlítjuk az adatokat. Egészen más a kép, ha a régebb óta felhagyott, vagy őserdő jellegű félszáraz tölgyesekhez viszonyítunk.

4. táblázat. Állományszintű holtfa adatok

Állomány-típus	hely	kor	minta-pont (db)	élőfa (m³/ha)	álló holtfa (m³/ha)	fekvő holtfa (m³/ha)	összes holtfa (m³/ha)
40–79 éves, kezelt és régen kezelt	Csobánka 14B-22D	64–78	4	273	0,0	0,8	0,8
	Pomáz 46B-74D-75C-115A	47–70	8	249	7,1	7,3	14,4
	Kóspallag 3A-4AB	59–73	6	305	4,1	5,0	9,1
	Márianosztra 18B-19B	46–56	4	248	6,4	11,3	17,7
	Garáb 9G	75	6	291	3,0	10,8	13,8
	Gyöngyössolymos 67A-83A-96D-100AB	55–70	10	278	4,3	6,8	11,0
	Eger 36ABDE	50–60	8	239	9,8	8,2	18,0
	Noszvaj 3BE-4B	75	6	283	1,1	4,7	5,8
	Noszvaj 1AF-Bükkzsérc 69B-Felsőtárkány 196A	47–73	8	254	5,7	6,0	11,6
	Cserépfalu 58D-67F	52–77	7	256	2,4	8,0	10,4
	Kács 5E-8D	70–75	6	349	0,0	5,1	5,1
80–119 éves, kezelt	Pilisszentkereszt 37A-43B	97	4	429	0,0	8,3	8,3
	Szentendre 23A	99	4	190	3,8	11,1	14,9
	Gyöngyöstarján 19E-21A	97	4	248	0,0	2,5	2,5
	Gyöngyössolymos 90AB	98–103	5	354	0,0	4,4	4,4
	Cserépfalu 67B	83	5	299	9,1	0,0	9,1
	Kács 3AG	85	5	429	1,4	13,2	14,6
80–119 éves, régen kezelt	Márianosztra 21A-24A	96–99	5	368	4,0	5,6	9,6
	Gyöngyös 42A-Gyöngyössolymos 104B-105AC	93	7	201	9,7	5,0	14,7
	Eger 32B	85	4	324	50,7	17,5	68,2
	Cserépfalu 21F-22C	102–107	6	455	17,0	29,6	46,6
	Cserépfalu 40CFGJ	102–107	9	400	12,4	34,1	46,5
120–165 éves, felhagyott	Perőcsény 36FG	123	15	350	4,2	19,2	23,4
	Perőcsény 37BG	123	12	394	7,0	22,8	29,9
	Mátrafüred 26BC	153	11	223	2,2	23,4	25,6
	Parád 39A	160	4	238	27,6	40,4	67,9
	Eger 33F	133	5	328	22,3	13,5	35,8
	Felsőtárkány 200A	126	18	322	40,1	53,9	94,0
	Felsőtárkány 200B	126	10	259	20,3	8,1	28,5
	Cserépfalu 58A	137	35	329	21,3	32,1	53,3
	Cserépfalu 59ABD	137	17	335	19,1	29,5	48,6
	Szilvásvárad 20C	161	23	263	13,9	20,8	34,6
	Szilvásvárad 22AF	161–165	8	352	3,8	26,8	30,6

5. táblázat. A holtfa (álló+fekvő, tuskó nélküli) átlagos mennyisége (min.-max.) kezelt gazdasági erdőkben.								
Hely	jell. fafaj	álló holtfa (m³/ha)	fekvő holtfa (m³/ha)	összes holtfa (m³/ha)	élőfa készlet (m³/ha)	álló holtfa/összes holtfa arány, %	holtfa/összes föld feletti faanyag arány, %	forrás
Üde elegyes tölgyesek								
Franciaország	1a	10,3	1,6	11,9				Lassauce et al. 2012
Írország	1b		23,9 (20,7–27,1)					Sweeney et al. 2010
Anglia	1c		19,2 (11,9–23,1)					Kirby et al. 1991
Lengyelország	1a		5,8 (2,0–9,5)					Kirby et al. 1991
	1a	3,0 (0–5)	0,8 (0–1)	3,5 (1–6)	253 (239–279)	75	1,4	Bobiec 2002
Félszáraz tölgyesek								
Magyarország	2a	2 (0,0–45,4)	7,0 (0,0–31,8)	11,2 (0,0–45,4)	291 (130–564)	38	3,8	saját adat
Olaszország	2b			4,5	262		1,7	Lombardi et al. 2008
	2c			2,4	171		1,4	Lombardi et al. 2008
	2c	3,6	5,3	8,9		40		Barreca et al. 2008
	2d	2,7	3,3	6,0		45		Paletto et al. 2014

Uralkodó fafaj: (1a) *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, (1b) *Quercus* spp., *Fraxinus excelsior*, (1c) *Q. robur*, *T. cordata*, *Betula* spp., *C. betulus*; (2a) *Q. petraea*, *Q. cerris*, (2b) *Q. cerris*, (2c) *Q. frainetto*, (2d) *Q. cerris*, *Q. pubescens*, *Q. ilex*

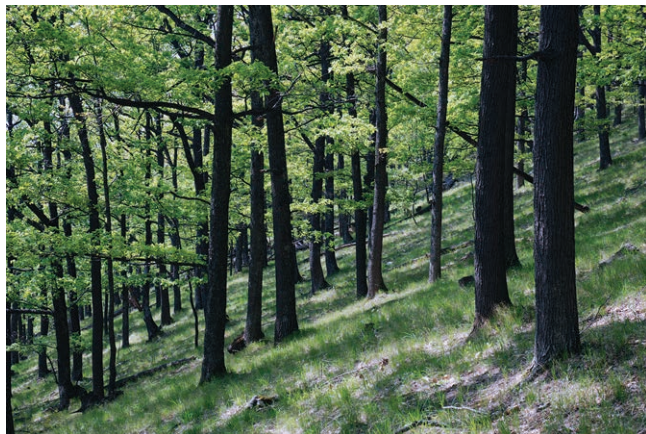
Felhagyottnak tekinthető állományok (4. és 5. állománytípus)

A szakirodalomban fellelhető őserdő jellegű tölgyes állományok holtfa viszonyait foglalja össze a 6. táblázat. Az európai felhagyott és őser-

dő jellegű félszáraz tölgyesek közül a szlovákiai Boky összetételében és termőhelyében is igen hasonló az általunk vizsgált állományokhoz. Itt az 1970-es évek óta vizsgálják többek között a holtfa mennyiségét is (6. táblázat). Az összes



Régen kezelt középkorú (80–119 éves) állomány, közepes mennyiségű holtfával (27 m³/ha, Noszvaj 1).



Felhagyott erdő, közepes mennyiségű holtfával (30 m³/ha, Perőcsény 37B)

6. táblázat. A holtfa átlagos (min.-max.) mennyisége felhagyott és őserdő jellegű (old-growth, OG) állományokban

Hely	jell. fafaj	min. átmérő	álló holtfa m ² /ha	álló holtfa m ³ /ha	fekvő holtfa m ³ /ha	összes holtfa m ³ /ha	élőfa m ² /ha	élőfa m ³ /ha	álló holtfa /össz állófa m ² %	álló/összes holtfa m ³ %	holtfa /össz fa m ³ %	forrás
Üde elegyes tölgyesek												
Románia, OG	1a	5		38	97	134		583		28	19	a
Lengyelország, OG	1b	4	13 (5–30)	119 (84–148)	132 (87–153)	450 (336–555)	9 (3–20)	23 (18–31)	4		23	b
Lengyelország, OG	1b	10	3,7	16				33,6	10			c
			4,2	27				33,8	11			c
Németország, felhagyott	1c			46	163	209		488		32	30	d
Ausztria, felhagyott	1d											e
Minnesota, USA, OG	1e	10		27	48	75				36		f
Georgia, USA, OG	1f	20			66							g
Ohio, USA, OG	1g	10			131/204							h
Indiana, USA, OG	1h	5	3,03		49			30,35	9			i
Illinois, USA, OG	1i	10	2,4		81			28,7	8			j
Missouri, USA, OG	1j	2	2,15		39			28,47	7			k
Illinois, USA, OG	1k	6,6	4,2					32,74	11			l
Félszáraz tölgyesek												
Magyarország, régen kezelt 80–119 éves	2a	5	2,18	18	19	36		332	7	46	9	m
Magyarország, felhagyott	2a	5	2,06	17	28	45	30,34	340	6	42	12	m
Szlovákia, OG	2a					43 (17–65)		284 (254–307)			13 (6–19)	n
Ausztria, felhagyott	2a	5		32	52	83		248		38	25	e
Olaszország, felhagyott	2b	5				32		398			7	o
Portugália, OG	2c	5				6,9/65,4						p
Ohio, USA, OG	2d	10	2,0	19	30	48	30,8		6	38		q
Missouri, USA, OG	2e	10	1,8 (1,5–2,4)	10 (8–14)	35 (24–49)	45 (34–58)	22,1 (21,6–22,8)		8 (7–9)	23 (15–29)		r

Hely	jell. fajtaj	min. átmérő	álló holtfa m ³ /ha	álló holtfa m ³ /ha	fékvő holtfa m ³ /ha	összes holtfa m ³ /ha	élőfa m ² /ha	élőfa m ³ /ha	álló holtfa /össz állófa m ² %	álló/összes holtfa m ³ %	holtfa /össz fa m ³ %	forrás
Tennessee, USA, OG	2f	5	2,44				28,58		8			s
Maryland, USA, OG	2g	7,5			54							t
Kentucky, USA, OG	2h	20				79						u

Uralkodó fajtaj:

(1a) *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica*, (1b) *Q. robur*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, (1c) *Q. robur*, *Q. petraea*, *C. betulus*, (1d) *Q. petraea*, *C. betulus*, (1e) *Q. rubra*, (1f) *Q. alba*, *Pinus strobus*, (1g) *Q. alba*, *Q. rubra*, *Fagus grandifolia*, (1h) *Q. alba*, *Q. velutina*, *Q. rubra*, *F. grandifolia*, *Acer saccharum*, (1i) *Q. alba*, *A. saccharum*, *Tilia americana*, (1j) *A. saccharum*, *Q. rubra*, *Q. muehlenbergii*, (1k) *A. saccharum*, *Q. velutina*, *Q. rubra*, *Q. alba*,
(2a) *Q. petraea*, *Q. cerris*, (2b) *Q. cerris*, (2c) *Q. robur*, *Q. pyrenaica*, *Q. suber*, *Fraxinus angustifolia*, (2d) *Q. alba*, *Q. prinus*, *Q. velutina*, *Acer rubrum*, (2e) *Q. alba*, *Q. velutina*, *Q. rubra*, *Carya spp.*, (2f) *Q. alba*, *Q. coccinea*, *Q. velutina*, *A. rubrum*, *Pinus echinata*, (2g) *Q. prinus*, *Q. rubra*, *Betula lenta*, *A. rubrum*, (2h) *Q. prinus*, *Q. velutina*, *A. saccharum*

Forrás: a – Petritan et al. 2012, b – Bobiec 2002, c – Nilsson et al. 2002, d – Meyer et al. 2006, e – Rahman et al. 2008, f – Hale et al. 1999, g – Hardt & Swank 1997, h – McCarthy et al. 2001, i – Schmelz et al. 1974, McMillan 1981, j – Roovers & Shifley 1997, k – Richards et al. 1995, l – Shotola et al. 1992, m – saját adat, n – Saniga et al. 2014, o – Lombardi et al. 2008, p – Carvalho 2011, q – Goebel & Hix 1996, r – Shifley et al. 1997, s – Hart et al. 2012, t – Dodds & Smallidge 1999, u – Muller & Liu 1991

holtfa átlagos mennyisége 43 m³/ha, de érdemes kiemelni, hogy a holtfa mennyisége a vizsgálatok kezdete óta folyamatosan, a kezdeti 17 m³/ha-ról a 2000-es évekre 65 m³/ha-ra nőtt (Saniga & Schütz 2002, Saniga et al. 2014). Portugáliában különféle üde és fészáráz elegyes tölgyes erdőtípusokban átlagosan 6,9 m³/ha (korai fázis), illetve 65,4 m³/ha (késői fázis), olaszországi 50 éve felhagyott csertölgy uralta állományban 32 m³/ha, ausztriai 80 éve felhagyott kocsánytalan és csertölgy uralta állományban 83 m³/ha összes holtfát találtak (Carvalho 2011, Lombardi et al. 2008, Rahman et al. 2008). Az észak-amerikai őserdő („old-growth”) jellegű állományokban is hasonló mennyiségű, 34–79 m³/ha összes holtfát találni (Goebel & Hix 1996, Shifley et al. 1997, Muller & Liu 1991). Így a felmérésünk során a régen kezelt 80–119 éves, illetve a felhagyott fészáráz cser-kocsánytalan tölgy állományokban talált 36, illetve 45 m³/ha összes holtfa a jellemző tartomány alsó határa alá esik. Egyes szerzők jelzik, hogy a holtfa a felhagyás után egy ideig csökken, majd mintegy 50 év alatt eléri az emberi használat előtti értéket (Bormann & Likens 1994), máshol 60–100 évre becsülik ezt a folyamatot (Peterken 1996, Vandekerckhove et al. 2009). A holtfa mennyiségének alakulása függ az állományok uralkodó fájának korától, az idős, biológiai életkoruk felső határa közelében lévő állományokban a holtfa mennyisége hasonló lehet az őserdő jellegű állományokéhoz (Vandekerckhove et al. 2005, von Oheimb et al. 2005, 2007). Ez a megállapítás jól illik az általunk vizsgált, felhagyottnak tekinthető állományokra, ahol idős a felső lomboszint, már jellemző a fák elhalása, és több évtizede (30–40 év) nem volt erdészeti beavatkozás, a holtfa mennyisége pedig már közelít az ilyen erdőtípusban várhatóhoz.

Ismert, hogy az őserdő jellegű állományokban a holtfa mennyisége egyenes arányban nő az erdő produktivitásával (Harmon et al. 1986, Spetich et al. 1999, de Nilsson et al. 2002 is utal erre). Ez is a magyarázat arra, hogy miért találtak az európai felhagyott és őserdő jellegű vagy őserdőnek tekinthető üde tölgyesekben összességében jóval több, 3–5-ször annyi holtfát, ami mindig meghaladta a 110 m³/ha-t (Bobiec 2002, Meyer et al. 2006, Rahman et al. 2008, Petritan et al. 2012), mint a fészáráz tölgyesek esetében.

Az amerikai cikkek többnyire csak db/ha-ban és/vagy m^2/ha -ban adják meg az álló holtfa mennyiségét. A db/ha adatok a nagyon eltérő minimális átmérő és átmérőeloszlások miatt összehasonlításra kevésbé alkalmasak, bár nyilván az álló holtfák pusztaságának is van jelentősége. Az USA félszáraz tölgyes őserdő jellegű (old-growth) állományokban 30–130 db/ha álló holtfát találni (McComb & Muller 1983, Rosenberg et al. 1988, Goebel & Hix 1996, Shifley et al. 1997, Dodds & Smalige 1999, Spetich et al. 1999, Hart et al. 2012), de a 100 db/ha feletti mennyiség viszonylag ritka. Az általunk a középkorú (80–119 éves) régen kezelt és az idős (120–165 éves) felhagyott állományokban talált 60, ill. 36 db/ha ezekhez igen hasonló.

Az álló holtfa mennyiségi viszonyait a m^2/ha és a m^3/ha adatok sokkal jobban jellemzik (6. táblázat). Üde tölgyes őserdőkben az álló holtfa átlagos körleánya elérheti, illetve meghaladhatja a $4 \text{ m}^2/\text{ha}$ -t (Schmelz et al. 1974, McMillan 1981, Shotola et al. 1992, Roovers & Shifley 1997, Richards et al. 1995, Nilsson et al. 2002), míg a félszáraz állományokban a kevés adat alapján $2 \text{ m}^2/\text{ha}$ körüli ($1,5$ – $2,44 \text{ m}^2/\text{ha}$; Goebel & Hix 1996, Shifley et al. 1997, Hart et al. 2012). Ehhez nagyon hasonló mennyiséget ($2,06$ – $2,18 \text{ m}^2/\text{ha}$) találtunk mi is felmérésünk során a felhagyottnak tekinthető állományokban (4. és 5. állománytípus). Az álló holtfa térfogata az üde tölgyes őserdőkben (EU, USA), de az európai felhagyott állományokban is, többnyire meghaladja a $20 \text{ m}^3/\text{ha}$ -t (Hale et al. 1999, Bobiec 2002, Nilsson et al. 2002, Meyer et al. 2006, Rahman et al. 2008, Petritan et al. 2012). Vizsgálatunkban a 80–119

éves régen kezelt és a 120–165 éves felhagyott tölgyesekben átlagosan 17 – $18 \text{ m}^3/\text{ha}$ -t találtunk. Az egyetlen Európából, régen felhagyott félszáraz cser-kocsánytalan tölgy erdőből származó adat ennél nagyobb ($32 \text{ m}^3/\text{ha}$, Rahman et al. 2008), míg az USA-ban hasonló ($19 \text{ m}^3/\text{ha}$, Goebel & Hix 1996), illetve kissé alacsonyabb ($10 \text{ m}^3/\text{ha}$, Shifley et al. 1997) mennyiséget találtak.

A felhagyott és őserdő jellegű európai üde tölgyesekben a fekvő holtfa mennyisége többnyire megközelíti (Rahman et al. 2008, Petritan et al. 2012) vagy meg is haladja a $100 \text{ m}^3/\text{ha}$ -t (Bobiec 2002, Meyer et al. 2006). Az észak-amerikai állományokból származó adatok valamennyivel kevesebb fekvő holtfára utalnak (39 – $81 \text{ m}^3/\text{ha}$, Schmelz et al. 1974, McMillan 1981, Richards et al. 1995, Roovers & Shifley 1997, Hardt & Swank 1997, Hale et al. 1999), de az USA-ban is találni $100 \text{ m}^3/\text{ha}$ fekvő holtfát tartalmazó üde tölgyes őserdőket (McCarthy et al. 2001). A félszáraz tölgyesekből felhagyott erdőre Európából egyetlen adatot találni: Ausztriában, a Lange-Leitn Natural Forest Reserve-ben $52 \text{ m}^3/\text{ha}$ (Rahman et al. 2008). Ez jóval több, mint az általunk mért $19 \text{ m}^3/\text{ha}$ (régen kezelt 80–119 éves állományok), ill. $28 \text{ m}^3/\text{ha}$ (felhagyott 120–165 éves állományok). A néhány USA-ból származó adat alapján is azt lehet látni, hogy az ottani félszáraz tölgyes őserdők többnyire több, de min. $24 \text{ m}^3/\text{ha}$ fekvő holtfát tartalmaznak (24 – $54 \text{ m}^3/\text{ha}$, Goebel & Hix 1996, Shifley et al. 1997, Dodds & Smallidge 1999).

A holtfa mennyisége mellett a különböző arányai is jól – sokszor a mennyiségnél még jobban is – jellemezhetik az adott állomány holtfa viszonyait (6. táblázat). Az egyik jellemző arány



Felhagyott erdő, sok holtfával ($53 \text{ m}^3/\text{ha}$, Kecskés-galya erdőrezervátum, Cserépfalu 58A).



Felhagyott erdő, sok holtfával ($68 \text{ m}^3/\text{ha}$, Parád 39A).

7. táblázat. Különböző minimális mellmagassági átmérőjű álló holtfák tőszáma (db/ha) őserdőkben és felhagyott állományokban

Hely	jellemző fafaj	min. átmérő	db/ha	min. átmérő	db/ha	forrás
Üde elegyes erdők						
Svédország	1a	30	19	50	8	Nilsson et al. 2002
Németország	1a	30	12,5	50	9,5	Oheimb et al. 2007
Svédország	1b	30	24	50	8	Nilsson et al. 2002
Svédország	1c	30	17	50	8	Nilsson et al. 2002
Szlovákia	1d	30	24	50	12	Nilsson et al. 2002
Quebec, Kanada	1e			49	7,6	Angers et al. 2005
New York, USA	1f			50	18,3	McGee et al. 1999
Michigan, USA	1g	30	18.4			Hura & Crow 2004
Wisconsin-Michigan, USA	1g			45	16,7	Goodburn & Lorimer 1998
Wisconsin-Michigan, USA	1h			45	25,8	Goodburn & Lorimer 1998
Lengyelország	1i	30	15-22	50	13-14	Nilsson et al. 2002
Lengyelország	1j	30	2-24	50	1-9	Nilsson et al. 2002
Lengyelország	1k	30	5-11	50	4-9	Nilsson et al. 2002
Félszáraz tölgyesek						
Magyarország	2a	30	3,8	50	0,5	80–119 éves, régen kezelt
Magyarország	2a	30	12	50	1,3	120–165 éves, felhagyott
Maryland, USA	2b	30	5			Dodds & Smallidge 1999
Tennessee, USA	2c	30	7	50	2,5	Hart et al. 2012

Uralkodó fajok: **(1a)** *Fagus sylvatica*, **(1b)** *F. sylvatica*, *Picea abies*, **(1c)** *F. sylvatica*, *Q. petraea*, *Pinus sylvestris*, **(1d)** *F. sylvatica*, *Abies alba*, *P. abies*, **(1e)** *Fagus grandifolia*, *Acer saccharum*, **(1f)** *A. saccharum*, *F. grandifolia*, *Betula alleghaniensis*, **(1g)** *A. saccharum*, **(1h)** *A. saccharum*, *Tsuga canadensis*, *B. alleghaniensis*, **(1i)** *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *P. abies*, **(1j)** *Tilia cordata*, *Carpinus betulus*, *P. abies*, **(1k)** *T. cordata*, *C. betulus*, *Q. robur*; **(2a)** *Q. petraea*, *Q. cerris*, **(2b)** *Q. prinus*, *Q. rubra*, *Betula lenta*, *Acer rubrum*, **(2c)** *Q. alba*, *Q. coccinea*, *Q. velutina*, *A. rubrum*, *Pinus echinata*

az álló holtfa aránya az összes holtfához képest. A mérsékelt övi lombos erdőkben az a jellemző, hogy a fekvő holtfa aránya nagyobb az állónál (pl. Korpel 1995, 1997, Hale et al. 1999, Bobiec, 2002, Nilsson et al. 2002, Meyer et al. 2003) – inkább csak az lehet kérdéses, mennyivel nagyobb. Mind az üde, mind a félszáraz felhagyott és őserdő jellegű, európai és észak-amerikai tölgyesekben az a jellemző, hogy az álló holtfa aránya az összes holtfa 25–30%-a körül ingadozik (9–38%, Goebel & Hix 1996, Shifley et al. 1997, Hale et al. 1999, Bobiec 2002, Meyer et al. 2006, Rahman et al. 2008, Petritan et al. 2012). Ez alatta marad az általunk mért 42–46%-nál. Ez a viszonylag magasabb álló holtfa arány jól jelzi, hogy az általunk vizsgált állományok még mutatják a korábbi erdészeti kezelés hatásait azzal, hogy az elpusztult fák még frissek, sok még lábon áll közülük és csak a közeli jövőben várható kidőlésük, növelve ezzel a fekvő holtfa arányát.

Az álló holtfa összes álló (élő+holt) faanyaghoz viszonyított körlap aránya is magasabbnak tűnik az üde tölgyesek esetében (7–11%), mint a félszáraz állományoknál (6–8%). Az összes holtfa összes föld feletti holt+élőfához viszonyított térfogataránya hasonló képet mutat. Míg az üde tölgyesekben ez az arány többnyire meghaladja a 20%-ot (Bobiec 2002, Meyer et al. 2006, Rahman et al. 2008, Petritan et al. 2012), addig a kevés félszáraz állományból származó adat alapján ezekben az állományokban kisebb, többnyire 20% alatti (7–19%, Saniga & Schütz 2002, Lombardi et al. 2008, Saniga et al. 2014) és csak kivételesen nagyobb (25%, Rahman et al. 2008).

Ha „állományokba” csoportosítjuk a mintavételi pontokat, akkor az egyik érdekesség, hogy a 80–119 éves régen kezelt állományok kettős képet mutatnak. Két állomány a kezelt erdőkre jellemző holtfa mennyiséget tartalmaz, a másik háromban azonban olyan sok a holtfa, amennyit

a 11 felhagyott állomány közül is csak négyben találtunk. Az erdőrezervátumoknak jelentős szerepe van abban, hogy található Magyarországon olyan területek, ahol a holtfa mennyisége eléri a természetes félszáraz tölgyesekre jellemző mértéket. A 14 db, legalább 23 m³/ha-t tartalmazó állomány közül négy található erdőrezervátum magterületen (Vár-hegy, Felsőtárkány 200A, Hór-völgy, Cserépfalu 40 C, F, G, J, Kecskés-galya, Cserépfalu 58A és 59 A, B, D), ezekben mind viszonylag sok, 45 m³/ha feletti összes holtfát találtunk. Erdőrezervátum magterületen kívül csak két esetben találtunk 45 m³/ha feletti holtfa mennyiséget (Parád 39A, Eger 32B erdőrészek). A legmagasabb holtfamennyiséget is egy erdőrezervátum, a Vár-hegy magterületén mértük.

Nagyméretű holtfák mennyisége

A mérsékelt övi üde lombos és fenyőelegyes lombos őserdőkben a 30 cm mellmagassági átmérőnél vastagabb fák száma Európában többnyire átlagosan 11–21 db/ha, az 50 cm-nél vastagabbaké 8 db/ha körüli (7. táblázat). A kevés Észak-Amerikából (USA, Kanada) származó adat ennél magasabb számokra utal, főleg 45–50 cm-es mérettartományban (15–20 db/ha). A félszáraz tölgyesekből származó nagyon kevés adat alacsonyabb vastag álló holtfa tőszámokat mutat, ezek az USA félszáraz tölgyes őserdeiben a 30, illetve 50 cm feletti átmérőtartományban sem érik el a 10, illetve az 5 db/ha-t. Az általunk vizsgált felhagyott erdőkben (5. állománytípus) a 30 cm-nél vastagabb álló holtfák száma nagyobb (12 db/ha) az amerikai adatoknál. Ez leginkább azzal magyarázható, hogy az általunk vizsgáltak korábban kezelt állományok, amelyek a 90–100 éves kortól viszonylag magas és homogén méreteloszlású

tőszámmal érték meg. A felhagyás óta eltelt idő alatt ebből a sok viszonylag sok és vastag élő fából képződtek leginkább az álló holtfák, amelyek többségének mellmagassági átmérője meghaladja a 30 cm-t. Ugyanakkor az 50 cm-nél vastagabb álló holtfák hektáronkénti tőszáma alacsonyabb az őserdő jellegű állományokban található, ami egyértelműen jelzi az idős és így igazán vastag fák relatív hiányát.

Korhadási fok

A korhadási fok becslése általános a holtfát vizsgáló tanulmányokban, ugyanakkor egyrészt az alkalmazott skálák – bár egymáshoz nagyon hasonlóak, illetve elméletileg ugyanazok – elég relatívak, másrészt a holtfa lebomlásának sebessége is sok mindentől függ, az adatok összevethetősége így problémás. Annyi nyilvánvalónak tűnik, hogy az üde tölgyes őserdőkben származó adatok alapján a fekvő holtfát egyértelműen a jobban lebomlottak uralják, arányuk többnyire 50% feletti (63%, MacMillan 1981, 26%, Richards et al. 1995, 73%, McCarthy et al. 2001). A félszáraz tölgyesekre is hasonló arányokat találni (35%, Shifley et al. 1997, 66%, Dodds & Smallidge 1999, 57%, Hart et al. 2012). Az általunk a két lebomlott kategóriára (IV–V), a 80–119 éves régen kezelt és a felhagyott állományokban összesen kapott 8–15% feltűnően kevésnek tűnik. Ez jól mutatja, hogy ezekben az állományokban kevés az erősen lebomlott fekvő holtfa. Ennek két nyilvánvaló oka is van. Egyrészt ezek korábban kezelt erdők voltak, a régebbi és ezért bomlottabb faanyag várhatóan kevés bennük. A másik ok, hogy a holtfát uraló kocsánytalan tölgy a viszonylag száraz körülmények között, más tölgy fajokhoz hasonlóan (Schowalter et al. 1998), igen lassan bomlik.

Következtetések

Az eredményeket összefoglalva, illetve egymással a koruk és erdészeti kezelésük alapján kialakított állománytípusokat összevetve az látszik, hogy a 40–79 éves állományok holtfaviszonyai gyakorlatilag azonosak, függetlenül attól, hogy az utolsó erdészeti beavatkozás 10 éven belül, vagy régeb-

ben volt. A holtfa mennyiségét tekintve a 80–119 éves kezelt állományok is hasonlóak, a különbség az álló holtfa arányában van, ami a 80–119 éves kezelt állományok esetében jóval alacsonyabb, 15,1%, mint a 40–79 éves állományokban, ahol ez az arány 30% feletti. A 80–119 éves régen ke-

zelt és a 120–165 éves felhagyott állományok az előző három állomány típusnál jóval több holtfát tartalmaznak, a két típus között szignifikáns különbséget csak a vastag holtfa mennyiségében találni. Így az 5 állománytípus kétfelé osztható, egyrészt 80 évesnél idősebb régen kezelt vagy felhagyott állományokra (4. és 5. állománytípus), az eredmények alapján tehát a vizsgált 80–119 éves régen kezelt állományok tulajdonképpen felhagyott erdőknek tekinthetők. A másik csoportba a rendszeresen kezelt vagy 80 évesnél fiatalabb állományok (1., 2., 3. állománytípus) kerültek, amelyek így kezeltnek tekinthetők, függetlenül attól, hogy mikor volt a legutolsó erdészeti beavatkozás.

Az üdébb tölgyesekben jelentősen nagyobb az álló holtfa mennyisége – a különbség hozzávetőlegesen 50%-os, az üde tölgyesekben kb.

másfélszer annyi az álló holtfa, mint a félszáraz állományokban. A saját vizsgálatunk alapján az is látható, hogy a felhagyástól számított viszonylag kis idő, mintegy 30 év elegendő lehet ahhoz, hogy a már a felhagyáskor is legalább 80 éves állományokban a természetes erdőkéhez hasonló mennyiségű álló holtfa képződjön.

A fekvő holtfa mennyiségre nézve az álló holtfához hasonló főbb irányok mutatkoznak, azzal a nem elhanyagolható különbséggel, hogy a felhagyott, illetve őserdő jellegű üde tölgyesekben a fekvő holtfa mennyisége többszöröse, de legalább kétszerese a vizsgált, felhagyottnak tekinthető (4. és 5. állománytípus) cseres-tölgyesekhez képest. Ennél nagyobb a fekvő holtfa mennyisége az egyéb európai felhagyott, illetve az amerikai félszáraz, őserdő jellegű tölgyesekben is, de ebben az esetben a különbség jóval kisebb.

Irodalomjegyzék

- Abrams, M.D. 1992. Fire and the development of oak forests. *BioScience* 42, 346–353.
- Abrams, M.D., Orwig, D.A., Dockry, M.K. 1997. Dendroecology and successional status of two contrasting old-growth oak forests in the Blue Ridge Mountains, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 994–1002.
- Ammer, C., Vor, T., Knoke, T., Wagner, S. 2010. Der Wald-Wild-Konflikt. Analyse und Lösungsansätze vor dem Hintergrund rechtlicher, ökologischer und ökonomischer Zusammenhänge. *Göttinger Forstwissenschaften Band 5*, Göttingen Universitätsverlag, Göttingen.
- Angers, V.A., Messier, C., Beaudet, M., Leduc, A. 2005. Comparing composition and structure in old-growth and harvested (selection and diameter-limit cuts) northern hardwood stands in Quebec. *Forest Ecology and Management* 217, 275–293.
- Anonymus, 1953–2005. Felsőtárkány állami erdő üzemterve. 1953–1963; 1963–1973; 1976–1985; 1986–2000; 1996–2005. MGSZH Heves Megyei Erdészeti Igazgatósága, Eger, Vác.
- Atici, E., Colak, A.H., Rotherham, I.D. 2008. Coarse dead wood volume of managed oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) stands in Turkey. *Investigación Agraria: Sistmas y Recursos Forestales* 17, 216–227.
- Baddeley, A., Turner, R. 2005. Spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software* 12, 1–42.
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandrier, 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.
- Barkmann, J.J. 1992. Canopies and microclimate of tree species mixtures. In: Cannell, M.G.R., Malcolm, D.C., Robertson, P.A. (Eds) *The ecology of mixed-species stands of trees*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 181–188.
- Barreca, L., Cutini, A., Mercurio, R. 2008. Caratterizzazione della necromassa in boschi di farnetto (*Quercus frainetto* Ten.) della Calabria. *Forest@* 5, 187–194.
- Bartha, D., Ódor, P., Horváth, T., Tímár, G., Kenderes, K., Standovár, T., Bölöni, J., Szmorad, F., Bodoncz, L., Aszalós, R. 2006. Relationship of tree stand heterogeneity and forest naturalness. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 2, 7–22.
- Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., Menozzi, P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132, 39–50.
- Bernadzki, E., Bolibok, L., Brzeziecki, B., Zajackowski, J., Żybura, H. 1998. Compositional dynamics of natural forests in the Białowieża National Park, northeastern Poland. *Journal of Vegetation Science* 9, 229–238.
- Bidló, A., Gucsik, A., Heil, B., Illés, G., Juhász, P., Kovács, G., Varga, Zs. 2004. Termőhelyfeltárás a Várhegy erdőrezervátum területén. Kutatási jelentés, kézirat, Sopron. ER Archívum (2004/D–006), Vácrátót.
- Bobiec, A. 2002. Living stands and dead wood in the Białowieża Forest: suggestions for restoration management. *Forest Ecology and Management* 165, 121–136.
- Bobiec, A., Jaszcz, E., Wojtunik, K. 2011a. Oak (*Quercus robur* L.) regeneration as a response to natural dynamics of stands in European

- hemiboreal zone. *European Journal of Forest Research* 130, 785–797.
- Bobieć, A., Kuiper, D.P.J., Niklasson, M., Romaniewicz, A., Solecka, K. 2011b. Oak (*Quercus robur* L.) regeneration in early successional woodlands grazed by wild ungulates in the absence of livestock. *Forest Ecology and Management* 262, 780–790.
- Bölöni, J., Molnár, Zs., Biró, M., Horváth, F. 2008. Distribution of the (semi-)natural habitats in Hungary II. Woodlands and shrublands. *Acta Botanica Hungarica* 50 (suppl.), 107–148.
- Bölöni, J., Molnár, Zs., Kun, A. (Eds) 2011. Magyarország élőhelyei. A hazai vegetációtípusok leírása és határozója. ÁNÉR 2011. MTA ÖBKI, Vácrátót.
- Borhidi, A. 2003. Magyarország növénytársulásai. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Bormann, F.H., Likens, G.E. 1994. Pattern and process in a forested ecosystems. Springer-Verlag, New York.
- Brassard, B.W., Chen, H.Y.H. 2008. Effects of forest type and disturbance on diversity of coarse woody debris in boreal forest. *Ecosystems* 11, 1078–1090.
- Bretz Guby, N.A., Dobbertin, M. 1996. Quantitative estimates of coarse woody debris and standing dead trees in selected Swiss forests. *Global Ecology & Biogeography Letters* 5, 327–341.
- Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., Tyler, G. 1996. Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests – effects of management and soil acidity during one decade. *Forest Ecology and Management* 88, 259–272.
- Burrascano, S., Lombardi, F., Marchetti, M. 2008. Old-growth forest structure and deadwood: Are they indicators of plant species composition? A case study from central Italy. *Plant Biosystems* 142, 313–323.
- Burrascano, S., Sabatini, F. M., Blasi, C. 2011. Testing indicators of sustainable forest management on understorey composition and diversity in southern Italy through variation partitioning. *Plant Ecology* 212, 829–841.
- Busing, R. 1998. Composition, structure and diversity of cove forest stands in the Great Smoky Mountains: a patch dynamics perspective. *Journal of Vegetation Science* 9, 881–890.
- Carey, A.B., Kershner, J., Biswell, B., de Toledo, L.D. 1999. Ecological scale and forest development: Squirrels, dietary fungi, and vascular plants in managed and unmanaged forests. *Wildlife Monographs* 142, 5–71.
- Carvalho, J.P.F. 2011. Composition and structure of natural mixed-oak stands in northern and central Portugal. *Forest Ecology and Management* 262, 1928–1937.
- Castagneri, D., Garbarino, M., Berretti, R., Motta, R. 2010. Site and stand effects on coarse woody debris in montane mixed forests of Eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management* 260, 1592–1598.
- Chiavetta, U., Sallustino, L., Garfi, V., Maesano, M., Marchetti, M. 2012. Classification of the oldgrowthness of forest inventory plots with dissimilarity metrics in Italian National Parks. *European Journal of Forest Research* 131, 1473–1483.
- Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E.P., Ódor, P., Standovár, T., Rozenberger, D., Diaci, J., Wijdeven, S., Meyer, P., Winter, S., Vrska, T. 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management* 210, 267–282.
- Chytrý, M. 1997. Thermophilous oak forests in the Czech Republic: Syntaxonomical revision of the *Quercetalia pubescenti-petraeae*. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 32, 221–258.
- Chytrý, M., Danihelka, J. 1993. Long-term changes in the field layer of oak and oak-hornbeam forests under the impact of deer and mouflon. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 28, 225–245.
- Chytrý, M., Tichý, L. 2003. Diagnostic, constant and dominant species of vegetation classes and alliances of the Czech Republic: a statistical revision. *Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis* 108, 1–231.
- Colak, A.H., Tokcan, M., Rotherham, I.D., Atici, E. 2009. The amount of coarse dead wood and associated decay rates in forest reserves and managed forests, northwest Turkey. *Investigación Agraria: Sistmas y Recursos Forestales* 18, 350–359.
- Coldea, Gh., Pop, A. 1996. Phytozönologische Untersuchungen über die meso-thermophilen Eichenwälder Siebenbürgens. *Stapfia* 45, 55–64.

- Collins, S., Klahr, S. 1991. Tree dispersion in oak-dominated forests along an environmental gradient. *Oecologia* 86, 471–477.
- Corona, P., Köhl, M., Marchetti, M. 2003. Advances in forest inventory for sustainable forest management and biodiversity monitoring. Forestry Sciences series 76. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., Waller, D.M. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 113–147.
- Csikó, J. 2002. A Nógrád-Gömöri bazaltvidék flórája és vegetációja. PhD értekezés, Pécsi Tudományegyetem, Pécs.
- Currie, W.S., Nadelhoffer, K.J. 2002. The imprint of land-use history, patterns of carbon and nitrogen in downed woody debris at the Harvard forest. *Ecosystems* 5, 446–460.
- Dahlgren, R.A., Singer, M.J., Huang X. 1997. Oak tree and grazing impacts on soil properties and nutrients in a California oak woodland. *Biogeochemistry* 39, 45–64.
- Danszky, I. 1972. Erdőművelés. Irányelvek, eljárások, technológiák I. Erdőfelújítás, erdőtelepítés, fásítás. Mezőgazdasági Könyvkiadó, Budapest.
- Debeljak, M. 2006. Coarse woody debris in virgin and managed forest. *Ecological Indicators* 6, 733–742.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Alard, D., Saguez, R., Wattez-Franger, A., De Foucault, B., Deleis-Dusollier, A., Bardat, J. 2004. Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understory response to two silvicultural system. *Journal of Applied Ecology* 41, 1065–1079.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Bardat, J., Wattez-Franger, A., Saguez, R., De Foucault, B., Alard, D., Deleis-Dusollier, A. 2005. Silviculture-driven vegetation change in a European temperate deciduous forest. *Annals of Forest Science* 62, 313–323.
- Dodds, K.J., Smallidge, P.J. 1999. Composition, vegetation, and structural characteristics of a presettlement forest in Western Maryland. *Castanea* 64, 337–345.
- Duvall, M.D., Grigal, D.F. 1999. Effects of timber harvesting on coarse woody debris in red pine forests across the Great Lakes states, USA. *Canadian Journal of Forest Research* 29, 1926–1934.
- Dzwonko, Z., Gawroński, S. 2002. Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. *Biological Conservation* 106, 389–398.
- Elliott, K.J., Vose, J.M., Swank, W.T., Bolstad, P.V. 1999. Long-term patterns in vegetation-site relationships in a Southern Appalachian Journal of the Torrey Botanical Society 126, 320–334.
- Elton, C.S. 1966. Dying and deadwood. The patterns of animal communities. John Wiley and Sons, New York.
- Er, K.B.H., Innes, J.L. 2003. The presence of old-growth characteristics as a criterion for identifying temperate forests of high conservation value. *International Forestry Review* 5, 1–8.
- European Commission DG Environment, 2013. Interpretation Manual of European Union Habitats – EUR28.
- Faliński, J.B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests, ecological studies in Białowieża Forest. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Faraway, J.J. 2006. Extending the linear model with R. Chapman and Hall, London.
- Feist, M.A., Phillippe, L.R., Busemeyer, D.T., Ebinger, J.E. 2004. Vegetation survey of Dean Hills Nature Preserve, Fayette County, Illinois. *Castanea* 69, 52–66.
- Ford, W.M., Odom, R.H., Hale, P.E., Chapman, B.R. 2000. Stand age, stand characteristics, and landform effects on understory herbaceous communities in southern Appalachian cove-hardwoods. *Biological Conservation* 93, 237–246.
- Fralish, J.S., Crooks, F.B., Chambers, J.L., Harty, F.M. 1991. Comparison of presettlement, second-growth and old-growth forest on six site types in the Illinois Shawnee Hills. *American Midland Naturalist* 125, 294–309.
- Franklin, J.F., Spies, T.A., Pelt, R.V., Carey, A.B., Thornburgh, D.A., Berg, D.R., Lindenmayer, D.B., Harmon, M.E., Keeton, W.S., Shaw, D.C., Bible, K., Chen, J. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* 155, 399–423.

- Fredericksen, T.S., Ross, B.D., Hoffman, W., Morrison, M.L., Beyea, J., Johnson, B.N., Lester, M.B., Ross, E. 1999. Short-term understory plant community responses to timber-harvesting intensity on non-industrial private forestlands in Pennsylvania. *Forest Ecology and Management* 116, 129–139.
- Fridman, J., Walheim, M. 2000. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management* 131, 23–26.
- Gencsi, L., Vancsura, R. 1992. *Dendrológia. Mezőgazda Kiadó, Budapest.*
- Gesztes, K., 1887. Az egri érseki uradalom felsőtárkányi erdőbirtokának (A és B üzemosztály) általános leírása (1887/88) Heves Megyei Levéltár, IV–415/34, Eger.
- Gibb, H., Ball, J.P., Johansson, T., Atlegrim, O., Hjalten, J., Danell, K. 2005. Effects of management on coarse woody debris volume and composition in boreal forests in northern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20, 213–222.
- Gilg, O. 2005. Old-growth forests. Characteristics, conservation and monitoring. Habitat and species management. Technical report 74. ATEN, Montpellier.
- Godefroid, S., Koedam, N. 2004. Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biological Conservation* 119, 207–217.
- Goebel, P.C., Hix, D.M. 1996. Development of mixed-oak forests in southeastern Ohio: a comparison of second-growth and old-growth forests. *Forest Ecology and Management* 84, 1–21.
- Goodburn, J.M., Lorimer, C.G. 1998. Cavity trees and coarse woody debris in old-growth and managed northern hardwood forests in Wisconsin and Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 427–438.
- Goodburn, J.M., Lorimer, C.G. 1999. Population structure in old-growth and managed northern hardwoods: an examination of the balanced diameter distribution concept. *Forest Ecology and Management* 118, 11–29.
- Götmark, F., Berglund, Å., Wiklander, K. 2005. Browsing damage on broadleaved trees in semi-natural temperate forest in Sweden with a focus on oak regeneration. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20, 223–234.
- Graae, B.J., Heskjaer, V.S. 1997. A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 96, 111–123.
- Grabherr, G., Koch, G., Kirchmeir, H., Reiter, K. 1998. Hemerobie österreichischer Waldökosysteme. Veröffentlichungen des Österreichischen MaB-Programmes, Band 17, Universitätsverlag Wagner, Innsbruck.
- Green, P., Peterken, G.F. 1997. Variation in the amount of dead wood in woodlands of the Lower Wye Valley, UK, in relation to the intensity of management. *Forest Ecology and Management* 98, 229–238.
- Halamová, M., Saniga, M. 2006. Structure, production and regeneration processes in the primeval oak forest in the National Nature Reserve Boky. *Folia Oecologica* 33, 13–26.
- Hale, C.M., Pastor, J., Rusterholz, K.A. 1999. Comparison of structural and compositional characteristics in old-growth and mature, managed forests of Minnesota. *Canadian Journal of Forest Research* 29, 1479–1489.
- Hardt, R.A. 1993. Characterization of oldgrowth forests in the Southern Appalachian region of the United States and implications for their management. Doctoral dissertation, University of Georgia, Athens.
- Hardt, R.A., Swank, W.T. 1997. A comparison of structural and compositional characteristics of Southern Appalachian young second-growth, maturing second-growth, and old-growth stands. *Natural Areas Journal* 17, 42–52.
- Härdtle, 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.
- Harmon, M.E. 2009. Woody detritus mass and its contribution to carbon dynamics of old-growth forests. In: Wirth, C., Gleixner, G., Heimann, M. (Eds) *Old growth forests. Function, fate, value.* Springer, Berlin, pp. 159–190.
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Solins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K., Cummins,

- K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15, 133–302.
- Hart, J.L., Clark, S.L., Torreano, S.J., Buchanan, M.L. 2012. Composition, structure, and dendroecology of an old-growth *Quercus* forest on the tablelands of the Cumberland Plateau, USA. *Forest Ecology and Management* 266, 11–24.
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E., van Dort, K., Christensen, M., Piltaver, A., Veerkamp, M., 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.
- Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., Lawesson, J.E. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91, 9–22.
- Hilbert, J., Wiensczyk, A. 2007. Old-growth definitions and management: a literature review. *BC Journal Ecosystems and Management* 8, 15–31.
- Hofgaard, A. 1993. 50 years of change in a Swedish boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 4, 773–782.
- Honnay, O., Hermý, M., Coppin, P. 1999. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management* 115, 157–170.
- Horánszky, A. 1964. Die Wälder des Szentendre-Visegráder Gebirges. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Horn, H.S. 1971. The adaptive geometry of trees. Princeton University Press, Princeton.
- Horváth, F., Bidló, A., Heil, B., Király, G., Kovács, G., Mátyóki, G., Mázsza, K., Tanács, E., Veperdi, G., Bölöni, J. 2012. Abandonment status and long-term monitoring of strict forest reserves in the Pannonian biogeographical region. *Plant Biosystems* 146, 189–200.
- Horváth, F., Borhidi, A. (Eds) 2002. A hazai erdőrezervátum-kutatás célja, stratégiája és módszerei. A KvVM Természetvédelmi Hivatalának tanulmánykötetei 8, TermészetBúvár, Budapest.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50, 346–363.
- Hura, C.E., Crow, T.R. 2004. Woody debris as a component of ecological diversity in thinned and unthinned northern hardwood forests. *Natural Areas Journal* 24, 57–64.
- Hytteborn, H. & Packham, J.R. 1987. Decay rate of *Picea abies* logs and the storm gap theory: a reexamination of Sernander Plot III, Fiby urskog, central Sweden. *Arboricultural Journal* 11, 299–311.
- Isépy, I. 1970. Phytözönologische Untersuchungen und Vegetationskartierung im südöstlichen Vértess-Gebirge. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 16, 59–110.
- Ito, S., Nakayama, R., Buckley, G.P. 2004. Effects of previous land-use on plant species diversity in semi-natural and plantation forests in a warm-temperate region in southeastern Kyushu, Japan. *Forest Ecology and Management* 196, 213–225.
- Janik, D., Adam, D., Hort, L., Král, K., Šamonil, P., Unar, P., Vrška, T., Horal, D. 2013. Spatiotemporal differences in tree spatial patterns between alluvial hardwood and mountain fir-beech forests: do characteristic patterns exist? *Journal of Vegetation Science* 24, 1141–1153.
- Jonsson, B.G., Kruys, N., Ranius, T. 2005. Ecology of species living on dead wood - Lessons for dead wood management. *Silva Fennica* 39, 289–309.
- Karrer, G., Kilian, W. 1990. Standorte und Waldgesellschaften im Leithagebirge. *Revier Sommerin. Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt* 165, 1–224.
- Kelemen, K., Mihók, B., Gálhidy, L., Standovár, T. 2012. Dynamic response of herbaceous vegetation to gap opening in a central European beech stand. *Silva Fennica* 46, 53–65.
- Kennedy, R.S.H., Spies, T.A., Gregory, M.J. 2008. Relationships of dead wood patterns with biophysical characteristics and ownership according to scale in Coastal Oregon, USA. *Landscape Ecology* 23, 55–68.
- Kevey, B. 2008. Magyarország erdőtársulásai. *Tilia* 14, 1–488.
- Király, G. 2001. A Fertőmelléki-dombsor vegetációja. *Tilia* 10, 181–303.

- Kirby, K.J. 1988. Changes in the ground flora under plantations on ancient woodland sites. *Forestry* 61, 317–338.
- Kirby, K.J. 1990. Changes in the ground flora of a broadleaved wood within a clear fell, group fells and a coppiced block. *Forestry* 63, 241–249.
- Kirby, K.J., Reid, C.M., Thomas, R.C., Goldsmith, K.B. 1998. Preliminary estimates of fallen dead wood and standing dead trees in managed and unmanaged forests in Britain. *Journal of Applied Ecology* 35, 148–155.
- Kirby, L.J., Webster, S.D., Antczak, A. 1991. Effects of forest management on stand structure and the quantity of fallen dead wood: some British and Polish examples. *Forest Ecology and Management* 43, 167–174.
- Koop, H., Hilgen, P. 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). *Forest Ecology and Management* 20, 135–150.
- Koprivica, M., Matović, B., Stajić, S., Čokeša, V., Jović, D. 2013. Dead wood in managed beech forests in Serbia. *Šumarski list* 3–4, 173–183.
- Korpeľ, S. 1995. *Die Urwalder der Westkarpaten*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Korpeľ, S. 1997. Totholz in Naturwaldern und Konsequenzen für Naturschutz und Forstwirtschaft. *Forst und Holz* 52, 619–624.
- Kotroczó, Zs., Krakomperger, Zs., Koncz, G., Papp, M., Richard, D.B., Tóth, J. A. 2007. A Síkfőkúti cseres-tölgyes fafaj-összetételének és struktúrájának hosszú távú változása. *Természetvédelmi Közlemények* 13, 93–100.
- Kotroczó, Zs., Veres, Zs., Fekete, I., Papp, M., Tóth, J.A. 2012. Effects of climate change on litter production in a *Quercetum petraeae-ceris* forest in Hungary. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 8, 31–38.
- Kramer, K., Groot Bruinderink, G.W.T.A., Prins, H.H.T. 2006. Spatial interactions between ungulate herbivory and forest management. *Forest Ecology and Management* 226, 238–247.
- Kruys, N., Fries, C., Jonsson, B.G., Lamas, T., Stahl, G. 1999. Wood inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29, 178–186.
- Kueppers, L.M., Southon, J., Baer, P., Harte, J. 2004. Dead wood biomass and turnover time, measured by radiocarbon, along a subalpine elevation gradient. *Oecologia* 141, 641–651.
- Kun, A. 2000. Összehasonlító vizsgálatok a hárs-hegyi homokkő növénytakaróján. *Tilia* 9, 60–127.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Delarue, A. 2012. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *European Journal of Forest Research* 131, 773–786.
- Larsson, T.B., (Ed.) 2001. Biodiversity evaluation tools for European forests. *Ecological Bulletins* 50, 1–237.
- Lassauce, A., Anselle, P., Lieutier, F., Bouget, C. 2012. Coppice-with-standards with an over-mature coppice component enhance saproxylic beetle biodiversity: A case study in French deciduous forests. *Forest Ecology and Management* 266, 273–285.
- Latham, R.E., Ricklefs, R.E. 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In: Ricklefs, R.E., Schluter, D. (Eds) *Species diversity in ecological communities* University of Chicago Press, Chicago, pp. 294–314.
- Lemmon, R.E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstorey density. *Forest Science* 2, 314–320.
- Lin, Y., Augspurger, C.K. 2008. Long-term spatial dynamics of *Acer saccharum* during a population explosion in an old-growth remnant forest in Illinois. *Forest Ecology and Management* 256, 922–928.
- Lombardi, F., Chirici, G., Marchetti, M., Tognetti, R., Lasserre, B., Corona, P., Barbati, A., Ferrari, B., Di Paolo, S., Giularelli, D., Mason, F., Iovino, F., Nicolaci, A., Bianchi, L., Maltoni, A., Travaglini, D. 2010. Deadwood in forest stands close to oldgrowthness under Mediterranean conditions in the Italian Peninsula. *Italia Forestale e Montana* 65, 481–504.
- Lombardi, F., Lasserre, B., Tognetti, R., Marchetti, M. 2008. Deadwood in relation to stand management and forest type in Central Apennines (Molise, Italy). *Ecosystems* 11, 882–894.

- Lorimer, C.G. 1984. Development of the red maple understory in northeastern oak forests. *Forest Science* 30, 3–22.
- Lorimer, C.G. 1989. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure. *Ecology* 70, 565–567.
- MacMillan, P.C. 1981. Log decomposition in Donaldson's Woods, Spring Mill State Park, Indiana. *American Midland Naturalist* 106, 335–344.
- Marage, D., Lemperiere, G. 2005. The management of snags: A comparison in managed and unmanaged ancient forests of the Southern French Alps. *Annals of Forest Science* 62, 135–142.
- Maranón, T., Ajbilou, R., Ojeda, E., Arroyo, J. 1999. Biodiversity of woody species in oak woodlands of southern Spain and northern Morocco. *Forest Ecology and Management* 115, 147–156.
- Marchetti, M. 2004. Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe - from ideas to operationality. *EFI Proceedings No. 51*, Joensuu, Finland.
- Mázsa, K., Balázs, B., Bölöni, J., Horváth, F. 2013. Strict forest reserve research in the margin of the Carpathians, the Vár-hegy case-study In: Kozak, J., Ostapowicz, K., Bytnerowicz, A., Wyzga, B. (Eds) *The Carpathians: Integrating nature and society towards sustainability*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 257–269.
- McCarthy, B.C., Bailey, D.R. 1996. Composition, structure, and disturbance history of Crabtree Woods: an old-growth forest of Western Maryland. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 123, 350–365.
- McCarthy, B.C., Small, C.J., Rubino, D.L. 2001. Composition, structure and dynamics of Dysart Woods, an old-growth mixed mesophytic forest of southeastern Ohio. *Forest Ecology and Management* 140, 193–213.
- McComb, W., Lindenmayer, J. 1999. Dying, dead, and down trees. In: Hunter, M.L. (Ed.) *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 335–72.
- McComb, W.C., Muller, R.N. 1983. Snag densities in old-growth and second-growth Appalachian Forests. *Journal of Wildlife Management* 47, 376–382.
- McGee, G.G., Leopold, D.J., Nyland, R.D. 1999. Structural characteristics of old-growth, maturing, and partially cut northern hardwood forests. *Ecological Applications* 9, 1316–1329.
- MCPFE, 2002. Improved Pan-European Indicators for Sustainable Forest Management. MCPFE Liaison Unit, Vienna, Austria.
- Merganičová, K., Merganič, J., Svoboda, M., Bače, R., Šebeň, V. 2012. Deadwood in forest ecosystems. In: Blanco, J.A. (Ed.) *Forest ecosystems – more than just trees*. InTech, Available from: <http://www.intechopen.com/books/forest-ecosystems-more-than-just-trees/deadwood>.
- Mersich, I., Práger, T., Ambrózy, P., Hunkár, M., Dunkel, Z. (Eds) 2002. Magyarország éghajlati atlasza. Országos Meteorológiai Szolgálat, Budapest.
- Meyer, P., Tabaku, V., Lüpke, B.V. 2003. Die Struktur albanischer Rotbuchen-Urwälder-Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 122, 47–58.
- Meyer, P., von Krüger, A.W., Steffens, R., Unkrig, W. 2006. *Naturwälder in Niedersachsen – Schutz und Forschung Band 1*. NW-FVA, Göttingen.
- Mikan, C.J., Orwig, D.A., Abrams, M.D. 1994. Age structure and successional dynamics of a presettlement-origin chestnut oak forest in the Pennsylvania Piedmont. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121, 13–23.
- Motta, R., Berretti, R., Lingua, E., Piussi, P. 2006. Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *Forest Ecology and Management* 235, 155–163.
- Muller, R.N., Liu, Y. 1991. Coarse woody debris in an old-growth deciduous forest on the Cumberland Plateau, southeastern Kentucky. *Canadian Journal of Forest Research* 21, 1567–1572.
- Nilsson, S.G., Niklasson, M., Hedin, J., Aronsson, G., Gutowski, J.M., Linder, P., Ljungberg, H., Mikusiński, G., Ranius, H. 2002. Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 161, 189–204.
- Ódor, P., Heilmann-Clausen, J., Christensen, M., Aude, E., van Dort, K.W., Piltaver, A., Siller, I., Veerkamp, M.T., Walley, R., Standovár, T., van Hees, A.F.M., Kosec, J., Matočec, N., Kraigher,

- H., Grebenc, T. 2006. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biological Conservation* 131, 58–71.
- Ódor, P., Standovár, T. 2001. Richness of bryophyte vegetation in a near-natural and managed beech stands: the effects of management-induced differences in dead wood. *Ecological Bulletins* 49, 219–229.
- Old Growth Definition Task Force 1986. Interim definitions for old-growth Douglas-fir and mixed conifer forests in the Pacific Northwest and California. USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station Research Note PNW-447.
- Oliver, C.D., Larson, B.C. 1996. *Forest stand dynamics*. Wiley, New York.
- Paletto, A., De Meo, I., Cantiani, P., Feretti, F. 2014. Effects of forest management on the amount of deadwood in Mediterranean oak ecosystems. *Annals of Forest Science* 71, 791–800.
- Paletto, A., Ferretti, F., De Meo, I., Cantiani, P., Focacci, M. 2012. Ecological and environmental role of deadwood in managed and unmanaged forests. In: Diez, J.J. (Ed.) *Sustainable forest management – Current Research*. InTech, Available from: <http://www.intechopen.com/books/sustainable-forest-management-current-research/ecological-and-environmental-role-of-deadwood-in-managed-and-unmanaged-forests>.
- Paletto, A., Tosi, V. 2010. Deadwood density variation with decay class in seven tree species of the Italian Alps. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25, 164–173.
- Pallardy, S.G., Nigh, T.A., Garrett, H.E. 1988. Changes in forest composition in central Missouri: 1968–1982. *American Midland Naturalist* 120, 380–390.
- Papp, M., Jakucs, P. 1976. *Phytozönologische Charakterisierung des Quercetum petraeae-cerris-Waldes des Forschungsgebeits «Síkfőkút Project» und seiner Umgebung*. *Acta Biologica Debrecina* 13, 109–119.
- Parviainen, J. 2005. Virgin and natural forest in the temperate zone of Europe In „Natural forests in the temperate zone of Europe: biological, social and economic aspects” (Cammermot B (ed.). Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf Haupt, Berne, Stuttgart, Vienna, pp. 9–19.
- Pedlar, J.H., Pearce, J.L., Venier, L.A., McKenney, D.W. 2002. Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada. *Forest Ecology and Management* 158, 189–94.
- Pérez-Ramos, I.M., Zavala, M.A., Marañón, T., Díaz-Villa, M.D., Valladares, F. 2008. Dynamics of understorey herbaceous plant diversity following shrub clearing of cork oak forests: a five-year study. *Forest Ecology and Management* 255, 3242–3253.
- Peterken, G.F. 1996. *Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Petrutan, A.M., Biris, I.A., Merce, O., Turcu, D.O., Petrutan, I.C. 2012. Structure and diversity of a natural temperate sessile oak (*Quercus petraea* L.) – European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. *Forest Ecology and Management* 280, 140–149.
- Petrutan, A.M., Nuske, R.S., Petrutan, I.C., Tudose, N.C. 2013. Gap disturbance patterns in an old-growth sessile oak (*Quercus petraea* L.) – European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest remnant in the Carpathian Mountains, Romania. *Forest Ecology and Management* 308, 67–75.
- Petrutan, I.C., Marzano, R., Petrutan, A.M., Lingua, E. 2014. Overstory succession in a mixed *Quercus petraea*–*Fagus sylvatica* old growth forest revealed through the spatial pattern of competition and mortality. *Forest Ecology and Management* 326, 9–17.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team 2015. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1–120. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Piovesan, G., Di Filippo, A., Alessandrini, A., Biondi, F., Schirone, B. 2005. Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth *Fagus* forest in the Apennines. *Journal of Vegetation Science* 16, 13–28.
- Podani, J. 2000. *Introduction to the exploration of multivariate biological data*. Backhuys Publishers, Leiden.
- R Core Team, 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation

- for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>
- Rackham, O. 2000. The history of the countryside: the classic history of Britain's landscape, flora and fauna. Phoenix Press, New York.
- Rahman, M.M., Frank, G., Ruprech, H., Vacik, H. 2008. Structure of coarse woody debris in Lange-Leitn Natural Forest Reserve, Austria. *Journal of Forest Science* 54, 161–169.
- Reiczigel, J.H., Harnos, A., Solymosi, N. 2007. Biostatisztika nem statisztikusoknak. Pars Kft., Nagykovácsi.
- Reif, A., Gärtner, S. 2007. Die natürliche Verjüngung der laubabwerfenden Eichenarten Stieleiche (*Quercus robur* L.) und Traubeneiche (*Quercus petraea* Liebl.) – eine Literaturstudie mit besonderer Berücksichtigung der Waldweide Zusammenfassung. *Waldökologie Online* 5, 79–116.
- Richards, R.H., Shifley, S.R., Rebertus, A.J., Chaplin, S.J. 1995. Characteristics and dynamics of an upland Missouri old-growth forest. In: Gottschalk, K.W., Fosbroke, S.L.C. (Eds) *Proceedings of the 10th Central Hardwood Forest Conference*; 1995 March 5–8; Morgantown, pp. 11–22.
- Ripley, B.D. 1976. The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability* 13, 255–266.
- Rogers, D.A., Rooney, T.P., Olson, D., Waller, D.M. 2008. Shifts in southern Wisconsin forest canopy and understory richness, composition and heterogeneity. *Ecology* 89, 2482–2492.
- Roleček, J. 2005. Vegetation types of dry-mesic oak forests in Slovakia. *Preslia* 77, 241–261.
- Rooney, T.P., Waller, D.M. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 181, 165–176.
- Roovers, L.M., Shifley, S.R. 1997. Composition and dynamics of Spitler Woods, an old-growth remnant forest in Illinois (USA). *Natural Areas Journal* 17, 219–232.
- Rosenberg, D.K., Fraser, J.D., Stauffer, D.F. 1988. Use and characteristics of snags in young and old forest stands in southwest Virginia. *Forest Science* 34: 224–228.
- Rouvinen, S., Kuuluvainen, T. 2005. Tree diameter distributions in natural and managed old *Pinus sylvestris*-dominated forests. *Forest Ecology and Management* 208, 1 45–61.
- Rubino, D.L., McCarthy, B.C. 2003. Evaluation of coarse woody debris and forest vegetation across topographic gradients in a southern Ohio forest. *Forest Ecology and Management* 183, 221–238.
- Rubio, A., Gavilán, R., Escudero, A. 1999. Are soil characteristics and understorey composition controlled by forest management? *Forest Ecology and Management* 113, 191–200.
- Saniga, M., Balanda, M., Kucbel, S., Pittner, J. 2014. Four decades of forest succession in the oak-dominated forest reserves in Slovakia. *iForest* 7, 324–332.
- Saniga, M., Shütz, J.P. 2002. Relation of dead wood course within the development cycle of selected virgin forests in Slovakia. *Journal of Forest Science* 48, 513–528.
- Sarkar, D. 2008. *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. Springer, New York.
- Schmelz, D.V., Barton, J.B., Lindsey, A.A. 1974. Donaldson's Woods: two decades of change. *Proceedings of the Indiana Academy of Science* 84, 234–243.
- Schowalter, T.D., Zhang, Y.L., Sabin, T.E. 1998. Decomposition and nutrient dynamics of oak (*Quercus* spp.) logs after five years of decomposition. *Ecography* 21, 3–10.
- Schumann, M.E., White, A.S., Witham, J.W. 2003. The effects of harvest-created gaps on plant species diversity, composition and abundance in a Maine oak-pine forest. *Forest Ecology and Management* 176, 543–561.
- Sharpe, F., Shaw, D. C., Rose, C.L., Sillett, S.C., Carey, A.B. 1996. The biologically significant attributes of forest canopies to small birds. *Northwest Science* 70, 86–93.
- Shifley, S.R., Brookshire, B.L., Larsen, D.R., Herbeck, L.A. 1997. Snags and down wood in Missouri old-growth and mature second-growth forests. *Northern Journal of Applied Forestry* 14, 165–172.
- Shifley, S.R., Roovers, L.M., Jensen, R.G., Larsen, D.R. 2000. Composition and structure of woody forest vegetation in the Missouri Ozark Forest Ecosystem Project. In: Shifley, S.R., Brookshire, B.L. (Eds) *Missouri Ozark Forest Ecosystem Project: Site History, Soils, Landforms, Woody and Herbaceous Vegetation, Down Wood, and*

- Inventory Methods for the Landscape Experiment. North Central Research Station Forest Service–U.S. Department of Agriculture, St. Paul, Minnesota, pp. 71–106.
- Shotola, S.J., Weaver, G.T., Robertson, P.A., Ashby, W.C. 1992. Sugar maple invasion of an old-growth oak-hickory forest in southwestern Illinois. *American Midland Naturalist* 127, 125–138.
- Shumway, D.L., Abrams, M.D., Ruffner, C.M. 2001. A 400 year history of fire and oak recruitment in an old-growth oak forest in western Maryland, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 31, 1437–1443.
- Signell, S.A., Abrams, M.D., Hovis, J.C., Henry, S.W. 2005. Impact of multiple fires on stand structure and tree regeneration in central Appalachian oak forests. *Forest Ecology and Management* 218, 146–158.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P., Rauh, J. 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 128, 211–225.
- Sopp, L., Kolozs, L. (Eds) 2000. *Fatömegszámítási táblázatok*. Állami Erdészeti Szolgálat, Budapest.
- Spetich, M.A., Shifley, S.R., Parker, G.R. 1999. Regional distribution and dynamics of coarse woody debris in midwestern old-growth forests. *Forest Science* 45, 302–313.
- Spies, T.A., Franklin, J.F., Thomas, T.B. 1988. Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology* 69, 1689–1702.
- Ståhl, G., Ringvall, A., Fridman, J. 2001. Assessment of coarse woody debris – a methodological overview. *Ecological Bulletins* 49, 57–70.
- Standovár, T., Kenderes, K. 2003. A review on natural stand dynamics in beechwoods of East Central Europe. *Applied Ecology and Environmental Research* 1, 19–46.
- Standovár, T., Ódor, P., Aszalós, R., Gálhidy, L. 2006. Sensitivity of ground layer vegetation diversity descriptors in indicating forest naturalness. *Community Ecology* 7, 199–209.
- Stokland, J.N. 2001. The coarse woody debris profile: an archive of recent forest history and an important biodiversity indicator. *Ecological Bulletins* 49, 71–83.
- Sturtevant, B.R., Bissonnette, J.A., Long, J.N. & Roberts, D.W. 1997. Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. *Ecological Applications* 7, 702–712.
- Sweeney, O.F.McD., Martin, R.D., Irwin, S., Kelly, T.C., O'Halloran, J., Wilson, M.W., McEvoy, P.M. 2010. A lack of large-diameter logs and snags characterises dead wood patterns in Irish forests. *Forest Ecology and Management* 259, 2056–2064.
- Szabó, P. 2005. *Woodland and forests in medieval Hungary*. Archaeopress, Oxford.
- Szepesi, A. 1997. Forest health status in Hungary. *Environmental Pollution* 98, 393–398.
- Szollát, Gy. 1989. *A Gerecse-hegység cseres- és molyhos-cseres tölgyeseinek cönológiai vizsgálata*. Doktori disszertáció, ELTE, Budapest.
- Szujkó-Lacza, J. 1964. Die kalkholden und Eichen-Zerreichenwalder des Börzsöny-Gebirges. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 10, 239–256.
- Ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P. 2002. *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Tinya, F., Márialigeti, S., Király, I., Németh, B., Ódor, P. 2009. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Őrség, Western Hungary. *Plant Ecology* 204, 69–81.
- Tobisch, T., Standovár, T. 2005. A comparison of vegetation patterns in the tree and herb layers of a hardwood forest. *Community Ecology* 6, 29–37.
- Tutin, T.G., Burges, N.A., Chater, A.O., Edmondson, J.R., Heywood, V.H., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A. 1964–1993. *Flora Europaea*. Vols. 1–5 and Vol. 1, ed. 2. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tyrbirk, K., Strandberg, B. 1999. Oak forest development as a result of historical land-use patterns and present nitrogen deposition. *Forest Ecology and Management* 114, 97–106.
- Van Calster, H., Baeten, L., Verheyen, K., Keersmaeker, D.L., Dekeyser, S., Rogister, J.E., Hermy, M. 2008. Diverging effects of overstorey conversion scenarios on the understorey vegetation in a former coppice-with-standards

- forest. *Forest Ecology and Management* 256, 519–528.
- van Wagner, C.E. 1968. The line intersect method in forest fuel sampling. *Forest Science* 14, 20–26.
- Vandekerkhove, K., De Keersmaeker, L., Baeté, H., Walley, R. 2005. Spontaneous re-establishment of natural structure and related biodiversity in a previously managed beech forest in Belgium after 20 years of non intervention. *Forest Science and Landscape Research* 79, 145–156.
- Vandekerkhove, K., De Keersmaeker, L., Menke, N., Meyer, P., Verschelde, P. 2009. When nature takes over from man: Dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-western and Central Europe. *Forest Ecology and Management* 258, 425–435.
- Veen, P., Fanta, J., Raev, I., Biris, I.A., de Smidt, J., Maes, B. 2010. Virgin forests in Romania and Bulgaria: results of two national inventory projects and their implications for protection. *Biodiversity and Conservation* 19, 1805–1819.
- Vera, F.W.M. 2000. *Grazing ecology and forest history*. CABI, Wallingford, USA.
- von Oheimb, G., Brunet, J. 2007. Dalby Söderkog revisited: long-term vegetation changes in a south Swedish deciduous forest. *Acta Oecologica* 31, 229–242.
- von Oheimb, G., Härdtle, W. 2009. Selection harvest in temperate deciduous forest: impact on herb layer richness and composition. *Biodiversity and Conservation* 18, 271–287.
- von Oheimb, G., Westphal, C., Härdtle, W. 2007. Diversity and spatio-temporal dynamics of dead wood in a temperate near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*). *European Journal of Forest Research* 126, 359–370.
- von Oheimb, G., Westphal, C., Tempel, H., Härdtle, W. 2005. Structural pattern of a near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*) (Serrahn, North-east Germany). *Forest Ecology and Management* 212, 253–263.
- Ward, J.S., Parker, G.R., Ferrandino, F.J. 1996. Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 83, 189–202.
- Warren, W.G., Olsen, P.F. 1964. A line intersect technique for assessing logging waste. *Forest Science* 10, 267–276.
- Webster, C.R., Jenkins, M.A. 2005. Coarse woody debris dynamics in the southern Appalachians as affected by topographic position and anthropogenic disturbance history. *Forest Ecology and Management* 217, 319–330.
- Westphal, C., Tremer, N., von Oheimb, G., Hansen, J., von Gadow, K., Härdtle, W. 2006. Is the reverse J-shaped diameter distribution universally applicable in European virgin beech forests? *Forest Ecology and Management* 223, 75–83.
- Whigham, D.F. 2004. The ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 583–621.
- Winter, S., Nowak, E. 2001. Totholz in bewirtschafteten und nicht bewirtschafteten Buchen- und Eichen-Hainbuchenwäldern im Biosphärenreservat Spreewald. *Natur- und Landschaftspflege Brandenburg* 10, 128–133.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G. 2009. *Mixed effects models and extension in ecology with R*. Springer, New York.

Köszönetnyilvánítás

Köszönet illeti Balázs Borbálát, Horváth Ferencet, Jeszenszky Pétert, Mázsa Katalint, Pásti Tamást, Somay Lászlót terepi segítségükért. A kiadvány létrejöttét a „Klímahatás - Az éghajlatváltozás hatásainak komplex vizsgálata, nemzeti K+F pályázatok előkészítése a Nyugat-ma-

gyarországi Egyetemen (TÁMOP-4.2.2.D-15/1/KONV-2015-0023)” projekt finanszírozta. A kutatást az Erdőrezervátum program, az OTKA (K-105896, K-79158) és az MTA Bolyai János Kutatási Ösztöndíja támogatta.

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 félszáraz, cseres-kocsánytalan tölgyesek ökológiai jellemzőit vizsgáltuk az Északi-középhegységben. Néztük, hogy milyen környezeti tényezők és faállomány-jellemzők befolyásolják a gyepszint összetételét, hogy közel négy évtized közvetlen emberi beavatkozástól mentes időszak milyen hatással van egy cseres-kocsánytalan tölgyes faállományának szerkezetére, összetételére, valamint azt, hogyan alakul a holtfa mennyisége kezelt gazdasági erdőkben és több évtizede felhagyott állományokban.

A lágyszárú fajok előfordulását elsősorban a lombkorona záródás, a fák mérete és a cserjeszint fejlettsége határozta meg, a legfontosabb állományjellemzők tehát a páratartalommal és a fényviszonyokkal vannak kapcsolatban.

Negyven év spontán fejlődés túl rövid idő ahhoz, hogy egy felhagyott, idős, félszáraz tölgyesben változatos fajösszetétel és faállomány-szerkezet alakuljon ki. Ehelyett egy kétszintű, fajösszetételében még viszonylag szegény állomány jött létre, amelynek felső lombkorona-szintjét három tölgyfaj, az alsót leginkább a mezei juhar alkotja. A szerkezeti jellemzők közül a holtfa reagált leggyorsabban a felhagyásra.

A rendszeres erdészeti kezelés alatt álló félszáraz tölgyesekben az összes holtfa átlagos mennyisége 11 m³/ha, míg a több évtizede felhagyott állományokban 45 m³/ha, amely megközelíti vagy el is éri a hasonló termőhelyű, érintetlen erdőkben található szintet. Ugyanakkor a természetes erdőkben a lebomlott, erősen korhadtt holtfa aránya jóval nagyobb, mint az általunk vizsgált felhagyott erdőkben.