

## 5.3. Az álló és fekvő holtfa

Ódor Péter

### 5.3.1. Bevezetés

Ha olyan erdőben járunk, amiben már régóta nem volt faanyagtermelés, a leglátványosabb különbség az általunk megszokott gazdasági hasznosítás alatt álló erdők képéhez képest a holtfa jelentős mennyiségű és változatos formájú megjelenése. A holtfa legszembeütőbb formái a kidőlt fák földön fekvő törzsei, ágai, az elhalt ágakkal és koronával rendelkező álló holtfák, a korona letörése után visszamaradt álló facsonkok és a fakivágások után visszamaradó tuskók (131–135. ábra).



**131. ábra** Az álló facsonkok és a fekvő törzsek más szaproxil közösségeknek biztosítanak élőhelyet (Rothwald Erdőrezervátum, Ausztria) (fotó: Ódor Péter)



**132. ábra** A korona letörésével frissen keletkezett magas facsonk (Szlovákia: Stužica Erdőrezervátum) (fotó: Ódor Péter)



**133. ábra** A korhadás előrehaladott állapotát mutató facsonk (Bükk-hegység: Óserdő Erdőrezervátum) (fotó: Ódor Péter)



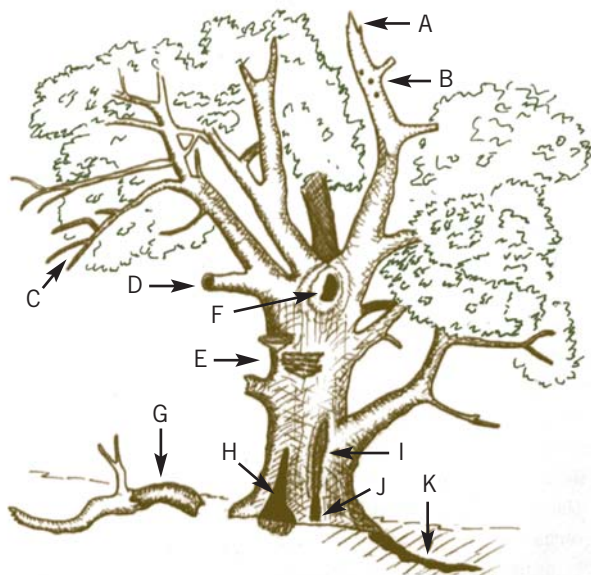
**134. ábra** Álló holtfa, valamint nagyméretű, fekvő törzsek kocsánytalan tölgyesben (Börzsöny: Csarna-völgy) (fotó: Ódor Péter)



**135. ábra** Kérgét veszített, kívül kemény, belül üreges, fekvő fatörzs kocsánytalan tölgyesben (Börzsöny: Csarna-völgy) (fotó: Ódor Péter)



Kevésbé egyértelmű, de az élő fák is rengeteg korhadó faanyagot tartalmaznak, hiszen az élő és a holtfa között nincs éles határ. Az élő fák törzsének jelentős része is elhalt, hiszen a törzs belső részét alkotó geszt esetében a vízszállító csövek már nem aktívák, azonban ezt még nem tekintjük holtfának, ezzel szemben az élő fák már korhadást, lebomlást mutató részeit igen. Ezek változatos formáit főleg idősebb fákon figyelhetjük meg, amelyeknél az elhalt részek sajátos mikroélőhelyeket képeznek, sok – speciális igényekkel rendelkező – élőlénynek nyújtva életteret (136. ábra), amit a hazai erdőkre vonatkozóan jelen kiadványunk 5.4. fejezetében mutatunk be. Ilyen mikroélőhelyek többek között a koronához még kapcsolódó elhalt vékonyabb és vastagabb ágak, amelyekben gyakran találunk harkályok képezte lyukakat, üregeket (136. ábra: A, B, C). A törzsben szintén megtalálhatók üregek, odúk, amelyek nyílásai a törzs felső és alapi részén egyaránt megjelenhetnek, sőt az alulról és felülről képződő üregek – jelentős függőleges kiterjedésű belső üreget képezve – össze is érhetnek (136. ábra: F, H). Ezeknek az üregeknek és odúknak a kialakításában az állatok (elsősorban harkályok), valamint a törzs belsejét korhasztó gombák egyaránt résztvesznek. Szintén a még élő fákon megjelenő holt faanyaghoz tartoznak a törzs kisebb sebzése helyén kialakuló tükörfoltok, hosszanti repedések, vízzel telt üregek (dendrotelmák, 136. ábra: I, D), de a földben visszamaradt nagyobb elhalt gyökérdarabok is a holtfa mennyiségét növelik (136. ábra: K).



**136. ábra** Idős élő fák elhalt részeihez kötődő mikroélőhelyek: elhalt, napfénynek kitett főág (A); harkályok vájta lyukakkal (B); koronában megjelenő elhalt vékony ágak (C); odúnyílások, amelyek megjelenhetnek a letört ágak törésfelületén (D); a törzs középső-felső (F), és alsó (H) részén egyaránt; függőleges sebzések (I); az alsó részen fanedv szívárgással (J); elhalt főgyökerek (K); évelő tapló termőtestek (E); és letört ágak (G) (STOKLAND és mtsai 2012 alapján)

A hazánk erdeinek nagy részét alkotó, gazdasági hasznosítás alatt álló erdőkben a holtfa mennyiségének csak töredékét találjuk ahhoz képest, amennyi természetes viszonyok mellett jelenne meg. Ez magától értetődő, hiszen az emberi tevékenység alapvetően a faanyag hasznosítására és feldolgozására irányul, vagyis pont az a faanyag, amely a természetes erdőkben holtfa formájában felhalmozódik majd lebomlik, a gazdasági erdőkben elszállításra kerül. Sajnos emellett megfigyelhető a holtfa felesleges (gazdasági érdekektől független, sőt azzal ellentétes) eltávolításának az igénye is, amelynek elsősorban szemléleti okai vannak: sokan a holtfában a rendezetlenség, elhanyagoltság jelét látják, illetve erdővédelmi szempontból is károsnak gondolják. Szerencsére ez a szemlélet egyre inkább háttérbe szorul, mára az erdőgazdálkodók is felismerték a holtfa rendkívül fontos szerepét az erdei ökoszisztémák folyamataiban, az erdei élővilág megőrzésében és az erdők védelmi funkcióiban, s mindez megmutatkozik a holtfa egyre nagyobb arányú megjelenésében.

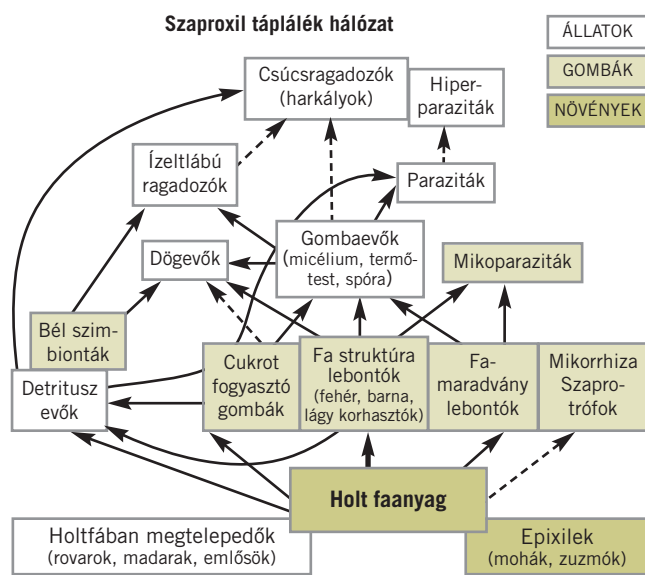
Mind hazai, mind nemzetközi források nagy számban állnak rendelkezésünkre a holtfa témakörében. A tudományos publikációk száma az 1990-es évektől kezdve folyamatosan gyarapszik, az elmúlt 10 évben évente 300–400 tanulmány foglalkozott a holtfa mennyiségével, keletkezésével és lebomlásával, valamint elsősorban a holtfa biológiai jelentőségével. A témában született rengeteg esettanulmány információ özönében szerencsére nem kell elvesznünk, hiszen sok áttekintő munka is rendelkezésünkre áll, amely összefoglalja a holtfához kapcsolódó kutatásokat. A nemzetközi publikációk közül úttörő jellegűnek mondható HARMON és mtsai (1986) szemléje, amely a holtfa mennyiségéről, funkciójáról és a biodiverzitásban betöltött szerepéről egy nagyon alapos áttekintést ad, elsősorban észak-amerikai ökoszisztémákra alapozva. Az európai holtfa viszonyok tekintetében megkerülhetetlen olvasmány JONSSON és KRUYSS (2001) által szerkesztett esettanulmány-gyűjtemény, amely elsősorban a boreális erdők holtfaviszonyaira koncentrálna. Általánosságban igaz, hogy a holtfa biológiai jelentőségét a legalaposabban a tajga régióban tárták fel a kutatók, amit talán az magyaráz, hogy e zóna biodiverzitása viszonylag szegényes a mérsékelt övi lombhullató, illetve a szubtrópusi és trópusi erdőkhez képest, és talán itt a legszembetűnőbb a holtfa biodiverzitást növelő szerepe. A legtöbb erdő-ökológiával foglalkozó általános szakkönyv és tankönyv szintén tartalmaz a holtfa szerepét taglaló fejezeteket (PETERKEN 1996, THOMAS és PACKHAM 2007). A holtfa biodiverzitásban betöltött szerepét a legnagyobb részletességgel STOKLAND és mtsai (2012) könyve tárgyalja, jelen fejezet is jelentős mértékben épít az ott összefoglalt ismeretekre. Számos, elsősorban gyakorlati

szakembereknek, illetve az érdeklődő nem ökológusoknak szóló tanulmány tárgyalja a holtfa fontosságát, ezek közül a WWF (World Wide Fund) által kiadott könyvet emelném ki (BOBIEC és mtsai 2005), amelynek kivonata magyar nyelven is kiadásra került (DUDLEY és mtsai 2017). Nemrég jelent meg VÍTKOVÁ és mtsai (2018) szemléje, amely a holtfa erdőgazdálkodáson belüli kezelésére vonatkozóan foglalja össze a legfontosabb információkat.

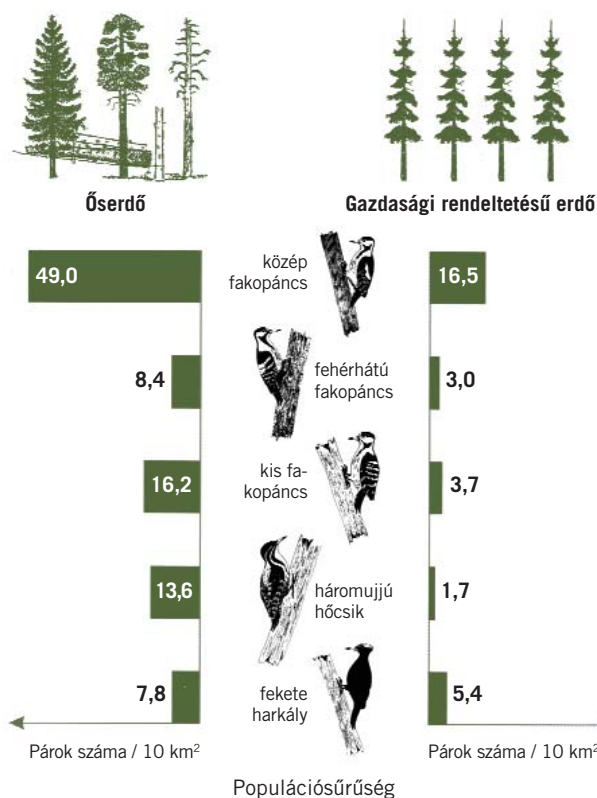
Magyar nyelven is bőséggel állnak rendelkezésre áttekintő, főleg gyakorlati szakembereknek szóló tanulmányok. A Pro Silva Hungaria Egyesület gondozásában kiadott szakkönyv az elsők között adott áttekintést a holtfa jelentőségéről (FRANK 2000), a téma leg részletesebb kifejtését pedig „A holtfa” című könyvben találjuk (CSÓKA és LAKATOS 2014). Emellett az erdőgazdálkodást és az erdei biodiverzitás kapcsolatát feltáró könyvekben, tanulmányokban is mindig megjelenik a holtfa jelentőségének kérdése (FRANK és SZMORAD 2014, KORDA 2016). Jelen tanulmányban elsősorban az említett, magyar nyelven elérhető forrásokra hivatkozunk, külföldi szakirodalmakra csak akkor, ha a szóban forgó információ vagy összefüggés magyar nyelvű kiadványban nem elérhető.

### 5.3.2. A holtfa biológiai jelentősége

A holtfa lebontása egy alapvetően biológiai folyamat, amely egy teljes funkcionális szaproxil (azaz: az elhalt faanyag elfogyasztásán alapuló, illetve arra épülő) táplálékhálózat kialakulását biztosítja, s egyúttal rengeteg fajnak életteret nyújt (137. ábra). Sok élőlénycsoport csak közvetetten kapcsolódik a hálózathoz, a holtfa nem táplálékforrást biztosít számukra, hanem életteret (költőhelyet, aljzatot). Ilyenek például a fában fészkelő, odúlakó madarak (lásd jelen kiadványunk 4.5. és 4.6. fejezetét), amelyek számára az élő faanyag mellett az elhalt álló fák és facsonkok biztosítják a legkedvezőbb feltételeket az odúkészítésre (137. ábra: holtfában fészkelők). A holtfa jelentőségét az odúlakó madarak szempontjából rengeteg tanulmány és szakcikk tárgyalja, fontos magyar nyelvű összefoglalást adnak róla CSÓKA (2000), ÓNODI és WINKLER (2014), valamint ZÖLEI és SELMECZI KOVÁCS (2016) könyvfejezetei. A teljes odúlakó madárközösség szempontjából kulcs szerepe van az elsődleges odúlakó madarak (azaz a harkályok) denzitásának, diverzitásának és fajösszetételének, hiszen az általuk készített odúk teszik lehetővé a másodlagos odúlakók (pl. cinegék, légykapók, galambok) fészkelését. Számos tanulmány bizonyítja, hogy a



137. ábra A korhadó faanyagra épülő szaproxil táplálékhálózat. Az élőlényeket a hálózatban betöltött funkciójuk alapján rendeztük csoportokba. A csoportok közötti nyilak a közöttük megvalósuló anyag- és energiaáramokat jelölik, a vonalak vastagsága az áramok fontosságát reprezentálja (STOKLAND és mtsai 2012 alapján)



138. ábra Őserdő és kezelt ültetvény különbsége különböző harkályfajok populációdensitása tekintetében a Białowieża Nemzeti Park területén (BOBIEC és mtsai 2005 alapján)

holtfa mennyisége és minősége alapvetően meghatározza a madárközösséget, a holtfában gazdag természetes erdők harkályok tekintetében nagyobb denzitást (állománysűrűséget) és fajgazdagságot biztosítanak. A 138. ábra



a Białowieża Nemzeti Park esetében mutatja a természetes erdőállomány és a kezelt erdők esetében különböző harkályfajok denzitásának különbségeit. A másodlagos odúlakók denzitását sok esetben az odúk elérhetősége korlátozza. Ezt figyelembe véve nagy jelentősége van a mesterséges odúk kihelyezésének, de természetes viszonyok között az odúkínálatot a harkályok denzitása, illetve a holtfa mennyisége tudja növelni. E tekintetben az idős élő fáknak (matuzsálemeknek, biotópfáknak), nagyméretű álló holtfáknak és facsonkoknak van óriási jelentősége. A madárközösség gazdagságának – bár ez önmagában, mint biodiverzitás is jelentős értéket képvisel – igen fontos szerepe van a biológiai védekezésben és az erdővédelemben. Az odúlakó énekesmadarak fő táplálékát a lepkehernyők és más tömegesen előforduló rovarlárvák jelentik a fészkelési időszakban. Egy kékcinege pár fészkelési időszakban 15–20 000 lepkehernyőt etet meg fiókáival, ami jelentősen mérsékelni tudja a hernyők által okozott lombfogyasztást is (TÖRÖK 1998, BERECZKI és mtsai 2014, LAKATOS és CSÓKA 2014).

További passzív résztvevői a szaproxil táplálék-hálózatnak a növények, amelyek a holtfát csak aljzatul használják, lebontásában nem vesznek részt (ÓDOR 2014) (137. ábra: epixilek). E tekintetben a három legfontosabb élőlénycsoportot az edényes növények, a mohák és a – gombák és algák együttélése során létrejövő – zuzmók adják. A mohák és a zuzmók alapvetően a faanyag felszínét népesítik be, ezért a szaproxil közösségeken belül epixil („a faanyag felszínén élő”) csoportoknak is szokták őket hívni. Már az élő fák kérgén is megtaláljuk őket (mint „fán élő”, vagyis epifiton) közösségeket, de a kéreg lehullása és a faanyag korhadása során folyamatosan jelen vannak ezen az aljzaton, sőt több fajuk specialistaként kötődik a holtfához. Az edényes növények inkább a korhadás végső fázisában jelennek meg nagyobb tömegben, amikor a fa nagy része már talajjá alakult. Közülük főleg a magas szervesanyag-tartalmat és a bolygatott viszonyokat jól tűrő fajok fordulnak elő nagyobb gyakorisággal (pl. csalán, nehézszagú gólyaorr, vagy különböző páfrányok), kifejezetten holtfához kötődő edényes növények Európában nincsenek.

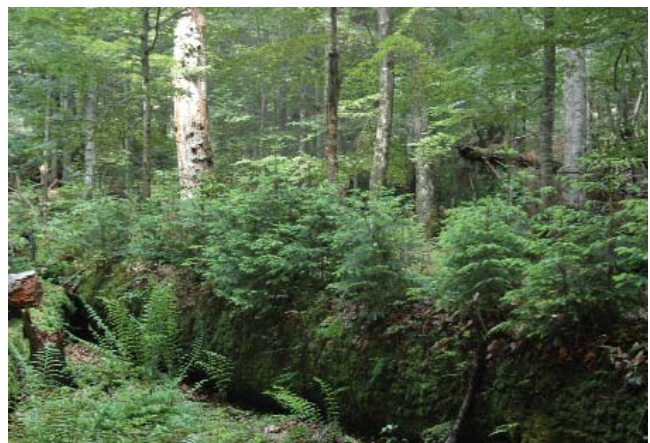
Bizonyos erdőtípusokban és bizonyos fajok esetében a holtfának óriási szerepe lehet az erdők felújulásában. A boreális és a magashegységi tűlevelű, illetve elegyes erdőkben a tűlevelű fajok (pl. Európában a luc- és a jegenyefenyő) felújulása alapvetően a nagyméretű kidőlt fatörzsekhez kapcsolódik (139–140. ábra). Természetközeli erdőkben gyakran láthatók a „dajkafák”, amelyeken sorban jelenik meg a tűlevelű újulat, illetve az idősebb faegyedek lineáris térbeli mintázata is utal az egykori fatörzsek elhelyezkedésére (TÓTH 2010, 2014). A 141. ábra jól mutatja, hogy ahhoz képest, hogy

a holtfa és a gyökértányérok elenyésző hányadát borítják a talajfelszínnek, egy magashegységi lucosban a luc felújulása alapvetően ezekhez az aljzatokhoz kötődik. Ennek hátterében az áll, hogy mind a csirázás, mind a növekedés szempontjából kedvezőbb mikroélelőhelyet biztosít a magoknak és az újulatnak a holtfa nedves felzíne, mint a vastag mohaszőnyeggel és tűavarral borított talaj, ahol a magvesztés nagyobb. Hasonló jelenséggel találkozhatunk ligeterdőkben és láperdőkben is, ahol pedig a talaj rendszeres elöntését eredményező áradásokkal szemben biztosítanak kedvezőbb felújulási feltételeket a fekvő holtfák és facsonkok.

Egy következő, a holtfát leginkább élettérnek és nem tápláléknak használó élőlénycsoport a hangyák (CSÓKA és CSÓSZ 2014). A faodvasító hangyák (*Camponotus* spp.) a fák szíjácsában a korai pászták mentén hosszú függőleges járatokat alakítanak ki, de különböző egyéb hangyafajok a gesztben is létrehozhatnak hasonló üregeket. Mint általános ragadozók, a hangyák jelentős szerepet játszanak a szaproxil táplálék-hálózatban, valamint a járataik kiváló kolonizációs csatornát biztosítanak a gombáknak.



139. ábra A fiatal luc gyökere még őrzi a dajkafa alakját (Ausztria: Rothwald Erdőrezervátum) (fotó: Ódor Péter)

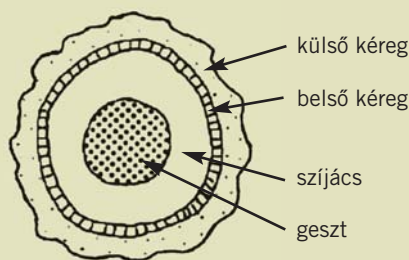


140. ábra Luc újulat tömeges megjelenése korhadó fatörzsen (Ausztria: Rothwald Erdőrezervátum) (fotó: Ódor Péter)

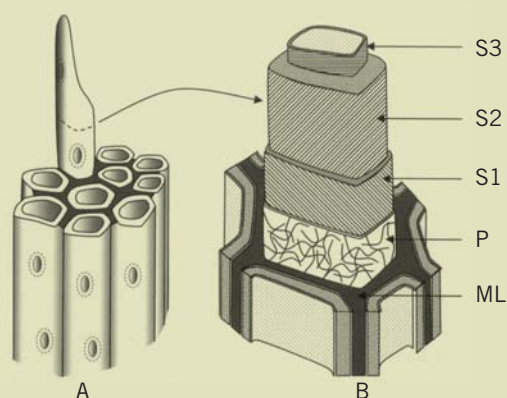
### A fatest felépítése

A szaproxil táplálékhalózat elsődleges forrása maga a faanyag, legfontosabb szereplői pedig az ennek elsődleges lebontását végző gombák. A friss faanyag legnagyobb részét a fatest teszi ki, amelynek belső, aktív vízszállítást nem végző része a geszt, külső része a szíjács, amelyben aktív vízszállítást végző vízszállító sejteket és vízszállító csöveket találunk. Ennek megfelelően a szíjács víztartalma, tápanyagtartalma magasabb, lebontása gyorsabb, a gesztet az alacsonyabb víztartalom mellett a fatestben felhalmozódó konzerváló és cserzőanyagok is ellenállóbbá teszik. A fatestet vékony köpenyként veszi körül a kambium osztódó szövete és a belső kéreg, amelyben az asszimilátumok áramlanak a rostasejtekben, rostacsövekben. Ez egy vékony, viszont tápanyagokban, vízben és cukrokban igen gazdag réteg, vagyis a legkedvezőbb feltételeket teremti meg a lebontást végző szervezetek számára. Ezt védi kívülről az elhalt sejtekből álló, magas tannintartalmú, ellenálló külső kéreg. A fatestet vízszállító sejtek (nyitvatermők és zárvatermők esetében), illetve vízszállító csövek (csak a zárvatermők esetében) alkotják, ezen kívül megtalálhatók benne a farostok, illetve a sugárirányban elhelyezkedő bélsugarakat képező fa-parenchima sejtek. A vízszállító sejtek (és csövek) vastag falú üreges elemek, amelynek lumenjében áramlik a víz, valamint a lumen tekinthető a lebontást végző gombák fő támadási vonalának is (SÁRKÁNY és HARASZTHY 1991). A csöveket egy magas lignintartalmú középlemez cementként köti össze, ezen belül találjuk a cellulózból álló elsődleges sejtfalet, majd a három rétegű másodlagos sejtfalet, melynek belső és külső rétegét elsősorban lignin, középső rétegét főleg cellulóz és hemicellulóz alkotja. A lebontó szervezetek számára a korhadás során a fatestet alkotó három fő makromolekula – a cellulóz, a hemicellulózok és a lignin – lebontása jelenti a legnagyobb kihívást (STOKLAND és mtsai 2012). A cellulóz hosszú szálakból (mikrofibrillumokból) áll, amelyek további szálakká, majd kötegekké fonódnak össze. A szálak alapegységét egymáshoz átellenes irányban kapcsolódó béta D-glükóz molekulák (cellubióz diszacharidok) alkotják,

amelyeket kovalens (C-O-C) kötések kapcsolnak össze. Cellulóz alkotja a fatest 40–50%-át. Ehhez képest a hemicellulózok esetében a cukormolekulák elágazó láncokat képeznek, valamint a molekula építőegységei is változatosabbak, a tűlevelű fák esetében a leggyakoribb alapegység a glükomannóz (ami egy glükóz és egy mannóz cukormolekula diszacharidja), míg a lombos fák esetében a leggyakoribb építőelem a xilán, amely xilóz cukormolekulákból áll. A hemicellulózoknak hálózatos felépítésükből adódóan jelentős összekötő szerepük van a cellulóz és a lignin makromolekulák között, arányuk a lombos fákban magasabb (25–40%), mint a tűlevelűekben (23–30%). A hemicellulózok lebontása, kisebb molekulaméretük és stabilitásuk miatt jóval egyszerűbb, mint a cellulózé. A lignin egy bonyolult, háromdimenziós szerkezetű makromolekula, amely a cellulózzal és a hemicellulózzal ellentétben nem cukor alegységekből, hanem aromás oxigén tartalmú alegységekből (különböző fenil-propánokból) áll, amelyek kovalens (C-C és C-O-C) kötésekkel kapcsolódnak mind egymáshoz, mind a hemicellulóz és cellulóz molekulákhoz. A három közül a lignin a lebontó folyamatoknak leginkább ellenállóbb molekula, így aránya meghatározza a fák lebontási idejét. Ez az érték a tűlevelű fákban magasabb (25–35%), mint a lombosokban (18–25%), ami általában az utóbbiak gyorsabb lebontását eredményezi. Ezen kívül a gesztben – többnyire a fafajokra egyedileg jellemző módon – felhalmozódhatnak különféle másodlagos anyagcseretermékek (gyanták, alkaloidok, cserzőanyagok, ásványi sók), amelyek közül több fungicid hatású. Bár ezeknek az anyagcseretermékeknek az aránya igen alacsony, nagymértékben meg tudják növelni a lebontás idejét, néhány faj (pl. tuják, tölgyek) esetében extra fennmaradási időt eredményezve.

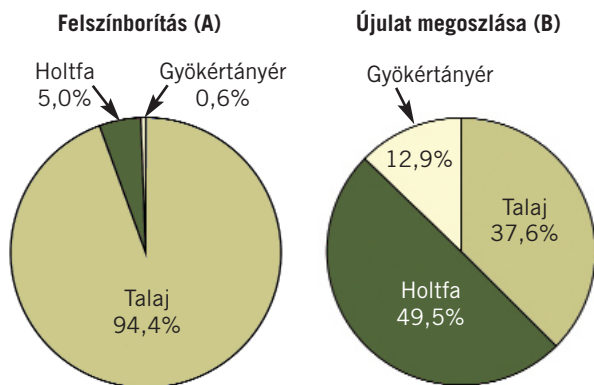


A fatörzs keresztmetszetének vázlatos szerkezete (HARMON és mtsai 1986 alapján)



A fatest szerkezetének sematikus rajza. (A) Egymáshoz illeszkedő vízszállító sejtek (tracheidák). (B) Egy vízszállító sejt nagyított képe és a sejtfalet szerkezet: középlemez (ML); elsődleges sejtfalet (P); másodlagos sejtfalet külső (S1), középső (S2), és belső (S3) rétege; legfelül a sejt ürege látható (STOKLAND és mtsai 2012 alapján)





**141. ábra** A holtfa jelentősége a luc felújulásában egy magashegységi lucos őserdőben. (A) A különböző aljzatok felszínborításarányai. (B) Az újulat megoszlása a különböző aljzatokon (BOBIEC és mtsai 2005 alapján)

A fatest legnagyobb részét gombák bontják le (139. ábra: a fatest strukturális lebontói), amelyek három jellemző korhadási típust eredményeznek: ez a fehér-, a barna- és a lágykorhadás (STOKLAND és mtsai 2012). A fehérkorhasztó gombák a fatest mindhárom komponensét képesek lebontani, a gombafonalak (hifák) a fasejtek üregében növekednek, a lebontás az üreg felől történik. Nevét a bomlás során keletkező nagy porozitású, morzsalékos, fehér színű faanyagról kapta. A lebontás történhet mindhárom molekula esetében egy időben, de vannak fajok, amelyek előbb a lignint bontják le, a visszamaradó cellulóz és hemicellulóz pedig hosszanti, méhsejtszerű struktúrákat képez a fatestben. A lombos fák leggyakoribb lebontó gombái – például a FOLCZ és PAPP (2014) munkájában részletesen ismertetett bükkfatapló (*Fomes fomentarius*), lepketapló (*Trametes versicolor*), gyűrűs tuskógomba (*Armillaria mellea*) vagy kései laskagomba (*Pleurotus ostreatus*) – ebbe a típusba tartoznak. A fajok többnyire látens szaporítóképleteik révén már az élő fa szíjácsában megtalálhatók, azonban csak akkor képesek aktiválódni, amikor a szíjács víztartalma lecsökken, vagyis a fa elpusztul, viszont ezután igen gyorsan megindul a faanyag korhadása, mivel nincs már szükség kolonizációra (BODDY 2001).

A másik legerjedtebb korhadási mód a barnakorhadás, amelyet szintén gombák végeznek. Ez a fajta korhadás főleg a tűlevelű fákra jellemző, de lombos fákban is találunk barnakorhasztó gombákat. A leggyakoribb ide tartozó fajok a labirintus tapló (*Deadela quercina*), a májgomba (*Fistulina hepatica*), a szegett tapló (*Fomitopsis pinicola*), a sárga gévagomba (*Laetiphorus sulphureus*) vagy a nyírfatapló (*Piptoporus betulinus*) (FOLCZ és PAPP 2014). Ezek a fajok a lignint nem, csak a cellulózt és a hemicellulózt képesek bontani, így a névadás a korhadás során visszamaradó lignin barnás szí-

nére vezethető vissza. A barnakorhasztást végző gombák is az üreg felől támadják a fasejteket, de mivel a cellulóz és hemicellulóz főleg a másodlagos sejtfal középső rétegében található, a ligninben gazdag belső rétegen történő áthatoláshoz savas segédanyagokra (oxálsav, kelátok) van szükség, ami egyrészt lassabb bomlást, másrészt a faanyag savasabb viszonyait eredményezi. A bomlás itt elsődlegesen a cellulóz szálakra irányul: a szálak feldarabolódása miatt a fatestben sugárirányú töredezettség alakul ki, hasábos szerkezetet eredményezve. Mind a fehér-, mind a barnakorhadásra jellemző, hogy alapvetően aerob, oxigénigényes folyamat, ezért főleg szárazföldi viszonyok mellett figyelhető meg.

A lágykorhasztó gombák közé alapvetően az aszkuszos gombák tartoznak. Ezek a barnakorhadáshoz hasonlóan csak a cellulózt és a hemicellulózt képesek lebontani, azonban a gombafonalak a barnakorhasztókkal ellentétben nem a fatest üregeiben, hanem a sejtfalban helyezkednek el, a középső (cellulózból gazdag) falréteget bontják. Emiatt a gombafonalak terjedése lassabb (kevésbé gyors és agresszív, mint a másik két típus esetében), a bontási pontokon a falban üregek jönnek létre. Az így bontott faanyag színe ebben az esetben is barna, viszont állaga a barna korhadáshoz képest lágyabb, szivacsosabb. Ez a korhadási mód kevésbé oxigénigényes, ezért főleg vízi, illetve nedves körülmények között jellemző.

A gombákon kívül baktériumok is részt vehetnek a fatest lebontásában, mind a cellulóz, mind a lignin feldolgozását elvégezve. Azonban ez a folyamat a gombák sebességéhez képest meglehetősen lassú, vagyis amikor a környezeti viszonyok alkalmasak a fehér- és barnakorhasztó gombák megjelenéséhez, a baktériumok jelentősége lényegében elhanyagolható. A baktériumok azonban az anaerob viszonyokat még a lágykorhasztó gombáknál is jobban elviselik. A lebontás egyedüli szervezetei lehetnek a lópokban, de a folyóvizekbe és a tavakba került holtfa lebontásában is meghatározó szerepük van (a lágykorhasztó aszkuszos gombák mellett).

Bár a fatest strukturáját meghatározó három makromolekulához képest mennyiségük elhanyagolható, a faanyag tartalmaz könnyen oldódó és lebontható asszimilátumokat, különböző oldott cukrokat (mono- és diszacharidokat), amelyeket elsősorban a vékony belső kéregben, illetve kis mennyiségben a szíjácsban találunk. Ezek igen gyors lebontását elsősorban aszkuszos gombák végzik (139. ábra: cukrot fogyasztó gombák), két fő típusuk az egysejtű élesztőgombák (*Sacharomycotina*), valamint a rendszertanilag igen heterogén, kék színeződést okozó (ofiozomatoid) gombák. Ezek a holt (illetve sokszor még élő) fa szinte első kolonizálói, amelyek a különböző kéregbevételek mentén érik el a belső kérget és a szíjácsot, alapvetően jól terjedő,

rövid életidejű, gyors szaporodásra képes (ruderalis stratégiájú) gombák. Terjedésükben nagy szerepet játszanak a fatestben, és főleg a belső kéregben élő rovarok például a szűbogarak. Sok fajuk nem csak a lebontásban játszik szerepet, hanem kifejezetten patogén, például ide tartozik a szilfavész okozó gomba (*Ophiostoma novoulmi*) is.

Míg a fatest anyagainak lebontása speciális enzimeket igényel, amelyekkel csak az elsődleges lebontó gombák (fehér-, barna- és lágykorhasztók) rendelkeznek, az utánuk visszamaradt már részlegesen lebontott makromolekulák és sejtfa-maradványok lebontását már olyan gombák is meg tudják oldani, amelyek az intakt fatest bontására nem képesek. Ezek a fatest-maradvány lebontók, vagy másodlagos lebontók (137. ábra), amelyek rendszertanilag változatos csoportokba tartoznak: bazídiumos, fonalas aszkuszos és egysejtű élesztőgombákat egyaránt találunk közöttük. Az előző csoporttól megkülönbözteti őket, hogy nem cukrokat, hanem az elsődleges lebontók után visszamaradó makromolekulákat hasznosítanak. Ezeket az anyagokat a specialista faanyag-lebontó gombákon kívül már sok esetben talajlakó szaprotróf gombák – főleg a korhadás végső stádiumában megjelenő bazídiumos gombák, például turjángombák, tintagombák, fülőkék, szegfűgombák, porhanyósgombák (FOLCZ és PAPP 2014) – is tudják hasznosítani. Sőt számos ektomikorrhiza gomba is képes (másodlagos metabolizmussal) szerves anyagok lebontására.

Bár a lebontás folyamatában az elhalt faanyagot fogyasztó (detritusz-evő) állatok szerepe kisebb, mint a gombáké, a faanyag feltárásában, valamint a táplálék-hálózat kialakításában mégis óriási a jelentőségük (137. ábra). Funkcionális szempontból teljesen más táplálkozási apparátust és stratégiát igényel a faanyag sejtartalmának és a tápanyagokban gazdag (legnagyobb mértékben a belső kéregben és a kambiumban rendelkezésre álló) fanedvnek a feldolgozása, mint a fatest belsejét meghatározó (cellulózt, hemicellulózt és lignint tartalmazó) sejtfa lebontása. A legnagyobb tömegben a korhadás elején jelen levő belső kérget kolonizálják a rovarok, itt fejlesztik járataikat a szűbogarak (*Scolitidea*), különböző cincérek (*Cerambycidae*) és díszbogarak (*Buprestidae*) lárvái. Az itt található, szénhidrátban és fehérjében gazdag sejtartalom és fanedv emésztése nem okoz különösebb nehézséget, emiatt a belső kéregben rovarjáratok és üregek kiterjedt hálózatát találjuk. Ez a kedvező réteg azonban csak viszonylag rövid ideig áll rendelkezésre, ezért a kifejezetten ide kötődő rovarok életciklusa is többnyire meglehetősen rövid. Nagyobb kihívást jelent a fatest belsejében levő sejtfa-komponensek emésztése. Ez részben úgy lehetséges, hogy az itt fejlődő detritusz-evő rovarok már a gombák által előemésztett tápanyagokat használják fel, de a leggyako-

ribb, hogy az itt táplálkozó lárvák emésztőrendszerében cellulózbontó endoszimbionták (baktériumok, illetve gombák) találhatóak. A mikroélőhely nagyobb stabilitásából adódóan a fatestben élő rovarok életciklusa is hosszabb (sokszor több éves), mint a belső kérget kolonizálóké. A legfontosabb ide tartozó csoportok a bogarak közül az álszúk (*Anobiidae*), a szarvasbogarak (*Lucanidae*), a cincérfélék (*Cerambycidae*), a díszbogarak (*Buprestidae*) és a ganéjtúrók (*Scarabaeidae*). A cincérek és díszbogarak közül több faj lárvája a belső kéregben képez kiterjedt járatrendszert, a bábozódás azonban már a fatest mélyebb rétegeiben történik (számos ide tartozó faj élőhelyéről és életmódjáról részletes ismertetést találunk KOVÁCS (2014) munkájában). A bogarakon kívül a fatestben képeznek járatokat a farontó lepkék (*Cossidae*), az üvegszárnyú lepkék (*Sessidae*), a fadarazsak (*Siricidae*), valamint az előrehaladott korhadásra jellemző lószúnyogok (*Typhulidae*) lárvái (CSÓKA 2014). A faanyag felhasználásán kívül a detritusz-evő rovaroknak óriási jelentőségük van a gombák kolonizációjában, mivel járataikkal feltárják és elérhetővé teszik a fatestet más szervezetek számára.

A táplálék-hálózat harmadik szintjét képezik a faanyagot elsődlegesen fogyasztó szervezetekre épülő funkcionális csoportok, a gombaevők, dögevők és predátorok (ragadozók) (137. ábra). A faanyagban felhalmozódó gomba fontos táplálékforrása több állatcsoportnak, s ez a táplálékmenyiség a korhadás előrehaladása során egyre jobban növekszik – egy erősen korhadt fatörzs tömegének 30–40%-át már a gombák vázanyaga (kitin) alkotja (HARMON és mtsai 1986). Funkcionálisan eltérnek a gombák termőtestjét, spóráit és a gombafonalakat fogyasztó szervezetek. A gomba termőtestek mind szerkezetükben, méretükben, kémiai összetételükben és élettartamukban igen változatos mikroélőhelyet és táplálékot képeznek. Az évelő termőtestű gombák esetében a termőtest élettartama alatt több generációs ciklusa is lezajlik a termőtestet fogyasztó rovaroknak, valamint a termőtest öregedésével a hozzá kapcsolódó közösség szerkezete és összetétele is átalakul. A gombák termőtestét fogyasztó legfontosabb élőlény-csoportok a gombabogarak (*Ciidae*), a gombaszúnyogok (*Mycetophilidae*) és a molyok (*Tineidae*). Egyes szervezetek kifejezetten a gombaspórák fogyasztására specializálódtak, ilyenek például a taplók csöves termőrétegébe behatolni képes apró paránybogarak (*Ptiliidae*), egyes holyva fajok (*Staphylinidae*), vagy a termőtest alatt a spórákat felfogó hálót készítő *Keroplastidae* szúnyogcsoport.

A járatokban felhalmozódó állati maradványok feldolgozását végzik a dögevők, például a porvák (*Dermestidae*), vagy a katonalegyek (*Stratiomyidae*) lárvái (137. ábra). Az elsődleges fogyasztókhöz nagy mennyi-

ségben kapcsolódnak ragadozó rovarok, amelyek fontos szerepet töltenek be az erdei ökoszisztéma stabilitásában is. Sok csoportjuk – például a pattanóbogarak (*Elateridae*), vagy a szúfarkasok (*Cleridae*) – esetében a lárvá és az imágó hengeres teste segíti a préda járataiba való könnyű behatolást, míg más csoportoknak – például sutabogarak (*Histeridae*) – az igen lapos testfelépítés teszi lehetővé a kéreg alatti hatékony táplálékszerzést. A kétszárnyúak közül fontos ragadozó életmódú csoportok a szuronyoslegyek (*Lonchaidae*) és a falegyek (*Xylopagidae*).

Érdekes módon nem csak állatok funkcionálhatnak ragadozóként, hanem gombák is. Egyes gombafajok (pl. a laskagombák) ragados, toxikus cseppeket választanak ki a gombafonalaikon, amelyekkel elsősorban fonálférgeket képesek csapdába ejteni és felemészteni. Ez természetesen csak egy másodlagos táplálékszerzése a többnyire fakorhasztó gombáknak, s hasonlóan a rovaremészítő növényekhez (pl. a lópokon élő harmatfű) elsősorban a nitrogénforrás kiegészítését szolgálja.

Az ízeltlábúak és gombák mellett óriási jelentősége van a szaproxil táplálékhálózat csúcsragadozóinak. Közülük is kiemelkedik a harkályok szerepe, amelyek folyamatosan vésik, aprítják a faanyagot elsősorban rovarok után kutatva. Mindennek a táplálékhálózatban betöltött szerepen kívül óriási jelentősége van a holtfa fizikai feltárása szempontjából is.

A táplálékhálózat viszonylag rejtett, de igen nagy számú és fajgazdagságú csoportját alkotják a paraziták és parazitoidok (137. ábra). A valódi paraziták többnyire gazdaspecifikus, a gazdánál jóval kisebb szervezetek, amelyek életciklusuk során hosszú távon együtt élnek a gazdaállattal anélkül, hogy elpusztítanák. Ez a csoport viszonylag kevésbé feltárt a szaproxil táplálékhálózatban belül (a parazitákat elsősorban akkor kutatják, ha annak gyakorlati jelentősége van, a szaproxil szervezeteknél ez kevésbé érvényes), a legismertebb példa a szúbogarakhoz kapcsolódó különböző fonálférgek (*Nematoda*) és atkák (*Acar*) csoportja. A parazitoidok ezzel szemben a gazdát viszonylag gyorsan és intenzíven felemészti, annak pusztulását okozva. A hártvászárnyúak közül több fürkészcsoport – például a gyilkosfürkészek (*Branconidae*) – a rovarlárvák jelentős mortalitását okozza: a nőstények hosszú tojócsövükkel a fakérgen átszűrve helyezik el petéjüket a lárváknak, amelyek kifejlődve elfogyasztják azt. A kétszárnyúakhoz tartozó fürkészlegyek (*Tachinidae*) a lárvák járataiba helyezik petéjüket, amelyek kifejlődve aktív mozgással jutnak a gazdalárvához. Különleges (és kevésbé feltárt) kapcsolat a hiperparazitizmus, amikor a parazita gazdaállata szintén parazitoid; ez egyes hártvászárnyú csoportoknál (pl. *Perilampidae* darazsak) fordul elő. A parazitoidokra jóval szélesebb gazdaspektrum jellemző, mint a valódi parazitákra, erdővédelmi

szabályozó szerepük óriási. Abból a szempontból a legérzékenyebb csoportnak tekinthetők, hogy ha a holtfa hiánya miatt sérül a szaproxil táplálékhálózat, akkor a paraziták és parazitoidok elsőként és a legnagyobb érzékenységgel reagálnak erre. A szaproxil hálózathoz kapcsolódó ragadozó és parazita kapcsolatokról részletesebben CSÓKA (2000), továbbá ANDRÉSI és mtsai (2014) könyvfejezeteiben olvashatunk.

Gombák is megjelenhetnek lignikol gombák parazitájaként. Biotróf parazitizmus esetében a gomba viszonylag hosszan kapcsolódik a gazdafajhoz, folyamatosan elvonva annak anyagcsere-termékeit (ezek a kapcsolatok többnyire fajspecifikusak, például a *Tremella* gombákra jellemzők). A nekrotróf paraziták gyakorlatilag válogatás nélkül képesek felemészteni a körülöttük megtalálható gombafonalakat, viszonylag gyors és nagymértékű mortalitást okozva. Az érintett fajok többnyire egyszerre képesek nekrotróf parazita és szaproxil aktivitásra, s ez a kapcsolat bizonyos szempontból lignikol gombák közötti kompetíciónak is felfogható (RAYNER és BODDY 1988).

A korhadó faanyag bomlásához kapcsolódó (viszonylag bonyolult) táplálékhálózat jelentősége a teljes erdei ökoszisztéma szempontjából óriási, mivel stabil populációit képesek fenntartani azoknak a ragadozó és parazita szervezeteknek, amelyek fontos szabályozó és erdővédelmi szerepet töltenek be a korhadó fákhöz nem kapcsolódó elsődleges fogyasztók (pl. lombozatot fogyasztó lepkehernyók) szabályozásában. Ezen megfontolások alapján nevezik a hazai erdővédelmi szakemberek a holtfát az „erdő immunrendszerének” (CSÓKA 2000).

### 5.3.3. A holtfához kötődő életközösségek szukcessziója a korhadás során

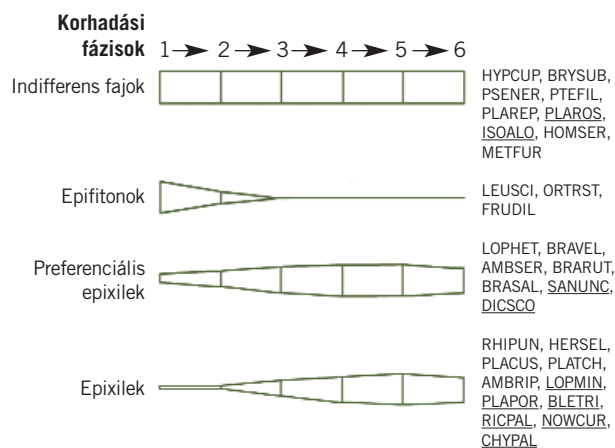
A szaproxil életközösség több szempontból is részrendszerekre bontott. Ugyanazt a funkcionális csoportot más fajok képviselik a különböző fafajok lebontása során, más közösség kapcsolódik a holtfa különböző formáihoz (tükröfoltok, koronában levő száraz ágak, faodvak, álló facsonkok, fekvő fatörzsek, földön fekvő vékony ágak). Ez alapján elmondható, hogy a szaproxil közösség gazdagsága szempontjából igen nagy jelentősége van a fafajdiverzitásnak, valamint a holtfa szerkezeti diverzitásának, azaz a különböző holtfa-formák egyidejű, és megfelelő mennyiségű jelenlétének is.

Szinte az összes holtfához kötődő nagyobb élőlénycsoport esetében megfigyelhető a fajösszetétel folyamatos változása a korhadás során (szukcesszió). A holtfa felületéhez passzívan kapcsolódó mohaközösség



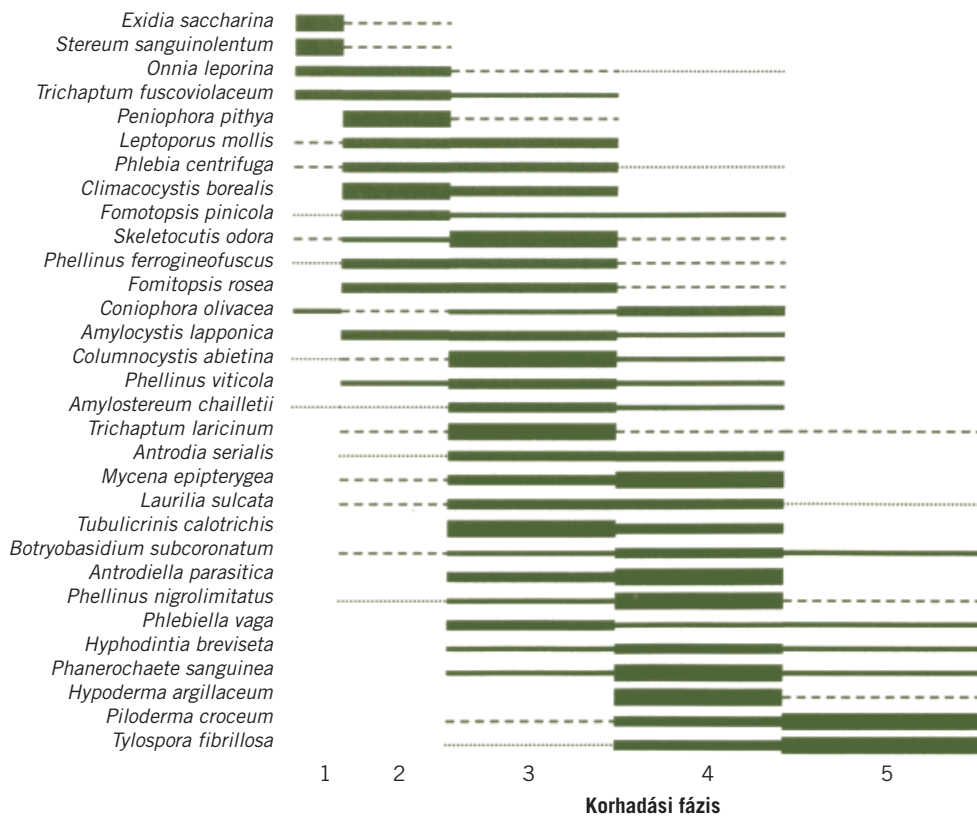
esetében a kéreggel borított fatörzseken főleg kéreglakó (epifiton) fajok fordulnak elő (amelyek már az élő fatörzseken is jelen vannak), majd a kéreg lehullása és a faanyag felszínének felpuhulása után tudnak megtelepedni a specialista korhadéklakó mohák, amelyeket a korhadás végső stádiumaiban a túlevelű erdőkben talajlakó mohák, a lombhullató erdőkben pedig inkább edényes növények követnek. A legtöbb faj azonban a korhadás stádiumaihoz viszonylag széles toleranciát mutat (pl. kérgeken és korhadékon is jelen van), vagy akár teljesen indifferens a korhadási állapot szempontjából (ÓDOR és VAN HEES 2004) (142. ábra).

A gombaközösség korhadást követő szukcessziója (illetve az ahhoz kapcsolódó különböző szukcessziós utak) igen részletesen dokumentáltak (BODDY 2001, HEILMANN-CLAUSEN 2001, STOKLAND és mtsai 2012, RENVALL 1995) (143. ábra). A fatest belső részében (a gesztben) már az élő, idős fákból jelen vannak egyes gombák szaporító képletei, amelyek a fa gyengülésével aktiválódnak, korhadat részeket alakítva ki az elhalt (illetve a még élő) fák belsejében. Ezek többnyire fafaj-specifikus taplógombák, amelyekre viszonylag lassú növekedés, valamint a stresszhez való alkalmazkodás jellemző. Más gombafajok viszonylag gyorsan kolonizálják a fákat a különböző kéregsebzéseken keresztül,



**142. ábra** Különböző mohafajok előfordulási valószínűsége magyarországi bükkös erdőrezervátumokban, bükkfák különböző korhadási stádiumaiban. A csíkok vastagsága az előfordulási valószínűségeket jelenti, faj alapú előfordulási modellek alapján. Az ábra bal oldalán a 4 fajcsoport látható a fajok egyedi válasza alapján, jobb oldalon a fajok nevéből képzett hatbetűs kódok láthatóak. Az aláhúzott fajok hazánkban elsősorban a bükkös klímazonán belül, hűvösebb és párásabb szurdokerdőkben fordulnak elő (ÓDOR és VAN HEES 2004 alapján)

elsősorban a belső kéregben és a szíjácsban fejtve ki hatásukat. Ezek főleg a cukor-lebontó, színeződést okozó, illetve a fanedvet bontó gombák, amelyeknek sok esetben patogén hatásai is vannak. A fakéreg fizikai sérülésein

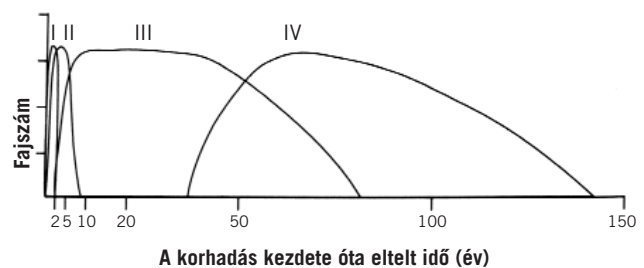


**143. ábra** Különböző gombafajok előfordulási valószínűsége a korhadás egyre előrehaladottabb stádiumaiban, észak-finnországi, luc uralta erdőkben. A vonalak vastagsága az előfordulási valószínűséggel arányos (RENVALL 1995 alapján, STOKLAND és mtsai 2012 könyvéből)

kívül elsősorban a belső kéregben járatot képező bogarak (pl. szűbogarak) biztosítják megtelepedésüket. Mindkét csoport a korhadás korai állapotára, illetve a részleges elhalást mutató élő fákra jellemző. A korhadás középső szakaszában a fatest elsődleges lebontói, főleg a különböző taplófajok az uralkodók, amelyek enzimatikus apparatusuknak megfelelően barna, fehér, vagy lágykorhadást hoznak létre. Jellemző e stádiumra, hogy fafajtól, fa mérettől, holtfa típusától, valamint a véletlen kolonizációs viszonyoktól függően nagyon eltérő közösségek alakulhatnak ki egy-egy fatörzsön belül, vagyis e gombaközösség béta-diverzitása (állományon belüli heterogenitása) nagyon magas, különösen hosszú holtfa-kontinuitást mutató őserdőkből (HALME és mtsai 2013). A fatörzsben lezajló szukcessziót nagyban meghatározza a fajok kompetíciós képessége. A korábbi állapotokra a gyorsan kolonizáló fajok jellemzőek, míg a későbbi állapotokban ezeket más fajok a jobb forráshasznosítás, illetve a gombafonalak közvetlen felemésztesése révén kiszorítják. Ezek elsősorban taplógombák, de vannak közöttük kalaposok is, például tőkegombák (*Pholiota*), porhanyógombák (*Psathyrella*), illetve aszkuszosok is, például agancsgombák (*Xylaria*). Ebben a fázisban a gombafonalak elsősorban a szíjácsban koncentrálnak. Amikor a cellulóz és a lignin elsődleges lebontása lezajlott, a fatörzs elkezd szétesni és feldarabolódni, egyre nagyobb arányban jelennek meg a fatest másodlagos lebontói, illetve általános szerves anyag lebontó (szaprotróf) gombák. Bár a taplók ebben a fázisban is jelen vannak, ezek között nagyobb tömegben találjuk a kalapos termőtestű nemzetségeket – például csengettyűgombák (*Pluteus*), kígyógombák (*Mycena*). A korhadás végső fázisában, amikor a fatörzs nagy része eltűnik és a faanyag csak nyomokban lehet fel, a mikorrhiza-képző, illetve a talajlakó szaprotróf gombák válnak uralkodóvá.

A gombákhoz hasonlóan az ízeltlábú közösség korhadást követő szukcessziója is egy jól ismert jelenség, amelyet már az 1950-es évek elején leírtak. Itt a bükkösökre vonatkozóan DAJOZ (2000), a boreális erdőkre vonatkozóan pedig EHNSTRÖM (ESSEEN és mtsai 1992) fázisait szokták elkülöníteni (STOKLAND és mtsai 2012) (144. ábra). A rovarok kolonizációja a gombákhoz hasonlóan már az élő, illetve a közvetlenül elhalt fáknál kezdődik, amikor a fa asszimilátumait, valamint szénhidrátban és fehérjében gazdag sejttartalmát fogyasztva elsősorban különböző szűbogarak alakítanak ki kiterjedt járatrendszeret a fák belső kérgében. A fa halálát okozó első kolonizáló szűbfajok száma viszonylag csekély, erdészeti jelentőségük viszont annál nagyobb – lásd a betűző szű (*Ips typographus*) vagy a rézmetsző szű (*Pityogenes chalcographus*) esetében. A fa elhalása után jóval több szűfaj képes kolonizálni a belső kérget, illetve

megjelennek ugyanebben a rétegben a nagyobb termetű bogarak (díszbogarak, cincérek) is. Ezekhez a belső kéregfogyasztókhoz egy nagyon gazdag ragadozó, parazita, és dögevő közösség kapcsolódik. A következő fázisban, amikor a kéreg már részben elhal, illetve kezd elválni a fatestől, egy újabb rovarközösség jelenik meg, amely részben a belső kéreg maradványát, illetve a kéreg alatt kiterjedten megjelenő gombafonalakat fogyasztja. Ezek a fajok nem készítenek járatokat, hanem többnyire lapos testükkel közlekednek a fellazuló kéreg alatt, és hozzájuk morfológiai szempontból hasonló ragadozó közösség is kapcsolódik. A harmadik (időben elnyúló) fázis a fatest lebontó gombák fő aktivitásával esik egybe. Ebben a fázisban uralkodnak a gombafogyasztó rovarok, illetve a fatest belsejébe mélyebb járatokat készítő, hosszú életciklusú bogarak (nagytestű cincérek, szarvasbogarak, díszbogarak), a mélyebb járatokat készítő zengőlegyek (*Syrphidae*) és lószúnyogok, valamint az ezekhez kapcsolódó ragadozó és parazita közösség. A korhadás negyedik fázisában, amikor már a fatest integritása megszűnik, a fatestben élő rovarok eltűnnek, és a gombafogyasztó szervezetek mellett nagyobb arányban jelennek meg az avarfogyasztó, illetve általános talajlakó ízeltlábúak, valamint a holtfát alapvetően csak mint életteret használó állatok (csigák, futóbogarak, hangyák).



144. ábra Rovarközösség fajszámának változása a korhadás kezdete óta eltelt idő függvényében észak-európai lucosokban. A négy görbe az Ehnström-által meghatározott négy közösség fajszámának változását mutatja (ESSEEN és mtsai 1992 munkája alapján STOKLAND és mtsai 2012 könyvből)

A három tárgyalt élőlénycsoport korhadással járó szukcessziójában számos közös, és számos eltérő jellemző figyelhető meg. Mindhárom közösségre igaz, hogy az aljzat és a fajösszetétel között a szukcesszió elején egy sokkal specifikusabb kapcsolat jellemző, mint a végén. A fafajokból, holtfa típusból, holtfa méretből, a mortalitás módjából (pl. tűz által, szél által, vagy gombák által létrehozott holtfa) eredő különbségek a szukcesszió elején megjelenő közösségeket alapvetően meghatározzák, a korai fázisok fajaira nagymértékű specificitás jellemző. Ezzel szemben a korhadás előreha-



ladtával ezek a hatások egyre inkább tompulnak, ezáltal az egyes holtfák közötti eltérés a közösségek fajösszetétele tekintetében csökken. A mohák és a gombák esetében a legfajgazdagabb közösségek a korhadás középső fázisára jellemzőek (ÓDOR és mtsai 2006). Ez azzal magyarázható, hogy a középső korhadási állapotban levő faegyedeken egyszerre található meg az erősen korhadt és a korhadás kezdetére jellemző állapotok (egy ilyen fa egyfajta mozaiknak tekinthető, amin kéreggel borított, kemény faanyaggal rendelkező részek éppúgy megtalálhatóak, mint a teljesen korhadt, széteső területek). Vagyis egyszerre lehet jelen több korhadási állapot közössége, úgy is mondhatnánk, hogy a középső korhadási állapotnak a legmagasabb a mikroélelőhely-diverzitása. Ezzel szemben az ízeltlábú közösség maximális fajgazdagsága a korhadás elejére jellemző és alapvetően a belső kéreg meglétéhez kötődik, ugyanis ez hasznosítható a legjobban az elsődleges fogyasztók számára, s ez közvetve a másodlagos fogyasztók fajgazdagságát is növeli (VÍTKOVÁ és mtsai 2018).

### 5.3.4. A holtfaméret és a termőhelyi viszonyok jelentősége

A fák mérete is nagymértékben befolyásolja a benne (rajta) kialakuló közösségek diverzitását. Általánosságban elmondható, hogy a nagyobb méretű fák olyan fajok megtelepedését és túlélését is biztosítják, amelyek a kisebb méretű fákön nem tudnak megjelenni. A faméret hatása azonban némileg eltér, mohaközösségek esetében a legerősebb, a gombaközösségnél közepes, rovarközösségeknél gyengébb mérethatás figyelhető meg (VÍTKOVÁ és mtsai 2018). A nagyméretű fák nagyobb fajgazdagsága több okkal is magyarázható (ÓDOR és VAN HEES 2004):

- egyrészt ez felfogható egy teljesen neutrális tömegjelenségnek, vagyis egy nagyobb területű (illetve térfogatú) térrész önmagában (fizikailag) is több faj megjelenését teszi lehetővé egy bizonyos mérettartomány alatt;
- a másik magyarázat a nagyobb méretű fák magasabb mikroélelőhely-diverzitásával függ össze, hiszen a nagyméretű fákön olyan habitatok is kialakulnak, amik egy kisebbben nem, illetve többféle mikroélelőhely és környezeti állapot lehet jelen;
- a harmadik magyarázat a korhadó fa, mint szubsztrát hosszabb élettartamával függ össze: a nagyobb fák lassabban korhadnak, egy adott faj szempontjából kedvező korhadási állapot tovább jelen van, ami lehetővé teszi rosszabbul terjedő, lassabban növe-

vagyis hosszabb kolonizációs időt igénylő fajok megjelenését is. A kolonizáció esélye nem csak a fajok belső képességétől, hanem gyakoriságuktól is függ, ami magyarázza, hogy a ritka fajok többnyire nagyobb méretű holtfán jelennek meg az állományokon belül. A kisméretű holtfák sok esetben betemetődnek a talajba, és csak itt érik el az előrehaladott korhadási állapotot, ami sok élőlény (pl. a mohák) kolonizációját nem teszi lehetővé.

A termőhelyi viszonyok is másképpen hatnak az egyes közösségekre: míg a mohák és gombák esetében a maximális fajgazdagság a viszonylag magas záródású, fényben szegény, magas és kiegyenlített páratartalommal, hűvös hőmérsékleti viszonyokkal jellemezhető erdőkben figyelhető meg, a rovarok és a zuzmók esetében több faj preferálja a szárazabb, nyíltabb termőhelyeket (VÍTKOVÁ és mtsai 2018).

### 5.3.5. A holtfa jelentősége az erdők biodiverzitásában

Áttekintve a holtfához kötődő életközösségek sokszínűségét, felmerül a kérdés, hogy a teljes erdei életközösséget figyelembe véve mekkora ennek a jelentősége? Hány faj kötődik a holtfához? Az erdei életközösség mekkora hányada fordul elő ebben a szerkezeti jellemzőben, vagy másképp fogalmazva: az erdei életközösség mennyivel lesz szegényebb, ha nincs benne holtfa? Ezekre a kérdésekre nehéz válaszolni, hiszen ehhez a teljes erdei biótát, és azon belül a holtfához kötődő fajokat ismerni kellene, ami a legtöbb bióm esetében még nem feltárt. A legpontosabb ismereteink talán Európa boreális zónájára, a Skandináv országokra vonatkozóan vannak, ahol a bióta és a szaproxil közösség viszonylag jól feltárt, részben az intenzív kutatás, részben a viszonylag kicsi fajkészlet miatt (STOKLAND és MEYKE 2008, STOKLAND és mtsai 2012). A régióból ismert gombákat, állatokat és növényeket figyelembe véve összesen 7589 fajt ismernek, amelyek obligát, vagy fakultatív módon élő- illetve táplálkozó helyül használják a korhadó faanyagot, s amely a régió erdeiben megjelenő fajok kb. 25%-a, a teljes skandináv biótának kb. 10%-a. A legnagyobb számban a bazídiumos gombák, bogarak és kétszárnyúak alkotják a szaproxil közösséget, ezek fajszáma 1500 körül mozog. A szaproxil közösség aránya a teljes erdei biótához képest a mérsékelt övi lombhullató erdőkben legalább ekkora (25%), de inkább nagyobb (akár a 30–40%-ot is elérheti), hiszen itt a fafajok száma jóval magasabb, valamint a lombhullató fafajokhoz

sokkal több specialista élőlény (elsősorban rovar) kötődik, mint az európai luchoz és az erdeifenyőhöz. Kiemelkedő a tölgyekhez kötődő specialista rovarok száma (SZMORAD és mtsai 2000b). Világviszonylatban elmondható, hogy holtfához kötődik a leírt fajok legalább 10%-a, közelítőleg 400 000–1 000 000 faj (STOKLAND és mtsai 2012).

Vagyis bátran állíthatjuk, hogy ha egy erdőben nincs holtfa, akkor abból az eredeti erdei életközösségnek negyede-harmada hiányzik, amely már nem csak a biodiverzitás megőrzéséért érzett felelősségünk szempontjából jelentős, hanem az erdő stabilitása, anyagforgalma, illetve az ember által hasznosított ökoszisztéma szolgáltatások (faanyag, erdőtalaj, erdei mikroklíma, egyéb erdei haszonvételi lehetőségek) biztosítása szempontjából is meghatározó.

Ugyanakkor egyáltalán nem biztos, hogy a holtfa aktuális jelenléte egy gazdasági erdőben biztosítja egy természetes erdő szaproxil közösségének fennmaradását. E tekintetben a mennyi?, milyen?, mióta? és mekkora területen? kérdések súlyos korlátozó jelentőséggel bírnak. A holtfa mennyiségén kívül (amivel a következő alfejezet foglalkozik) a biodiverzitás szempontjából óriási (a mennyiségnél nagyobb) jelentősége van a holtfa minőségi jellemzőinek (VÍTKOVÁ és mtsai 2018). Mivel a különböző korhadási állapotokhoz egy élőlénycsoporton belül más-más fajok kapcsolódnak, a teljes életközösség kialakulásához elengedhetetlen, hogy térben a fajok számára elérhető módon egyszerre jelen legyen szinte minden korhadási állapot. Egy-egy korhadási állapothoz kötődő specialista faj túlélését egy erdőben csak az biztosítja, ha a kritikus aljzat folyamatosan, és kolonizációra alkalmas távolságon belül jelen van, mindezt pedig csak a holtfa jelenlétének folyamatosága (kontinuitás) képes garantálni. A szaproxil fajok jelentős része szubsztrát-limitált metapopulációt képez (SNÄLL és mtsai 2003). Ez azt jelenti, hogy a lokális populációk kihalását elsősorban az alkalmas aljzat megszűnése okozza, vagyis a fajok rá vannak kényszerítve az erdőben folyamatosan keletkező, számukra alkalmas mikroélőhelyek rendszeres kolonizálására. Ezzel szemben például a talajfelszínen, talajban, illetve sziklákön megjelenő szervezetek esetében az aljzat viszonylag stabilnak tekinthető, ott más tényezők limitálják a lokális populációk túlélését. Hasonlóan kardinálisnak mondható a különböző holtfa típusok (álló holtfák, biotópfák, facsonkok, fekvő törzsek, ágak stb.) egyidejű és változatos jelenléte, hiszen ezek is eltérő közösségeknek jelentenek életteret. Biodiverzitás szempontjából ki kell emelni a nagyméretű fák jelenlétét, illetve a fajdiverzitás (elegyesség) fontosságát. A holtfa aktuális jelenlétének biztosítása – bár gazdasági erdőben kétségkívül fontos lépés az életközösség restaurációja szem-

pontjából – nem oldja meg rögtön a közösség biztosítását. Európai bükkös erdőrezervátumok holtfán élő moha- és gombaközösségeinek elemzése során kimutatták, hogy bár a holtfa viszonylag kedvező mennyiségi és minőségi feltételeket mutat Nyugat-Európa erdőrezervátumaiban, a fajgazdagság nem éri el a Kárpátokban, illetve a Balkánon tapasztalható, mert a specialista fajok a holtfa időbeli folytonosságának táji léptékű megszakadása miatt regionálisan részben vagy teljesen kipusztultak (ÓDOR és mtsai 2006, HEILMANN-CLAUSEN és mtsai 2014).

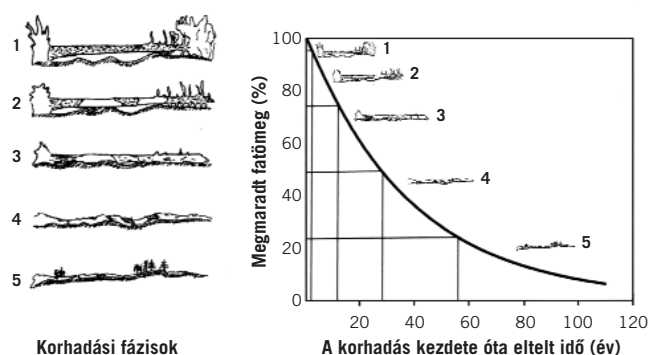
### 5.3.6. A holtfa mennyiségi viszonyai erdeinkben

A holtfa mennyiségének alakulását a különböző mértékben kezelt erdőben, valamint annak mérési módszereit részletesen tárgyalja BÖLÖNI és ÓDOR (2014) fejezete, ezért erre a munkára alapozva itt erről csak egy rövid áttekintést adunk.

A holtfa aktuális mennyiségét a keletkezés és a lebomlás mértéke szabja meg. A keletkezés elsődleges meghatározó tényezője az adott termőhely produktivitása, vagyis az élő faanyag növekedésének üteme. Általánosságban igaz, hogy magasabb produktivitású (magasabb evapotranspirációval rendelkező) területeken mind a fatömeg, mind a holtfa mennyisége nagyobb, mint az alacsonyabb produktivitású területeken. Azonban míg a fatömegre általánosan érvényes, hogy a biomassza és a produktivitás a trópusoktól a sarkkörök felé csökken, a holtfa mennyiségére (a lebomlás eltérő mértéke miatt), ez nem teljesen igaz. Trópusi területeken a holtfa mennyisége alacsonyabb, mint a mérsékelt övben, maximális értékét a boreális esőerdőkben éri el, például Észak-Amerika pacifikus hemlock-duglászfenyő erdeiben, ahol 500–1000 m<sup>3</sup> is lehet hektáronként (HARMON és mtsai 1986). Trópusi területeken a holtfa egész évben intenzív biológiai lebontása miatt a korhadás rendkívül gyors, ami a jelentős produkció ellenére viszonylag alacsony holtfa mennyiséget eredményez (20–40 m<sup>3</sup>/ha). Ezzel szemben a mérsékelt övben, ahol a téli időszakban (de egyes zónákban a száraz nyári időszakban is) a lebomlás üteme csökken, a holtfa nagyobb mértékű felhalmozódását tapasztaljuk (a holtfa itt az élő fatömeg 25–35%-át is eléri). A holtfa mennyiségi viszonyait a produktivitás mellett az adott régióra jellemző bolygatási rezsim (a különböző idő és térléptékben megvalósuló bolygatások összessége) határozza meg, mivel a holtfa keletkezése a legtöbb esetben nem egyenletes, hanem bolygatási eseményekhez kötődik



(WEST és mtsai 1981). A nagyobb kiterjedésű, elsősorban tűz által generált bolygatások a tajga régióban a holtfa keletkezésében is viszonylag durva léptékű, és időben nagyon egyenetlen mintázatot generálnak, míg a többnyire finom léptékű lékdinamikát mutató mérsékelt övi lombhullató erdőkben a holtfa keletkezésének időbeli és térbeli mintázata is egyenletesebb (STANDOVÁR 2000). Természetesen állomány-léptékben a lékdinamika is csoportos holtfa-mintázatot eredményez, illetve ebben a régióban is nagy jelentősége van a nagyobb léptékű bolygatásoknak (jégtöréseknek, szélöntéseknek) a holtfa keletkezésében, ahogy azt az elmúlt évek magyarországi eseményei is mutatták (lásd pl. az Erdészeti Lapok 2015. januári számának cikkei).



**145. ábra** A holtfa tömegének változása a lebomlás során. Az ábrán látható a vizuális jellegekkel leírt korhadási stádiumok időbeli megjelenése a korhadás során (STOKLAND és mtsai 2012 alapján).

A holtfa lebomlása általában egy időben gyorsuló, negatív exponenciális függvénnyel leírható folyamat (STOKLAND és mtsai 2012) (145. ábra). A gyakorlatban a holtfa bomlása a fatörzs külső jegyeiben is megmutatkozik, amelyek alapján a korhadtság mértékének azonosítása során viszonylag egyszerűen megállapítható korhadási fázisokba szokták sorolni a fekvő törzseket. Ezek a rendszerek többnyire 3–8 fázist különböztetnek meg, de a leggyakoribb az 5(6) stádiumot megkülönböztető rendszer (146–150. ábra). Az alábbiakban egy nemzetközi kutatás elsősorban bükkre kifejlesztett kategóriáit ismertetjük (ÓDOR és VAN HEES 2004):

- (1) a fát teljes mértékben kéreg borítja, alatta a faanyag kemény, vékony ágak megvannak;
- (2) a fa kéregborítása több, mint 50%, leváló kéregdarabok vannak, a faanyag többnyire kemény, de megjelennek repedések a fatörzsön, vékony ágak hiányoznak;
- (3) kéreg csak foltokban van jelen, a faanyag a törzs nagy részén kezd puhulni (kés néhány cm-re belebökhető), a törzs intakt, csak repedések jelennek meg rajta;

- (4) a faanyag a törzs nagy részén puha (kés beleszalad), kisebb nagyobb darabok hiányoznak, de a törzs keresztmetszete alapvetően kör alakú;
- (5) a törzs elkezdett a talajba süllyedni, részben szétesett, nagyobb darabok hiányoznak;
- (6) a fatörzs nagy része eltűnt, csak nyomokban fedezhető fel.



**146. ábra** Frissen kidőlt fatörzs, 1. korhadási fázis (Bükk-hegység: Óserdő Erdőrezervátum) (fotó: Ódor Péter)



**147. ábra** Kérgét részben elvesztett, de zömében még kemény faanyaggal rendelkező fatörzs, 2. korhadási fázis (Bükk-hegység: Óserdő Erdőrezervátum) (fotó: Ódor Péter)





**148. ábra** A faanyag részlegesen puha, a kéreg még foltokban megvan, 3. korhadási fázisban levő fatörzs (Bükk-hegység: Óserdő Erdőrezervátum) (fotó: Ódor Péter)



**149. ábra** Korhadás előrehaladott állapotát mutató, a fatörzs legnagyobb részén puha faanyagú, de keresztmetszetében még a kör alakot megtartó, szétesés előtt álló fatörzs, 4. korhadási fázis (Bükk-hegység: Óserdő Erdőrezervátum) (fotó: Ódor Péter)



**150. ábra** Erősen korhadt, részben a talajba süllyedt, szétesőben levő fatörzs, 5. korhadási fázis (Bükk-hegység: Óserdő Erdőrezervátum) (fotó: Ódor Péter)

Az utolsó fázist sok esetben nem szokták figyelembe venni, mert mintavételi szempontból ez az állapot már nem is tekinthető holtfának, pusztán felismerhető még a talajon az egykori fatörzs nyoma.

A korhadási fázisok megállapítása természetesen fafajonként eltérhet, például a tölgyek esetében a korhadás nagyon gyakran a geszt felől indul, belül üreges, kívül azonban kemény holtfát eredményezve.

A korhadás sebességét egy adott makroklimatikus régió belül is igen sok tényező befolyásolja. Nagyon meghatározó a fafaj, általában minél magasabb a fatörzsben a lignin aránya a cellulózhoz képest, a lebomlás annál lassabb, illetve meghatározó szereppel bírnak még a gesztben kis mennyiségben jelen levő másodlagos anyagcseretermékek (tannin, cseranyagok). A magasabb lignintartalom miatt általában elmondható, hogy a nyitvatermő (tűlevelű) fák bomlása lassabb, mint a zárvatermőké, bár például a lombhullató fák esetében a magas cseranyag tartalom miatt kiemelten lassan korhadnak a tölgyek. Európai viszonyokat tekintve hegyvidéki klímán egy nagyméretű bükk törzs lebomlási ideje kb. 50 év, a luc- és jegenyefenyőé kb. 80 év, ezzel szemben a kocsánytalan tölgyé kb. 120 év (ROCK és mtsai 2008, PŘIVĚTIVÝ és mtsai 2016, 2018,



VÍTKOVÁ és mtsai 2018). Természetesen a bomlás sebessége a termőhelyi viszonyoktól függően egy fajon belül is nagymértékben változhat (PŘIVĚTIVÝ és mtsai 2016, 2018). A bomlás szempontjából a mezofil körülmények tekinthetők a legoptimálisabbnak, szárazabb viszonyok esetében a nedvesség hiánya, túl nagy humiditás (illetve vizes élőhelyek) esetében az oxigén hiánya limitálja az intenzív lebontást végző elsődleges fehér- és barnakorhasztó gombák működését. Többletvízhatástól mentes területeken a lebontás szempontjából legmegfelelőbb csapadék mennyiség az évi 1200 mm (efelett az oxigén hiánya miatt már csökken a lebontás). A hőmérséklet és a tenyészidőszak hossza általában növeli a lebontás sebességét, vagyis termőhelyi viszonyok szempontjából a legintenzívebb lebontás egyenletesen meleg és nedves körülmények között figyelhető meg (pl. trópusi esőerdők esetében). A fenti életidő számok a földön fekvő nagyméretű (60 cm feletti) törzsekre vonatkoznak, s természetesen a bomlás sebességét számos egyéb lokális körülmény is befolyásolja.

A faanyag belsejének könnyebb hozzáférhetősége és a geszt alacsonyabb aránya miatt a kisebb méretű fatörzsek bomlási ideje lényegesen gyorsabb. Ezzel szemben a holtfa életidejét nagymértékben növeli, ha a fatörzs minél később éri el a talajfelszínt. A szél által rögtön kidöntött fatörzsekhez képest azok a fák, amelyek először álló holtfa, majd facsonk formájában képeznek holtfát, sokkal lassabban bomlanak le. Szintén a holtfa életidejét növeli, ha az élő fák gombák hatására lassan halnak el, tehát a folyamatot abiotikus bolygatások nem gyorsítják meg. A talajfelszínen fekvő törzsek esetében meghatározó, hogy milyen mértékben érintkeznek a talajjal, a sziklákon, egyéb törzseken „fennakadó” holtfa bomlása lényegesen lassabb, mert sem a kolonizációs, sem a nedvesség-viszonyok nem olyan kedvezőek a gombák szempontjából. Hozzá kell tenni azonban, hogy a fent említett eltérő „szituációk” (fafajok, holtfa típusok stb.) eltérő szaproxil közösségeket eredményeznek, vagyis e tekintetben a minél változatosabb mikroélelőhely-diverzitás a legkedvezőbb. Nem említettük egy abiotikus tényezőtől független, részben a véletlenül múló tényezőt, nevezetesen hogy milyen gombafajok játszanak szerepet a fatest lebontásában. Egyes fajok hatékonyabbak e tekintetben, mások kevésbé (pl. a fehérkorhadás többnyire gyorsabb, mint a barna), arról nem is beszélve, hogy a hozzáférhetőséget nagymértékben meghatározzák a törzseket kolonizáló állatok.

A holtfa mennyiségéről nagyon sok esettanulmány számol be világszerte. Viszonylag jó áttekintést ad e témáról HARMON és mtsai (1986), STOKLAND és mtsai (2012) munkája, magyar nyelven pedig BÖLÖNI és ÓDOR (2014) könyvfejezete. Természetes (old-

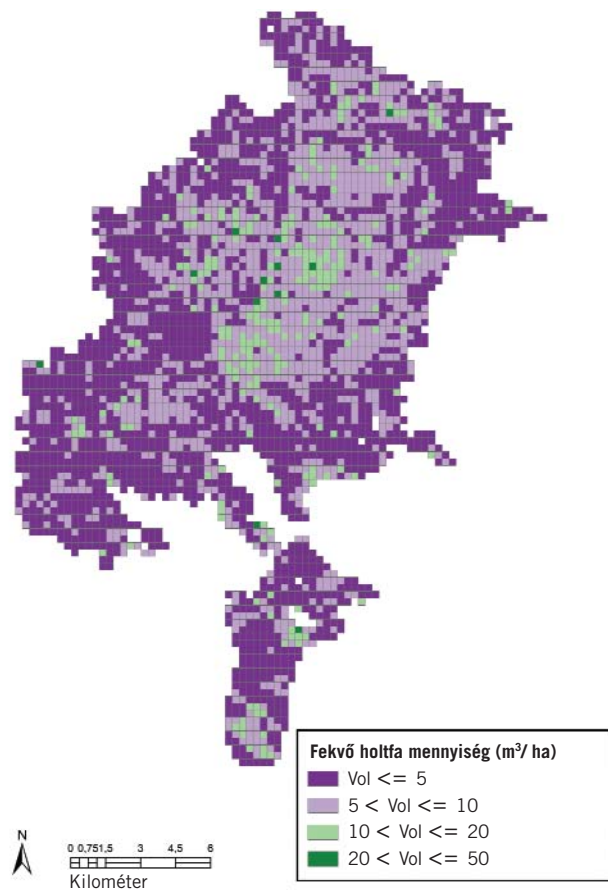
growth) erdőkben, ahol emberi hatás már régóta (több mint 100 éve) nem érvényesül, a holtfa mennyisége Európa boreális régiójában 60–80 m<sup>3</sup>/ha, Észak-Amerika pacifikus zónájában 500–1000 m<sup>3</sup>/ha, Európa szubmontán bükköseiben 130 m<sup>3</sup>/ha, montán (jegenyefenyves) bükkösökben 230 m<sup>3</sup>/ha, mezofil tölgyesekben 130 m<sup>3</sup>/ha, száraz tölgyesekben kevesebb (50 m<sup>3</sup>/ha). A holtfa mennyisége a legtöbb esetben eléri az élő fatömeg 25–30%-át, az álló holtfa aránya kb. a holtfa mennyiségének egyharmada.

Gazdasági erdőkben a holtfa mennyisége csak töredéke a természetes erdőkben megtalálhatónak. Ez részben az ökonómiai érdekekre visszavezethető, magától értetődő jelenség, hiszen a gazdálkodás a faanyag hasznosítására (ezáltal eltávolítására) irányul, tehát a természetes erdők holtfa-viszonyainak kialakítása nem is lehet alapvető cél. Azonban emellett gazdasági erdőkben sok esetben tudatos a holtfa visszaszorítása, ami inkább már szemléleti és nem gazdasági kérdés. E tekintetben jelentős eltérések lehetnek egyes régiók között, illetve a holtfához való gazdálkodói hozzáállás szerencsére hazánkban is jelentősen (pozitív irányba) változott az elmúlt évtizedekben. Európa boreális zónájában a gazdasági erdőkben a holtfa mennyisége jellemzően 5–10 m<sup>3</sup>/ha között mozog, a mérsékelt övi lomberdők, illetve a hegyvidéki erdők zónájában Európában 10–20 m<sup>3</sup>/ha körüli érték, egyes országokban (Szlovénia, Szlovákia, Svájc) 20–30 m<sup>3</sup>/ha közötti (FOREST EUROPE 2015, STOKLAND és mtsai 2012).

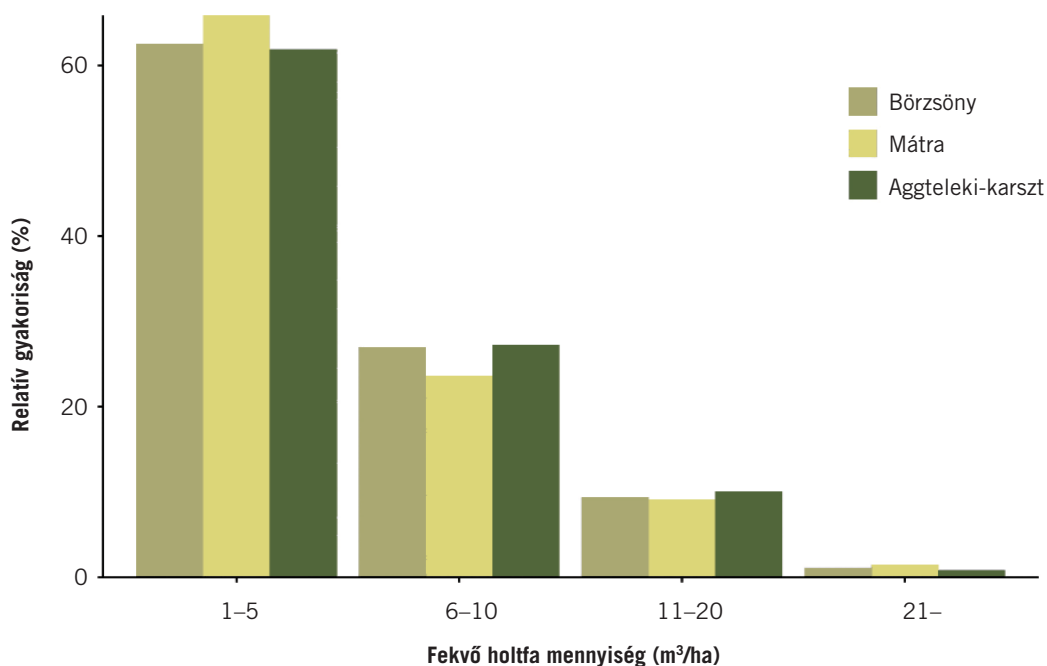
Magyarországon a NÉBIH Erdészeti Igazgatósága végez országos léptékű holtfa-felmérést az Egységes Erdészeti Monitoring (EEM) keretében (KOLOZS és SOLTI 2014). Ennek alapján a holtfa mennyisége Magyarország erdeiben összesen 19,5 millió m<sup>3</sup>, amit az ország kb. 2 millió hektár erdőterületére vonatkoztatva átlagosan valamivel kevesebb, mint 10 m<sup>3</sup>/ha holtfát kapunk (mivel az eredeti forrásokban nincsenek területegységre megadott adatok, ennél pontosabban kár becsülni ezt az értéket). A felmért holtfaanyag 52%-a álló holtfa, 12%-a tuskó, a fennmaradó rész (36%) pedig fekvő holtfa.

Ezen felül regionálisan több területen zajlott hazánkban holtfa-felmérés. Az Őrségi Nemzeti Park védett erdeiben az átlagos érték 19,5 m<sup>3</sup>/ha-nak bizonyult (ÓDOR 2015). Az Északi-középhegység száraz tölgyeseiben 100 éves állománykor alatt 10–15 m<sup>3</sup>/ha, ennél idősebb (többnyire felhagyott) állományokban 35–45 m<sup>3</sup>/ha volt (BÖLÖNI és mtsai 2017). Egy másik felmérés alapján az Északi-hegyvidék gazdasági erdeiben a holtfa átlagértéke 29 m<sup>3</sup>/ha, medián értéke 23 m<sup>3</sup>/ha-nak adódott (ÓDOR 2016), a régióban (Börzsöny, Mátra, Aggteleki-karszt) lezajlott erdőállapot-felmérés során a terület erdeinek 63%-ában a fekvő holtfa

mennyisége kevesebb, mint 5 m<sup>3</sup>/ha (STANDOVÁR és mtsai 2017b) (151–152 ábra). Az északi régióban a holtfa mennyisége a különböző időszakokban felhagyott erdőrezervátumokban jóval magasabb (98 m<sup>3</sup>/ha átlagos érték), azonban a legnagyobb különbség a gazdasági erdők és a rezervátumok között inkább a holtfa minőségében mutatkozik. A gazdasági erdőkben sokkal nagyobb az álló holtfa és a tuskók aránya, ezzel szemben kevés a nagyméretű fekvő holtfa, nagyméretű álló facsonkok pedig szinte alig vannak (ÓDOR 2016).



**151. ábra** A fekvő holtfa mintaterületenkénti átlagos mennyisége (m<sup>3</sup>/ha) a Börzsöny erdeiben (szisztematikus térbeli mintavétel mellett, 35 048 mintaterület alapján, 9 hektáros területi egységekre számolva) (STANDOVÁR és mtsai 2017b)



**152. ábra** A fekvő holtfa mennyiségének gyakorisági eloszlása a Börzsöny, a Mátra és az Aggteleki-karszt területén (a felmérés szisztematikus térbeli mintavétel mellett, a tájegységek sorrendjében 35 048, 13 513, illetve 11 055 db – egyenként 500 m<sup>2</sup>-es – mintaterületen történt) (STANDOVÁR és mtsai 2017b)



### 5.3.7. A holtfa mennyiségének becslése

A holtfa mennyiségének megállapítására többféle módszerrel használják, ami a legtöbbször eltér az álló és a fekvő holtfa esetében (BÖLÖNI és ÓDOR 2014). Az álló holtfa esetében leginkább területalapú mintavétel alapján állapítják meg a holtfa térfogatát. Ilyenkor egy adott mintaterületen belül megállapítják minden holtfa egyed térfogatát, és ezt vonatkoztatják egységnyi területre (többnyire egy hektárra). Az álló (koronával rendelkező) holtfa esetében ez mellmagassági átmérő és famagasság mérése (vagy becslése) alapján történik, a faegyedek térfogata e változók alapján számolható a fafajspecifikus térfogat-modellek segítségével (SOPP és KOLOZS 2000). Facsonkok esetében a fa több pontján végezhető magasság és átmérő mérés (vagy becslés), ami alapján a térfogat összerakható, hengernek (ritka esetben csonkakúpnak) tekintve a csonk egyes részeit. A tuskók térfogatát általában egy átlagos átmérő és magasság méréssel állapítják meg. A hatékony terepi mintavétel érdekében gyakran alkalmaznak eltérő területű mintavételi egységet az álló holtfa különböző méretosztályainak felméréséhez, az Egységes Erdészeti Monitoring esetében például a 20 cm-nél vastagabb fákat 12,6 m sugarú (500 m<sup>2</sup> területű), a 12 cm-nél vastagabb fákat 7 m sugarú (154 m<sup>2</sup> területű), a 7 cm-nél vastagabb fákat 3 m sugarú (28,3 m<sup>2</sup> területű) mintaterületen mérik (KOLOZS és SOLTI 2014). Az egyes felmérések eltérnek a tekintetben, hogy mekkora a legkisebb még figyelembe vett átmérő, de ez általában 5 és 20 cm között szokott lenni. Az álló holtfa mennyiségének becslésére szokták alkalmazni még az élőfakészlet-felmérés során használt szögszámoló próbát, ahol a holtfa mennyiségét – relaszkópot használva – körlapban (m<sup>2</sup>/ha) adják meg. A holtfa tömegét általában nem mérik közvetlenül, hanem térfogatmérés után számolják ki, figyelembe véve a holtfa (korhadás során és egyes fafajok esetében változó) sűrűségét.

A fekvő holtfa mérése szintén történhet terület alapú mintavétel alapján a mintaterületre eső fekvő holtfa darabok egyenkénti felmérésével, de ilyenkor is meg szokták adni a mintába kerülés minimális hossz (általában 0,5 m) és átmérő értékét. Ennek során a fekvő holtfa-darab mentén több átmérő mérés történik, majd az átlagátmérő és a hossz alapján (henger-alakot feltételezve) számolják a térfogatot. Jóval gyakrabban alkalmazzák azonban a területtől független vonal-menti mintavételt, mivel ennek kivitelezése gyorsabb és nagyobb területre vonatkozóan pontosabb értéket eredményez. A módszer során, ha egy pontból kihúzzunk egy ismert hosszúságú egyenes szakaszt, ami mentén megmérjük a vonalat metsző holtfák átmérőjét (abban a

pontban ahol a vonal metszi őket), akkor a kiindulási pontra vonatkozóan a holtfa mennyisége kiszámolható az alábbi képlet alapján:

$$V = (\pi^2 * \Sigma d^2) / 8L$$

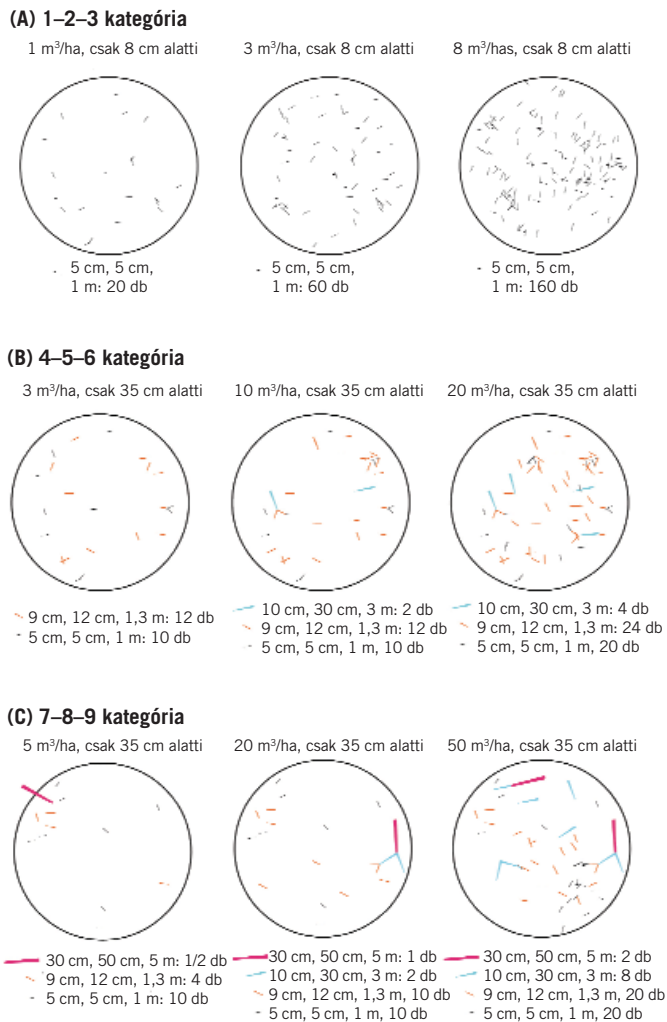
ahol  $d$  az egyes fák átmérője,  $L$  pedig a vonal hossza.

A kapott  $V$  érték térfogat/terület mennyiség, abban a mértékegységben, amiben  $d$ -t és  $L$ -t megadtuk – ha ez mindkét esetben méter, akkor a térfogatot m<sup>3</sup>/m<sup>2</sup>-ben kapjuk meg, majd ezt 10 000-el megszorozva kapjuk meg a m<sup>3</sup>/ha értéket.

A módszer elve, hogy egy egydimenziós objektum (vonal) kétdimenziós objektumokat (körlapokat) metsz ki a fekvő holtfákból, így az adatok térfogat/terület értékké konvertálhatók. A módszert eredetileg vágástéri hulladék becslésére fejlesztették ki Észak-Amerikában (WAREN és OLSEN 1964, VAN WAGNER 1968). A kapott érték a vonal kiindulási pontjára vonatkozik, vagyis egy terület felméréséhez több vonalat érdemes kihúzni. Mivel a fekvő holtfa dőlési iránya sok esetben nem véletlenszerű (pl. hegyoldalban a legtöbb fa lejtő irányba dől), ennek kiküszöbölése miatt egy pontból 120°-os szögeltéréssel általában három szakaszt szoktak kihúzni, és a három szakaszt egy egységnek tekintve számolják ki az adott mintavételi pontra vonatkozó értéket. Egy terület felméréséhez több pontban kell felmérni a fekvő holtfát, ehhez a pontok számát és a szakaszok hosszát a felmérő határozza meg a kívánt mintavételi intenzitás figyelembe vételével (általában 10–20 m közötti szakaszhosszal érdemes dolgozni, minél több pontban).

További, becslésen alapuló módszerként említhetjük azt a középhegységi erdőállapot-értékeléshez kidolgozott hazai megoldást, amelynek során előzetesen kijelölt, 12,62 m sugarú (500 m<sup>2</sup> területű) mintakörökben az előforduló fekvő holtfa mennyiségét egy 9 fokozatú skála (153. ábra) alapján állapítják meg (STANDOVÁR és mtsai 2017a). A skála első három kategóriája (1–3) abban az esetben alkalmazható, ha a mintaterületen csak vékony ( $\emptyset < 8$  cm) holtfa fordul elő (fatérfogat-tartomány: 1–8 m<sup>3</sup>/ha). A második három kategória (4–6) annak a helyzetnek a leképezésére szolgál, amikor van vastag (8 cm  $< \emptyset$ ) holtfa is a mintaterületen, de nincs 35 cm átmérő feletti törzsdarab (fatérfogat-tartomány: 3–20 m<sup>3</sup>/ha). Az utolsó három kategória (7–9) a 35 cm átmérő feletti vastag holtfát is tartalmazó állományok leírását teszi lehetővé (fatérfogat-tartomány: 5–50 m<sup>3</sup>/ha). Ennél a terepi felmérési módszernél egy-egy mintaterületen lényegében annak a kategóriának a kiválasztása a feladat, amely az adott holtfa-mennyiséget és átmérő szerinti megoszlást a legpontosabban leírja. Nagy számú, térben szisztematikus elrendezésű minta-

terület esetén az így felvett (közepesen pontos becslésként értékelhető) fatérfogat-adatok erdőtümbök vagy tájak holtfa-ellátottságának gyors, áttekinthető jellegű felmérésére kifejezetten alkalmasnak mondható.



**153. ábra** A fekvő holtfa mennyiségének becslésére szolgáló, 9 fokozatú skála piktogramjai: (A) csak vékony ( $\varnothing < 8\text{ cm}$ ) holtfa fordul elő; (B) van vastag ( $8\text{ cm} < \varnothing$ ) holtfa, de nincsenek 35 cm átmérő feletti törzsdarabok; (C) 35 cm átmérő feletti vastag holtfa is előfordul (STANDOVÁR és mtsai 2017a)

### 5.3.8. A holtfa visszahagyásának lehetőségei az erdőgazdálkodás során

A fejezet előző részei megpróbálták bemutatni a holtfa biológiai jelentőségét, illetve megpróbálták az erdőgazdálkodók számára megvilágítani, hogy erdővédelmi szempontból is mennyire fontos erdeinkben a különböző méretű és korhadási állapotú holtfa jelenlétének folyamatos biztosítása. Az alábbiakban néhány gyakorlati szempontra hívnánk fel a figyelmet a „holtfa-gazdálkodással” kapcsolatban. Mielőtt azonban a gazdasági erdőkben visszahagyandó holtfát tárgyalnánk, ki kell hangsúlyozni, hogy a szaproxil életközösség fenntartása szempontjából óriási jelentősége van a gazdálkodás alól kivont (illetve azzal korábban sem érintett) erdőterületek (faanyagtermelést nem szolgáló erdők) megőrzésének és kialakításának. Ezekben a holtfa régóta, általában nagy mennyiségben és változatos összetételben van jelen, ezért ezek a területek sokkal gazdagabb szaproxil közösség jelenlétét biztosítják, mint azok az erdőterületek, amelyekben a holtfa csak az elmúlt évtizedekben jelent meg nagyobb mennyiségben. Az ilyen területek hálózata igazgatási szempontból igen változatos lehet (mint ahogy Európában az is), lehetnek nemzeti parkok nagyobb kiterjedésű természeti övezetei, kisebb erdőrezervátumok, fokozottan védett területek, de egy-egy kisebb területű (szurdokvölgyekben, meredek lejtőkön, nehezen megközelíthető platókon elhelyezkedő) véderdő természetvédelmi szerepe is óriási lehet. Mindezek miatt vezérelnként kellene kezelni, hogy azokban az erdőkben, ahol társadalmi-gazdasági szempontok alapján nem érdemes faanyagot termelni, ott a faanyag-termelési célú gazdálkodással fel kell hagyni, és a természetes folyamatok térnyerését kell biztosítani.

Emellett a gazdálkodás alatt álló erdőkben – a gazdálkodási szempontok figyelembe vétele mellett – biztosítani kellene a holtfa minél nagyobb mennyiségű jelenlétét. Itt arra kellene törekedni, hogy amennyiben a holtfa visszahagyása egy-egy helyszínen nem okoz a gazdálkodás szempontjából érdemi bevétel-kiesést, akkor az érintett mennyiséget hagyjuk vissza. A vágásos üzemmód esetében két fahasználat között keletkező holtfa általában már nem képez gazdasági értéket, annak eltávolítása felesleges. Emellett az egyes fahasználatok alatt jelentős mennyiségű olyan holtfa keletkezik (pl. koronavégek, gallyanyag), aminek eltávolítási költsége esetenként nagyobb, mint a belőle származó haszon, éppen ezért ezeket célszerű visszahagyni. A véghasználatok esetében az állományok egy részét hagyásfa vagy hagyásfa-csoport formájában célszerű megtartani. A hagyásfa-csoportok kialakításában előnyben kell részesíteni a jelentős mennyiségű holtfát képező idős,



böhönc jellegű egyedeket, továbbá a holtfában gazdag, egyébként is nehezen megközelíthető állományrészeket (erdei víztestek környéke, vízmosások, sziklakibúvások). Az örökzöld gazdálkodás esetében előre érdemes kijelölni a gazdálkodás által nem érintett, visszahagyandó egyedeket (vagy állományrészeket), valamint a beteg, pusztuló fákat, illetve emellett a keletkező álló és fekvő holtfát is célszerű (legalább részben) visszahagyni az érintett állományokban.

Az erdőgazdálkodás során rendszeresen történnek olyan természetes bolygatások (széldöntések, jégtörések), amelyek a holtfa nagy mennyiségű felhalmozódásával járnak. Természetesen ekkor gazdasági szempontból igen fontos a keletkezett faanyag minél gyorsabb és hatékonyabb felhasználása az egészségügyi termelések során. Azonban ilyen esetekben is be kell tartani azt az elvet, hogy ahol a keletkezett faanyag kitermelése nem jár gazdasági haszonnal, ott a korhadó faanyagot érdemes visszahagyni. Bajorországi példák mutatják, hogy ahol nem történtek egészségügyi termelések a lucosok jelentős szűkösítésa után, ott a szaproxil élővilág gazdagodásán túl, a faállomány természetes regenerációja is sokkal sikeresebb volt (MÜLLER és mtsai 2010).

Ahhoz, hogy a gazdasági erdők egyfajta átjárhatóságot biztosítsanak a holtfában gazdag, gazdálkodás alól kivont területek között, fontos a gazdasági erdőkben valamennyi (lehetőleg minél több) holtfa biztosítása. Ennek mennyisége átlagosan 10–30 m<sup>3</sup>/ha körüli kellene hogy legyen, de talán a mennyiségnél is fontosabb a holtfa természetvédelmi szempontból kiemelt (és gazdasági erdőkben ritka) elemeinek biztosítása (nagy méretű fekvő törzsek, nagy méretű facsonkok). Nem szabad viszont figyelmen kívül hagyni a társadalom erdők hasznosításához kapcsolódó elvárásait, illetve az erdőgazdálkodók érdekeit a „holtgazdálkodás” során. A holtfa visszahagyását gazdasági erdőkben elsősorban akkor kell biztosítani, amikor annak nincsen érdemi bevétel-csökkenő hatása. Ha csak a gazdasági szempontból már értéktelen holtfa visszamaradna az erdőkben, az már nagymértékben növelni tudná a szaproxil közösség diverzitását. Kifejezetten természetvédelmi célokat szolgáló, gazdálkodás alól kivont, de szerkezetében homogén, korábban gazdasági hasznosítás alatt álló erdőkben természetvédelmi kezelés formájában indokolt lehet a holtfa mesterséges létrehozása is (FRANK és SZMORAD 2014), azonban faanyagtermelési céllal kezelt erdőkben rendszerint elegendő a természetes módon keletkező holtfa (legalább részleges) visszahagyása. Ez utóbbi erdőkben is elképzelhető viszont, hogy bizonyos faegyedek holtfa formájában történő visszahagyása célszerűbb, mint eltávolítása (pl. gyűrűzéssel álló holtfa képzése javafák megsegítése

érdekében, ha azok kitermelése a javafa sérülését okozhatja).

Természetes viszonyok mellett a holtfa megjelenése az erdős tájban térben csoportos, időben pedig egyenetlen (sokszor nagyobb bolygatási eseményekhez kötődik). Emiatt az ember által kialakított táji viszonyoknál is rugalmasan lehet kezelni a holtfa visszahagyásának mennyiségét, vagyis nem kell mindig és mindenhol ugyanazt a mennyiséget biztosítani. Ahol biztonsági szempontok indokolják (pl. utak, kisvasutak, turistautak, épületek mellett), természetesen elfogadható a veszélyes holtfa eltávolítása, illetve azokon a településkörnyéki erdőterületeken, amelyek a helyi lakosság tűzifa igényét biztosítják, szintén elfogadható a holtfa alacsonyabb mennyisége. Ugyanakkor a településektől és utaktól távolabb eső, nehezebben megközelíthető területeken, ahol ez nem jelent érdemi bevétel-kiesést, gazdasági erdőkben is indokolt lehet az általánosságban javasolt 10–30 m<sup>3</sup>/ha körüli, vagy annál nagyobb mennyiségű (akár 40–60 m<sup>3</sup>/ha) holtfa állományban hagyása. A korábbi szemlélettel ellentétben a holtfa kitermelése erdővédelmi szempontból általában nem indokolt, egyedül lucültetvények esetében (amelyekből a klimatikus viszonyok változása miatt egyre kevesebb lesz hazánkban) lehet fontos erdőgazdálkodási teendő a frissen elpusztult faanyag eltávolítása (LAKATOS és CSÓKA 2014).

Sajnos a társadalom szemében a holtfa sok esetben az erdő rendezetlenségét, elhanyagoltságát mutató tényező, megítélése különösen a helyi lakosság körében nem mindig pozitív. E tekintetben általában teljesen más az erdőt elsősorban rekreációs célra használó („városi”) lakosság (inkább pozitív), és az annak szolgáltatásait nap, mint nap igénybe vevő helyi („falusi”) lakosság (inkább negatív) szemlélete. A kutatók, tanárok, természetvédők és erdőgazdálkodók együttes felelőssége, hogy ez a szemlélet változzon, és felhívjuk a társadalom figyelmét a holtfa rendkívül nagy biológiai fontosságára. Azt gondoljuk, hogy a holtfa mennyiségének növelése elsősorban nem gazdasági, hanem szemléleti kérdés. Ha a társadalmi elvárásoknak megfelelő mennyiségű területen a természetes erdődinamikai folyamatok feltételeit biztosítjuk (erdőgazdálkodás alól kivont erdők), a gazdasági erdőkben pedig visszahagyunk annyi holtfát, ami nem sért gazdasági érdekeket, akkor megőrizhetjük erdeink szaproxil biodiverzitását, amely a régióinkban még mindig sokkal nagyobb gazdagságot mutat, mint Európa nyugati, illetve északi felén.