

MTA Doktora Pályázat

Doktori Értekezés Tézisei

**A biodiverzitást meghatározó környezeti változók vizsgálata őrségi
erdőkben**

Ódor Péter

MTA Ökológiai Kutatóközpont Ökológiai és Botanikai Intézet

Vácrátót

2016

1. Bevezetés és célkitűzés

Az erdőökológiai kutatások egyik alapkérdése, hogy az erdei biodiverzitást (az életközösségek fajgazdagságát, faji- és funkcionális összetételét) milyen tényezők határozzák meg. Azonban ez nemcsak az erdőökológia és a természetvédelmi biológia, hanem a természetvédelem és az erdőgazdálkodás alapkérdése is, hiszen minden olyan erdőkezelés ökológiai alapját teremti meg, amely a gyakorlati beavatkozások során figyelembe veszi az erdei biodiverzitás fenntartását, növelését is.

Az erdőkben a biodiverzitást meghatározó tényezők közül kiemelt jelentőséggel bír a faállomány. Több élőlénycsoport számára (pl. lomb illetve faanyag fogyasztó ízeltlábúak, farontó gombák) táplálékul szolgál, az ektomikorhizza gombák számára szimbionta partnert biztosít, más élőlénycsoportoknak aljzatot (kéreglakó moháknak és zuzmóknak), vagy szaporodó és búvóhelyet (odúlakó madarak, denevérek) jelent (Barkman 1958, Frank 2000). Alapvetően meghatározza az erdő termőhelyi viszonyait, így közvetve szinte minden élőlénycsoportra kihat (Geiger et al. 1995, Aussenac 2000, Thomas and Packham 2007). Tágabb értelemben a faállomány részét képezi a korhadó faanyag is, amely meghatározó az erdei biodiverzitás szempontjából, mivel erdei fajok közel fele kötődik hozzá obligát módon, vagy részlegesen (Stokland et al. 2012, Csóka és Lakatos 2014).

Európa jelenlegi erdőterülete esetében, a faállomány, mint az erdei biodiverzitást meghatározó tényező, elválaszthatatlan az emberi hatásoktól (Peterken 1996). Az erdőkben ma is változó intenzitású erdőgazdálkodás, erdőhasználat zajlik, és a jelenleg közvetlen hasznosítás alól kivont erdőterületek többségét is érték a múltban emberi hatások. Ha az erdő faállományát a természetes folyamatok alakítják ki, akkor annak fajösszetételét és szerkezetét elsősorban a termőhely, a fafajok elérhető propagulum készlete, valamint a faállományra ható bolygatási rezsim határozza meg (Frelich 2002, Standovár és Kenderes 2003). A legtöbb élőlénycsoport biodiverzitása szempontjából nem elég a faállományra csak lokálisan tekinteni, hanem alapvetően az zömében kezelt állományokból álló erdős táj állapota a meghatározó (Lindenmayer and Franklin 2002). Sok élőlénycsoport esetében a közösség jelenlegi szerkezetét alapvetően meghatározza a táj múltbeli állapota (Kuussaari et al. 2009).

A legtöbb vizsgálat, amely az erdei biodiverzitást meghatározó legfontosabb tényezőket próbálja feltárni egy-egy régióban többnyire egy élőlénycsoportra (annak fajgazdagságára, fajösszetételére) koncentrál. Területkezelői szempontból viszont nagy szükség van a sok élőlénycsoportra kiterjedő vizsgálatokra, hiszen ezek ismeretében lehet olyan fenntartási, kezelési terveket kidolgozni, amely több élőlénycsoport igényét egyszerre veszi figyelembe.

A természetvédelmi biológia egyik alapproblémája, hogy olyan könnyen mérhető indikátorokat találjon, amelyek utalnak a biodiverzitás, illetve a természetesség állapotára. Ezek között megkülönböztetjük a fajösszetétel, fajok, vagy fajcsoportok meglétén illetve hiányán alapuló (kompozicionális), az élőhelyek szerkezeti jellemzőire vonatkozó (strukturális), és az ökoszisztémák működését jellemző (funkcionális) indikátorokat (Noss 1990). Általánosan elmondható, hogy kontinentális léptékben viszonylag jól használhatók a különböző élőlénycsoportok közösségi jellemzői egymás indikációjára, azaz a különböző élőlénycsoportok jellemzői viszonylag erős korrelációt mutatnak (Lewandowski et al. 2010). Azonban lokális léptékben az élőlénycsoportok biodiverzitása között általában gyenge kapcsolatokat találtak (Sabatini et al. 2016), a különböző szerkezeti jellemzők és egy-egy élőlénycsoport biodiverzitása között sokkal erősebb összefüggéseket mutattak ki (Jonsson and Jonsell 1999, Berglund and Jonsson 2001, Blasi et al. 2010, Irwin et al. 2014). Ahhoz, hogy megtaláljuk az erdei biodiverzitás fenntartásához (növeléséhez) szükséges legfontosabb szerkezeti indikátorokat, több élőlénycsoportra vonatkozó kutatások szükségesek (de Groot et al. 2016). E dolgozat ennek a gyakorlati kihívásnak próbál megfelelni.

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

erdők fény- és záródásviszonyait, a mikroklímát, az avar és a feltalaj fizikai-kémiai jellemzőit. Vizsgáltuk az állományokat körülvevő táji elemek eloszlását a jelenben és a múltban (feltárva az állományok tájhasználati viszonyait).

A vizsgálat egyik célja az volt, hogy élőlénycsoportonként feltárjuk a közösség biodiverzitása szempontjából legfontosabb háttérváltozókat, és az élőlénycsoport jellemzői, valamint a háttérváltozók közötti összefüggéseket függvénykapcsolatok (modellek) formájában leírjuk. Minden élőlénycsoport esetében vizsgáltuk a fajszámot, és a fajösszetételt. Vizsgáltuk továbbá az élőlénycsoportok kiemelt közösségi jellemzői közötti összefüggéseket. Ezek megmutatják, hogy milyen mértékben tekinthetők egymás indikátorainak a különböző élőlénycsoportok, illetve hogy melyek mutatnak összefüggést a legtöbb másikkal.

Az élőlénycsoportokat meghatározó tényezők mellett fontos kérdés, hogy milyen összefüggések vannak a vizsgált potenciális háttérváltozók között. E tekintetben vizsgáltuk, hogy a faállomány és a táj jellemzői közül melyek határozzák meg az erdei mikroklímát (hőmérséklet-, páratartalom- és fényviszonyokat), illetve hogyan befolyásolják a talaj- és az avar jellemzőit.

2. Anyag és módszer

A vizsgálati terület Magyarország nyugati részén, a Vendvidéken és az Őrségben helyezkedik el. Az alapkőzetet üledékes kőzetek alkotják, elsősorban agyagos kavics, de előfordul agyag és homok is (Tímár 2002). A terület az ország legcsapadékosabb, szubalpin klímájú régiói közé tartozik (Dövényi 2010). A leggyakoribb típus a dombhátakon a pszeudoglejes barna erdőtalaj, de kisebb területeken megjelenik az agyagbemosódásos barna erdőtalaj, vagy az erősen savanyú barna erdőtalaj is. A dombhátakon savanyú talajú, illetve mezofil lomberdőket találunk, amelyekben változatos elegyarányal jelenik meg a kocsányos és a kocsánytalan tölgy, a bükk, a gyertyán és az erdeifenyő. Az elegyfajok száma és aránya (a magyarországi viszonyokhoz képest) magas. A cserjeszint aránya az erdőkben változatos, elsősorban a lombos fajok (főleg a gyertyán és a bükk) újulata alkotja. Az erdők aljnövényzetének borítása többnyire gyér, keverednek benne az üde lomberdők és a savanyú talajú erdők fajai. Az erdők részletes leírása Tímár et al. (2002) munkájában olvasható. A mohaszint a lombos fák uralta állományokban gyér (korhadó faanyag, a fák kérgén és nyílt talajfelszíneken fordulnak elő mohák), de jelentősebb fenyő elegyarány esetén folytonos mohatakaró is kialakulhat a talajszinten (Ódor et al. 2002). A terület erdőszültsége magas (80%, Dövényi 2010). A táj vegetációját (mind a megjelenő vegetáció típusokat, mind azok

összetételét és szerkezetét) nagymértékben meghatározza a területen évszázadok óta jelen lévő emberi tájhasználat. A régió tájhasználat történetéről részletesen olvashatunk Vörös (1970), Bartha (1998), Tímár (2002), Tímár et al. (2002) és Gyöngyössy (2008) tanulmányaiban.

A vizsgálat során igyekeztünk lehatárolni azokat az erdőállományokat (alapsokaságot), amelyekre a feltett kérdések vonatkoznak. Ennek a vizsgált régió idős, felszíni víz által nem befolyásolt termőhelyen kialakult erdeit tekintettük. Az Országos Erdészeti Adattár 2000. évi adatbázisa alapján lehatároltuk a terület (1) felszíni víz által nem befolyásolt talajú, (2) 70 évnél idősebb faállományú, (3) plakor illetve enyhe lejtőkön megtalálható erdőrészeit. Az viszont célja volt a vizsgálatnak, hogy a régió különböző fafajösszetételű erdeit reprezentálja. Emiatt az erdőrészeket csoportosítottuk a 3 legfontosabb fafaj: tölgy (kocsánytalan és kocsányos tölgy), bükk és erdeifenyő elegyaránya alapján, monodomináns és kevert állomány kombinációkat hozva létre. Az így kialakított csoportokból választottunk ki random módon 35 erdőállományt, vagyis rétegzett random mintavételt hajtottunk végre.

Minden kiválasztott erdőrészletben egy $40\text{ m} \times 40\text{ m}$ -es mintaterületet jelöltünk ki, a faállományra vonatkozó felmérések ezen a területen zajlottak. Ennek közepén lehatároltuk egy $30\text{ m} \times 30\text{ m}$ -es mintaterületet, ahol a különböző élőlénycsoportok mintavételei történtek. Több élőlénycsoport és háttérváltozó felvételezése során a $30\text{ m} \times 30\text{ m}$ -es területet felosztottuk 36 db érintkező $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ -es kvadrátra, és ehhez igazodott a terepi mintavétel. A potenciális háttérváltozókat az alábbi szempontok szerint csoportosítottuk: fafajösszetétel, faállomány-szerkezet, aljzatviszonyok, fényviszonyok, táji változók, történeti változók, talaj és avar változók, mikroklíma.

A faállomány felvételezése során minden 5 cm-es mellmagassági átmérő (DBH) feletti faegyed térképezésre került a mintaterületen belül, megadva az egyedek mellmagassági átmérőjét, magasságát és fafaját. A felmért adatok alapján kifejeztük a faegyedek denzitását, a fafajok elegyarányait (térfogat alapján), a fafajszámot, valamint a fafajdiverzitást. A DBH adatok alapján megadtuk az állomány átlagos DBH-ját, valamint annak variációs koefficiensét (szórás és átlag hányadosa), a nagy fák (DBH>50cm) denzitását és a körlapösszeget. Az álló holtfa egyedek az élő faállománnyal együtt kerültek felvételezésre. A fekvő holtfa esetében az 5 cm-nél vastagabb és 0,5 m-nél hosszabb darabok kerültek felvételezésre a $30\text{ m} \times 30\text{ m}$ -es mintaterületeken, a darabok térfogatát átmérő és hossz mérések alapján számoltuk ki. A holtfa adatok alapján megadtuk a fekvő és az álló holtfa egységnyi területre vonatkoztatott térfogatát. A cserjeszint elemeinek az 5 cm DBH-t el nem érő, de a 0,5 m-es magasságot

meghaladó fásszárú egyedeket (fa- és cserjefajokat) tekintettük, megadtuk a cserjeszint denzitását.

A fényviszonyok jellemzésére az 1,3 m magasságban, szisztematikus mintavétellel 36 db érintkező kvadrátban, LAI-2000 Plant Canopy Analyzer műszerrel mértük a relatív diffúz fényt. A táji változók rögzítése során a mintaterületek 300 m-es körzetében térképeztük a főbb tájhasználat típusokat légifotók és térképek segítségével. A táji elemek diverzitását Shannon-diverzitással fejeztük ki, a táji elemek területarányával számolva. A múltbeli tájhasználati viszonyok feltárásához az 1853-as 2. katonai felmérés térképszelvényeit használtuk (Arcanum 2006), ez alapján a mintaterületek 300 m-es körzetében megállapítottuk az tájhasználató módok arányát.

A talaj és avar jellemzőit mintaterületenként 5 db, szisztematikus elhelyezett mintapont alapján vizsgáltuk. Mértük az avar mennyiségét, a pH-t, az avar szén és nitrogén tartalmát. Ugyanezek a pontokon megadtuk a talaj felső 10 cm-ének több jellemzőjét (pH, hidrolitos és kicserélődési aciditás, az agyag és iszapfrakció aránya, a szerves szén, nitrogén, ammónium-laktát (AL)-oldható foszfor és kálium tartalom).

A mikroklíma változók közül a léghőmérsékletet és a relatív páratartalmat 1,3 m magasságban mértük a mintaterületeken Voltcraft DL-120 TH mérő és adatrögzítő eszközökkel 24 órán keresztül. A mikroklíma mérést összesen nyolcszor végeztük el három vegetációs időszak alatt (2009. június, október; 2010. június, augusztus, szeptember, október; 2011. március, május). A feldolgozás során a léghőmérséklet és a légnedvesség napi átlagának és tartományának referenciától való eltérését használtuk.

A gyepszint, az újulat (50 cm magasság alatti fásszárúak) és a mohaszint (talajon illetve fekvő holtfán megjelenő fajok) felvételezése során a fajok borítását rögzítettük a 30 × 30 m-es mintaterületen (több érintkező kvadrátra felosztva). A mohaszint esetében külön vizsgáltuk a talaj moha propagulum bankját mintaterületenként 3 talajmintát véve a feltalajból. A fán élő mohák és zuzmók borítását a 20 cm DBH-nál vastagabb faegyedek esetében becsültük. A nagygombák esetében mintaterületenként 36 db szisztematikus elhelyezett, 5 m × 5 m-es kvadrátban rögzítettük a fajok termőtesteinek jelenlétét (lokális frekvenciát megállapítva). A mintavételt háromszor végeztük el: egyszer 2009 augusztusában, 2010 májusában, valamint a 2010 szeptembere és novembere közé eső időszakban. A pókok mintavételezésére két módszert alkalmaztunk, talajcsapdás, és kézi motoros rovarszippantóval történő gyűjtést. A kétféle módszer különböző időpontokban gyűjtött részmintáinak adatait összegezve, mintaterületenként megállapítottuk a fogott pókfajok egyedszámát. A futóbogarakat a pókoknál ismertetett talajcsapdákkal gyűjtöttük, egyedszám adatokat elemeztünk. A szaproxyl

bogarak vizsgálata során fogófás mintavételt alkalmaztunk. Minden mintaterületre egy darab erdeifenyő, kocsánytalan tölgy és bükk fogófát helyeztünk ki, majd féléves terepi kinntlet után mesterséges eklektorokban keltettük ki és gyűjtöttük be a fogófákból kirepülő bogarakat. A madarak mintavételezése pontszámlálással történt a fészkelési időszakban, két alkalommal. Minden vizsgált élőlénycsoport esetében feltártuk, hogy mely háttérváltozók bizonyultak a legfontosabbnak a mintaterületre vonatkoztatott fajszám és a fajösszetétel esetében. A fajszámok és a háttérváltozók közötti összefüggések megállapításhoz általános lineáris regressziós modelleket alkalmaztunk (Faraway 2005). A modellszelekció előszelekció után részben a háttérváltozók manuális kiléptetésével történt deviancia elemzést és F-tesztet alkalmazva, részben automatizált kiléptető és beléptető algoritmusokat használó log-likelihood módszerrel, Akaike-féle információs kritérium alapján (ennek során az R programcsomag „step” függvényét alkalmaztuk). Minden élőlénycsoport esetében a fajösszetételt meghatározó háttérváltozók feltáráshoz direkt ordinációs módszert, a redundancia analízist (RDA) alkalmaztuk (Podani 1997). Az ordinációs modellek esetében a háttérváltozók szelekciója egyenkénti beléptetéssel történt a háttérváltozókra jutó lefedett variancia alapján, tesztelésük Monte-Carlo szimulációval történt. A mikroklíma esetében a hőmérsékletre, a relatív páratartalomra és a fényre vonatkozó változók közötti összefüggések feltárást korrelációelemzéssel végeztük. Egységes származtatott mikroklíma változókat hoztunk létre főkomponens analízissel (Podani 1997). A mikroklíma változók és az egyes potenciális faállomány és táji változók összefüggéseit általános lineáris modellel vizsgáltuk. A talaj-avar és a faállomány változók közötti összefüggések feltáráshoz az RDA direkt ordinációs módszerét alkalmaztuk. Vizsgáltuk az élőlénycsoportok közötti összefüggéseket mind a fajszámok, mind a fajösszetétel esetében. A fajszám modelleket R statisztikai környezetben hajtottuk végre a „vegan” programcsomagot használva (Oksanen et al. 2011, The R Development Core Team 2012.), az ordinációkhoz Canoco for Windows 4.5 programcsomagot használtunk (ter Braak and Smilauer 2002).

3. Eredmények és megvitatás

3.1. A faállomány és a mikroklíma összefüggései

Feltételezéseinkkel és számos vizsgálat eredményeivel (pl. Heithecker and Halpern 2006) szemben, a diffúz fény mennyisége sem a hőmérséklettel, sem a relatív páratartalommal nem mutatott szignifikáns korrelációt. Kimutattuk azonban, hogy a hőmérséklet és a relatív

páratartalom között konzisztens és erősen negatív összefüggés állt fenn, amit számos vizsgálat megerősít (von Arx et al. 2012). A hőmérséklet és páratartalom adatokból származtatott első PCA-tengely egy hőmérséklet – páratartalom gradienst eredményezett, amelynek negatív oldalán a magas páratartalommal és alacsonyabb átlaghőmérséklettel jellemezhető mintaterületek, míg a pozitívon a melegebb, de szárazabb állományok helyezkedtek el. A második PCA-tengely mentén pozitív irányba nőtt a hőmérséklet és a páratartalom napi ingadozása. Az első PCA tengely regressziós modellje alapján a zárt erdők hűvösebb és párásabb mikroklímáját elsődlegesen a gyertyán elegyaránya, illetve a cserjedenzitás határozta meg, míg az idős lombos erdők aránya, valamint a tölgyfajok relatív elegyaránya melegebb és szárazabb mikroklímát eredményezett. A mikroklíma-változók napi ingadozását az avar borítása, az idős erdők aránya és az átmérőosztályok Shannon-diverzitása csökkentette. A hűvös és párás mikroklíma fenntartásában tehát a gyertyán elegyarány, általánosítva az alsó lombkoronaszint tekinthető kulcsfontosságúnak, aminek hatását a jól fejlett cserjeszint tovább erősíti. A sűrű lombzat, a jól fejlett lombkorona-szerkezet és dús cserjeszint elsődlegesen az evapotranspiráció lassításával, az árnyékolás növelésével valamint a szél általi átkeveredés csökkentésével növeli a páratartalmat az egyes állományokban (Geiger et al. 1995). A zárt erdőkben a mikroklíma napi ingadozását csökkentette az avar borítása. Az avartakaró jelentős vízmegtartó képessége és szigetelő hatása miatt fontos szerepet játszik a talaj és a lombkorona közötti víz- és energiaáramlásban (Ogée and Brunet 2002).

A diffúz fényt a körlapösszeg és az átmérőosztályok diverzitása csökkentette, míg a tölgyek elegyaránya növelte. A fény heterogenitását csökkentette az átlagos átmérő, a körlapösszeg és a bükk relatív elegyaránya. Az élőfakészlet gyakran összefügg a lombkorona zártságának mértékével ezért számos vizsgálatban meghatározza a fény mennyiségét (Heithecker and Halpern 2006). Az átmérőosztályok diverzitása az állomány összetettségét és szintezettségét fejezi ki, növekedésével a levél felület index és a beérkező sugárzás elnyelésének mértéke is nő (Beaudet et al. 2004).

3.2. A faállomány és a talaj-avar változók összefüggései

A talaj és avar változók és háttérváltozók összefüggéseit feltáró RDA esetében a legnagyobb variancia lefedést az erdeifenyő elegyarány mutatta, amellyel negatív összefüggést mutatott a talaj és az avar kémhatása, a lombavar és a bomlott avar tömegaránya, valamint kisebb mértékben az agyag-iszap frakció aránya és a talaj oldható káliumtartalma. A talaj-avar

változókat meghatározó másik háttérváltozó gradienst a tölgy elegyarány és az ezzel ellentétes irányba mutató fafaj diverzitás, valamint az idős erdők aránya alkotta. A tölgy elegyarányal pozitív összefüggést mutatott a hidrolitos és kicserélődési aciditás, valamint az agyag-iszap frakció és a talaj káliumtartalma. A tölgy elegyarányal negatív, az idős erdőkkel és a fafaj diverzitással pozitív összefüggést mutatott az avar széntartalma. A feltalaj és avar fizikai – kémiai változóit elsősorban a fafajösszetétel befolyásolta, amire elsősorban a talaj kémhatás és aciditás viszonyai bizonyultak érzékenyek. Az avar mennyiségét és minőségi összetételét elsősorban a lombos és a tűlevelű fák elegyaránya határozta meg. Az elemtartalmak közül a szén- és káliumtartalom viszonylag érzékeny a faállomány összetételére, ezzel szemben a nitrogén- és foszfortartalom kevésbé.

3.3. Lágyszárúak

A lágyszárúak fajszámát elsősorban a fény mennyisége és a fafajszám növelte, kisebb pozitív hatása volt a táji elemek diverzitásának is. A fajösszetétel esetében szintén a fény és a fafajszám bizonyult a legfontosabb tényezőnek. Az RDA elemzés alapján a legtöbb faj pozitív összefüggést mutatott a fénnel, a mohaborítással és a fafajszámmal. A fajok eloszlása alapján azonban látható, hogy a fénnel és a mohaborítással a legszorosabb összefüggést elsősorban a savanyú erdei fajok, illetve a nem erdei fajok (réti, vágásterületi elemek és gyomok) mutatták. Az üde, zárt erdők növényei elsősorban a fafajszámmal, gyertyán elegyarányal mutattak pozitív, míg a talaj finom fizikai frakciójával negatív összefüggést. Általánosan elmondható, hogy a zárt lombos erdők zónájában a fény mennyisége és mintázata tekinthető a lágyszárú közösséget meghatározó legfontosabb tényezőnek (Hardtle et al. 2003). Azonban az általunk vizsgált régióban megfigyelhető, hogy a fény bizonyos mennyiségének növekedése felett már nem az erdei elemek tömegessége és fajgazdagsága nő, hanem egyre nagyobb arányban jelennek meg a nem erdei fajok. Ezzel szemben, ha a lombkoronát kisebb záródáshiányok (lékek, fellazult foltok) törik meg, arra alapvetően a zárterdei vegetáció reagál nagyobb tömegességgel és fajgazdagsággal. Egy felhagyott, heterogén szerkezetű állományban külön vizsgáltuk a fény és az aljnövényzet mintázatát. A lágyszárúak borításának és a fénynek a mintázata szoros illeszkedést mutatott a 10 × 10 m-es foltok léptékében. A fény mintázatával szoros összefüggést mutatott a *Fragaria vesca*, *Poa nemoralis*, *Festuca heterophylla*, míg a fénytől függetlennek bizonyult a térbeli mintázata az *Ajuga reptans*, *Mycelis muralis*, *Rubus fruticosus*, *Viola reichenbachiana* fajoknak, valamint a páfrányoknak (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*).

A fafajsám pozitív hatása a lágyszárú diverzitásra nem ennyire közvetlen. A nagyobb fafajgazdagság eredményezheti a fényviszonyok, valamint az avarprodukción keresztül az avar- és talajviszonyok nagyobb heterogenitását, ami növelheti állományon belül a lágyszárú közösség sokféleségét. Bár a fafajgazdagság és a lágyszárú szint diverzitása közötti pozitív összefüggés magyarázatait nehéz megadni (és ez regionálisan eltér), a jelenséget számos tanulmány kimutatta (pl. Vockenhuber et al. 2011). A fajszámot növelő tényezőnek bizonyult még a táji elemek diverzitása, amely feltehetően kedvez a nem erdei elemek zárt állományokban történő könnyebb megjelenésének. A fajösszetételben fontos tényező még a gyertyán elegyarány, amivel elsősorban zárt és üde lomberdei fajok korreláltak pozitívan. Ez feltehetőleg nem közvetlenül a fafajhoz, hanem egy árnyaló, második lombkoronaszint meglétéhez köthető jelenség. A moha borítás szintén mutatott összefüggést a lágyszárúak fajösszetételével, a nagyobb mohaborítású állományokban nagy fajgazdagságban és tömegességgel jelentek meg a savanyú erdei fajok. Ez azért is érdekes, mert nem erdős élőhelyeken egyértelműen, de erdőkben is sok esetben negatív összefüggéseket kaptak a két szint között (Bergamini et al. 2001, Turkington et al. 1998). Ez a negatív kapcsolat az edényesek jobb forráshasznosításával és az ezáltal kompetíciós kizorítással magyarázható, aminek viszont tápanyaglimitált, savanyú élőhelyeken – mint az őrségi erdők többsége – kisebb a jelentősége. Ezzel szemben a mohaszint elősegítheti egy párásabb, hűvösebb mikroklíma kialakulását, valamint csökkentheti a feltalaj kiszáradását, ami szintén kedvező lehet az edényes fajoknak.

3.4. Újulat

Az újulat esetében, hasonlóan a lágyszárúakhoz, a fény mennyisége és a fafajsám bizonyult a legfontosabb pozitív tényezőnek a fajszám szempontjából. A fajösszetétel esetében a két legfontosabb tényező a fajszám modellben már megjelenő fafajsám és fény volt, emellett bekerült a modellbe a gyertyán és tölgy elegyarány, a napi hőingás és a cserjeszint denzitása is. A fafajsámmal és a cserjeszinttel elsősorban az árnyéktűrő fásszárúak mutattak pozitív összefüggést. A legtöbb újulati faj elsősorban a fényvel és tölgy elegyarányal mutatott pozitív kapcsolatot, itt találjuk a fényigényesebb cserjefajokat, valamint kocsánytalan tölgy és az erdeifenyő újulatát is.

Szoros pozitív korrelációt állapítottunk meg a fény és több fásszárú faj (*Quercus petraea*, *Pinus sylvestris*, *Pyrus pyraeaster*, *Frangula alnus*, *Rhamnus catharticus*) újulata között. Egy állományon belül több fásszárú faj (*Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Quercus petraea*,

Pinus sylvestris) újulatának mintázata illeszkedett a fény mintázatához, azonban az aggregáltság durvább léptékben (25×25 m-es foltok) jelentkezett, mint a lágyszárúaknál (10×10 m-es foltok).

Az újulat fajösszetételét és fajgazdagságát alapvetően meghatározza a faállomány fajösszetétele és fajgazdagsága, hiszen az újulatot alkotó egyedek nagy része közvetlenül az állományban keletkező propagulumokból származik, még a viszonylag jól terjedő fajok esetében is (Barbier et al. 2008). Hazai hegyvidéki tölgyesek esetében szintén szoros összefüggést találtak a faállomány és az újulat fajösszetétele és diverzitása között, különösen a kocsánytalan tölgy esetében (Ádám et al. 2013). A fény meghatározó szerepét számos tanulmány támasztja alá, amely különösen savanyú talajú erdőkben jelentős (Hardtle et al. 2003, Barbier et al. 2008).

3.5. Talajszint mohaközössége

A talajszint mohaközössége esetében a propagulum bank diverzitása jóval alacsonyabbnak bizonyult, mint a felszíni vegetációé. A két közösség fajösszetétele jelentős mértékben eltért. A propagulum bank domináns fajai a felszíni vegetációban ritkák, vagy hiányoznak, ezzel szemben a talajszinten megjelenő domináns mohafajok közül sok nem jelent meg a propagulum bankban. Összességében elmondható, hogy a moha propagulum bankot elsősorban rövid életű, csúcsontermő, kolonista illetve rövidéletű visszatérő stratégiát mutató mohák alkották, míg a felszíni mohavegetáció domináns évelő fajai gyakorlatilag hiányoztak. A két közösség fajkészletének eltérését, valamint a rövid életű fajok túlsúlyát számos összehasonlító vizsgálat igazolta (Jonsson 1993, Hock et al. 2006). Azonban a legtöbb vizsgálat esetében a propagulum bank fajgazdagsága hasonló volt, mint a felszíni mohavegetációé (Jonsson 1993, Hock et al. 2006), az őrségi eredményekhez hasonlóan fajszegény propagulum bankot inkább trópusi erdőkben találtak (Maciel-Silva et al. 2012). Az őrségi erdőkre vonatkozóan megállapítható, hogy a propagulum bank szerepe a mohaközösség regenerációjában csekély, ebben sokkal nagyobb jelentősége van a túlélő felszíni gyepeknek és a propagulumok levegőn keresztüli transzportjának.

A talajszint felszíni mohaközössége esetében a fajszaót három háttérváltozó határozta meg kb. egyforma súllyal: a nagy avarborítás csökkentette, a cserjeszint denzitása és a fafajszaó növelte. A mohaszint fajösszetételében a fajszaó modellhez hasonlóan az avarborítás és a cserjeszint volt a legfontosabb tényező. A fafajszaó helyett azonban olyan más háttérváltozók jelentek meg, mint például a talaj aciditása, a nagy fák denzitása, az erdeifenyő elegyaránya és

a fény. Az avarborítás negatív hatása elsősorban a talajlakó, savanyú erdőkre jellemző mohákra hatott, amelyek inkább a fényben gazdag, savanyú talajú erdeifenyő uralta állományokra jellemzők. A cserje denzitással és a nagy fák denzitásával pozitív, az aciditással negatív összefüggést mutatva főleg fán élő és korhadékon élő fajok különültek el. A lombos erdőkben a felhalmozódó lombavar az egyik legfőbb gátja a mohaszint kialakulásának, vagyis a mohaközösséget alapvetően az aljzatviszonyok határozzák meg (Dzwonko és Gawronski 2002). A cserjeszint és a fafajsám pozitív hatása a fajgazdagságra már kevésbé egyértelmű. A cserjeszint jelentős mértékben tudja növelni az állományok páratartalmát a talajszintben, ami a mohavegetációnak kedvező lehet, főleg a kiszáradásra érzékeny fakérgen és korhadékon megjelenő fajok esetében (Ranius et al. 2008). A fafajsám a lágyszárúakhoz hasonlóan szintén a változatos fény és aljzatviszonyok megteremtése miatt lehet kedvező a mohák fajsámára. A fényvel alapvetően a talajlakó mohák mutattak pozitív korrelációt, míg a kéreg és korhadéklakó fajok nem. A Szalafői Őserdőben készült mintázatelemzés során a talajszint mohaborítása és a fény mintázatának szoros illeszkedését mutattuk ki a 10 × 10 m-es léptékben. A nagy fák denzitása szintén a fán élő fajok esetében jelentős, amit a kéreglakó mohák elkülönített vizsgálata is igazolt, illetve a nagyméretű fák jelentősége a kéreglakó mohák szempontjából általános érvényűnek tekinthető (McGee and Kimmerer 2002).

3.6. Kéreglakó mohák és zuzmók

A kéreglakó mohák fajsámát mintaterület szinten a cserjeszint denzitása, a fafaj diverzitás és a fák mérete növelte, a fák denzitása csökkentette. Faegyed szinten a fajsámot alapvetően a fafajok határozták meg. Az erdeifenyőn 1-2 faj kivételével nem éltek mohák, legfajgazdagabbnak a tölgyek bizonyultak, a bükkön és egyéb lombos fafajokon közepes fajgazdagságot találtunk. A fák mérete (az erdeifenyő kivételével) növelte a fajsámot. A fajösszetételt mintaterület szinten elsősorban a fafaj összetétel határozta meg (tölgy és erdeifenyő elegendő arány került bele a modellbe), de fontosnak bizonyult a mikroklíma, a fák mérete, az erdők táji aránya és a cserjeszint denzitása is. A legtöbb speciális epifiton mohafaj a tölgyet preferálta, ami magyarázza a tölgyek magas fajgazdagságát is. E fajok közül több a tölgy preferencia mellett érzékeny a fák méretére is. A hűvösebb mikroklíma viszonyok és a sűrűbb cserjeszint elsősorban olyan mohák számára kedvező, amelyek sokszor talajon vagy korhadó faanyagban fordulnak elő, a fákon inkább csak törzs alsó részén, mint fakultatív epifitonok jelennek meg.

Az egyes fákon a mohák fajösszetételét alapvetően a fafajok határozták meg. A legtöbb moha, főleg a specialista epifiton fajok a tölgyeket preferálták, azonban volt néhány specialista mohafaj, amely nagyobb gyakorisággal fordult elő a bükkön, illetve a gyertyánon. Az erdeifenyőhöz nem kötődtek mohafajok.

A fafajok és a rajtuk megjelenő kéreglakó mohaközösség szoros kapcsolata igen jól feltárt az irodalomban, sok publikáció bizonyítja, hogy egy állományon belül a különböző fafajokon más közösségek alakulnak ki (Barkman 1958, McGee és Kimmerer 2002). Ezt alapvetően a fák kérgének eltérő fizikai és kémiai tulajdonságai határozzák meg, amelyek más fajoknak képesek optimális aljzatot biztosítani (Barkman 1958). Érdekes azonban, hogy ez a jelenség regionális, illetve kontinentális léptékben már nem érvényesül, vagyis nem lehet fafajokhoz általánosan érvényes kéreglakó mohaközösségeket rendelni (Bates et al. 2004). A fafajokhoz kapcsolódó eltérő epifiton fajösszetételből következik az a jelenség, hogy fafajokban gazdagabb erdők állomány szinten fajgazdagabb epifiton közösség kialakulását teszik lehetővé. Az Őrségben a legfajgazdagabb epifiton közösség a tölgyeken alakult ki, amelynek a kérge vízgazdálkodás, megtelepedés és tápanyaggazdálkodás szempontjából egyaránt kedvező, így sok mohafaj preferálta. A bükk és a gyertyán a tölgyhöz képest fajszegényebb, ugyanakkor több specialista kéreglakó mohafaj kötődött hozzá. A lombos fákkal szemben az erdeifenyő az epifiton mohák szempontjából sivatagnak tekinthető, kevés mohafajnak tud életteret nyújtani. Kérge rendkívül száraz, pikkelyesen leváló és tápanyagszegény, amelyen mind a kolonizáció, mind a túlélés korlátozott (Barkman 1958). Egy másik fontos tényező a fák mérete, általános jelenség, hogy nagyobb (és emellett sokszor idősebb) fákon fajgazdagabb mohaközösségek alakulnak ki, mint a vékonyakon (McGee and Kimmerer 2002, Fritz et al. 2008). Ez alapvetően három tényezővel magyarázható (Ódor and van Hees 2004). Egyrészt itt is érvényesül a fajszám – terület összefüggés, vagyis a nagyobb törzsfelület, több faj megtelepedését biztosítja. A másik tényező a törzsek eltérő habitat diverzitásával függ össze, nagyobb (és öregebb) fák kérge strukturáltabb, repedezettebb, többféle mikrohabitatot hoz létre, amely több faj számára biztosít életteret. A harmadik tényező nem a fák méretétől, hanem azok korától függ. Az idősebb fák esetében a fajoknak több idejük van a kolonizációra és növekedésre, ezáltal nagyobb a valószínűsége, hogy ritkább, valamint rosszabbul terjedő fajok is kolonizálják a fát. A cserjeszint epifiton közösségre gyakorolt pozitív hatása elsősorban annak párasabb mikroklímát kialakító tulajdonságával magyarázható, mivel a relatív páratartalom és a cserjeszint között szoros összefüggést kaptunk a vizsgálat során. Sok epifiton mohafaj (főleg az opportunisták, holtfán is

megjelenő fajok), igen érzékenyek a kiszáradásra, amelyet a cserjeszint igen hatékonyan képes lassítani, különösen az általunk vizsgált 0-1,5 m magasságig terjedő régióban.

A kéreglakó zuzmók mintaterület szintű fajgazdagságát a tölgy elegyarány, a cserje denzitás, a hőingás és a fény növelte. Érdekes, hogy míg a moháknál a hűvösebb, árnyasabb mikroklíma bizonyult optimálisnak, addig a zuzmóknál a hőingás és a fény fajszám növelő hatása egyértelműen a nyíltabb állományok kedvezőbb hatását mutatta. Ugyanakkor a cserjeszint pozitív hatása, a mohákhoz hasonlóan, a páratartalommal magyarázható. A faegyed szintű fajszám esetében a mohákhoz képest kisebb súlya volt a fafajoknak, ezzel szemben nagyobbak bizonyult a fák átmérőjének és különösen a fénynek a fajszámot növelő hatása. A gyertyánhoz több specialista faj kötődött, azonban ezek már a kisebb egyedeken is megjelentek, ezért a fafaj esetében a mérethatás nem jelentkezett.

A mintaterület szintű fajösszetételben a fénynek és a fafajoknak volt meghatározó szerepe. A fenyő elegyarányal pozitív összefüggést mutató fajok alapvetően túlevelű fákhoz kötődő, acidofrekvens zuzmók. A gyertyán elegyarányal (és a körlepősszeggel) pozitív összefüggést a sima kérgű fákhoz kötődő, kéregzuzmó fajok mutattak. A tölgy elegyarányhoz és a kedvezőbb fényviszonyokhoz a nagyobb méretű, lombos zuzmók asszociálódtak. A faegyed szintű fajösszetétel esetében a mohákhoz képest még nagyobbak bizonyult a fafajok szerepe. A mintaterület szintű eredményekhez hasonlóan az erdefenyőhöz elsősorban acidofrekvens fajok kötődtek. A tölgyön előforduló fajok főleg közepesen savanyú kérget kedvelő, nagytermetű lombos zuzmók voltak. A gyertyánhoz kötődő közösség az árnyas körülményeket jól viselő, a sima kérgű fák viszonyaihoz jól alkalmazkodó kéregzuzmó fajokból állt.

A kéreglakó zuzmók esetében szintén (sőt a moháknál talán jobban) érvényesül a fafajok közösség alakító szerepe, amit jól mutat, hogy e közösség fajösszetételét alapvetően a fafajok elegyarányai határozzák meg (Barkman 1958, Nascimbene et al. 2009a). A zuzmók esetében ez funkcionális eltérést is mutat, a kedvezőbb viszonyokat biztosító tölgyön inkább nagyobb termetű lombos zuzmókat, míg gyertyánon főként kéregzuzmókat találtunk. Fajgazdagság szempontjából kiemelt jelentősége van a tölgy mellett a gyertyánnak, amit korábbi vizsgálatok is igazoltak (Hauck et al. 2012). A főleg gyertyánhoz kötődő lassú növekedésű stressztoleráns kéregzuzmók jól alkalmazkodnak a sima kérgű fák kedvezőtlen víz és tápanyag viszonyaihoz, viszont kedvezőbb feltételek esetén (pl. tölgyön) a gyorsabb növekedésű lombos zuzmók és a mohák kiszorítják őket (Ranius et al. 2008). A faméret és kor pozitív hatása hasonlóan nyilvánul meg, mint a moháknál (Fritz et al. 2008, Nascimbene et al. 2009b). Amiben eltérés mutatkozik a kéreglakó moha- és zuzmóközösség között az a

fény szerepe. A zuzmók esetében a fény limitáló tényezőnek bizonyult, mind a fajszám, mind a fajösszetétel szempontjából. A zuzmók jóval fényigényesebbek, esetükben rendkívül fontos, hogy az erdőkben legyenek záródáshiányok, fellazuló foltok, a mohák egy sokkal árnyéktűrőbb közösséget alkotnak. A cserjeszint (és a páratartalom) a zuzmók esetében is fontos, de kevésbé meghatározó, mint a moháknál.

3.7. Nagygombák

A nagygombák a felvételezés során hatalmas fajkészlettel jelentek meg a többi élőlénycsoporthoz képest. A nagygombák három fő funkcionális csoportját (a fán élőket, a talajlakó szaprotrófokat és az ektomikorrhiza képzőket) külön értékeltük.

A fán élő gombák fajszáma esetében a legfontosabb pozitív tényezőnek az avar kémhatása, a mintaterületeken található holtfa mennyiség, valamint a bükk elegyaránya bizonyult. Fajösszetételüket alapvetően az élő fák fajösszetétele határozta meg. Szinte az összes főbb fafaj (bükk, erdeifenyő, gyertyán és elegyfafajok) elegyaránya bekerült az ordinációs modellbe, a gombafajok eloszlását alapvetően a faállomány túlevelű–lombos dominanciája befolyásolta. A legtöbb megjelenített faj pozitív összefüggést mutatott a lombos fafajok (elsősorban a bükk és a gyertyán) elegyarányával.

A fán élő gombák fajszámát tekintve számos tanulmány hangsúlyozza a fafajok alapvető jelentőségét (Heilmann-Clausen et al. 2005, Boddy and Heilmann-Clausen 2008). Saját eredményeinkben azonban a fán élő gombák fajszámát az avar pH-értékének pozitív hatása dominálta. Ezen összefüggés mögött inkább a lombos fák nagyobb elegyarányának közvetett hatása állhat. Fajszámuk alakulásában várható volt a holtfa mennyiségének jelentősége, azonban lényeges, hogy nem a holtfa térfogata, hanem annak borítása került be a modellbe, ami jól mutatja a vékonyabb ágak jelentőségét is a gomba diverzitásban. Az RDA modellben negatív tényezőként jelent meg a hőmérséklet, ami arra utal, hogy a régióban a párásabb, hűvösebb állományokban gazdagabb a fán élő gombák közössége. A hőmérséklet negatív hatását fán élő gombák esetében a faanyagban belül (Boddy 2001), az erdőállomány szintjén (Renvall 1995) és kontinens méretű (Heilmann-Clausen et al. 2014) térléptékben egyaránt igazolták.

A talajlakó szaprotróf nagygombák esetében a hűvösebb mikroklíma, az avar mennyisége, az avar kémhatása és a fák körlepösszege növelte a közösség fajszámát. A fajösszetétel esetében az erdeifenyő elegyaránya, a hőmérséklet, az avarváltozók (avarkémhatás és a korhadó avar aránya) és a talaj nitrogén tartalma bizonyultak meghatározóknak. A legtöbb faj negatív

összefüggést mutatott a hőmérséklettel, vagyis hűvösebb mikroklímájú területeket preferált. Ugyanez a fajcsoport a talaj nitrogén tartalmával is erős, negatív összefüggést mutatott. A talajlakó szaprotróf gombák cellulóz- és ligninbontó enzimeinek aktivitása jelentősen függ a hőmérséklettől. A lombos erdők zónájában a zártabb, hűvösebb állományok hőmérséklet viszonyai voltak kedvezőbbek számukra (Berg and McClaugherty 2014). A közösség fajösszetételét alapvetően egy avar pH – erdeifenyő elegyarány gradiens határozta meg. Az avarviszonyok meghatározó szerepét a talajlakó szaprotróf közösségben más régiókból is kimutatták (pl. Ferris et al. 2000, Talbot et al. 2013).

A ektomikorrhiza nagygombák fajszámmodelljének varianciafedése jóval gyengébb volt, mint a másik két gombacsoport esetében, vagyis e közösség fajgazdagságát a vizsgálatba bevont háttérváltozókkal csak kevésbé tudtuk magyarázni. Fajszámuk a legerősebb (negatív) összefüggést a talaj N-tartalmával adta. Ez jól magyarázható azzal, hogy nitrogénben limitált környezetben jelentősebb a növények mikorrhiza kapcsolatokon keresztüli tápanyagfelvétele, ami közvetlenül, szorosan összefügg a mikorrhizaképző gombák nagyobb termőtest-termelésével (Tarvainen et al. 2003). A csoport fajösszetételében a bükk elegyaránya és a fák törzsátmérője bizonyultak a legfontosabb változóknak. Kisebb súllyal ugyan, de megjelentek táji változók (az erdők aránya, illetve a táji elemek diverzitása), valamint a fény és az avar pH-értéke is. Számos tanulmány hangsúlyozza a mikorrhizaképző gombák közösségének fafajokhoz való kötődését (pl. Ferris et al. 2000), bár e kérdés még napjainkban is erősen vitatott, sokan inkább a talajváltozók fontosságát emelik ki (pl. Talbot et al. 2013). Több gombafaj mutatott pozitív összefüggést a bükk elegyarányával és a neutrálisabb avarviszonyokkal.

3.8. Pókok

A pók közösség fajszámát a fafajszám és a cserjeszint denzitása növelte, míg a faji összetételt elsősorban a fafajösszetétel (tölgy, bükk, gyertyán elegyarány) határozta meg, ezen felül a relatív páratartalomnak volt némi szerepe. Több farkaspók faj a tölgy uralta állományokhoz asszociálódott, míg a tölcsérhálós fajok a gyertyánhoz. Más fajok a gyertyán elegyarány mellett, a párásabb mikroklímához is kötődtek. A bükköt elsősorban az avarszinten háló nélkül vadászó fajok, illetve speciálisan a bükk kérgén vékony hálót szövő vitorlaspók faj preferálták.

A fafajgazdagság szerepét erdei pók közösségekben más vizsgálatok is hangsúlyozták (Ziesche and Roth 2008), annak ellenére, hogy a fafajok a pókközösségre közvetetten (avar,

aljzat, fény és mikroklíma viszonyokon, illetve a prédaközösségen keresztül) hatnak. Bár e potenciálisan közvetlenül ható háttérváltozók jó részét bevontuk a vizsgálatba, mégis ezeknél a több hatást magába foglaló, komplexebb fafaj diverzitás jobb indikátornak bizonyult a pókközösség fajgazdagsága esetében. A pók fajszám és fafajgazdagság pozitív összefüggése összhangban van azzal, hogy a pókközösséget elsősorban a fafajösszetétel határozta meg, így a kevert fafajú erdők fajgazdagabbnak bizonyultak. A fafajok és a pókközösség összefüggéseit több vizsgálat is alátámasztja, különösen a lombos és tűlevelű állományok közösségei tértek el nagyon egymástól (Korenko et al. 2011). A cserjeszint fajszám növelő hatása, valamint a relatív páratartalom fajösszetételre gyakorolt hatása azt mutatja, hogy a párás, zárt erdei mikroklíma (amiben nagy jelentősége van a cserjeszintnek) a pókközösség esetében is meghatározó.

3.9. Futóbogarak

A futóbogár közösség fajszámát két szerkezeti jellemző, a cserje denzitás és a holtfa borítás növelte kb. hasonló fontossággal, ugyanakkor hozzá kell tenni, hogy a többi élőlénycsoportéhoz képest a modell variancia lefedése alacsony volt. A relatív páratartalom szintén erős pozitív korrelációt mutatott a futóbogár fajszámmal, azonban a páratartalom és a cserjeszint szoros összefüggése miatt a modellbe végül a cserjeszint denzitása került bele. A fajösszetételt elsősorban a fafajösszetétel (tölgy és erdeifenyő elegyarány) és a mikroklíma (relatív páratartalom) határozta meg, a fajok alapvetően egy erdeifenyő-tölgy elegyarány gradiens mentén helyezkedtek el.

A cserjeszint jelenléte és emiatt egy kiegyenlítettebb páratartalom biztosítása úgy tűnik a futóbogarak fajgazdagsága szempontjából hasonlóan fontos, mint a pókoknál. A legtöbb *Carabidea* faj előnyben részesítette a párásabb élőhelyeket, amely a területek változatosabb fajösszetételében is megmutatkozott. Ezekon a területeken feltehetőleg bőségesebb táplálék kínálat áll rendelkezésükre. A legtöbb faj főként csigákkal és meztelencsigákkal táplálkozik, melyek erősen kötődnek a párásabb élőhelyekhez. A holtfa borításának fajgazdagságot növelő hatása az aljzaton megjelenő magasabb habitat diverzitással lehet összefüggésben. Hasonlóan, mint a pókoknál, az Őrségben a futóbogár közösség fajösszetételét elsősorban a fenyő – lombos fafaj gradiens határozta meg, amely feltehetőleg elsősorban az aljzat és avarviszonyokon keresztül érvényesült. Az általunk is tapasztalt fafaj összetétel meghatározó szerepét a futóbogár közösségek fajösszetételében más vizsgálatok is alátámasztották (Lange et al. 2014, Sklodowski 2014, da Silva et al. 2015).

3.10. Szaproxyl bogárközösség

A szaproxyl bogarak a három fogófa esetében nagyon eltérő fajkészletet mutattak. Az erdeifenyő fajkészlete teljesen eltért a két lombos fafajétól, míg a bükk fajkészlete két faj kivételével a jóval fajgazdagabb kocsánytalan tölgy részhalmazának tekinthető. Fontos megjegyezni, hogy a többi élőlénycsoporttal szemben a szaproxyl bogarak fogófás mintavétele nem az aktuálisan jelenlevő fajkészletet mintázta meg, hanem a fogófát kolonizáló bogarak utódait. Ezért a kapott fajkészletet jelentősen befolyásolhatták a kikelés körülményei. A frissen kirakott fogófák csak a friss elhalt faanyagot preferáló fajokat mutatják meg, a későbbi korhadási fázisokhoz kötődő bogarakat nem.

A fajszámot az állomány múltbeli erdőszűlése, valamint a gyertyán elegyarány növelte, míg a cserjeszint csökkentette. Úgy tűnik, hogy több faj érzékenynek bizonyult az erdő kontinuitására, ami a potenciális élőhely (vagyis a frissen elhalt fák) folyamatos jelenlétével, illetve a fajok korlátozott terjedésével lehet összefüggésben. Számos rosszul terjedő, veszélyeztetett faj esetében igazolták, hogy preferálják az elsődleges erdőket, mivel terjedési korlátaik miatt nehézséget okoz számukra az újonnan megjelenő mikrohabitatok kolonizációja (Brunet and Isacson 2009). A cserjeszint fajszámot csökkentő hatása azzal magyarázható, hogy nehezíthette a fogófák megtalálását a peterakó bogarak számára, valamint elképzelhető, hogy a fajok kolonizációja szempontjából a cserjék alatti párás-nedves mikroklíma kevésbé kedvező, mint a kitett nyílt területeké az erdőn belül. A gyertyán elegyarány fajszámot növelő hatása inkább a második lombkoronaszint meglétével és kevésbé magával a fafajjal lehet összefüggésben. A második lombkorona szintet képező fák között viszonylag sok az elhalt, illetve elhalt részeket tartalmazó egyed, ami igen kedvező a szaproxyl bogaraknak, különösen a friss elhalt faanyaghoz kötődő fajok esetében (Müller et al. 2007).

A fajösszetétel esetében a holtfa bizonyult a legfontosabb tényezőnek: a holtfában gazdag, illetve az abban szegény állományok esetében a kimutatott szaproxyl bogarak összetétele eltért. A holtfa jelentőségét a szaproxyl fajok összetételében és diverzitásában számos tanulmány igazolta (Siitonen 2001, Stokland et al. 2012, Csóka és Lakatos 2014). Feltűnő azonban, hogy a holtfa két fő komponense, a fekvő és az álló holtfa szerepe elkülönül a szaproxyl bogarak faji összetételében. Egyes nedvesebb faanyagot, illetve detrituszt fogyasztó fajok inkább a humidabb viszonyokat biztosító, fekvő faanyagot preferálták, míg más fajok számára inkább a szárazabb viszonyokat kialakító álló holtfa volt a megfelelő élőhely. A

cserjeszintet preferáló fajok elsősorban tölgy és erdeifenyő fogófákban fejlődtek, míg a cserjeszinttel negatív összefüggést mutatók inkább bükkben, ami összefügghet a tölgy és erdeifenyő uralta állományok tömegesebb illetve a bükkösök gyéresebb cserjeszintjével. Ugyanakkor érdekes, hogy míg a fogófák fafaja abszolút meghatározta a benne fejlődő bogarak fajösszetételét, az összevont minták esetében az erdőállományok fafajösszetétele kevésbé bizonyult fontosnak, mint a szerkezet (holtfa, cserjeszint).

3.11. Madarak

A madarak esetében szinte ugyanazok a háttérváltozók jelentek meg a fajszám modellben és a fajösszetétel RDA elemzésében: mindkét esetben a fák mérete és a gyepszint borítása bizonyult a legfontosabb (fajszámot növelő) tényezőnek. Ezen kívül növelte a fajszámot a holtfa térfogata, míg a fajösszetételben az erdeifenyő elegyarányának volt jelentősége. A fák mérete elsősorban az odúlakó madarak esetében bizonyult meghatározónak, pozitív összefüggést mutattak vele a harkályok, cinegék, az örvös légykapó és a csuszka. A gyepszint borításával főleg a talajon, illetve a cserjeszintben fészkelő madarak mutattak pozitív összefüggést. Az erdeifenyő elegyarány a legtöbb madárfajjal negatív összefüggést mutatott.

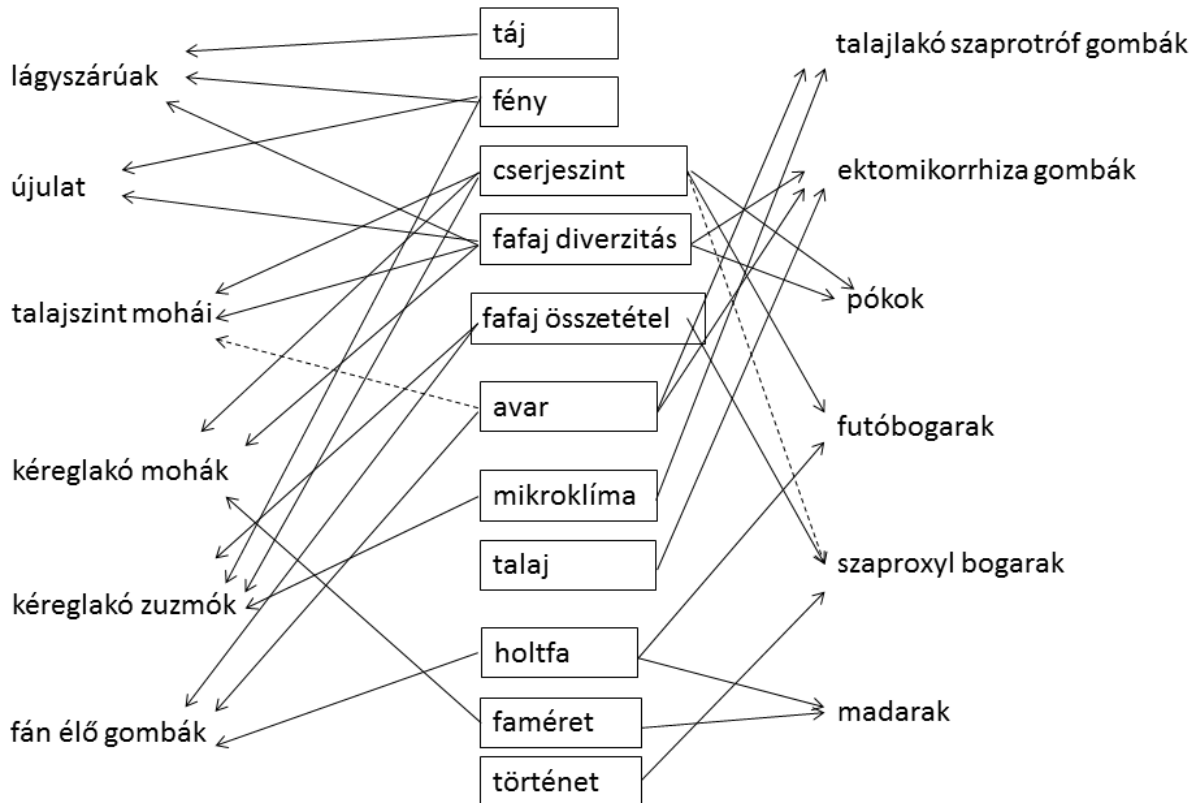
A fák méretének a fontosságát számos tanulmány hangsúlyozza (pl. Hewson et al. 2011), mivel a nagyobb fák mind a fészkelés (több és nagyobb méretű odú), mind táplálékszerzés szempontjából kedvezőbb feltételeket nyújtanak (Bereczki et al. 2014). A gyepszint borításának fontossága annyiban meglepő, hogy jóval több vizsgálat igazolta a cserjeszint fontosságát (Moskát and Fuisz 1992), bár a gyepszint jelentőségét is támasztották alá kutatások (Hewson et al. 2011). Feltételezhető, hogy a gyepszint a közvetlen hatásokon kívül jó indikátora a heterogén záródás viszonyoknak, ami szintén jelentős hatással lehet a madarakra. A holtfa jelentősége az odúlakó madarak (elsősorban az elsődleges odúlakó harkályok) esetében jól feltárt ismeret (Fuller 1995), amelyet ez a vizsgálat is igazolt.

3.12. A vizsgált élőlénycsoportok közötti összefüggések

Fajszámokat tekintve az élőlénycsoportok közül kiemelkedik a fán élő és az ektomikorrhizás nagyombák diverzitása, a teljes fajszámot, egy mintaterület fajszámát, illetve a béta diverzitást tekintve egyaránt. Teljes fajkészleteiket tekintve (100 taxon körüli érték) vagy egy mintaterületre vonatkozóan (20 körüli érték) közepes fajszámot mutattak a lágyszárúak, a talajlakó szaprotróf gombák és a pókok (az első két csoportnál a béta diverzitás kifejezetten

magas volt). A többi élőlénycsoport esetében a fajszámok alacsonyabbak voltak. Ez a vizsgálat is igazolja a korábbi több élőlénycsoportra vonatkozó tanulmányok eredményét, hogy egy szűkebb régió esetében az egyes élőlénycsoportok közösségi jellemzői között viszonylag kevés erős kapcsolatot találni, az élőlénycsoportok jobban indikálhatók környezeti (főleg faállományra vonatkozó) háttérváltozókkal, mint más élőlénycsoportokkal (Jonsson and Jonsell 1999, Blasi et al. 2010, Berglund and Jonsson 2001, Irwin et al. 2014, de Groot et al. 2016). Viszont azoknál a csoportoknál ahol találtunk szorosabb összefüggést, ott ez mind a fajszám, mind a fajösszetétel esetében megnyilvánult. Ilyen csoportot alkotnak a talajszint növényei: a lágyszárúak, az újulat és a mohák. Ez összefügg azzal, hogy nagyon hasonló háttérváltozók bizonyultak fontosnak esetükben, elsősorban a fény és a fafajgazdagság.

Szintén a fény és a fafaj diverzitás magyarázza a lágyszárúak és a kéreglakó zuzmók közötti összefüggést (bár ez csak fajszám szintjén jelentkezik). Szoros összefüggést regisztráltunk a fánélő és a talajlakó szaprotróf gombák fajszáma között, mindkét csoport esetében meghatározóak voltak az avarviszonyok. Egymástól rendszertanilag és funkcionálisan is távoli élőlénycsoportok között is megfigyelhetünk pozitív összefüggéseket: például a madarak és a fán élő gombák fajszáma között (elsősorban a faméret és a holtfa hasonló mértékű fontossága miatt), vagy a pókok és az újulat fajszáma esetében (itt valószínűleg a fafajszám közös hatása érvényesült).



1. ábra. Az élőlénycsoportok fajszaímai és a háttérváltozók közötti összefüggések összefoglalása. A kitöltött nyilak a modellek alapján kapott pozitív, míg a szaggatott nyilak a negatív összefüggéseket mutatják.

4. Gyakorlati vonatkozások

Gyakorlati szakemberek számára hasznos lehet, ha a fenti, élőlénycsoportok szerinti tárgyalás után a környezeti változók szempontjából is áttekintjük az eredményeket. Az élőlénycsoportok fajszaímai és a háttérváltozók között feltárt összefüggéseket az 1. ábra foglalja össze. Az élőlénycsoportok fajszaíma szempontjából a legfontosabb tényezőnek a faj faj diverzitás bizonyult. Ugyanakkor a különböző élőlénycsoportok fajösszetételét elsősorban a fajösszetétel határozta meg, szinte minden RDA modellben megjelentek (többnyire jelentős súllyal) a különböző fajfajok elegyarányai. Amennyiben a fajfajok nagymértékben meghatározzák az élőlénycsoportok fajösszetételét, akkor a fajfajgazdagság nagymértékben növeli az élőlénycsoportok állomány szintű diverzitását. Tehát eredményeinket úgy is általánosíthatjuk, hogy az Őrség erdeinek biodiverzitása szempontjából kulcsszerepe van az erdők elegyességének. Ebbe beletartozik a főbb

állományalkotó fajok (bükk, tölgyek, erdeifenyő) kevert előfordulása, a gyertyán megjelenése a második lombkoronaszinten, és az elegyfajok minél nagyobb fajszámú és elegyarányú megjelenése. Különösen nagy hatása van az élővilágra a lombos és tűlevelű (erdeifenyő, luc) fajok egymás melletti változatos előfordulásának. Szerencsére a régióban az egyes erdők kialakítása a gazdálkodás során viszonylag könnyű, ugyanis a természetes folyamatok alapvetően ebbe az irányba hatnak, inkább a monodomináns állományok kialakítása kíván jelentős emberi energia befektetést. Alapvetően minél inkább a természetes erdődinamikai folyamatokra alapozzák az erdőgazdálkodást, az elegység annál könnyebben (gyakorlatilag önmagától) fenntartható.

Meglepő módon nagy jelentőségűnek bizonyult a cserjeszint denzitása: Főleg a fajszám modellekben, nagyon eltérő élőlénycsoportoknál (mohák, zuzmók, pókok, futóbogarak) bizonyult fajgazdagságot növelő tényezőnek (1. ábra). A cserjeszint nagy szerepet játszik az erdei mikroklíma, főleg a magasabb páratartalom megtartásában, szerepe e tekintetben nagyobb is lehet, mint az uralkodó szint fajösszetétele. A régióban a cserjeszintet elsősorban nem cserjék, hanem fajok alkotják, vagyis megjelenése, megtartása biztosítja az erdők természetes felújulását. A cserjeszint megkímélése igen fontos lenne a fahasználatok során, amelytől sajnos sok esetben eltér a jelenlegi gyakorlat.

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

Nagyon fontos tényező a fény, különösen a növények és a zuzmók esetében (1. ábra). Ezeknél az élőlénycsoportoknál a szinte teljes záródású erdők fényviszonyai korlátozzák a fajok megtelepedését és növekedését. Ugyanakkor sok élőlénycsoport szempontjából kulcsfontosságú a zárterdei viszonyok biztosítása. A fényklíma kialakításában az élőfakészlet, valamint a változatos méret- és korszervezet segíti elő a zárterdei fényklíma kialakítását és stabilitását. E tekintetben az ideális köztes megoldást a kis kiterjedésű fahasználatok, a lécek, a szálalás során kialakított egyedi záródáshiányok, illetve a térben elnyújtott alakú felújítások jelentik. Ezek a kezelési módok leginkább szálaló és átalakító üzemmódban valósíthatók meg.

A vágásos üzemmód során sok más fontos erdőszerkezeti elem biztosítható, ha a kezelő figyelembe veszi a természetvédelmi szempontokat és a természetes folyamatokat. Azonban éppen a fény és mikroklíma viszonyok tekintetében elkerülhetetlen két természetvédelmi szempontból kedvezőtlen állapot kialakítása, a vágásterületé (nem erdei fény és mikroklíma viszonyok) és a zárt fiatalosoké (maximálisan fényhiányos állapot).

Az avar és talaj kémiai és fizikai viszonyai elsősorban a nagygombák esetében voltak fontosak: a neutrálisabb viszonyok inkább a fánélő és talajlakó szaprotróf gombáknak kedveztek, a tápanyagszegényebb, savanyúbb viszonyok pedig az ektomikorrhizásaknak. Az általános aljzatviszonyok (avar, nyílt talajfelszín, holtfa borítás) gyakorlatilag az összes talajszinten megjelenő élőlénycsoport esetében fontosak. E tekintetben a leglényegesebb szempont a változatos aljzatviszonyok biztosítása, valamint a különböző mikrohabitatok megkímélése a talajszintben. Ezt részben biztosítja a változatos fafajösszetétel, a finom léptékű bolygatások megjelenése, valamint a talajszinten felhalmozódó holtfa részleges visszahagyása.

A holtfa jelentősége elsősorban a hozzá közvetlenül kapcsolódó élőlénycsoportoknál (madaraknál, szaproxyl bogaraknál és fán élő gombáknál) mutatható ki (1. ábra). Ezeknél a csoportoknál a holtfa eltérő (álló, fekvő, vastag, vagy vékony) formáinak egyaránt nagy szerepe volt. Napjainkra mind a természetvédelem, mind az erdőgazdálkodás felismerte a holtfa rendkívüli fontosságát az erdei biodiverzitás és erdővédelem tekintetében egyaránt (Csóka és Lakatos 2014). A holtfa változatos formáinak és folyamatos jelenlétének biztosítása tudatos szemléletet (odafigyelést) igényel a gazdálkodás során, ugyanakkor bármilyen üzemmódban megvalósítható, és jelentős mennyiségű holtfa visszahagyható különböző gazdálkodási szituációkban gyakorlatilag a gazdasági szempontok sérülése nélkül.

A fák méretének a hatása viszonylag kevés élőlénycsoportnál (mohák, madarak) jelent meg, bár ott nagy jelentőségű volt (1. ábra). Ez a vártnál kisebb hatás volt, ami részben azzal magyarázható, hogy a fiatalabb állományokra nem terjedt ki a mintavétel. További magyarázat, hogy az Őrségben az igazán nagy fák sajnos az idős állományokból is hiányoznak (illetve annyira ritkák, hogy az alkalmazott intenzitású, e tekintetben nem célzott mintavételbe nem kerültek bele).

Szintén érdekes eredmény, hogy a táji és történeti változók szerepe a vártnál kisebb volt, a legtöbb élőlénycsoport esetében a jelenlegi állomány léptékű környezeti változók fontosabbnak bizonyultak a közösségi jellemzőkben.

Eddig elsősorban környezeti változókról, faállomány-szerkezetről, fafajösszetételről írtunk, azonban nem megkerülhető, hogy az ezeket kialakító fahasználatokat, üzemmódokat is

értékeljük. A legtöbb biodiverzitás szempontjából meghatározó változó elsősorban a folyamatos erdőborítást fenntartó erdőgazdálkodás (örökerdő gazdálkodás) mellett biztosítható a gazdálkodás alatt álló erdőkben. Vannak olyan fontos tényezők (például a heterogén fényviszonyok és az erdei mikroklíma fenntartása), amelyek a vágásos üzemmód esetében mindenképpen sérülnek. Ugyanakkor számos fontos tényező (például fafaj diverzitás, nagy fák visszahagyása, holtfa biztosítása, cserjeszint kímélése) vágásos üzemmód mellett is biztosítható (bár jelentős odafigyelést igényel). Vágásos üzemmódban az erdei specialista élőlénycsoportok számára fontos a felújítási időszak elnyújtása, a természetes felújítás biztosítása, a cserjeszint kímélése, hagyásfacsoportok a jelenleginél nagyobb arányú visszahagyása, valamint holtfa visszatartása. Azt gondolom, hogy a szálaló üzemmódnak a jelenleginél nagyobb aránya lenne kedvező természetvédelmi szempontból, azonban a vágásos gazdálkodásnak (a két üzemmód párhuzamos jelenlétének) védett területeken is helye van, ez a táji szintű diverzitás szempontjából még kedvező is. Nagy jelentősége van a régióban a gazdálkodás alól kivont erdőterületek biztosításának is. Ennek a dolgozatnak a legfontosabb gyakorlati üzenete talán az, hogy a vizsgált élőlénycsoportokat meghatározó legfontosabb tényezők, elsősorban a jelenlegi erdők faállományához kapcsolódnak, amelyet közvetlenül tud befolyásolni a gazdálkodás. Vagyis természetvédelmi szempontból igen nagy az erdőkezelő felelőssége az erdei élővilág szempontjából kedvező (vagy kedvezőtlen) viszonyok kialakításában.

5. A dolgozat új eredményeinek összefoglalása

A dolgozatban feltártuk őrségi idős erdőkre vonatkozóan nyolc élőlénycsoport fajgazdagságát és fajösszetételét meghatározó környezeti változókat, vizsgálva a faállomány, a termőhely és a táji környezet jellemzőit. Erre vonatkozóan a főbb megállapítások a következők:

Az erdők párásabb, hűvösebb mikroklímájának kialakításában meghatározó szerepe van a főleg gyertyánból álló második lombkoronaszintnek és a cserjeszintnek. A mikroklíma stabilitását növeli az avarborítás, az erdők táji aránya és a faállomány szerkezeti heterogenitása. A fény mennyiségét és heterogenitását csökkentette a fák mérete, a faállomány heterogenitása, a bükk elegyaránya (Kovács et al. in press).

A feltalaj fizikai – kémiai változóit elsősorban a fafajösszetétel befolyásolta, amire elsősorban a talaj kémhatás és aciditás viszonyai bizonyultak érzékenynek. Az avar mennyiségét és minőségi összetételét elsősorban a lombos és a tűlevelű fák elegyaránya határozta meg.

A lágyszárú szint és az újulat fajgazdagságát növelte a fény mennyisége, a fafajdiverzitás és a táji elemek diverzitása. Természetvédelmi szempontból kedvező állapotot a heterogén erdei fényviszonyok jelentették, a túlságosan nyitott állományok már a nem erdei fajoknak kedveztek (Tinya et al. 2009a, Márialigeti et al. 2016).

Egyes lágyszárú és fásszárú fajok esetében elkülönítettük a fény állományon belüli mintázatával összefüggést mutató, illetve attól független mintázatú populációkat. A lágyszárúak a fény finomabb, a fásszárúak a fény durvább térbeli léptékű mintázatával mutattak összefüggést (Tinya and Ódor 2016).

A talajszint mohaközössége esetében a felszíni vegetáció és a talajban levő propagulum bank fajösszetétele teljesen eltért. A propagulum bank fajgazdagsága alacsony, szerepe nem jelentős a regenerációban (Kövendi et al. 2016). A felszíni közösséget nagymértékben meghatározta az avarszint gátló hatása, fajgazdagságát az avarborítás csökkentette, a fafajdiverzitás és a cserjeszint denzitása növelte (Márialiget et al. 2009). A fényviszonyokkal a talajlakó fajok mutattak összefüggést, a kéreg- és korhadéklakók nem (Tinya et al. 2009a).

A kéreglakó moha- és zuzmóközösség fajösszetételét elsősorban a fafajösszetétel határozta meg, mohák esetében a tölgyek, zuzmók esetében a gyertyán volt kiemelt jelentőségű. Fajgazdagságukat növelte a cserjeszint denzitása és a fák mérete. Zuzmók preferálták a nyitottabb állományokat, a moháknak az árnyasabb viszonyok voltak kedvezőbbek (Király and Ódor 2010, Nascimbene et al. 2012, Király et al. 2013, Ódor et al. 2013).

A fánélő gombák diverzitását növelte a neutrálisabb talaj és a holtfa borítása, fajösszetételüket a fafajok elegyarányai határozták meg. A talajlakó szaprotróf gombák a hűvösebb, humidabb, neutrálisabb talajú állományokat kedvelték, emellett fajgazdagságukat az avartömeg növelte, fajösszetételüket elsősorban a fafajok határozták meg. Az ektomikorhizás gombák gyengébb összefüggéseket mutattak a háttérváltozókkal, a nitrogénben szegényebb, neutrálisabb talajú, fafajokban gazdag állományok voltak a legkedvezőbbek számukra (Kutszegi et al. 2015).

A pókközösség fajsámát a fafajsám és a cserjeszint denzitása növelte, míg a fajösszetételt elsősorban a fafajösszetétel (tölgy, bükk, gyertyán elegyarány) határozta meg, ezen felül a relatív páratartalomnak volt némi szerepe (Samu et al. 2014).

A futóbogarak fajgazdagsága a fejlett cserjeszintű, holtfában gazdagabb, párásabb állományokban volt a legmagasabb, fajösszetételüket a fafajok határozták meg. A szaproxyl bogárközösség esetében a különböző fafajú fogófákban teljesen más fajok jelentek meg. Összességében érzékenyek bizonyultak a holtfa viszonyokra, és az állomány kontinuitására.

A madárközösség fajgazdagságát a fák mérete, a gypeszint borítása és a holtfa mennyisége növelte, a fajösszetételt szintén ezek a változók határozták meg (Mag and Ódor 2015).

Az élőlénycsoportok között viszonylag kevés összefüggést találtunk, összességében a környezeti változók jobb indikátoroknak bizonyultak, mint az élőlénycsoportok. A legfontosabbak a jelenlegi faállomány szerkezeti és összetételi jellemzői voltak, ami jól mutatja e tekintetben a jelenlegi erdőkezelés meghatározó szerepét a biodiverzitás fenntartásában. A régióban kiemelt jelentősége van a fafajdiverzitásnak, a cserjeszint borításának, a heterogén fényviszonyokkal rendelkező erdei mikroklíma biztosításának. E feltételek könnyebben biztosíthatók az örökerdő gazdálkodás keretében, mint a vágásos üzemmód során.

6. Az értekezés alapját képező tudományos közlemények

A dolgozat szövegszerűen is jelentős átfedést mutat kettő, a közelmúltban megjelent, áttekintő magyar nyelvű tanulmánnyal:

Ódor, P. 2016. Az erdei biodiverzitást meghatározó tényezők az Órségi Nemzeti Parkban. Természetvédelmi biológiai esettanulmány sok élőlénycsoport figyelembe vételével. In: Korda, M (szerk.), Az erdőgazdálkodás hatása az erdők biológiai sokféleségére, Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest, pp. 603-624. <http://hu.lifeinforessts.eu/downloads>

Ódor, P. (szerk.). 2015. A biodiverzitást meghatározó környezeti változók vizsgálata az órségi erdőkben. MTA Ökológiai Kutatóközpont Tanulmányai 2. MTA Ökológiai Kutatóközpont, Tihany. 67 pp. http://www.okologia.mta.hu/MTA_OK_Tanulmanyai2

A dolgozat az alábbi 15 már megjelent (vagy megjelenés alatt álló) nemzetközi publikációra épül:

Király, I., **Ódor, P.** 2010. The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous– coniferous forests of Western Hungary. *Biological Conservation* 143(9): 2063-2069. IF: 3,498.

Király, I., Nascimbene, J., Tinya, F., **Ódor, P.** 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 22(1): 209-223, IF: 2,065.

Kovács, B., Tinya, F., **Ódor, P.** in press. Stand structural drivers of microclimate in mature temperate mixed forests. *Agriculture and Forest Meteorology* in press, IF (2015): 4,461.

- Kövendi-Jakó, A., Márialigeti, S., Bidló, A., **Ódor, P.** 2016. Environmental drivers of the bryophyte propagule bank and its comparison with forest-floor assemblage in Central European temperate mixed forests. *Journal of Bryology* 38(2): 118-126, IF (2015): 1,325
- Kutszegi, G., Siller, I., Dima, B., Takács, K., Merényi, Zs., Varga, T., Turcsányi, G., Bidló, A., **Ódor, P.** 2015. Drivers of macrofungal species composition in temperate forests, West Hungary: functional groups compared. *Fungal Ecology* 17: 69-83. IF: 2,631
- Mag, Zs., **Ódor, P.** 2015. The effect of stand-level habitat characteristics on breeding bird assemblages in Hungarian temperate mixed forests. *Community Ecology* 16: 156-166. IF: 1,019.
- Márialigeti, S., Németh, B., Tinya, F. and **Ódor, P.** 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodiversity and Conservation* 18: 2223-2241. IF: 2,066
- Márialigeti, S., Tinya, F., Bidló, A., **Ódor, P.** 2016. Environmental drivers of the composition and diversity of the herb layer in mixed temperate forests in Hungary. *Plant Ecology* 217: 549-563. IF (2015): 1,490
- Nascimbene, J., Marini, L., **Ódor, P.** 2012. Drivers of lichen species richness at multiple spatial scales in temperate forests. *Plant Ecology & Diversity* 5(3): 355-363, IF: 0,924.
- Ódor, P.**, Király, I., Tinya, F., Bortignon, F., Nascimbene, J. 2013. Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *Forest Ecology and Management* 306: 256-265. IF: 2,667.
- Samu, F., Lengyel, G., Szita, É., Bidló, A., **Ódor, P.** 2014. The effect of forest stand characteristics on spider diversity and species composition in deciduous-coniferous mixed forests. *The Journal of Arachnology* 42: 135-141. IF: 0,624.
- Siller, I., Kutszegi, G., Takács, K., Varga, T., Merényi, Zs., Turcsányi, G., Ódor, P. and Dima, B. 2013. Sixty-one macrofungi species new to Hungary in Órség National Park. *Mycosphere* 4 (5): 871-924. IF: -.
- Tinya, F., Márialigeti, S., Király, I., Németh, B. and **Ódor, P.** 2009a. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Órség, Western Hungary. *Plant Ecology* 204: 69-81. IF: 1,567
- Tinya, F., Mihók, B., Márialigeti, S., Mag, Zs., **Ódor, P.** 2009b. A comparison of three indirect methods for estimating understory light at different spatial scales in temperate mixed forests. *Community Ecology* 10: 81-90. IF: 0,792
- Tinya, F., **Ódor, P.** 2016. Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in a temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management* 381: 84-92, IF (2015): 2,826

7. Irodalomjegyzék

- Ádám, R., Ódor, P., Bölöni, J., 2013. The effects of stand characteristics on the understory vegetation in *Quercus petraea* and *Q. cerris* dominated forests. *Community Ecology* 14, 101-109.
- Arcanum, 2006. A második magyar katonai felmérés 1806-1869. DVD kiadvány. Arcanum Kft., Budapest
- Aussenac, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57, 287-301.
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254, 1-15.
- Barkman, J.J., 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen.
- Bartha, D., 1998. Az őrségi erdők elemzése történeti ökológiai alapon. In: Víg, K. (szerk.), Hús év az Őrségi Tájvédelmi Körzet. Fertő-Hanság Nemzeti Park Igazgatóság, Sarród, pp. 59-68.
- Bates, J.W., Roy, D.B., Preston, C.D., 2004. Occurrence of epiphytic bryophytes in a 'tetrad' transects across southern Britain. 2. Analysis and modelling of epiphyte-environment relationships. *Journal of Bryology* 26, 181-197.
- Beaudet, M., Messier, C., Leduc, A., 2004. Understorey light profiles in temperate deciduous forests: recovery process following selection cutting. *Journal of Ecology* 92, 328-338.
- Bereczki, K., Ódor, P., Csóka, G., Mag, Z., Báldi, A., 2014. Effects of forest heterogeneity on the efficiency of caterpillar control service provided by birds in temperate oak forests. *Forest Ecology and Management* 327, 96-105.
- Berg, B., McClaugherty, C., 2014. Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration. Springer Verlag, Berlin.
- Bergamini, A., Pauli, D., Peintinger, M., Schmid, B., 2001. Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants. *Journal of Ecology* 89, 920-929.
- Berglund, H., Jonsson, B.G., 2001. Predictability of plant and fungus species richness of old-growth boreal forest islands. *Journal of Vegetation Science* 12, 857-866.
- Blasi, C., Marchetti, M., Chiavetta, U., Aleffi, M., Audisio, P., Azzella, M.M., Brunialti, G., Capotorti, G., Del Vico, E., Lattanzi, E., Persiani, A.M., Ravera, S., Tilia, A., Burrascano, S., 2010. Multi-taxon and forest structure sampling for identification of indicators and monitoring of old-growth forest. *Plant Biosystems* 144, 160-170.
- Boddy, L., 2001. Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris. *Ecological Bulletins* 49, 43-56.
- Boddy, L., Heilmann-Clausen, J., 2008. Basidiomycete community development in temperate angiosperm wood. In: Boddy, L., Frankland, J.C., West, P. (eds.), *Ecology of saprotrophic basidiomycetes*. The British Mycological Society, Academic Press, London, pp. 211-237.
- Brunet, J., Isacsson, G., 2009. Restoration of beech forest for saproxylic beetles-effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation* 18, 2387-2404.
- Csóka, Gy, Lakatos, F. (szerk.), 2014. A holtfa. *Silva Naturalis* 5, Nyugat-magyarországi Egyetem, Sopron.

- da Silva, P.M., Berg, M.P., da Silva, A.A., Dias, S., Leito, P.J., Chamberlain, D., Niemela, J., Serrano, A.R.M., Sousa, J.P., 2015. Soil fauna through the landscape window: factors shaping surface-and soil-dwelling communities across spatial scales in cork-oak mosaics. *Landscape Ecology* 30, 1511-1526.
- de Groot, M., Eler, K., Flajsmann, K., Grebenc, T., Marinsek, A., Kutnar, L., 2016. Differential short-term response of functional groups to a change in forest management in a temperate forest. *Forest Ecology and Management* 376, 256-264.
- Dövényi, Z. (szerk.), 2010. Magyarország kistájainak katasztere. MTA Földrajztudományi Kutatóintézet, Budapest.
- Dzwonko, Z., Gawronski, S., 2002. Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. *Biological Conservation* 106, 389-398.
- Faraway, J.J., 2005. Linear models with R. Chapman and Hall, London.
- Ferris, R., Peace, A.J., Newton, A.C., 2000. Macrofungal communities of lowland Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten.) plantations in England: relationships with site factors and stand structure. *Forest Ecology and Management* 131, 255-267.
- Frank, T. (szerk.), 2000. Természet – Erdő – Gazdálkodás. MME, Pro Silva Hungaria, Eger.
- Frelich, L.E., 2002. Forest dynamics and disturbance regimes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fritz, Ö., Gustafsson, L., Larsson, K., 2008. Does forest continuity matter in conservation? - A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biological Conservation* 141, 655-668.
- Fuller, R.J., 1995. Bird life of woodland and forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Geiger, R., Aron, R.H., Todhunter, P., 1995. The climate near the ground. Vieweg, Braunschweig.
- Gyöngyössi, P., 2008. Gyántásország. Történeti adatok az őrségi erdők erdészeti és természetvédelmi értékeléséhez. Kerekerdő Alapítvány, Szombathely.
- Hardtle, W., von Oheimb, G., Westphal, C., 2003. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management* 182, 327-338.
- Hauck, M., Javkhlan, S., Lkhagvadorj, D., Bayartogtokh, B., Dulamsuren, C., Leuschner, C., 2012. Edge and land-use effects on epiphytic lichen diversity in the forest-steppe ecotone of the Mongolian Altai. *Flora* 207, 450-458.
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E., Christensen, M., 2005. Cryptogam communities on decaying deciduous wood - does tree species diversity matter? *Biodiversity Conservation* 14, 2061-2078.
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E., van Dort, K.W., Christensen, M., Piltaver, A., Veerkamp, M.T., Walley, R., Siller, I., Standovár, T., Ódor, P., 2014. Communities of wood-inhabiting bryophytes and fungi on dead beech logs in Europe – reflecting substrate quality or shaped by climate and forest conditions? *Journal of Biogeography* 41, 2269-2282.
- Heithecker, T.D., Halpern, C.B., 2006. Variation in microclimate associated with dispersed-retention harvests in coniferous forests of western Washington. *Forest Ecology and Management* 226, 60-71.
- Hewson, C.M., Austin, G.E., Gough, S.J., Fuller, R.J., 2011. Species-specific responses of woodland birds to stand-level habitat characteristics: the dual importance of forest structure and floristics. *Forest Ecology and Management* 261, 1224-1240.
- Hock, Z., Szövényi, P., Tóth, Z., 2006. Seasonal variation in the spore bank of ferns in grasslands on dolomite rock. *Plant Ecology* 187, 289-296.
- Irwin, S., Pedley, S.M., Coote, L., Dietzsch, A.C., Wilson, M.W., Oxbrough, A., Sweeney, O., Moore, K.M., Martin, R., Kelly, D.L., Mitchell, F.J.G., Kelly, T.C., O'Halloran, J.,

2014. The value of plantation forests for plant, invertebrate and bird diversity and the potential for cross-taxon surrogacy. *Biodiversity and Conservation* 23, 697-714.
- Jonsson, B.G., 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 4, 819-826.
- Jonsson, B.G., Jonsell, M., 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 8, 1417-1433.
- Korenko, S., Kula, E., Simon, V., Michalkova, V., Pekar, S., 2011. Are arboreal spiders associated with particular tree canopies? *North-West Journal of Zoology* 7, 261-269.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Ockinger, E., Partel, M., Pino, J., Roda, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 564-571.
- Lange, M., Turke, M., Pasalic, E., Boch, S., Hessenmoller, D., Muller, J., Prati, D., Socher, S.A., Fischer, M., Weisser, W.W., Gossner, M.M., 2014. Effects of forest management on ground-dwelling beetles (Coleoptera; Carabidae, Staphylinidae) in Central Europe are mainly mediated by changes in forest structure. *Forest Ecology and Management* 329, 166-176.
- Lewandowski, A.S., Noss, R.F., Parsons, D.R., 2010. The effectiveness of surrogate taxa for the representation of biodiversity. *Conservation Biology* 24, 1367-1377.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F. 2002. *Conserving forest biodiversity*. Island Press, Washington.
- Maciel-Silva, A.S., Valio, I.F.M., Rydin, H., 2012. Diaspore bank of bryophytes in tropical rain forests: the importance of breeding system, phylum and microhabitat. *Oecologia* 168, 321-333.
- McGee, G.G., Kimmerer, R.W., 2002. Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1562-1576.
- Moskát, C., Fuisz, T., 1992. Forest management and bird communities in the beech and oak forests of the Hungarian mountains. In: Hagemeyer, E.J.M., Verstrael, T.J. (eds.), 12th International Conference of IBCC and EOAC. Statistics Netherlands, Voorburg/Heerlen & SOVON, Beek-Ubbergen, Noordwijkerhout, The Netherlands.
- Müller, J., Hothorn, T., Pretzsch, H., 2007. Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management* 242, 297-305.
- Nascimbene, J., Marini, L., Nimis, P.L., 2009a. Influence of tree species on epiphytic macrolichens in temperate mixed forests of northern Italy. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 785-791.
- Nascimbene, J., Marini, L., Motta, R., Nimis, P.L., 2009b. Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodiversity and Conservation* 18, 1509-1522.
- Noss, R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity – a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4, 355-364.
- Ódor, P., Szurdoki, E., Tóth, Z., 2002. Az Órségi Tájvédelmi Körzet főbb élőhelyeinek mohavegetációja. *Kanitzia* 10, 15-60.
- Ódor, P., van Hees, A.F.M., 2004. Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *Journal of Bryology* 26, 79-95.
- Ogée, J., Brunet, Y., 2002. A forest floor model for heat and moisture including a litter layer. *Journal of Hydrology* 255, 212-233.

- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Wagner, H., 2011. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Peterken, G.F., 1996. Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge University Press, Cambridge.
- Podani, J., 1997. Bevezetés a többváltozós adatfeltárás rejtelmeibe. Scientia Kiadó, Budapest.
- Ranius, T., Johansson, P., Niclas, B., Niklasson, M., 2008. The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *Journal of Vegetation Science* 19, 653-662.
- Sabatini, F.M., Burrascano, S., Azzella, M.M., Barbati, A., De Paulis, S., Di Santo, D., Facioni, L., Giuliarelli, D., Lombardi, F., Maggi, O., Mattioli, W., Parisi, F., Persiani, A., Ravera, S., Blasi, C., 2016. One taxon does not fit all: herb-layer diversity and stand structural complexity are weak predictors of biodiversity in *Fagus sylvatica* forests. *Ecological Indicators* 69, 126-137.
- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49, 11-42.
- Skłodowski, J., 2014. Consequence of the transformation of a primeval forest into a managed forest for carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) – a case study from Białowieża (Poland). *European Journal of Entomology* 111, 639-648.
- Standovár, T., Kenderes, K., 2003. A review of information on natural stand dynamics in European beech forests. *Applied Ecology and Environmental Research* 1, 19-46.
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G., 2012. Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge.
- Talbot, J.M., Bruns, T.D., Smith, D.P., Branco, S., Glassman, S.I., Erlandson, S., Vilgalys, R., Peay, K.G., 2013. Independent roles of ectomycorrhizal and saprotrophic communities in soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 57, 282-291.
- Tarvainen, O., Markkola, A.M., Strommer, R., 2003. Diversity of macrofungi and plants in Scots pine forests along an urban pollution gradient. *Basic and Applied Ecology* 4, 547-556.
- ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 2002. Canoco 4.5 Biometris, Wageningen and Ceske Budejovice.
- The R Development Core Team, 2012. R. 2.15.2. A language and environment for statistical computing. www.r-project.org.
- Thomas, P.A., Packham, J.R., 2007. Ecology of woodlands and forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tímár, G., 2002. A Vendvidék erdeinek értékelése új nézőpontok alapján. PhD értekezés, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Sopron.
- Tímár, G., Ódor, P., Bodoncz, L., 2002. Az Őrségi Tájvédelmi Körzet erdeinek jellemzése. *Kanitzia* 10, 109-136.
- Turkington, R., John, E., Krebs, C.J., Dale, M.R.T., Nams, V.O., Boonstra, R., Boutin, S., Martin, K., Sinclair, A.R.E., Smith, J.N.M., 1998. The effects of NPK fertilization for nine years on boreal forest vegetation in northwestern Canada. *Journal of Vegetation Science* 9, 333-346.
- Vockenhuber, E.A., Scherber, C., Langenbruch, C., Meissner, M., Seidel, D., Tschardtke, T., 2011. Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's largest connected deciduous forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13, 111-119.
- von Arx, G., Dobbertin, M., Rebetez, M., 2012. Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology* 166, 144-155.

- Vörös, A., 1970. Az Órségi gazdálkodás az úrbérrendezéstől a XX. század elejéig. Vas megye múltjából III., Levéltári évkönyv, pp. 217-235.
- Ziesche, T.M., Roth, M., 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: what makes the difference, tree species or microhabitat? *Forest Ecology and Management* 255, 738-752.