

**Az őrségi erdők kéreglakó moha- és zuzmóközösségét befolyásoló
környezeti tényezők különböző térléptékű vizsgálata és a kéreglakó
mohagyeppek vegetáció-dinamikai folyamatainak kísérletes elemzése**

Doktori értekezés

Lengyelné Király Ildikó

Témavezető:

Dr. Ódor Péter, tudományos főmunkatárs

MTA Ökológia Kutatóközpont, Ökológiai és Botanikai Intézet

Biológia Doktori Iskola

Vezető: Dr. Erdei Anna akadémikus, egyetemi tanár

Ökológia, Konzervációbiológia és Szisztematika Doktori Program

Vezető: Dr. Podani János, akadémikus, egyetemi tanár

ELTE TTK BI

Növényrendszertani Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék

2014

Tartalomjegyzék

1	Bevezetés és célkitűzés	4
1.1	Az ismertett kutatások kerete, kérdésfeltevései, céljai	4
1.1.1	Az őrési erdők kéreglakó moha- és zuzmóközösségét befolyásoló környezeti tényezők különböző térléptékű vizsgálata.....	4
1.1.2	A kéreglakó mohagyeppek vegetáció-dinamikai folyamatainak kísérletes elemzése	5
1.2	A disszertáció anyagát képező, referált tudományos folyóiratokban megjelent publikációk.....	6
2	Irodalmi áttekintés.....	8
2.1	A kriptogám epifiton közösségeket meghatározó környezeti tényezők	8
2.2	Az erdőgazdálkodás hatásai az epifiton közösségekre	10
2.3	Az epifiton mohaközösségek időbeli változásai és a mohafajok közötti interakciók	12
3	Anyag és módszer	14
3.1	Az őrési erdők kéreglakó moha- és zuzmóközösségét befolyásoló környezeti tényezők különböző térléptékű vizsgálata.....	14
3.1.1	A kutatási terület bemutatása	14
3.1.2	Adatgyűjtés.....	18
3.1.3	Adatfeldolgozás.....	20
3.2	A kéreglakó mohagyeppek vegetáció-dinamikai folyamatainak kísérletes elemzése.	25
3.2.1	Adatgyűjtés és a kutatási terület bemutatása.....	25
3.2.2	Adatfeldolgozás.....	27
4	Eredmények.....	29
4.1	Az őrési erdők kéreglakó moha- és zuzmóközösségét befolyásoló környezeti tényezők különböző térléptékű vizsgálata.....	29
4.1.1	A kéreglakó mohaközösségek fajösszetételét és fajszámát befolyásoló környezeti változók, különös tekintettel az egyes fajokat meghatározó faktorokra.....	29
4.1.2	A kéreglakó zuzmók fajösszetételét és fajszámát közösség szinten befolyásoló környezeti változók	42
4.2	A kéreglakó mohagyeppek vegetáció-dinamikai folyamatainak kísérletes elemzése.	43
5	Az eredmények megvitatása.....	50
5.1	Az őrési erdők kéreglakó moha- és zuzmóközösségét befolyásoló környezeti tényezők különböző térléptékű vizsgálata.....	50
5.1.1	Fafaj-kompozíció, a gazdafa fafaja	50
5.1.2	Faállomány-szerkezet, a fák mérete	54
5.1.3	Mikroklímát meghatározó faktorok: fény, légnedvesség, hőmérséklet	58
5.1.4	Táji változók, tájtörténet	59
5.2	A kéreglakó mohagyeppek vegetáció-dinamikai folyamatainak kísérletes elemzése.	59

5.2.1	Mennyi idő alatt regenerálódik a bolygatott gyep fajszám illetve borítás tekintetében?.....	60
5.2.2	Milyen hatással van a bolygatás a gyep fajösszetételére?	60
5.2.3	Diszperzál vagy a megmaradt propagulumok útján történik a regeneráció?	62
5.2.4	Milyen hatással van a bolygatás a vegetációdinamika elemi eseményeire (túlélés, eltűnés, megtelepedés) nézve?.....	63
5.2.5	Milyen természetes dinamikai folyamatok figyelhetők meg eközben az intakt gyepben a fenti jellemzők tekintetében?	63
6	Következtetések, erdőgazdálkodási megfontolások.....	65
7	Összefoglalás.....	67
8	Summary	69
9	Köszönetnyilvánítás	71
10	Irodalomjegyzék.....	72
11	Függelék.....	81

1 Bevezetés és célkitűzés

1.1 Az ismertett kutatások kerete, kérdéskérdései, céljai

Doktori disszertációm két nagy témát ölel fel. Mindkét kutatás az Őrségi Nemzeti Park erdőállományaiban került kivitelezésre, célja a kéreglakó moha- és zuzmóközösségek vizsgálata.

1.1.1 Az Őrségi erdők kéreglakó moha- és zuzmóközösségét befolyásoló környezeti tényezők különböző térléptékű vizsgálata

A kéreglakó moha- és zuzmóközösséget befolyásoló környezeti tényezők feltárását Dr. Ódor Péter Őrs-Erdő Projektjének keretén belül végeztem. A projekt több erdei élőlénycsoportot (talajlakó és epifiton mohák, zuzmók, gombák, madarak, lágyszárúak, újulat, szaproxil bogarak, futóbogarak, pókok) felölelő, 35 erdőállományban végzett vizsgálat. Célja a különböző élőlénycsoportok biológiai változói és az erdőállományok fafaj-összetétele, szerkezeti felépítése, fényviszonyai, mikroklímája, talaj és avarviszonyai, tájtörténeti és táji léptékű változói közötti összefüggések feltárása.

A disszertációban bemutatásra kerülő kutatás célja, hogy meghatározza, mely potenciális környezeti tényezők és milyen mértékben befolyásolják a kéreglakó moha- és zuzmóközösség fajösszetételét illetve fajszerkezetét. A vizsgálatok két térléptékben kerültek kivitelezésre, erdőállomány és faegyed szinten. Erdőállomány szinten a potenciális háttérváltozó csoportok az erdőállományok fafaj-összetétele, szerkezete, fényviszonyai, mikroklímája, tájtörténeti és táji léptékű változói voltak. Faegyed szinten a fafaj, a faméret és a fény hatását vizsgáltuk. A gazdafa fafajának hatását a mohafajok megjelenésére részletesen is elemeztük. A fajösszetétel vizsgálatokor a teljes fajkészlettel dolgoztunk mindkét élőlénycsoport esetén, erdőállomány és faegyed szinten is. A fajszerkezet elemzésekor mindkét csoport fajszerkezetét vizsgáltuk mindkét térléptékben, valamint erdőállomány szinten elkülönítettünk két funkcionális csoportot, a specialista epifiton mohákat és az erdőspecialista zuzmókat. A kutatás gyakorlati célja erdőgazdálkodási és természetvédelmi irányelvek megfogalmazása az elemzések során kapott eredmények alapján.

A kutatás újszerűségét és relevanciáját adja, hogy egy adott régióra nézve a két kriptogám csoport ökológiai igényeit mind a térléptéket, mind a környezeti változók sokrétűségét tekintve részletekbe menően elemzi. Az irodalomban kevés ennyire átfogó tanulmány lelhető fel. Tágabb kontextusban szemlélve a jelen kutatás része a fent említett több élőlénycsoportra kiterjedő vizsgálatnak, amely a jövőben lehetőséget kínál az egyes csoportok ökológiai igényeinek egységes szempontrendszerű összehasonlítására is.

A projekten belül a kéreglakó mohafajok terepi felvételezését, határozását magam végeztem. A háttérváltozókat adatfeldolgozásra készen kaptam a projektben régebb óta dolgozó kollégáim jóvoltából, de mint a kutatócsoport tagja részt vettem ezek terepi felmérésében is. A zuzmófajok felvételezését és határozását Juri Nascimbene, olasz kutató végezte, és a kész adatbázist bocsátotta rendelkezésünkre. A saját és a kapott adatok feldolgozását és az eredmények értékelését önállóan végeztem sok segítséget kapva témavezetőmtől és a lichenológus kollégától. Disszertáciomban a kéreglakó mohaközösségre vonatkozó eredményeket ismertetem részletesen, mind közösségi szinten, mind az egyes mohafajokat érintő kutatásokat tekintve. A zuzmókon végzett elemzések közösség szinten kerülnek bemutatásra a mohaközösségekkel való az összehasonlítás kedvéért. Az egyes zuzmófajok preferenciáival – szakmai kompetencia hiányában – itt nem foglalkozom.

1.1.2 A kéreglakó mohagyeppek vegetáció-dinamikai folyamatainak kísérletes elemzése

A disszertációm másik részét egy finomléptékű, nyolc faegyeden végzett mohagyep-dinamikai kísérlet képezi. Célja az epifiton mohagyeppek természetes dinamikai folyamatainak feltárása, valamint a bolygatás (lekaparás) hatásának elemzése a mohaközösségek fajsámára és fajösszetételére. Mennyi idő alatt regenerálódik a bolygatott (lekapart) gyep fajsám illetve borítás tekintetében? A bolygatás utáni regeneráció során az eredetihez mennyire hasonló fajösszetételű gyep jön létre? Kedvez-e a bolygatás újabb fajok megtelepedésének? Propagulumok terjedésével (diszperzál) vagy a megmaradt propagulumok kihajtása útján történik a regeneráció? Milyen hatással van a bolygatás a vegetációdinamika elemi eseményeire (túlélés, eltűnés, megtelepedés) nézve? Milyen természetes dinamikai folyamatok figyelhetők meg eközben az intakt gyepben (mint kontrollban) a fenti jellemzők tekintetében?

A kutatás aktualitását adja, hogy napjainkban a humán eredetű zavarások révén az élőhely-fragmentáció és a regeneráció problémaköre előtérbe került a konzervációbiológiában. A mohagyepet is gyakran éri mohaszedésből adódó bolygatás, azonban a gyep regenerációs képességéről meglehetősen keveset tudunk. A kutatók figyelme a kriptogám epifiton közösségek témájában is egyre jobban a közösségek tér- és időbeli változásai felé fordul. Jelen vizsgálat jellegét tekintve alapkutatás. Ám hosszabb távú gyakorlati célja, hogy – más hasonló kutatások eredményeit is figyelembe véve – előre jelezhető lehessen a fakérgen kialakult mohagyep antropogén illetve állati eredetű bolygatásokkal (pl. kereskedelmi célú mohagyűjtés, nagyvadak hántáskára) szembeni rugalmassága.

A kutatás részleteinek megtervezése és a terepi felvételezés témavezetőmmel közös munka volt. A terepi kivitelezést és a kísérleti körülmények beállítását, az adatfeldolgozást és az eredmények kiértékelését magam végeztem.

1.2 A disszertáció anyagát képező, referált tudományos folyóiratokban megjelent publikációk

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.

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.

Ódor, P., Király, I., & Tinya, F. (2013). Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 306, 256–265.

Az őrési erdők kéreglakó moha- és zuzmóközösségét befolyásoló környezeti tényezők különböző térléptékű vizsgálata c. kutatás publikálása a fenti három cikkben történt. A két epifiton közösség és a környezeti tényezők feltárását végleges, letisztult formában a két 2013-as cikk közli. Ekkora készült el a kéreglakó zuzmó adatbázis is, amely csoport szoros összefüggésbe hozható az epifiton mohákkal, hiszen részben hasonló, részben eltérő ökológiai igényekkel rendelkeznek. A 2013-as publikációkban már az Őrs-Erdő Projekt által tervezett teljes környezeti változó adatbázis is rendelkezésünkre állt. A 2010-es, *Biological*

Conservation c. nemzetközi folyóiratban megjelent elsőszerzős cikkem a mohaközösségeket tárgyalja részletesebben és többretű elemzésekkel, mint a 2013-as cikkek. Viszont a környezeti változóknak csak egy részadatbázisával dolgozik, ezért eredményei nem vethetők össze teljes mértékben a későbbi eredményeinkkel. Így az eredmények a két későbbi cikk alapján kerülnek most bemutatásra, az első cikk pedig a diszkusszióban kap helyet.

A kéreglakó mohagyepék vegetáció-dinamikai folyamatainak kísérletes elemzése c. kutatás eredményei eddig publikálatlanok, disszertációmban történik meg első összefoglalásuk. Ennek oka, hogy a kísérlet kezdete óta csak négy év telt el (a felvételezés negyedik ismétlését végeztük el 2013-ban), és az adatsor csak most vált a dinamikai folyamatok elemzésére és publikálására alkalmassá.

2 Irodalmi áttekintés

2.1 *A kriptogám epifiton közösségeket meghatározó környezeti tényezők*

A kéreglakó (epifiton) közösségeket meghatározó környezeti tényezők régóta foglalkoztatják a kutatókat. Az 1990-es évek elejéig a vizsgálatok léptéke egy-egy faegyed vagy erdőállomány szintjére korlátozódott egy adott időpontban. Sok kutatás szólt az epifiton fajok gazdaspecifikusságáról (pl. Slack 1976; Palmer 1986) faegyeden belüli vertikális zonációjáról (Barkman 1958; Bates & Brown 1981; Billings & Drew 1938; Rasmussen 1975; Slack 1976; Smith 1982). Átfogó tanulmány készült az egyes fafajok kéregének textúrájáról, kémhatásáról, táplálék- és vízellátottságáról valamint a hozzájuk kapcsolódó epifiton közösségek cönológiájáról (Barkman 1958). Mára a vizsgálatok hangsúlya áttevődött az emberi hatások elemzésére és az epifiton közösségek megőrzésére, ökológiai jelentőségére. Az epifitonok a boreális erdők ökoszisztéma folyamatainak kulcsfontosságú résztvevői a víz- és tápanyag-raktározás révén (McCune 1993; Pypker *et al.* 2006a; b). Bár a lombos és elegyes erdőkben kisebb biomasszát képviselnek, a biodiverzitás fenntartásához itt is jelentősen hozzájárulnak (Slack 1977). Napjainkban az élőhely-fragmentáció, élőhelyleromlás, és a természetvédelmi célú erdőkezelés problémakörének előtérbe kerülésével egyre több vizsgálat foglalja magába a táji léptéket valamint az epifiton közösségek tér- és időbeli dinamikáját is.

Az epifiton közösségeket különböző térléptékben befolyásoló környezeti tényezők között találjuk faegyed szinten a fafajt, a fa méretét; erdőállomány szinten a fafaj-kompozíciót, a fák méreteloszlását, az faállomány függőleges színtezettségét, a lombkorona szerkezetét, a mikroklímát és az erdő időbeli folytonosságát (kontinuitását). Durvább idő- és térléptékben az éghajlat (Bates *et al.* 2004), a domborzat (Peck 1997), az erdő táji szintű folytonossága (Snäll *et al.* 2004) és a múltbeli tájhasználat meghatározó számukra (Berg *et al.* 2002).

Mivel az epifitonok számára konkrétan a fatörzsek szolgálnak élőhelyül, egy adott erdőállomány epifiton közösségének összetételét messzemenően meghatározza az állomány fafaj-kompozíciója (McGee & Kimmerer 2002). Az egyes fafajok között eltérés mutatkozik a kéreg víz- és tápanyagellátásában, szerkezetében (Barkman 1958), aminek révén sok epifiton faj bizonyos fafajokat jobban kolonizál, míg másokat elkerül (gazdafafaj-preferencia) (Juriado *et al.* 2009; Peck 1997; Szövényi *et al.* 2004). A lombos fák kéregének jobb tápanyag-ellátottsága az oka, hogy a boreális erdőkben a lombos elegyfajoknak (elsősorban a

nyaraknak) kiemelt szerepe van az epifiton közösségek fajgazdagságában (Cleavitt *et al.* 2009; Kuusinen & Penttinen 1999).

A fafaj mellett a fák mérete és kora szintén meghatározó az epifiton közösségek diverzitására nézve, sok ritka faj kötődik a nagy, idős fákhhoz (Fritz *et al.* 2008; Lie *et al.* 2009; Nascimbene *et al.* 2009a). Ennek egyik oka, hogy a nagy fákon jóval több hely és idő áll rendelkezésre a kolonizációhoz, így a terjedés-limitált fajok megtelepedése is nagyobb eséllyel következik be (Studlar 1982). A másik ok, hogy a fák korának előre haladtával megváltozik a kéreg szerkezete és kémiai tulajdonsága, ami egyre több mikrohabitat kialakulását eredményezi, ami egyre fajgazdagabb közösség együttélését teszi lehetővé, a ritkább, szubsztrát szempontjából igényesebb fajok megtelepedését is beleértve (Fritz & Heilmann-Clausen 2010; Fritz *et al.* 2008; Rydin 2009). Állomány szinten a fák változatos méret- és koreloszlásának szerepe van az állomány vertikális színteztettségének és lombkorona-szerkezetének kialakításában illetve az epifitonok számára kedvező minőségű szubsztrát elérhetőségének folyamatos biztosításában. Előbbiek a mikroklímatis tényezőkkel és a fényviszonyok heterogenitásával, utóbbi az élőhely időbeli és térbeli folytonosságával függ össze.

A mikroklímával szemben támasztott fiziológiai igényeiket tekintve a mohák esetében inkább a humiditás, zuzmók esetében inkább a fény a limitáló tényező (Gustafsson & Eriksson 1995; Ranius *et al.* 2008). A többrétegű lombkorona, a gazdag cserjeszint, a lombkoronaszintben a kidőlt fák helyén keletkező lécek növelik a fényviszonyok és a humiditás heterogenitását (Gálhidy *et al.* 2006; Nascimbene *et al.* 2009a), ezáltal az epifitonok számára rendelkezésre álló mikrohabitatok számát. A mikroklímatis tényezők gradiensei mentén megfigyelhető az epifiton közösségek egy-egy faegyeden belüli függőleges színteztettsége is: a legtöbb mohafaj a törzsek alsó régióját, míg a zuzmók a felső régióját kolonizálják (Fritz 2008; McCune 1993).

Mind állomány léptékben, mind táji léptékben meghatározó az erdőklíma folytonossága és a megfelelő fafajú és korú faegyedek folyamatos elérhetősége térben és időben. Erdőszegélyeken és hagyásfákon végzett kutatások bizonyítják, hogy az erdei mikroklíma megszakadása változást eredményez az epifitonok vertikális eloszlásában (Sillett 1995), a telepek növekedési rátájában (Boudreault *et al.* 2008; Löbel *et al.* 2012), befolyásolja a szaporítóképletek terjedőképességét és életképességét (Rydin 2009), így összességében megváltoztatja a közösség összetételét. A szubsztrát tér és időbeli elérhetőségét tekintve az epifiton mohaközösségek fajaira (főként a specialista fajokra) különösen jól alkalmazható a metapopulációs elmélet. Számukra az élőhely (pl. egy erdőrészlet vagy erdősült táj)

megtelepedésre alkalmas foltok (megfelelő korú, méretű és fafajú faegyedek) és alkalmatlan mátrix (az előbbi feltételeket nem kielégítő faegyedek és a talajfelszín) összességéből áll (Rydin 2009). Ezek alapján a mohafajok elterjedését meghatározza (1) az élőhelyfoltok térbelisége: a megfelelő méretű, korú, fafajú faegyedek közötti távolság; (2) az élőhelyfoltok időbeli dinamikája: a felnőtt faegyedek pusztulása és az újulat felnövekedése között eltelt idő; (3) a mohapropagulumok megtelepedését befolyásoló tényezők: a fakéreg vízellátottsága, kémhatása, textúrája valamint a mohafajok közötti interakciók; (4) a mohafaj terjedési-megtelepedési képessége (Heegaard & Hangelbroek 1999; Lobel & Rydin 2009; Roberge *et al.* 2011). Epifiton mohaközösségek esetében a megtelepedő képletek lehetnek levegőben terjedő propagulumok (spórák, gemmák), illetve a fakérgen lévő hajtásfragmentumok. A fajok térhódításának további módja a meglévő telepek klonális növekedése. Előbbieknek az új élőhelyfoltok meghódításában, utóbbinak a lokális populáció fenntartásában van inkább szerepe (Lobel *et al.* 2006).

2.2 Az erdőgazdálkodás hatásai az epifiton közösségekre

Tanulmányok bizonyítják, hogy az az epifiton moha és zuzmóközösségek az erdőgazdálkodásra egyik legérzékenyebben reagáló erdei élőlénycsoport (Aude & Poulsen 2000; Bardat & Aubert 2007; Berg *et al.* 2002; Nascimbene *et al.* 2007; Rose 1992; Vanderpoorten *et al.* 2004), hiszen az erdőgazdálkodás elsősorban a faállományra irányul, így közvetlenül befolyásolja az epifitonokat meghatározó környezeti változókat és aljzatokat. A korábbiakban részletesen ismertetett környezeti háttérváltozók epifiton közösségek szempontjából legkedvezőbb összességét a nagyon idős, közvetlen emberi hatásoktól régóta mentes, természetes dinamikát folytató erdőállományok (öserdők, felhagyott erdők, angolul *old-growth forests, primeval forests*) biztosítják. Ezek az erdők faállományukat tekintve változatos fafaj-összetételűek, összetett korszerkezetet mutatnak. A mérsékelt övre jellemző lékdinamika révén felújulásuk folyamatos és természetes, így függőleges színtezettségük is kialakul, lombkoronájuk többrétegű, valamint megfelelően heterogén humiditási és fényviszonyokkal rendelkeznek. Nagy időbeli kontinuitásuk és számtalan mikrohabitatuk révén a terjedés-limitált fajok is nagy eséllyel megtelepednek bennük. Ezeknek az erdőknek világszerte nagy jelentősége van a mérsékelt övben az epifiton fajok diverzitásának megőrzésében (Holz & Gradstein 2005; Lesica *et al.* 1991; McCune 1993). Történeti és archeobotanikai kutatások bizonyítják, az ipari forradalom óta az epifiton fajok több, mint fele kipusztult Európa atlantikus régiójából, ami köszönhető egyrészt a pusztán gazdasági

szempontokat figyelembe vevő, csak az intenzív faanyag-kitermelést szem előtt tartó erdőgazdálkodásnak, másrészt az iparosodással együtt járó fokozott légszennyezésnek és klimatikus változásoknak (Ellis *et al.* 2011; Rose 1992).

Napjaink erdőgazdálkodási stratégiái, a különböző üzemmódokban és fahasználatokban megvalósuló faanyagtermelés, döntő befolyással bírnak az epifiton közösségek szempontjából. Emellett egyes területeken (pl. Észak-Amerika boreális esőerdőiben) az intenzív mohagyűjtés is közvetlenül veszélyezteti őket. A természetben előforduló bolygatások, mint egy-egy fa kidőlése, a szél és a lecsorgó víz eróziója, a nagyvadak hántáskára és taposása az esetek többségében kismértékű vagy közepes mértékű bolygatást jelent, ami néhány szerző szerint még jótékonyan közre is működik a gyepek fajgazdagságának fenntartásában (Kimmerer & Allen 1982; Peck & Frelich 2008; Rydin 2009). Az antropogén bolygatások azonban már jóval nagyobb területeket érintenek. A nagyobb erdőtömböket érintő fakitermeléssel megszűnnek a potenciálisan kolonizálható élőhelyfoltok, illetve kihalnak a már megtelepedett, lokális mohapopulációk (Löhmus & Löhmus 2011), aminek következtében főként a terjedés-limitált fajokat fenyegeti a kihálás veszélye. Az erdészeti gyakorlatban a foltok közötti megnövekedett távolság mérséklésére a véghasználat alá vont területeken nagyobb fákat (ún. hagyásfákat) vagy facsoportokat hagynak érintetlenül, amelyeken a meglévő epifiton populációk túlélhetnek, és később propagulumforrásként szolgálhatnak a körülöttük felújuló erdő faegyedei számára (Hazell & Gustafsson 1999). A hagyásfák illetve hagyásfa-csoportok tényleges hatékonysága az mohafajok lokális populációinak megőrzésében mind metapopuláció-dinamikai, mind mikroklimatikus szempontból vitatott, míg a zuzmók esetében hatékonyabb megoldásnak bizonyul (Löbel *et al.* 2012; Rosenvald & Löhmus 2008).

A természetvédelmi célú erdőkezelés a fakitermelés során előnyben részesíti a száraló vágást és a csoportos szálalást, ami néhány vágásérett idős fa vagy facsoport eltávolítását jelenti az erdőrészletből. Előnye, hogy a lombkoronában keletkezett lécek és a természetes felújulás révén mind a fafaj-kompozícióban, mind a faállomány szerkezetében finomléptékű heterogenitást eredményez (Bodonczi *et al.* 2006).

Az egyéb erdészeti haszonvételekkel összefüggő bolygatások során - mint amilyen a vadtúltartásból eredő nagyarányú hántáskár vagy a kereskedelmi célú mohagyűjtés - az élőhelyfoltok ugyan megmaradnak, és távolabbi foltokból újrakolonizálhatók, ám a lokális populációk kihálásának veszélye ebben az esetben is fennáll. Az epifiton mohák gyűjtése leginkább a pacifikus észak-nyugat boreális esőerdőiben jellemző már évtizedek óta, ahol évente 227 t mohát gyűjtenek engedélyezetten, ám az illegális gyűjtés ennek többszöröse lehet

(Peck 1997). A mohagyűjtés az esetek többségében nagyobb területet érintő bolygatást jelent, mint a természetes bolygatások (Peralta & Wolf 2001), így várhatóan a fák újbóli kolonizációját már terjedési korlátok is nehezítik. Mesterséges bolygatásos kísérletek bizonyítják, hogy a gyepok helyreállása akár több évtizedet is igénybe vehet (Nadkarni 2000; Peck & Muir 2001; Peck 2006).

2.3 Az epifiton mohaközösségek időbeli változásai és a mohafajok közötti interakciók

A fent ismertetett tényezők adta keretek között az epifiton mohaközösségek térben és időben változásokat mutatnak. A gazdafa öregedése során végbemenő szukcessziós folyamatokat elsősorban a szubsztrát tulajdonságai befolyásolják, a mohafajok közötti interakciók csak másodlagos jelentőséggel bírnak (Ezer & Kara 2013; Stone 1989). A fa korának előrehaladtával megváltozik a kéregszerkezet, ezáltal a kéreg pH-ja, vízmegkötő és vízmegtartó képessége, tápanyag-ellátottsága, és a kéregrepedésekben, odvakban egyre több mikrohabitat alakul ki (Barkman 1958), így egyre fajgazdagabb közösség képes megtelepedni és tartósan együtt élni (Rydin 2009). Másrészt egyszerűen több felület és idő áll rendelkezésre a kolonizációhoz, így a terjedés-limitált fajok megtelepedése is nagyobb eséllyel következik be (Fritz *et al.* 2008; Studlar 1982). Fafajtól függ, hogy a kéreg szerkezete és kémiai állapota mennyire változik meg az öregedés során, így a különböző fafajokon a változások miatt végbemenő szukcessziós folyamat eredményeként a magoncok és az öreg fák epifiton közösségei különböző mértékben térnek el egymástól (Studlar 1982).

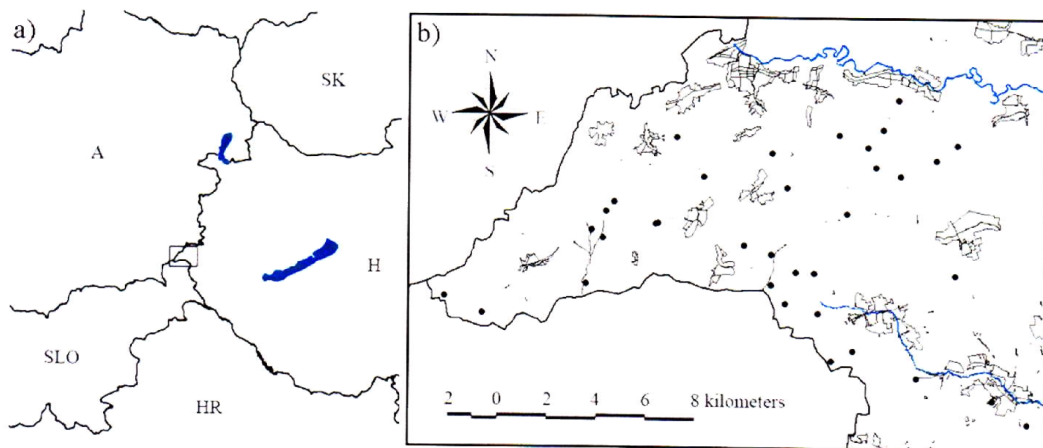
Az egyes mohafajok dinamikai viselkedését jelentősen befolyásolja növekedési formájuk és életmenet jellemzőik. Utóbbira nézve meghatározó a gametofiton élettartama, a reprodukciós ráfordítás, a spórák mérete és a vegetatív szaporítóképletek előfordulási gyakorisága (During 1979). Az egyes fajok populáció-dinamikai viselkedése meghatározza a közösség jellemzőit is: a szukcesszió korai fázisában a kolonista és a rövid élettű fajok jelenléte magasabb fajkicserélődési rátát eredményez, míg később, az évelő fajok megjelenésével a közösség fajkészlete kevésbé változik (Ódor *et al.* 2013b). Az epifitonok közül sok faj folytat évelő állandó stratégiát, mivel a fák törzse kiszámítható, állandó környezetnek tekinthető. Ezen fajok lokális populációi általában csak külső, determinisztikus faktorok (pl. a faegyed pusztulása, szegélyhatás) következtében halnak ki, ám ha a környezet állandó, belső populáció-dinamikai folyamataik a populáció hosszútávú fennmaradását támogatják (Löbel *et al.* 2006; Roberge *et al.* 2011).

A mohák esetében is megfigyelhetők olyan szukcessziós driverek, mint a facilitáció és a kompetíció (During & Lloret 2001; Rydin 2009). A legfőbb facilitációs mechanizmus a hajtások növekedésének, túlélésének, szaporodásának denzitás-függése, amelynek magyarázata a mohák speciális, poikilohidrikus vízháztartása (Lobel & Rydin 2009; Rydin 2009). Az egymástól néhány tizedmilliméter távolságban elhelyezkedő hajtásrészek között mikropillárisok alakulnak ki, amelyek lehetővé teszik a vízszállítást és a vízraktározást erre specializálódott sejtek hiányában is. Egy további facilitációs mechanizmus a szaporodásra nézve, hogy a már kialakult gyepek hajtásai között a szaporítóképletek fennakadhatnak, illetve nagyobb eséllyel találnak megfelelően humid környezetet a csírázáshoz, új mohanövényke fejlődéséhez (Nadkarni *et al.* 2000). Az előzőekben említett denzitás-függés olyan nagy előnyt biztosít a mohák túlélése szempontjából, hogy ehhez képest a kompetíciós mechanizmusok jóval kevésbé befolyásolják a fajok megtelepedését, a közösség összetételét, változását. Egészen kis léptékben (néhány milliméteres távolságban), ahol a hajtásrészek közvetlenül érintkeznek egymással, kimutatható a mohanövénykékek közötti forráskompetíció mind a fajok között, mind a fajon belül. Ám ez nagyobb léptékben nem meghatározó a gyepek szerkezetére nézve, mert ekkor már a tömött gyepek vízraktározó és –szállító, az együttélést facilitáló hatása érvényesül. Ezen kívül az élőhelyi adottságok (mikrohabitatok száma és minősége), illetve a finomléptékű zavarások, a fajok terjedési képessége és megtelepedésének sorrendje, életmenet-stratégiája sokkal meghatározóbbak, mint a kompetíció (Malson & Rydin 2009; Rydin 2009). A vízháztartásból adódó egymásra utaltság miatt kompetitív kizárás a moháknál valószínűleg egyáltalán nincs (During & Lloret 2001), sőt, Michel *et al.* (2012) azt találta, hogy a több fajból álló gyepek jobb vízmegtartó képességgel bírnak. Bár minden jel szerint a mohaközösségekben a kompetíció sokkal kevésbé meghatározó tényező, mint az edényes növények esetén, élő fajok között megfigyeltek kompetitív hierarchiát (Van der Hoeven 1999), illetve a finomléptékű bolygatások során keletkezett szabad helyeken a kompetíció-kolonizáció csereviszony működését (Kimmerer & Allen 1982).

3 Anyag és módszer

3.1 *Az őrségi erdők kéreglakó moha- és zuzmóközösségét befolyásoló környezeti tényezők különböző térléptékű vizsgálata*

3.1.1 A kutatási terület bemutatása



3.1. ábra: Mintaterületek elhelyezkedése

Mintaterületeink az Őrségi Nemzeti Park területén találhatók (**3.1. ábra**). Az Őrség és a Vendvidék a Nyugat-magyarországi peremvidék részeként hazánk legnyugatibb pontján helyezkedik el, az Alpokalja legdélebbi része. Északról a Rába völgye és a Vasi-Soproni-síkság, keletről a Kemeneshát, délről a Zala és a Zalai-dombság határolja, nyugatról földrajzilag összefüggő tájegységet képez Ausztria dél-keleti és Szlovénia északkeleti határvidékével. Az Őrség és a Vendvidék hazánkban egyedülálló természeti és táji értéket képvisel. A jelenlegi vegetáció kialakulásában termőhelyi, növényföldrajzi és emberi hatások egyaránt meghatározó szerepet játszanak.

A régió klímáját atlantikus hatások befolyásolják, ezért a terület a kontinentális éghajlatra jellemző szélsőségektől mentes, hűvösebb és csapadékosabb, mint a Dunántúl többi része, átmenetnek tekinthető az Alpok felé. A terület egészére nézve az évi középhőmérséklet 9,0-9,5°C, az éves csapadékmennyiség 700-800 mm, a Vendvidék hűvösebb és csapadékosabb az Őrségnél. A tengerszint feletti magasság 250-350 m között változik. A Vendvidék domborzatára jellemző a mély völgyek és a lapos hegyhátak váltakozása, az Őrség völgyei szélesebbek, a dombok alacsonyabbak, a felszint változatos vízhozamú folyók

tagolják (Dövényi 2010). Az alapkőzet pliocén korszaki üledék, kavics és lösz keverék. A legjellemzőbb talajtípus a dombhátak és a nedves völgyek pszeudoglejes barna erdőtalaja. Ezen kívül előfordul még agyagbemosódásos barna erdőtalaj, valamint a vízfolyások mentén nyers öntéstalaj, kavicsos vázta, lejtőhordalék (Kovács 1999). A talaj sokszor vékony rétegben borítja a felszínt, gyakori a kavicsotakaró felszínre bukkanása. A talaj felső 30 cm-ét vizsgálva a talaj kémhatása savas (pH: 4.0-4.8, átlag: 4.3), tápanyagban szegény (átlagos széntartalom: 3.09 %, nitrogén tartalom : 0.12 %) (Bidló A. szóbeli közlés).

Az Őrség és a Vendvidék növénytakarójának és talajviszonyainak kialakulására a speciális klíma mellett döntő befolyással voltak a hagyományos földhasználati módok és erdőkielések (Bartha 1998; Gyöngyössi 1996; Tímár *et al.* 2002). A 12. századtól a 19. század közepéig a területen extenzív irtásos erdőgazdálkodást folytattak. A leirtott területeket néhány évig szántóként művelték, majd, miután a föld kimerült - megfelelő mennyiségű és minőségű trágya hiányában - parlagon hagyták. Ezután újabb területeken irtották le az erdőt, művelték, majd ismét parlagoltatták. Ez a gazdálkodási forma egyrészt növelte a táji léptékű mozaikosságot, másrészt a talaj kilugzódásához vezetett. Utóbbiban közrejátszott a magas talajvízszint kezelésére alkalmazott talajművelési forma, az ún. bakhátalás is. A bakhátak a forgatási irányok váltogatásával létrehozott párhuzamos halmok, melyek között a felesleges víz távozni tud a művelési területéről, ám veszélye, hogy a talaj humusztartalmának jó része is elvész a lecsorgó víz révén. További tápanyag-kivonó hatást gyakorolt az erdők talajára az alomszedés (az istállóban tartott állatok almolására az erdei lombavart használták). A művelési módok következtében az erdők talaja leromlott, tápanyagban elszegényedett, kevésbé tudott ellenállni az erodáló hatásoknak. Ez kedvezett az acidofrekvens lágyszárúak és mohák megtelepedésének, valamint a klimax fafajokkal szemben teret hódítottak a pionír jellegű fafajok (közönséges nyír, erdeifenyő, rezgő nyár, mézgas éger). Az erdőtarolások utáni felújítással nem törődtek, sőt az erdők felújulását nehezítette, hogy a sertésállomány takarmányozására tölgyermeket használtak. A felhagyott szántókon illetve az azokat szegélyező erdőkben legeltető állattartást folytattak. A legelő jószág a lágyszárúak mellett a lombos fák magoncait is szívesen fogyasztotta, ám az erdeifenyőt elkerülte. A szaporítóanyag sorozatos elvonása és a legeltetés szelekciós hatása szinte lehetetlenné tette a tölgyek és a lombos fajok felújulását. Sarjadzással a tölgyek és a gyertyán némiképp fel tudtak újulni, ám a bükk sarjadzási képessége csekély, így ez a faj még a többi lombos fajnál is fokozottabb területvesztésre kényszerült.

A fakitermelést tekintve a 19. század végére felhagytak az irtásos műveléssel, és a kisparaszti szálalás került előtérbe. Ennek következménye a faállomány szerkezetének és

fajösszetételének finomléptékű mozaikos struktúrája lett. A II. világháború utáni az erdők nagy része az állami erdészet tulajdonába került, napjainkban is üzemterv szerinti erdőgazdálkodás folyik bennük. Csak a Vendvidéken maradtak magánkézen erdők, melyeket a tulajdonosok a mai napig spontán szálaló üzemmódban művelnek. Magánerdőkben a tervezést jórészt nélkülöző erdőgazdálkodásnak köszönhetően változatos szintezettségű és korszerkezetű állományok jöttek létre, míg az állami erdőkben túlnyomóan egykorú, 70-110 éves vágásfordulóval művelt erdők találhatók (Pethő 1998; Tímár *et al.* 2002). A hagyományos földhasználati módok felhagyásával a közelmúltban intenzív erdősülési folyamat figyelhető meg a térségben. Az egykori kaszáló- és láprétek, valamint a szántók egy része spontán beerdősült. A szántók másik részén tudatos erdőtelepítéssel nagy területű kultúrállományokat hoztak létre. Az Őrségi Nemzeti Park területének jelentős részén – hasonlóan más nemzeti parkokhoz hazánkban – a fakitermelést a természetvédelmi szempontok figyelembevételével szabályozzák.

Az őrségi vegetáció egyedülálló arculatát ma is erőteljesen meghatározzák a történeti korok emlékei. Nincs még egy olyan tájegység hazánkban, ahol ennyire sokféle vegetáció típus ennyire mozaikosan képviseltetné magát. Az erdőtársulások mellett megtalálhatók a vízi növényzet, a mocsári és lápi növényzet, a rétek, legelők, gyomtársulások és vágásnövényzet különféle típusai (Kovács 1999). A fás vegetációt bükk (*Fagus sylvatica*), kocsányos és kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*, *Q. robur*), gyertyán (*Carpinus betulus*), erdeifenyő (*Pinus sylvestris*) és lucfenyő (*Picea abies*) alkotja, amelyek monodomináns és vegyes állományokban egyaránt megtalálhatók. A különböző állományokban az elegy fafajok – mint a hárs fajok, a közönséges nyír, a szelídgesztenye, a rezgőnyár vagy a madárcseresznye (*Tilia* spp., *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Castanea sativa*, *Prunus avium*) – általában nagy arányban képviseltetik magukat (Tímár *et al.* 2002). A csapadékosabb és hűvösebb nyugati részen az acidofil bükkösök dominálnak, míg a keleti részen inkább gyertyános-tölgyesekkel találkozunk. A Vendvidék északi kitétséggű szurdokvölgyeiben természetes elegyes lucfenyvesek extrazonális előfordulását is megemlítik (Pócs 1968). A lucfenyő azonban nagyrészt telepített monokultúra formájában van jelen a területen, ám ezek is ma már eltűnőben vannak az utóbbi években fellépő szűkár következtében. A hagyományos földhasználati módok miatt kialakult vékony, kilúgzott talajréteg és az Alpok közelsége kedvezett a hidegtűrő, acidofrekvens lágyszárúak megjelenésének mint pl. az áfonyák (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*) vagy a körtikék (*Pyrola chlorantha*, *Pyrola rotundifolia*) (Pócs 1981; Pócs *et al.* 1962). A talajsint mohaborítása egyes területeken magas (5-15% is lehet, 3.1 kép), domináns mohafajok a *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum*

formosum, *Pleurozium schreberi*, *Scleropodium purum*, *Dicranum polysetum* (Boros 1944; Ódor *et al.* 1996; Papp & Rajczy 1996; Tímár *et al.* 2002). Ezt a hazánkban egyedülálló lágyszárú fajösszetételű vegetációt, amelynek faállományában az erdeifenyő meghatározó szerepet tölt be, (Pócs 1968, 1981) az észak-közép-európai tülevelű elegyes erdőzóna fenyőnyír korból itt maradt, szigetszerű reliktum darabjaiként tartotta számon. Ma már általánosabb az a nézet, hogy a vegetáció jelenlegi összetételét emberi hatások alakították ki. Ezt alátámasztani látszik az a megfigyelés is, miszerint a hagyományos földhasználati módok felhagyása óta az erdők faállományában egyre nagyobb arányban találhatóak a klimax lombos fajok (tölgyek, bükk, gyertyán), míg az erdeifenyő visszaszorulni látszik (Tímár *et al.* 2002) 3.2 kép).



3.1. kép: Tipikus erdeifenyves gazdag talajlakó mohaközösséggel az Őrségi Nemzeti Parkban (Lengyel Gábor Dániel felvétele).



3.2. kép: Lombelegyes erdeifenyves az Őrségi Nemzeti Parkban. A hagyományos földhasználati módok felhagyása óta az erdők faállományában egyre nagyobb arányban található a klimax lombos fajok (tölgyek, bükk, gyertyán), míg az erdeifenyő visszaszorulni látszik (Ódor Péter felvétele).

3.1.2 Adatgyűjtés

Az Állami Erdészeti Szolgálat üzemtervi adatai és térképei alapján 35, 2-10 hektáros erdőállományt jelöltünk ki rétegzett random mintavétellel. Az összes kijelölt állomány kora 70 és 110 év közé esik, plakor helyzetűek és a talaj felső rétege a talajvíz hatásától mentes. A domináns fafajok régióra jellemző elegyarányai reprezentálva vannak bennük (egy-egy faállomány típuson belül 5-10 állományt jelöltünk ki véletlenszerűen). A térbeli autokorreláció elkerülése miatt a mintaterületek egymástól legalább 500 méterre találhatóak. Az összes mintaterületünk rendeltetésüket tekintve védett illetve fokozottan védett erdőállományban helyezkedik el, három közülük erdőrezervátum-magterület, kettőt pedig Pro Silva alapelvek szerint művelnek.

A mintavételhez minden állomány belsejében kijelöltünk egy 40 m x 40 m-es kvadrátot, amiben a környezeti változók felvételezése történt. Minden, 5 cm-nél nagyobb mellmagassági átmérővel (továbbiakban: DBH) rendelkező fát térképeztünk (az álló holtfát is beleértve), rögzítettük a mellmagassági kerületét, fafaját, magasságát, lombkorona-vetületét, és a lombkorona alapjának magasságát. Az 5 cm-nél nagyobb átmérőjű és fél méternél

hosszabb fekvő holtfák is felvételezésre kerültek, valamint a cserjeszint denzitása (a cserjeszinthez tartozónak tekintettük a fél méternél magasabb, 5 cm-nél kisebb DBH-val rendelkező fásszárúakat). A fény mennyiségét mintaterületen belül 36, szisztematikus elrendezésű pontban, 1,3 m magasan mértük LAI-2000 műszerrel, ezt használtuk fel az állomány szintű relatív diffúz fény jellemzésére. Ugyanezt a változót egy másik módszerrel is mértük: a fák térbeli pozíciója és a koronavetületek alapján tRAYcy modellt (Brunner 1998) használtunk a relatív fényviszonyok kifejezésére. A fényviszonyok jellemzése, valamint mérési módszereinek bemutatása Tinya Flóra munkáiban részletesen megtalálhatók (Tinya 2011; Tinya *et al.* 2009a; b). A faegyed szintű elemzésekhez tRAYcy modellel számoltuk a relatív fényt minden faegyed pozíciójára 1,0 m magasságban. A légnedvességet és a hőmérsékletet Voltcraft DL-120 TH műszer segítségével mértük minden mintaterület közepén, 1,3 m magasságban. Egy-egy mintaterületen egy alkalommal 24 órán át mértünk, a műszer 5 percenként rögzítette az adatokat. Öt napon belül lemértünk minden mintaterületet; ez idő alatt végig 2 referencia-mérést is futtattunk. A mikroklíma mérést összesen nyolcszor végeztük el három vegetációs időszak alatt (2009 június, október; 2010 június, augusztus, szeptember, október; 2011 március, május). A mintaterületek földrajzi helyzetét EOV koordinátákkal adtuk meg. A táji változókat az Állami Erdészeti Szolgálat térképei alapján becsültük. Egy-egy mintaterület körüli 300 m-es körben megadtuk az erdők (20 évesnél idősebb állományok), a tarvágások (20 évesnél fiatalabb állományok) és a nem-erdősült területek (települések, rétek, szántók) arányát. A tájtörténeti adatokat a második magyar katonai térképezés (1853) adatai alapján kaptuk (Arcanum 2006). Minden mintaterületről feljegyeztük, hogy erdő volt-e a 19. század közepén, illetve, hogy a körülötte lévő 300 m sugarú körben mennyi volt az erdők aránya.

Az epifiton moha- és zuzmófajok felvételezését a 40 m x 40 m-es kvadrát közepén kijelölt, 30 m x 30 m-es kvadrátban végeztük. A mintavételezésbe az élő, legalább 20 cm-es DBH-val rendelkező faegyedek kerültek be. A moha- és zuzmófajok borítását becsültük dm²-ben a fák tövétől 1,5 m-es magasságig. Lombosmohákra Hill *et al.* (2006), májmohákra Grolle & Long (2000), zuzmókra Nimis & Martenlos (2003), az edényes növényekre Király *et al.* (2009) nevezéktanát használtuk.

3.1.3 Adatfeldolgozás

Az adatfeldolgozás során a két közösségre minden esetben külön elemzéseket készítettünk. A moha- és zuzmófajösszetétel és a környezeti háttérváltozók közötti összefüggéseket indirekt és direkt ordinációs módszerekkel tártuk fel mind erdőállomány, mind faegyed szinten. A közösségek fajszámának és a környezeti háttérváltozók viszonyának vizsgálatára regressziós modelleket építettünk mindkét térléptékben. Az egyes mohafajok fafaj-preferenciájának részletesebb vizsgálata indikátorfaj-analízissel történt. Az elemzések során használt függő változók leírása az egyes elemzések részletes kifejtésénél szerepel.

3.1.3.1 Környezeti háttérváltozók

Az erdőállomány szintű elemzésekben használt, közvetlenül mért illetve a mérések alapján származtatott környezeti háttérváltozókat a 3.1. táblázat tartalmazza. A fafajok elegyarányainak becsléséhez a térfogatukat vettük alapul. Ez utóbbit fafajspecifikus egyenletek alapján számoltuk a faegyedek DBH-jából és magasságából (Sopp & Kolozs 2000). A fafajok közül a *Qercus petraea*, a *Q. robur* és a *Q. cerris* fajokat egybevontuk, és mint „tölgyek” kerültek a környezeti változók közé. Hasonló módon a ritka, elegyfaként jelen lévő fafajokat „elegyfák” néven vontuk össze. A környezeti változók diverzitásának kifejezésére természetes logaritmus-alapú Shannon-indexet használtunk (Shannon & Weaver 1949). A fafajoknál a fafajok relatív térfogata, a táji változóknál az egyes táji elemek relatív borítása alapján számoltunk. Az erdőállomány szintű fényviszonyok jellemzésére a fent említett 36 LAI mérés alapján átlagot és szórást számoltunk. Mivel ez a két érték erőteljes korrelációt mutatott, lineáris regressziót végeztünk az átlag (magyarázó változó) és a szórás (függő változó) között. A fény heterogenitásának jellemzésére a szórás átlagtól független reziduálisait használtuk. A légnedvesség és a hőmérséklet értékeinek számításakor a két referenciától való eltérést vettük alapul. Mindkét változóra kiszámoltuk a relatív napi átlagot és ingadozási tartományt a nyolc mérés átlagolásával.

Mivel nagyon különbözőek voltak a háttérváltozók szélső értékei, az elemzésekbe való bevonás előtt az összes háttérváltozót standardizáltuk (az egyes mintaterületekre vonatkozó értékeikből kivontuk az összes mintaterületre vonatkozó átlagukat és az eredményt elosztottuk a szórással). A normalitásra vonatkozó követelményeket nem teljesítő háttérváltozók esetén (fafajok elegyarányai, fényviszonyokat jellemző változók) az elemzésekben természetes alapú logaritmus-transzformált alakjukat használtuk.

A faegyed szintű háttérváltozók voltak a fafaj, a DBH, a faegyed szintű relatív fény mennyisége és a mintaterület, ahol a faegyed található.

3.1.3.2 Ordinációk

Az erdőállomány szintű ordinációkban függő változóként a moha- és zuzmófajok mintaterületenkénti abszolút borítását (dm^2 -ben kifejezve) használtuk; a kevesebb, mint négy mintaterületen előforduló fajokat kihagytuk az elemzésekből. A fajok borításadatainak előzetes feltárását főkomponens-analízissel (továbbiakban: PCA) és detrendált korrespondencia analízissel (továbbiakban: DCA) végeztük. A PCA szórásdiagramja a borításértékek természetes alapú logaritmus-transzformációja után adódott homogénnek, így a végső ordinációban (redundancia analízis, továbbiakban: RDA, l. később) is ezt a transzformált alakot használtuk. A DCA gradiens hossza 1,7-2,4 szórásérték közé esett, ami fajok borítása és a háttérváltozók közötti lineáris összefüggésre enged következtetni (ter Braak & Smilauer 2002). Így a továbbiakban a konkrét összefüggések feltárására variancia-felosztást (*variation partitioning*) (Peres-Neto *et al.* 2006) és redundancia-analízist alkalmaztunk (RDA) (Leps & Smilauer 2003; Podani 1997). A variancia-felosztást - vagyis a háttérváltozó-csoportok által magyarázott variancia-hányadok becslését - a háttérváltozók négy fő csoportja között végeztük: fafaj-kompozíció, faállomány-szerkezet, mikroklimatikus változók (ide értve a fényt is) valamint táji és történeti változók (3.1. táblázat) (Leps & Smilauer 2003; Peres-Neto *et al.* 2006). Az egyes háttérváltozók által magyarázott variancia feltárására RDA-t alkalmaztunk. A végső RDA-ba csak azok a háttérváltozók kerültek be, amelyek az előzetes manuális szelekció alkalmával szignifikánsnak bizonyultak ($p < 0,05$; egyenként építettük be a háttérváltozókat a lefedett variancia és a reziduális variancia változásának alapján). A manuális szelekciót is megelőzően a háttérváltozókat páronként korreláltattuk, és az erős korrelációt ($|r| > 0,6$) mutató változópárok egyik tagját a továbbiakban kizártuk az elemzésekből. A változók hatását a modell-szelekció során, valamint a végső modell változóinak és kanonikus tengelyeinek variancia lefedését Monte-Carlo szimulációval teszteltük (499 permutáció), F-próbát alkalmazva ($p < 0,05$). Mivel a zuzmóknál a földrajzi hosszúság szignifikánsnak adódott, a végső RDA-ba kovariánsként került be.

A faegyed szintű ordinációknál az előzetes adatfeltárást szintén PCA és DCA segítségével végeztük. Az elemzésekből kihagytuk a kevesebb, mint három epifiton fajt tartalmazó fákat és a kevesebb, mint öt fán jelenlévő fajokat. A PCA szórásdiagramja ebben a

léptékben is a fajok borításértékeinek természetes alapú logaritmus-transzformációja után adódott homogénnek, így a továbbiakban is a transzformált alakot használtuk. A DCA gradiens hossza 5,2-7,4 szórásérték közé esett, így a fajok részéről a háttérváltozókra adott válasz valószínűleg unimodális jellegű (ter Braak & Smilauer 2002). A fajösszetétel és a háttérváltozók közötti konkrét összefüggések feltárására így kanonikus korrespondencia elemzést (továbbiakban: CCA) használtunk. A négy háttérváltozó közül (fafaj, DBH, faegyed szintű relatív fény mennyisége, a faegyedet tartalmazó mintaterület) közül a fafaj, mint nominális változó került be az elemzésbe (tölgy, bükk, gyertyán, erdeifenyő, elegyfajfajok), a mintaterületet pedig kovariánsként alkalmaztuk. A háttérváltozók és a kanonikus tengelyek variancia-lefedését és szignifikanciáját az RDA-nál leírt módon teszteltük, azzal a különbséggel, hogy a permutációk a kovariáns egy-egy csoportján belül történtek. Mindkét direkt ordináció (RDA, CCA) grafikus megjelenítésekor a biplotok skálázásánál a fajok közötti korrelációkat vettük figyelembe (ter Braak & Smilauer 2002; Leps & Smilauer 2003).

Az ordinációkat Canoco for Windows 4.5 programmal (ter Braak & Smilauer 2002), a variancia-felosztást R 2.14.0 környezetben (The R Development Core Team 2011) futó „vegan” programcsomaggal (Oksanen *et al.* 2011) készítettük el.

3.1.3.3 Indikátorfaj-analízis

Az indikátorfaj-analízisbe az összes, 20 cm-nél nagyobb DBH-jú faegyed bekerült, függetlenül attól, hogy találtunk-e rajta mohafajokat vagy sem. A mohafajok közül csak azok kerültek be, amelyek legalább tíz fán előfordultak. A vizsgált fafajok a bükk, a tölgy, a gyertyán és az erdeifenyő voltak. A mohafajok indikátorértékét Monte Carlo-szimulációval (1000 permutáció, $p < 0,01$) teszteltük. Az elemzéshez az R 2.14.0 környezetben (The R Development Core Team 2011) futó „labdsv” programcsomagot (Roberts 2012) használtuk.

3.1.3.4 Regressziós modellek

Erdőállomány szinten általános lineáris modelleket (*general linear models*) használtunk a háttérváltozók és a moha- és zuzmófajsám közti összefüggések feltárására (Faraway 2005). Az elemzésben függő változóként a mohák és zuzmók összféjszáma szerepelt, valamint modelleket építettünk két funkciós csoport, a specialista epifiton mohák és az erdőspecialista zuzmók féjszámára is. Azokat a mohafajokat tekintettük specialista epifitonoknak, amelyek alapvetően csak fakérgen fordulnak elő a régióban, vagyis nem

jellemző rájuk a talajon, korhadó faanyagon észlelt előfordulás. Mivel az Őrségben hiányzik a sziklafelszín, mint aljzat, ezért a sziklán és fakérgen egyaránt előforduló mohafajok itt kizárólag a fák törzsén jelennek meg. A besorolásban így a specialista epifitonok között kaptak helyet. A zuzmók esetében szinte az összes faj specialista epifitonnak tekinthető (más aljzaton nem fordult elő). Ökológiai szempontból viszont indokolt volt az alapvetően erdőben előforduló (erdőspecialista) zuzmófajok elkülönítése a nyílt területeken (is) megjelenő fajoktól. A funkciós csoportokat a fajok ökológiai igényeit figyelembe véve hoztuk létre irodalmi adatok alapján (Nimis & Martellos 2008; Orbán & Vajda 1983; Smith 2004). A modellszelekciós folyamatot megelőzően itt is sor került az adatok előzetes feltárására és az interkorreláló háttérváltozók kiszűrésére. A függő változók minden esetben kielégítették a normalitásra vonatkozó kritériumokat, így transzformálásukra nem volt szükség. A háttérváltozók és a függő változók korrelációját minden párosításban kiszámoltuk és szórádiagramon grafikusán is megjelenítettük. A modellszelekcióba azok a háttérváltozók kerültek be, amelyek a függő változóval szignifikáns korrelációt mutattak, a szórádiagramjuk homogén volt, valamint más háttérváltozókkal csak gyenge korrelációt mutattak ($|r| < 0,35$). Az előzetes szelekciót követően végül a modellszelekciós folyamatban 5-8 háttérváltozó vett részt. A teljes modelltől haladtunk a minimális adekvát modell felé F-próbával kombinált deviancia-analízissel (ANOVA) ellenőrizve az egyes háttérváltozók kihagyása utáni variancia lefedés csökkenését és szignifikanciáját (*backward elimination*). Indokolt esetben a szignifikáns magyarázó változók interakcióit is teszteltük. A minimális adekvát modell diagnosztikájában ellenőriztük a reziduálisok normalitását és homogenitását.

A faegyed szintű fajszámok és háttérváltozók közötti összefüggések feltárására általános lineáris kevert modelleket építettünk (*general linear mixed models*, (Zuur *et al.* 2009b). Az elemzésbe minden 20 cm-nél nagyobb DBH-val rendelkező faegyed bekerült, azok is, amelyekeken nem találtunk moha- illetve zuzmófajokat. A faegyed szintű moha- és zuzmófajszám esetén szükség volt a természetes alapú logaritmus-transzformációra. A modellben fix háttérváltozók voltak a fafaj (mint nominális változó: bükk, erdeifenyő, gyertyán, tölgy, elegyfajfajok), a DBH és a faegyed szintű relatív fény mennyisége; a mintaterület pedig random faktorként került be. A teljes modell tartalmazta a háttérváltozók közötti interakciókat is. A szelekció során a fix változók tesztelését a legnagyobb valószínűség (*maximum likelihood*) módszerrel, a random változó tesztelését a korlátozott legnagyobb valószínűség (*restricted maximum likelihood*) módszerrel végeztük, Chi²-próbát alkalmazva (Faraway 2006). Az összehasonlíthatóság kedvéért a fix változók log-valószínűségi részesedését százalékban adtuk meg. Az adatelemzést R 2.14.0 programmal

végeztük (The R Development Core Team 2011), ezen belül az „nlme” programcsomagot használtuk (Pinheiro *et al.* 2011).

3.1. táblázat: A moha-és zuzmóközösség fajösszetételének illetve fajszámának erdőállomány szintű elemzésében használt környezeti változók minimum, maximum és átlagértékei a vizsgált 35 erdőállományra nézve (DBH: mellmagassági átmérő; ¹: az értékek az erdők százalékos részesedését mutatják).

Környezeti változó	Minimum	Maximum	Átlag
Fafaj-kompozíció			
Fafajok száma	2.0	10.0	5.6
Fafaj-diverzitás (faj-térfogat Shannon-diverzitás)	0.19	1.95	0.92
Fafajok relatív térfogata (bükk, gyertyán, tölgyek, erdeifenyő, elegyfajok)	-	-	-
Faállomány-szerkezet			
A térképezett fák DBH átlaga (cm)	13.6	40.6	26.3
A térképezett fák DBH variációs koefficiense	0.2	1.0	0.5
A térképezett fák denzitása (db/ha)	218.7	1318.7	591.2
Cserjeszint denzitása (DBH 0-5 cm db/ha)	0.00	4706.2	952.2
Nagy fák denzitása (DBH>50 cm, db/ha)	0.0	56.2	17.3
A térképezett fák körlapösszege (m ² /ha)	24.1	49.7	34.2
Térképezett álló holtfa térfogata (m ³ /ha)	0.0	64.6	12.1
Fekvő holtfa térfogata (m ³ /ha)	1.2	35.6	10.8
Fényviszonyok			
tRAYci alapján számolt relatív teljes fény átlaga 1.3 m magasságban (%)	4.8	40.3	16.0
tRAYci alapján számolt relatív teljes fény szórása 1.3 m magasságban (%)	0.7	15.2	3.9
Mikroklíma			
Napi átlaghőmérséklet referenciától való eltérése nyolc mérés átlaga (K)	-0.9	0.7	-0.1
Napi hőingás referenciától való eltérése nyolc mérés átlaga (K)	-0.4	2.5	0.9
Napi átlagos légnedvesség referenciától való eltérése nyolc mérés átlaga (%)	-1.8	3.3	0.8
Napi légnedvesség ingadozás referenciától való eltérése nyolc mérés átlaga (%)	-2.3	6.6	1.9
Földrajzi elhelyezkedés			
EOV hosszúság és szélesség koordináta	-	-	-
Táji változók			
A táji elemek elegyaránya 300 m sugarú körben (%), erdők, tarvágások, nem-erdősült területek) ¹	56.9	100.0	89.8
Táji elemek Shannon diverzitása 300 m sugarú körben (ln alapú), r= 300 m	0.11	1.86	1.11
Tájtörténet (19. század)			
Erdők aránya 300 m sugarú körben (%)	24.0	100.0	76.6
Erdő volt-e a mintaterület (bináris változó)	-	-	-

3.2 *A kéreglakó mohagyeppek vegetáció-dinamikai folyamatainak kísérletes elemzése*

3.2.1 **Adatgyűjtés és a kutatási terület bemutatása**

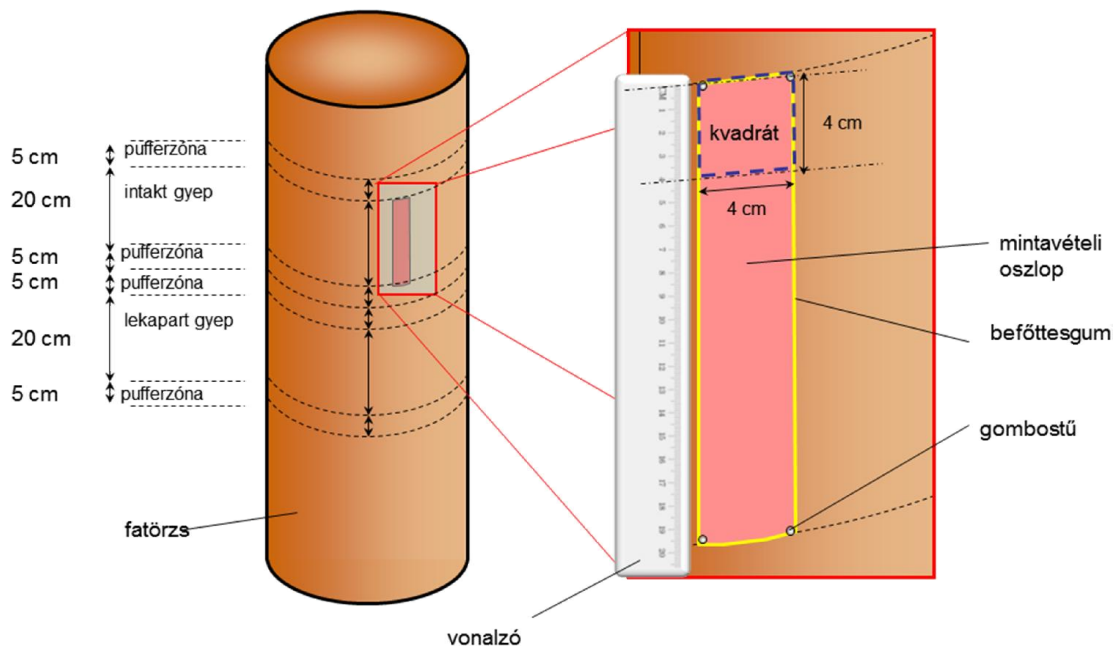
A vizsgálatban nyolc kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) faegyed szerepelt, amelyek egykorúak és egy erdőállományon belül találhatóak, egymástól néhány méterre, egy kb. negyedhektáros foltban. A faegyedek kora 95 év, átlagos átmérőjük 143 cm (± 24 cm). Az erdőállomány fajösszetételét tekintve főként kocsánytalan és kocsányos tölgyekből áll, de jelentős a bükk és a gyertyán elegyaránya is.

Párosított mintákkal dolgoztunk, a faegyedek mohafiórájának azonosítása után minden faegyeden két, 20 cm széles, gyűrű alakú mintát jelöltünk ki egymástól 10 cm távolságra, a gyökérlábtól számolt kb. 0,5 m és 1,5 m közötti magasságban. A talajon nagy borításban jelen lévő, ám epifitonként ritkának számító, jobbra csak a gyökérlábakat kolonizáló fajok a 0,5 m feletti magasságba már ritkán nyomulnak fel, így a minták mohafaj-összetétele az alapállapotban páronként közel azonos volt. Az egyik mintából az alapállapot felvételezése után lekaparással eltávolítottuk a mohagyepet, a másikat érintetlenül hagytuk, és az elemzések során kontrollként használtuk. A lekaparást gyökérkefékkel végeztük. Amennyire a durva sörték engedték, a kéregrepedésekből is igyekeztünk eltávolítani a mohafragmentumokat, azonban a teljes sterilizáció és a kéreg felső rétegének eltávolítása nem volt célunk. A lekaparás érintette a minta határán kívüli 5cm-es zónát is, alsó és felső irányban egyaránt.

Mindkét mintában – a gyeper növekedésének lassúsága miatt – évente regisztráltuk az egyes fajok előfordulását/hiányát finom léptékű (4 cm x 4 cm) térhálóban végzett mintavétel alapján. Az adatrögzítés kétféle rendszerben történt: a mikrokvadrátok területén belül, illetve a rácspontokban. A terepi adatrögzítés részletes leírását a 3.2 ábra magyarázata tartalmazza, a terepi viszonyokat a 3.3. kép illusztrálja. A mikrokvadrátokban történt mintavétel a közösség fajkészletének és tömegviszonyainak nyomon követését szolgálta a fajok lokális frekvenciái alapján. A rácspontokban történt (pontoszerű) mintavétel alapján a mohaborítás regenerációját követtük nyomon. Az alapállapot felvételezése és a bolygatás közvetlenül egymás után történt 2009-ben. 2013-ban, az adatelemzés évében, az alapállapot és négy ismételt felvételezés adatai álltak rendelkezésünkre. A továbbiakban a 2009-es állapotra alapállapotként, 2010-re első évként, 2011-re második évként, 2012-re harmadik évként, 2013-ra negyedik évként hivatkozunk.



3.3. kép: A lekapart és az intakt mintavételi egység elhelyezkedése a fatörzsön. A felvételezéskor a mikrokvadrátok kijelöléséhez vasgombostűket, befőttes gumit és papírvonalzót használtunk.



3.2. ábra: A terepi kísérlet és mintavétel elrendezése a fatörzsön. Minden faegyeden két, 20 cm széles, gyűrű alakú mintavételi egységet jelöltünk ki 5-5 cm széles pufferzónával határolva. Az alsó mintavételi egységben az alapállapot felvételezése után lekaparással eltávolítottuk a mohagyepet (lekapart mintavételi egység), a felsőt érintetlenül hagytuk (intakt mintavételi egység). A mintavételi egységeket vasgombostűkre feszített befőttes gumi segítségével 4 cm széles mintavételi oszlopokra osztottuk fel, amelyeken belül 4 cm-enként vettük fel a mikrokvadrátokat. A mikrokvadrátok azonosításához vonalzót használtunk. Minden oszlopban 5 mikrokvadrátunk volt, az oszlopok száma a fák átmérőjétől függött.

3.2.2 Adatfeldolgozás

Az adatelemzés során kétféle adatbázist használtunk. Az egyikben a felvételezéshez használt rácsháló mikrokvadrátjaiban, másokban a rácspontokban felvett prezencia/abszencia adatok szerepeltek. A mikrokvadrátok adatait használtuk a fajszám és a fajösszetétel változásának valamint a fajok egyedi dinamikai jellemzőinek nyomon követésére. A rácspontok adataiból a borítás változását tártuk fel. Az intakt és a kapart mintákat minden elemzésben külön elemeztük, az összehasonlíthatóság miatt a bináris adatokból származtatott frekvenciaértékeket és borításértékeket mindenütt relativizáltuk, százalékban adtuk meg: a fajszám és a borítás esetén évenkénti átlagot és szórást számoltunk, 100%-nak az alapállapot fajszámát és borítását tekintettük.

A fajösszetétel változásait oszlopdiagramon szemléltettük a tíz leggyakoribb mohafaj relatív frekvenciája alapján, az adott évre vonatkozó összfrekvenciát véve 100%-nak. Ahhoz, hogy szemléltetni tudjuk, hogy egy-egy minta a bolygatást követően, fajösszetételét tekintve hogyan tér vissza (vagy esetleg nem tér vissza) eredeti állapotába a következő eljárást alkalmaztuk: a fajok egy-egy évre vonatkozó relatív frekvenciái alapján (100% az adott év összfrekvenciája) Bray-Curtis különbözőségi index alkalmazásával távolságmátrixot számoltunk az összes mintára. A Bray-Curtis index arányskálán mért változókra alkalmazható, nem-metrikus függvény, amely egy számba (távolságértékbe) sűrítve megmutatja, hogy az összegzett frekvenciaértékek hányadrészeben van eltérés két minta között (Podani 1997). Az így kapott távolságmátrixnak a továbbiakban csak egy részadatbázisát használtuk fel, amelyben csak az egyes minták saját alapállapotától vett évenkénti távolságértéke szerepelt. Végül a távolságértékek alapján az egyes minták évenkénti helyzetét grafikusán is megjelenítettük (Zuur *et al.* 2009a).

A fajkicserélődést a bináris adatokból, az egyes mikrokvadrát rekordokra számolt, két egymás utáni év közötti túlélés, eltűnés és új megtelepedés (elemi dinamikai események) értékei alapján követtük nyomon. Egy adott év adatbázisát kivontuk a rákövetkező év adatbázisából, majd összeszámoltuk az egyes elemi eseményeket; A grafikonokon az egyes elemi események arányát az évenkénti összes elemi eseményhez (100%) viszonyítottuk.

Az elemzésekhez használt adatfájlok és az oszlopdiagram létrehozásához Microsoft Excel programot használtunk, a fajszám, a borítás és a fajkicserélődés függvényeihez az R programcsomag R-3.0.2 verzióját (R Core Team 2013) alkalmaztuk. A távolságmátrix kiszámítását és ez alapján az egyes minták évenkénti helyzetének grafikus megjelenítését a ”

vegan” programcsomaggal végeztük (Oksanen *et al.* 2013). A dolgozatban szereplő ábrák és fényképek az Inkscape és a Gimp szoftverek segítségével készültek.

4 Eredmények

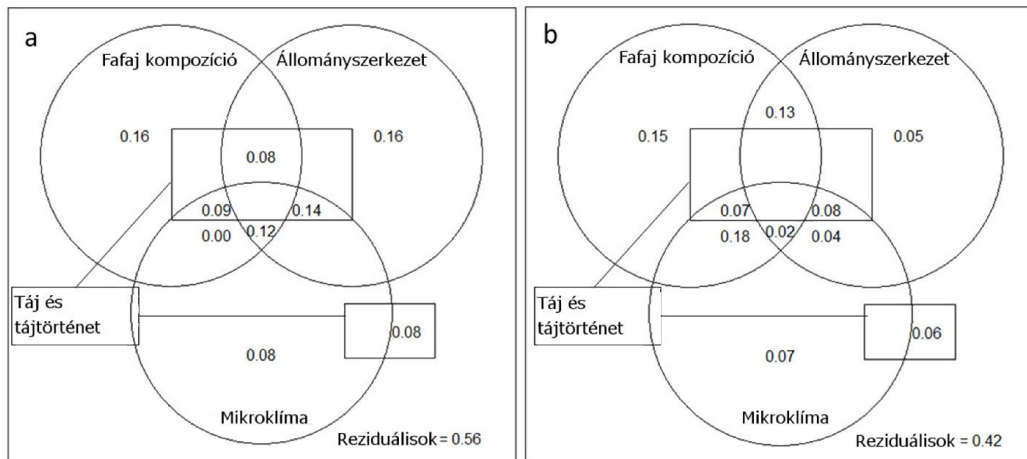
4.1 *Az őrségi erdők kéreglakó moha- és zuzmóközösségét befolyásoló környezeti tényezők különböző térléptékű vizsgálata*

Ebben a fejezetben bemutatjuk a kéreglakó moha- és zuzmóközösség fajösszetételére illetve fajszámára kapott eredményeket. Közösségi szinten mindkét csoport eredményei bemutatásra kerülnek, az egyes fajokat meghatározó tényezőket csak a moháknál ismertetem. A zuzmófajokra vonatkozó eredmények megtalálhatók (Ódor *et al.* 2013a) cikkében.

Összesen 60 mohafajt és 44 zuzmófajt találtunk a terepi mintavétel során, 971 faegyeden. Ezek között 225 bükk, 344 erdeifenyő, 324 tölgy, 56 gyertyán és 22 elegyfa volt. Az erdőállomány szintű ordinációkba 27 mohafaj és 26 zuzmófaj került be. A mohafajokra készített faegyed szintű ordinációt 27 mohafajon és 492 faegyeden, az indikátorfaj-analízist 22 mohafajon és 949 faegyeden végeztük el. Az erdőállomány szintű átlagos mohafajszám 14.0 ± 5.0 (szórásérték) volt, szélső értékei 5–27 faj mintaterületenként. Zuzmóknál az átlagos fajszám 9.8 ± 3.7 (szórásérték), szélső értékei 3–20 faj volt. A mohák és a zuzmók össz fajszáma szignifikáns, pozitív korrelációt mutatott ($r=0.39, p=0.019, df=34$). 25 specialista epifiton mohát (mintaterületenkénti átlag 6.7 ± 2.5 (szórásérték), szélső értékei 1–11 faj) és 20 erdőspecialista zuzmót találtunk (mintaterületenkénti átlag 5.2 ± 2.2 (szórásérték), szélső értékei 2–11 faj). A specialista epifiton mohák és az erdőspecialista zuzmók fajszáma nem mutatott szignifikáns korrelációt ($r=0.08, p=0.627, df=34$). Faegyed szinten az átlagfajszám mohákra nézve 2.9 ± 2.1 (szórásérték), zuzmókra 2.2 ± 1.5 (szórásérték) volt.

4.1.1 **A kéreglakó mohaközösségek fajösszetételét és fajszámát befolyásoló környezeti változók, különös tekintettel az egyes fajokat meghatározó faktorokra**

A környezeti változók nagy csoportjait tekintve a mohafajösszetételt erdőállomány szinten a faállomány fajösszetétele és szerkezete határozta meg, a mikroklimatikus és táji-tájtörténeti változók kevésbé voltak meghatározóak (4.1. ábra).

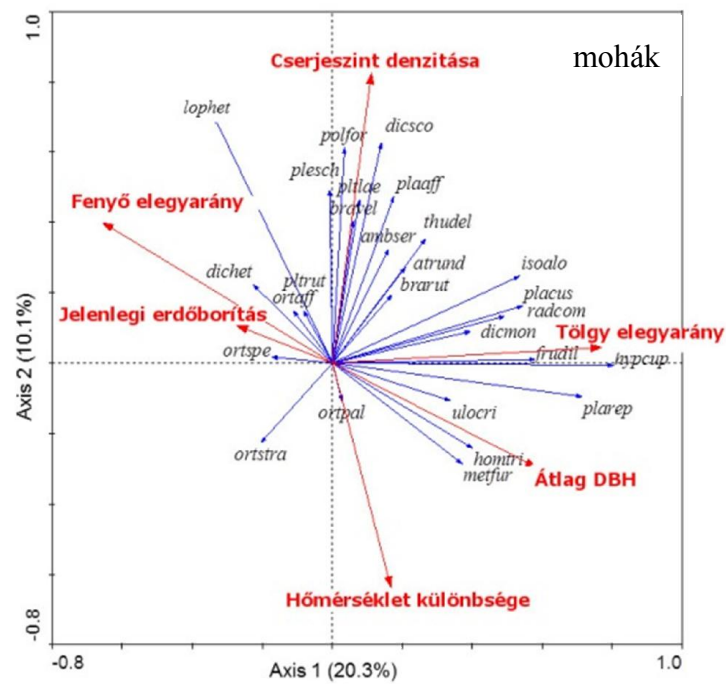
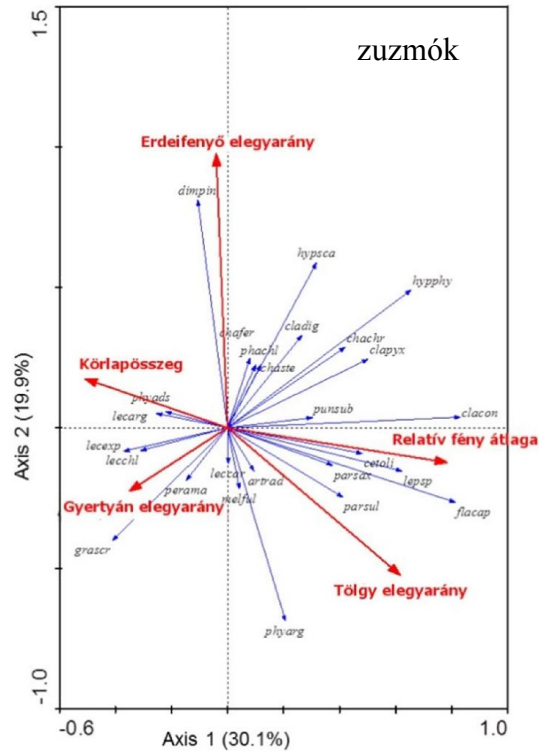


4.1. ábra: A moha- (a) és zuzmóközösségekre (b) készített variancia-felosztás eredménye. Az alkalmazott környezeti változócsoporthok: fafaj-kompozíció, állomány-szerkezet, mikroklíma faktorok, táji és tájtörténeti változók.

A mohafajösszetételt elemző ordinációba az előzetes szelekció után hat környezeti változó került be, közülük a tölgy elegyarány bizonyult a legfontosabb változónak (4.1. táblázat). Az RDA első két kanonikus tengelye a fajok összvarianciájának 30,3%-át magyarázza. Mind az első, mind a többi kanonikus tengely szignifikáns volt az elemzés során ($F= 7.12, P < 0.002$, $F= 3.65, P < 0.002$). Az RDA első tengelye (variancia-lefedés: 20,3%) legfőképp egy fafaj-kompozíciós gradiensként értelmezhető (erdeifenyő-tölgy), de a faméret és az erdőborítás is befolyással van rá (4.2. ábra). A második RDA tengely (variancia-lefedés: 10,1%) leginkább a cserjeszint és az erdőállomány mikroklímájának gradienseként fogható fel. Az ordinációs ploton a leggyakoribb epifiton mohafajok (*Hypnum cupressiforme*, *Platygyrium repens*, *Isothecium alopecuroides*, *Radula complanata*, *Frullania dilatata*) a tölgy elegyaránnyal mutatnak pozitív összefüggést. Néhány specialista epifiton fajt (*Metzgeria furcata*, *Ulota crispa*, *Homalia trichomanoides*) a tölgy elegyarány mellett a faméret is meghatároz. A gyökérlábakon és a fák törzsének alsó zónájában előforduló, fakultatív epifiton mohafajok (*Polytrichastrum formosum*, *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Plagiothecium laetum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Plagiomnium affine*) a cserjeszinthez és a hidegebb mikroklímához kötődtek. Ezek a fajok talajon és holtfán is előfordulnak. Az erdeifenyő által dominált állományokat általában kerülték az epifiton mohák, csak az általában holtfán jelenlévő *Lophocolea heterophylla* és a csupasz talajfelszín kolonizáló *Dicranella heteromalla* fordult elő ezekben az állományokban.

4.1. táblázat: A moha – és zuzmóközösség erdőállomány szintű fajösszetételét vizsgáló redundancia-analízisben (RDA) szignifikánsnak talált háttérváltozók és az általuk magyarázott variancia-hányadok. A háttérváltozókat F-próbával teszteltük. ¹: a mintaterület körüli 300m sugarú körben értendő

Változók	Variancia (%)	F-érték	P
Mohák			
Tölgy elegyarány	14	5.5	0.002
Napi átlaghőmérséklet	8	3.2	0.002
DBH átlag	8	3.4	0.002
Erdeifenyő elegyarány	5	2.5	0.002
Erdők aránya ¹	5	2.4	0.014
Cserjeszint denzitása	4	1.9	0.042
Zuzmók			
Relatív fény átlaga	22	9.5	0.002
Erdeifenyő elegyarány	20	11.2	0.002
Tölgy elegyarány	7	4.7	0.002
Gyertyán elegyarány	4	2.8	0.004
Körlapösszeg	4	2.3	0.008

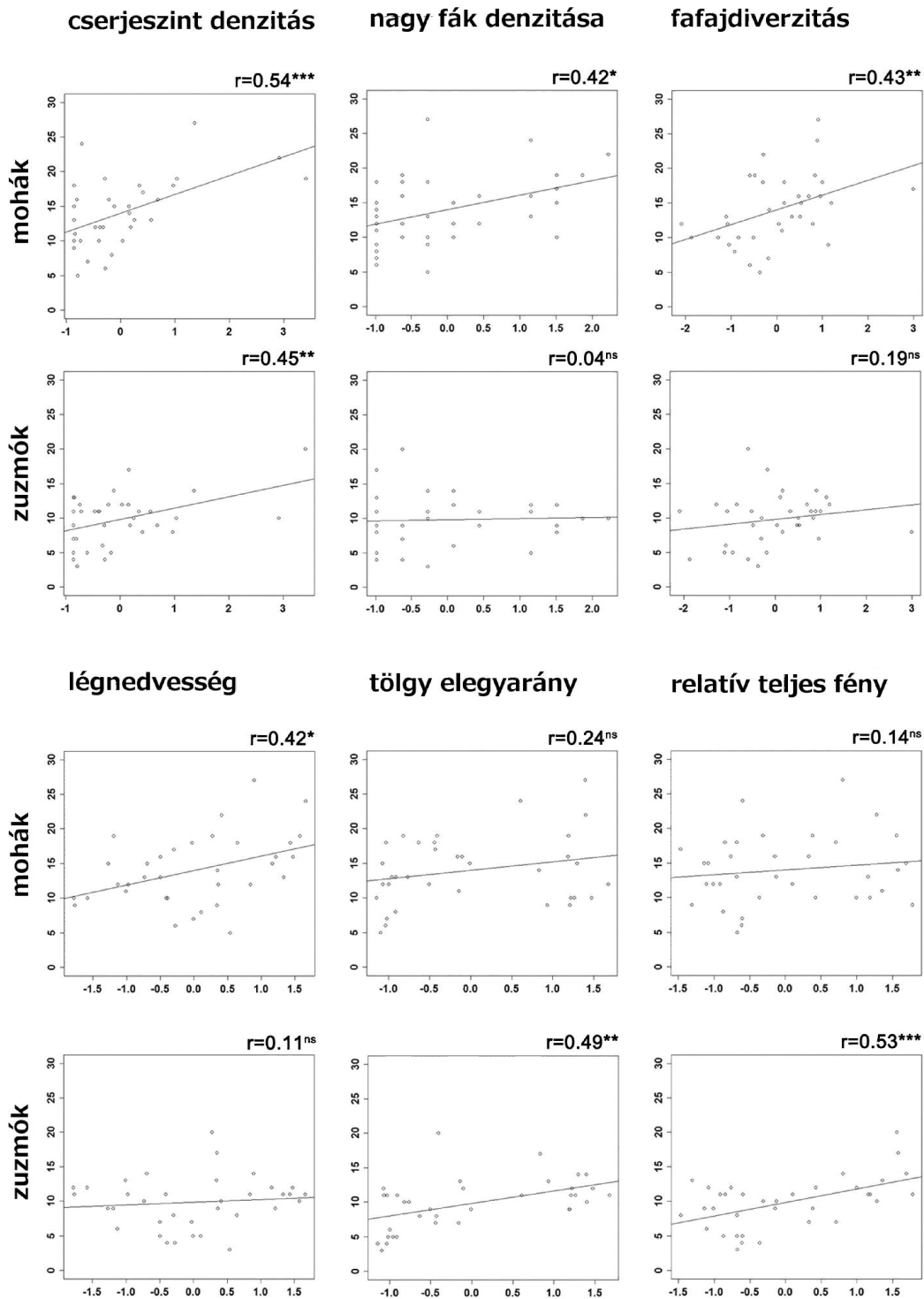


4.2. ábra: Az erdőállomány szintű redundancia analízis eredménye a moha- és zuzmóközösségekre. A kék nyilak a fajokra vonatkoznak, a fajneveket hatbetűs kódjaikkal tüntettük fel az ábrán (az első három betű a nemzetségnév első három betűje, a második három betű a fajnév első három betűje, l. 11.1. táblázat). A piros nyilak a környezeti változókat jelzik. A tengelyek által lefedett variancia-hányad a tengelyfeliratokban látható. DBH: mellmagassági átmérő.

A mohák mintaterület szintű fajszámára készített regressziós modellbe kizárólag faállomány-szerkezeti változók kerültek be: a cserjeszint denzitása és a fafajdiverzitás voltak a legmeghatározóbb pozitív változók, míg a nagy fák jelenléte és a térképezett fák denzitása sokkal kisebb mértékben volt fontos (4.2. táblázat). Előbbi pozitív, utóbbi negatív előjellel szerepelt a végső modellben. A modell az összvariancia 54%-át magyarázta. A 4.3. ábra szerint a fenti változók szignifikáns korrelációt mutattak a mohafajszámmal, a korrelációs koefficiens értéke minden esetben meghaladta a 0,4-et. A légnedvesség ugyancsak szignifikáns és erős korrelációt mutatott a mohafajszámmal ($r=0,42$). Mivel ez a változó gyenge interkorrelációt mutatott a cserjeszint denzitásával ($r=0,36$; $p=0,034$), teszteltünk egy alternatív modellt, amibe a cserjeszint helyett a légnedvességet építettük be. A végső modellbe végül a cserjeszint denzitása került be, mert így a modell magasabb prediktivitást és jobb diagnosztikát mutatott. A specialista epifiton mohák fajszámára épített modell lefedése 41% volt. A legmeghatározóbb pozitív faktor a fák átlagos mellmagassági átmérője volt, míg a fenyő elegyarány negatív befolyással bírt. A DBH pozitív hatása jobban érvényesült a erdeifenyő dominálta állományokban, mint más fafajösszetétel mellett (átlagos DBH - erdeifenyő elegyarány pozitív interakciója, 4.2. táblázat).

4.2. táblázat Az erdőállomány szintű fajszámokra épített regressziós modellekben szignifikánsnak bizonyult háttérváltozók. R^2 : a modell korrigált determinációs koefficiense; paraméter: az adott háttérváltozó paramétere a regressziós egyenletben; variancia %: a modellben az adott háttérváltozó által magyarázott variancia %-ban kifejezve; a háttérváltozók és a modell szignifikanciájának megállapítására F-próbát használtunk. Az F érték esetében zárójelben feltüntettük a rá vonatkozó szabadsági fokokat. Szignifikancia-szintek jelölése: * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$; DBH: mellmagassági átmérő

Háttérváltozók	Paraméter	Variancia %	F-érték
Mohák			
$R^2=0.54$,			
$F(df=4;30)=10.81^{***}$			
Cserjeszint denzitása	2.2432	23.43	17.16 ^{***}
Fafajdiverzitás	1.7725	18.35	13.44 ^{***}
Térképezett fák denzitása	-1.7202	10.52	7.71 ^{**}
Nagy fák denzitása	1.0029	6.74	4.94 [*]
Zuzmók			
$R^2=0.68$,			
$F(df=6;28)=13.06^{***}$			
Tölgy elegyarány	1.2341	20.05	21.32 ^{***}
Cserjeszint denzitása	1.0348	19.98	21.25 ^{***}
Napi hőingás	1.1628	13.1	17.66 ^{***}
Tölgy elegyarány: cserjeszint denzitása	-1.3548	10.99	11.69 ^{**}
Relatív fény szórása	0.8006	6.95	7.39 [*]
Relatív fény átlaga	1.0029	4.76	5.06 [*]
Specialista epifiton mohák			
$R^2=0.41$,			
$F(df=3;31)=9.02^{***}$			
A térképezett fák DBH átlaga	1.3174	26.05	26.05 ^{***}
Erdeifenyő elegyarány	-0.0791	8.46	8.46 [*]
A térképezett fák DBH átlaga:erdeifenyő elegyarány	1.0984	12.10	12.10 [*]
Erdőspecialista zuzmók			
$R^2=0.45$,			
$F(df=3;31)=10.12^{***}$			
Relatív fény szórása	1.0786	22.67	13.91 ^{***}
Fafajdiverzitás	1.0307	18.57	11.39 ^{**}
Relatív fény átlaga	0.9593	8.23	5.05 [*]

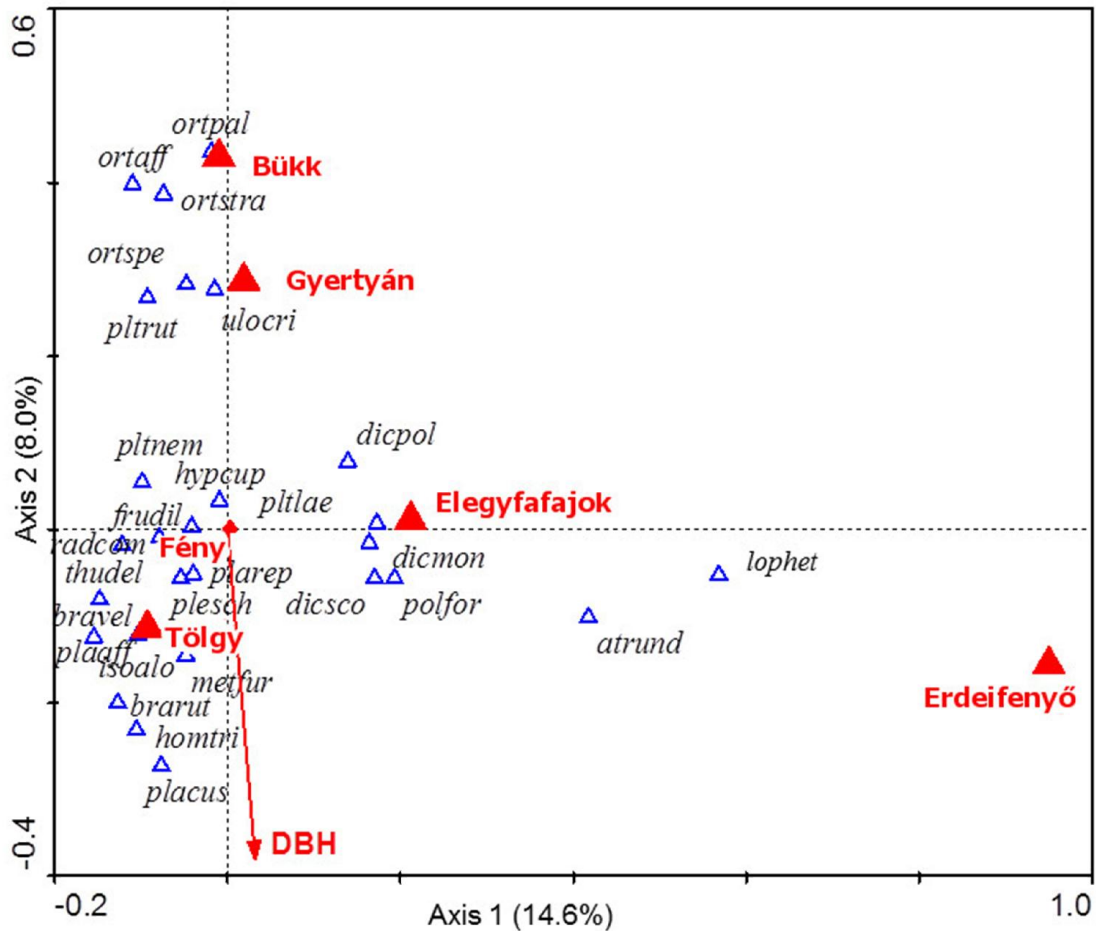


4.3. ábra: A modellszelekciós eljárásban a moha- vagy zuzmófajszámra szignifikánsnak bizonyult, fontosabb háttérváltozók (oszlopokban) korrelációs szórásdiagramjai a két élőlénycsoport fajszámára vonatkozóan. A függőleges tengelyek a fajszámokat, a vízszintes tengelyek a háttérváltozók standardizált értékeit mutatják. r : a korrelációs koefficiens értéke 35 minta alapján; szignifikancia-szintek jelölése: ns= nem szignifikáns; $*$ = $p < 0.05$; $**$ = $p < 0.01$; $***$ = $p < 0.001$.

A mohaközösség faegyed szintű összetételét vizsgáló kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) a fajok összvarianciájának 8,2%-át fedi le, ebből 6,2%-ot az első tengely magyaráz. Mind az első ($F= 18.97$, $P< 0.002$), mind a többi kanonikus tengely ($F= 6.69$, $P< 0.002$) szignifikáns volt az elemzés során. Mind a három faegyed szintű háttérváltozó szignifikánsnak bizonyult; a legnagyobb befolyással a fafaj bírt, a DBH és a fény a variancia kisebb hányadát magyarázta (4.3. táblázat). A vízszintes tengely a tölgy-fenyő gradienst reprezentálja, hasonlóan az erdőállomány szintű ordinációhoz (4.4. ábra). A fenyőkön nagyon kevés faj jelenik meg, ezek általában talajlakó mohafajok voltak. Kifejezetten a fenyőkhöz egyedül a *Lophocolea heterophylla* kötődött. A szövedéket és bevonatot képző pleurokarp mohafajok a tölgyeket preferálták. Néhány közülük specialista epifiton (pl. *Homalia trichomanoides*, *Isothecium alopecuroides*), ám legtöbbször fakultatív (pl. *Brachythecium* és *Plagiothecium* fajok) volt. A CCA függőleges tengelyén helyezkedtek el a bükkhöz és a gyertyánhoz kötődő fajok. Néhány, kis párnákat képező mohafaj (pl. *Orthotrichum* spp., *Ulota crispa*) jellemzi ezeket a simakérgű fafajokat. Ezek a mohafajok kevésbé érzékenyek a fák méretére, mint a korábban említett, tölgyeket preferáló pleurokarp fajok. A faegyedenkénti fény mennyisége is szignifikánsnak bizonyult az elemzésekben, az ábrán a fakultatív epifiton fajok állnak közel hozzá (pl. *Hypnum cupressiforme*, *Plagiothecium* fajok, *Thuidium delicatulum*, *Platygyrium repens*) valamint a specialisták közül a kiszáradást jól tűrő, főként a tölgyek napsugárzásnak kitett oldalán megjelenő *Frullania dilatata*.

4.3. táblázat: A kanonikus korrespondencia elemzésben (CCA) szignifikánsnak talált faegyed szintű háttérváltozók és az általuk lefedett variancia értéke, a rájuk vonatkozó F érték és szignifikancia szint.

Változók	Variancia (%)	F-érték	P
Mohák			
Fafaj	7.2	16.7	0.002
DBH	0.6	2.8	0.026
Relatív fény	0.4	2.0	0.006
Zuzmók			
Fafaj	12.6	18.2	0.002
Relatív fény	0.5	1.9	0.034
DBH	0.5	1.7	0.012



4.4. ábra: A mohafajokra készített faegyed szintű kanonikus korrespondencia analízis eredménye. A kék háromszögek a mohafajokat jelölik, a fajneveket hatbetűs kódjaikkal tüntettük fel az ábrán (az első három betű a nemzetségnév első három betűje, a második három betű a fajnév első három betűje, l. 11.1. táblázat). A piros háromszögek és nyilak a nominális illetve a numerikus háttérváltozókat jelölik. A tengelyek által lefedett variancia-hányad a tengelyfeliratokban látható. DBH: mellmagassági átmérő.

Az indikátorfaj analízis megerősíti a CCA eredményeit (4.4. táblázat). Sok faj kötődött a tölgyhöz, legtöbbjük szövedék-alkotó, pleurokarp lombos faj, de akadt köztük néhány májmohafaj is (pl. *Metzgeria furcata*, *Radula complanata*). A párnaként növényező *Orthotrichum* fajok és a *Plagiothecium denticulatum* var. *undulatum* a bükkhöz kötődött, míg a *Lophocolea heterophylla* az egyetlen faj, amelyik az fenyőhöz köthető.

4.4. táblázat A mohafajok fajokra vonatkozó indikátorfaj elemzésének eredménye. A táblázatban csak azok a mohafajok szerepelnek, amelyek az elemzés során szignifikáns ($p < 0,01$) hozzárendelődést mutattak valamelyik fafajhoz. A mohafajokhoz rendelt értékek a különböző fajokon való előfordulások gyakoriságát mutatják.

Faj	Bükk	Gyertyán	Tölgyek	Fenyő	Összesen	Indfa	Indért	P
Faegyedek száma	225	56	324	344	949			
<i>Orthotrichum pallens</i>	24	4	1	0	29	Bükk	0.0917	0.001
<i>Orthotrichum stramineum</i>	41	0	6	0	47	Bükk	0.1751	0.001
<i>Plagiothecium denticulatum</i> var.	1	3	6	1	11	Gyertyán	0.0405	0.006
<i>undulatum</i>								
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	20	5	85	5	115	Tölgyek	0.1791	0.001
<i>Dicranum montanum</i>	68	6	121	136	331	Tölgyek	0.1973	0.001
<i>Homalia trichomanoides</i>	0	1	20	0	21	Tölgyek	0.0542	0.005
<i>Hypnum cupressiforme</i>	203	56	324	108	691	Tölgyek	0.428	0.001
<i>Isothecium alopecuroides</i>	6	6	46	0	58	Tölgyek	0.0775	0.004
<i>Metzgeria furcata</i>	22	6	65	0	93	Tölgyek	0.1395	0.001
<i>Plagiomnium affine</i>	0	1	20	1	22	Tölgyek	0.0571	0.004
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	0	0	13	0	13	Tölgyek	0.0401	0.009
<i>Platygyrium repens</i>	8	3	162	2	175	Tölgyek	0.4533	0.001
<i>Radula complanata</i>	77	21	160	0	258	Tölgyek	0.2248	0.001
<i>Lophocolea heterophylla</i>	22	8	40	186	256	Fenyők	0.4059	0.001

Összesen az adott mohafaj összes előfordulásának száma

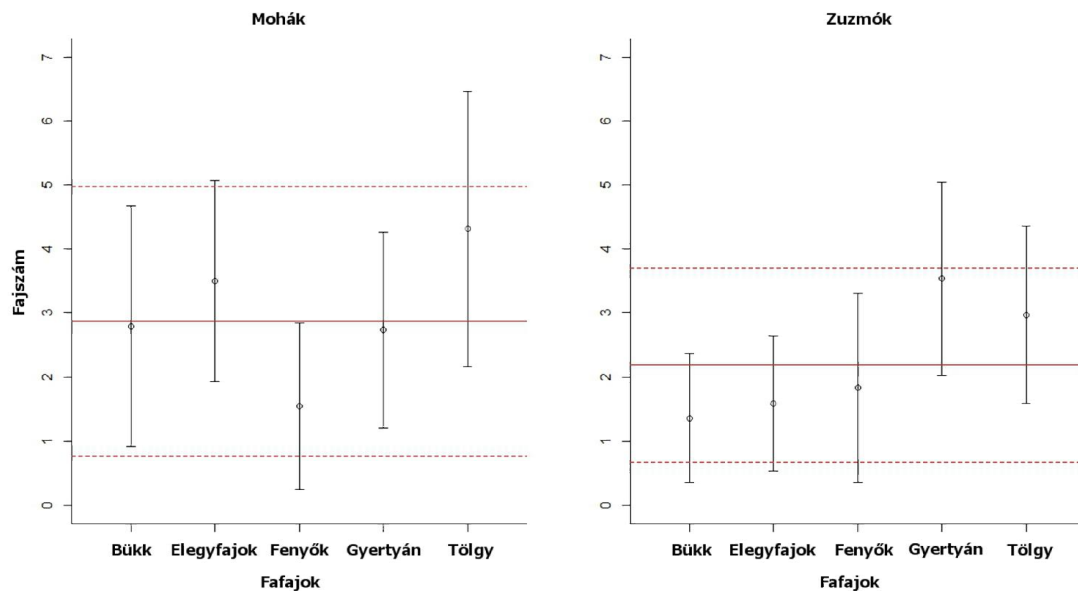
Indfa a legmagasabb indikátor értéket képviselő fafaj

Indért az adott mohafaj adott fafajra vonatkozó indikátor értéke

P az indikátor érték szignifikanciája

Az elemzések szerint a mohák faegyedenkénti átlagos fajsza 2,9±2,1 (SD) volt. A legfajgazdagabbnak a tölgyek bizonyultak (átlagosan 4-5 faj faegyedenként), a legfajszegényebbnek a fenyők (átlagosan 1-2 faj faegyedenként). Mohák szempontjából a bükk és a gyertyán hasonlóan viselkedett, a mohafajsza rajtuk közepes (átlagosan 3 faj faegyedenként, 4.5. ábra). A faegyed szintű regressziós modellek tanúsága szerint a

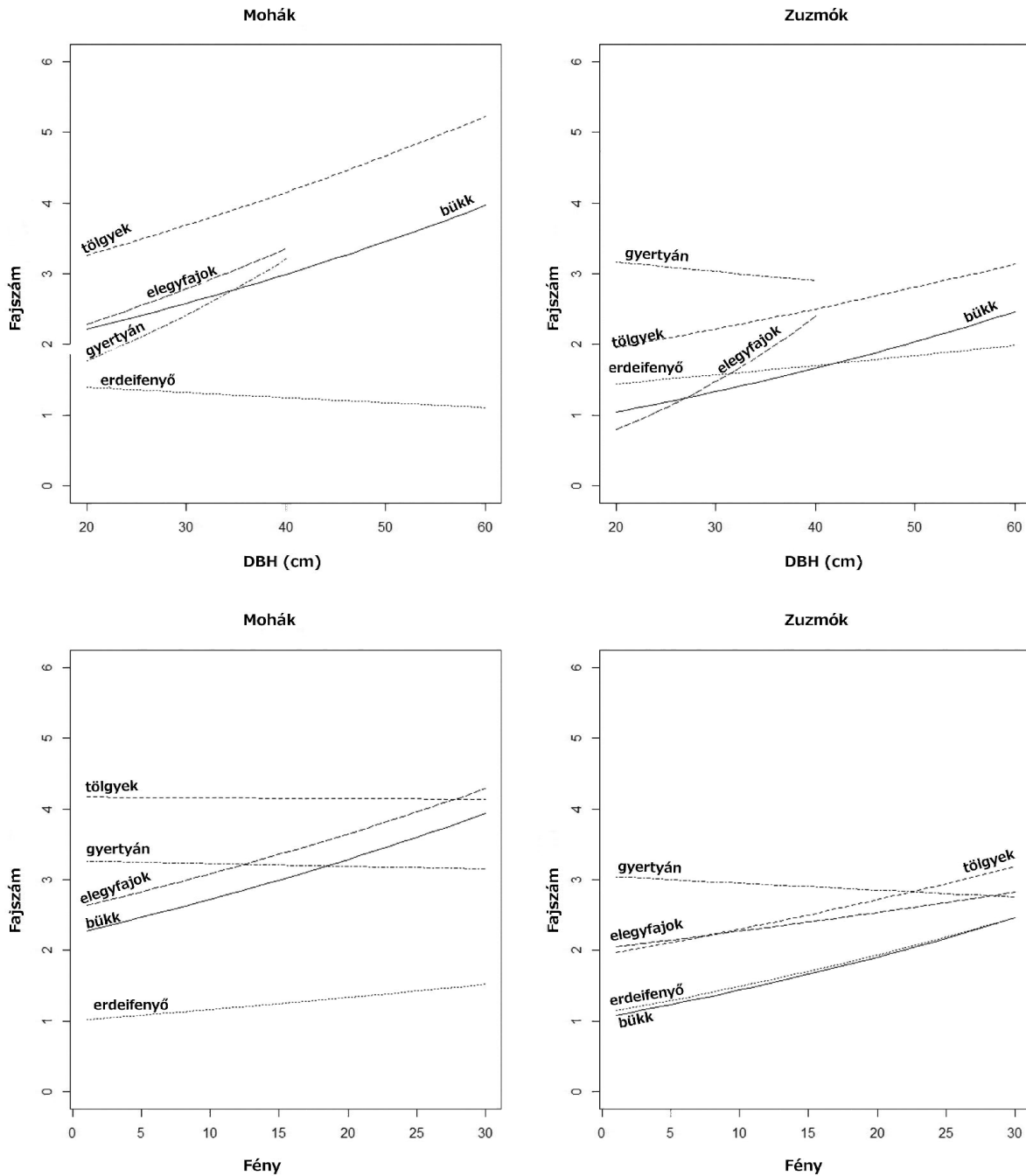
mohafajsza­mot a fafaj határozta meg leginkább, illetve a modellben random faktorként alkalmazott, adott faegyedet tartalmazó mintaterület is nagy befolyással bírt, míg a fény és a DBH sokkal kevésbé bizonyult meghatározónak (4.5. táblázat). A modell tölgyekre predikálja a legnagyobb fajsza­mot (3 és 5 között), a fenyőkre azonban a legkisebbet (1 körül, 4.6. ábra). A mérhető­ség figyelemre méltó a lombos fafajok esetén, különösen a gyertyánál, míg a fenyőknél ez nem jelentkezik. A fény interakciója fontos a bükk és az elegyfajok esetében, míg a többi fafajnál nem tapasztalható.



4.3. ábra: A moha- és zuzmófajsza­m megoszlása a különböző gazdafafajok között. A körök az átlagot, a pálcikák a szórását mutatják. A folytonos piros vonal az összes faegyedre nézve mutatja az átlagfajsza­mot, a szaggatott piros vonal a fajsza­m szórását.

4.5. táblázat: A faegyed szintű moha- és zuzmófajszámra épített kevert regressziós modellek eredményei. Fix változók: fafaj, DBH, faegyed szintű relatív fény mennyisége, DBH (mellmagassági átmérő). Random faktor: az adott faegyedet tartalmazó mintaterület. A szelekció során a fix változók tesztelését a legnagyobb valószínűség (*maximum likelihood*) módszerrel, a random változó tesztelését a korlátozott legnagyobb valószínűség (*restricted maximum likelihood*) módszerrel végeztük, Chi²-próbát alkalmazva (Faraway 2006). Az összehasonlíthatóság kedvéért a fix változók log-valószínűségi részesedését százalékban adtuk meg. A szignifikancia-szintek jelölése: *= p < 0.05; **= p < 0.01; ***= p < 0.001.

	Log-valószínűségi részesedés	
	Mohák	Zuzmók
Fix változók	364.32*** (100%)	264.94*** (100%)
Fafaj	295.94*** (81.2%)	169.18*** (63.9%)
DBH	22.86*** (6.3%)	47.37*** (17.9%)
Relatív fény mennyisége	5.19* (1.4%)	60.96*** (23.0%)
Fafaj: DBH	14.84** (4.1%)	12.39* (4.7%)
Fafaj: relatív fény mennyisége	12.60* (3.5%)	9.15 ^{ns} (3.5%)
Random változó (mintaterület)	347.46***	246.06***



4.4. ábra: A regressziós modell által predikált faegyed szintű moha- és zuzmófajszám a különböző fafajú gazdafákon a mellmagassági átmérő illetve a fény függvényében. A DBH hatásának tesztelésekor a fényt, a fény hatásának tesztelésekor a DBH-t rögzítettük a medián értékén.

4.1.2 A kéreglakó zuzmók fajösszetételét és fajszerkezetét közösség szinten befolyásoló környezeti változók

A környezeti változók nagy csoportjait tekintve a zuzmófajösszetételt erdőállomány szinten a faállomány fajösszetétele és a mikroklíma határozta meg. A faállomány szerkezete és táji-tájtörténeti változók kisebb befolyással bírtak (4.1. ábra)

A zuzmóközösségekre készített RDA-ba az előzetes szelekció után öt környezeti változó került be. Ezek közül a legmeghatározóbbnak a fény bizonyult, további három pedig a fafajkompozícióhoz köthető (4.2. ábra). Táji és tájtörténeti változók itt egyáltalán nem kerültek be a modellbe. Az első két tengely a fajok varianciájának 50,9%-át magyarázza. Mind az első, mind a többi kanonikus tengely szignifikáns volt az elemzés során ($F=12.71$, $P<0.002$, $F=8.00$, $P<0.002$).

A zuzmók összfajszerkezetére épített regressziós modell variancia lefedése 68% volt (4.2. táblázat). Ebből 50%-ot a tölgy elegyarány és a cserjeszint denzitása határoz meg. A 2 változó közti interakció arra enged következtetni, hogy a cserjeszint pozitív hatása kevésbé érvényesült a tölgyek által dominált állományokban, mint más fafajösszetétel mellett. A nagy napi hőingás és a besugárzás mennyisége és heterogenitása szintén növelte a zuzmók fajszerkezetét. Az erdőspecialista zuzmók fajszerkezetét pozitívan befolyásolta a besugárzás mennyisége és heterogenitása és a fafajdiverzitás (a modell prediktivitása 45%, 4.2. táblázat).

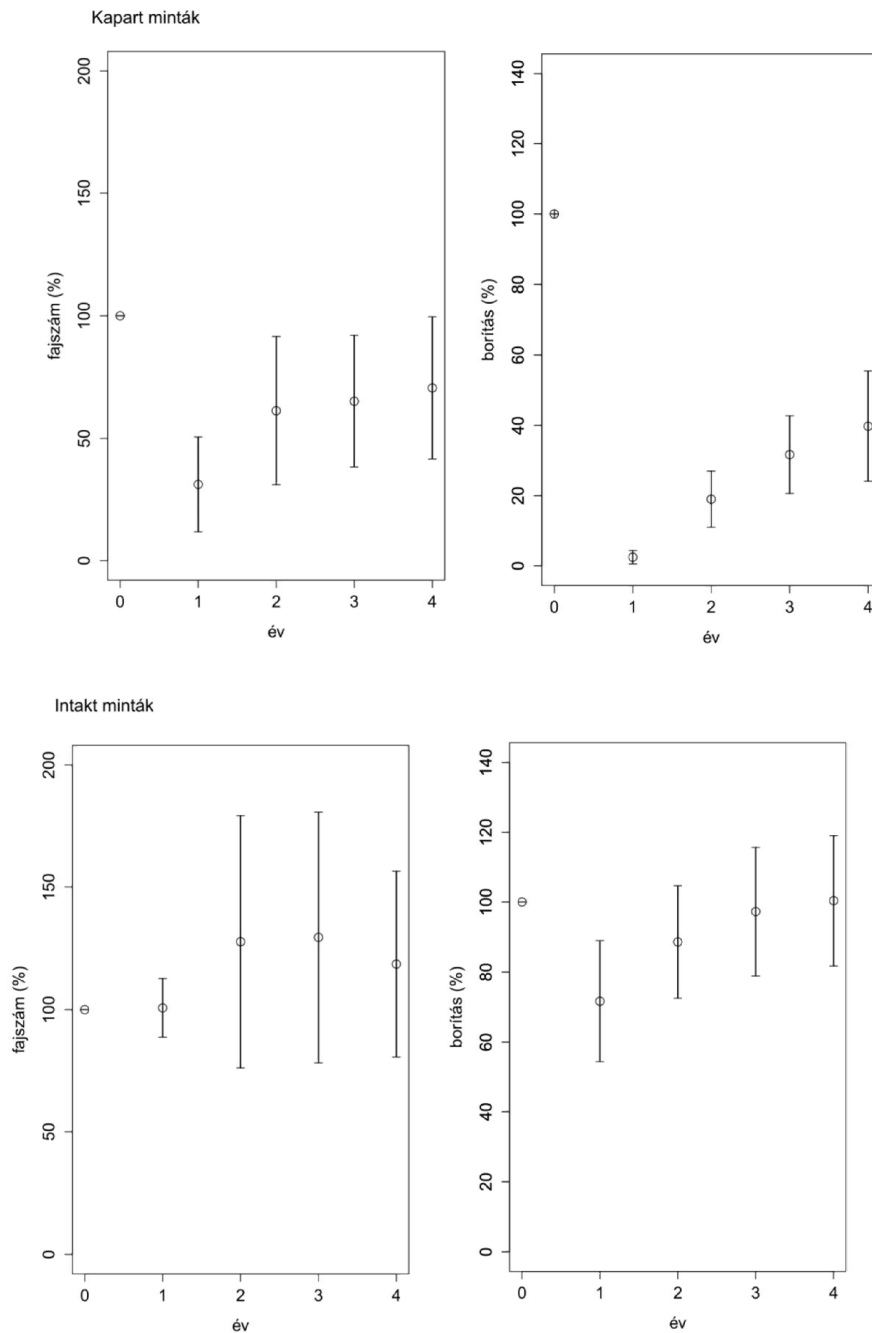
A zuzmóközösség elemzésére készített CCA a fajok varianciájának 13,6%-át magyarázta, ebből az első tengely 10,8%-ot fedett le. A mohaközösséghez hasonlóan a zuzmóközösséget is a gazdafa fafaj határozta meg messzemenően, a DBH és a fény a variancia sokkal kisebb hányadát magyarázta; bár a fény itt fontosabb faktornak bizonyult, mint a mohák esetén (4.3. táblázat).

Elemzéseink szerint a zuzmók faegyedenkénti fajszerkezetéje $2,2\pm 1,5$ volt. A faegyedenkénti zuzmófajszerkezet gyenge korrelációt mutatott a mohafajszerkezetével ($r^2=0,34$, $p<0,001$). Zuzmók esetén a tölgyek mellett a gyertyán is fajgazdagabbnak bizonyult a többi fafajnál (átlagosan 3-4 faj vs. átlagosan 1-2 faj, 4.5. ábra). A faegyed szintű regressziós modellekben itt is a fafajnak és a mintaterületnek (mint random faktornak) volt a legnagyobb hatása, de ebben az esetben - a mohákkal ellentétben – a fény és a DBH is figyelemre méltó befolyással bírt (4.5. táblázat). A modell gyertyánra predikálta a legnagyobb zuzmófajszerkezetet (3 körül), míg bükkre és fenyőkre a legkisebbet (1-2). A mérethatás és a fény interakciója a gyertyánnál nem érvényesült, míg a többi fafaj esetében igen (4.6. ábra).

4.2 A kéreglakó mohagyeppek vegetáció-dinamikai folyamatainak kísérletes elemzése

Négy év alatt összesen 18 mohataxonnal dolgoztunk. Ezek közül 17-et faji szinten meghatároztunk, egyet pedig nemzetség szinten szerepeltettünk az elemzésekben (*Orthotrichum* spp.). Ennek oka, hogy az *Orthotrichum* nemzetség fajainál fontos határozóbélyeg a sporofitonon található légcserenyílések morfológiája, ám a terepi gyűjtéskor sok egyednek csak a gametofitonját találtuk meg. A kevés begyűjtött sporofitonnal rendelkező egyed alapján az *O. stramineum* és *O. affine* fajokat azonosítottuk.

Eredményeink szerint a fajszám és a fajkészlet hamar regenerálódott, a borítás azonban csak lassan állt helyre. A kapart minták relatív fajszáma (4.7. ábra) a bolygatás utáni első két évben meredeken nőtt, 30-30% a növekedés, majd lelassult, de a negyedik évre az össz fajszám így is elérte az eredeti állapot 71%-át. Ezzel szemben a borítás regenerációja sokkal lassabban indult, az első év végére csak mintegy 4%, és a negyedik évre is csak 55%-ot ért el. Az intakt gyepekben is lényeges változások figyelhetők meg mind fajszám, mind borítás tekintetében (4.7. ábra). Előbbi az első évben nem változott, majd egy növekedés és 30%-on belüli ingadozás volt megfigyelhető a következő években. A borítás ellenben az első évben 71%-ra csökkent, majd négy év múlva újra elérte a 100%-ot.



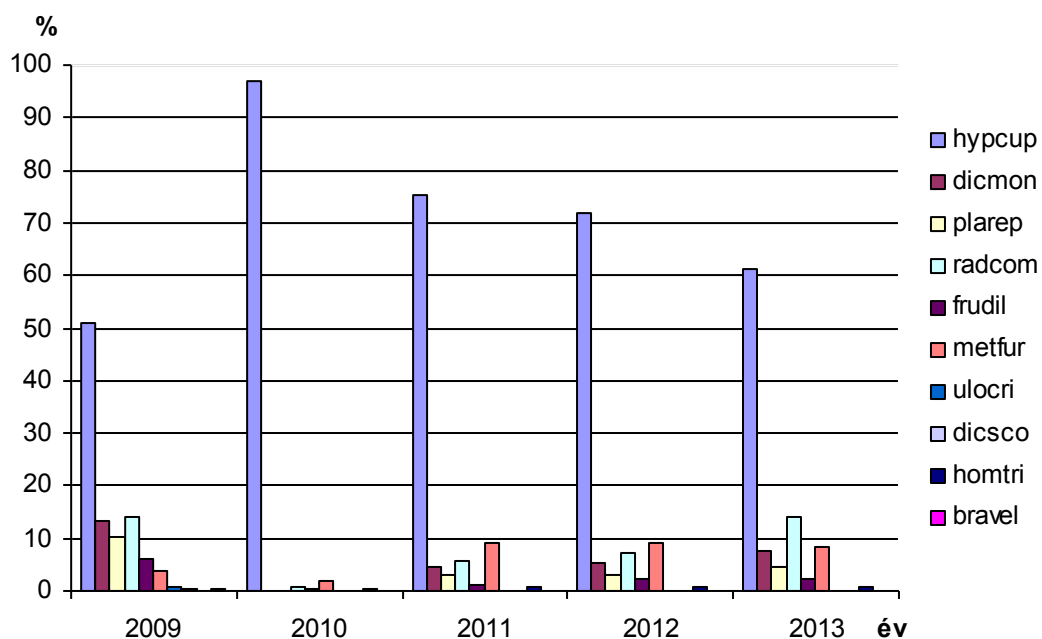
4.7. ábra: A minták évenkénti átlagos fajszáma és borítása százalékban kifejezve. 100%: a 2009-es alapállapot fajszáma és borítása; a hibásáv a szórást mutatja. évek: 0=2009, 1=2010, 2=2011, 3=2012, 4=2013.

A fajösszetételt tekintve (4.8. ábra) a kiindulási állapotot a *Hypnum cupressiforme* közel 50%-os előfordulási aránya jellemezte, míg az előfordulások másik felén osztozott a további 17 mohataxon. Az ábrákon az átláthatóság kedvéért csak a tíz leggyakrabban előforduló fajt tüntettük fel.

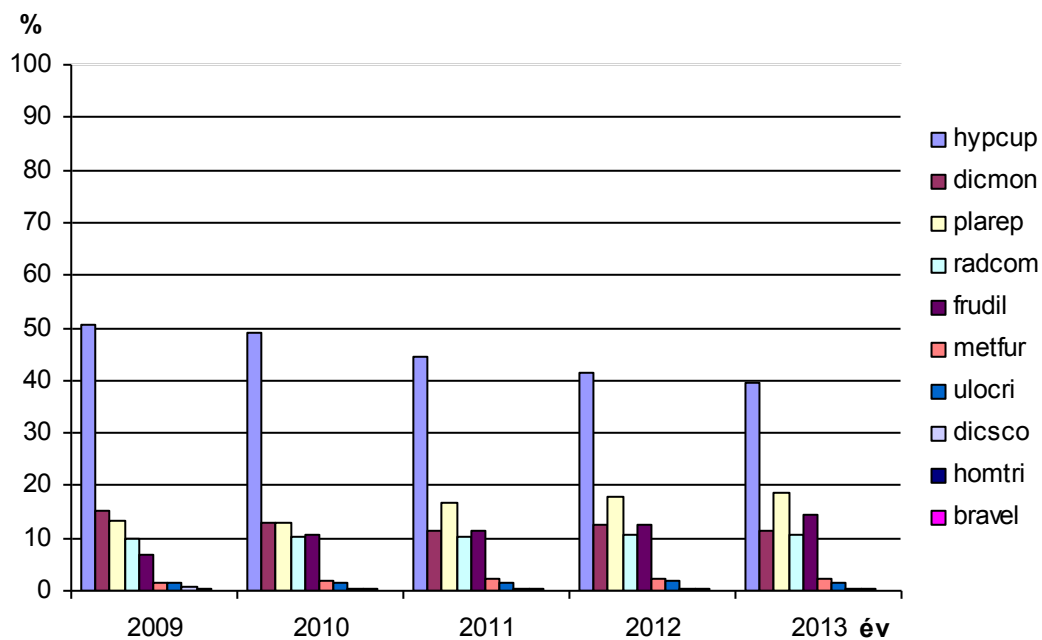
A kapart minták bolygatás utáni, 2010-es állapotát a *Hypnum cupressiforme* nagyarányú térhódítása (97%) jellemezte, majd látható, hogy ez az évek során fokozatosan haladt az eredeti állapot felé (2013-ban már csak 61% volt). A *H. cupressiforme* mellett először a májmohák jelentek meg (*Frullania dilatata*, *Radula complanata*, *Metzgeria furcata*), új fajként a *Homalia trichomanoides* néhány rekordja, majd az eredeti gyepben is nagy előfordulási arányban jelen lévő lombos fajok (*Platygyrium repens*, *Dicranum montanum*). Az általuk alkotott mátrixba tudtak betelepülni a szubordinált fajok, amelyek között a fajkészletre nézve újak is voltak (*Brachythecium rutabulum*, *B. salebrosum*). A májmohák közül a bolygatás a *Metzgeria furcata*-nak kifejezetten kedvezett, a második évtől az alapállapothoz is nagyobb részarányban képviselteti magát.

Az intakt gyep fajösszetétele kiegyenlítettebben változott, noha kezdetben a fajelőfordulások közel felében itt is *Hypnum cupressiforme*-t találunk, ami viszont a négy év során erőteljes csökkenést mutatott (2009-ben 51%, ami négy év múlva 40%-ra csökkent). Ezzel szemben a *Platygyrium repens* részaránya növekedett a négy év alatt, a kezdeti 13%-ról 19%-ra. A májmohák közül a *Frullania dilatata* előfordulása 4 év alatt mintegy kétszeresére nőtt, 7%-ról 15%-ra, míg a *Radula complanata* és a *Metzgeria furcata* alig változott (előbbi 10%, utóbbi 2% körül mozgott). Az intakt gyepben több ritka faj is feltűnt, majd eltűnt az évek során (pl. *Orthotrichum* spp., *Hypnum pallescens*, *Ambystegium serpens*, *Dicranum viride*, *Pylaisia polyantha*, *Lophocolea heterophylla*). A 4.9. ábrán az egyes minták alapállapottól vett Bray-Curtis index szerinti távolsága látható a fajok százalékban kifejezett relatív frekvenciái alapján. A kapart minták esetén látható, hogy a 2010-es állapot fajösszetétele tért el leginkább, majd fokozatosan tért vissza az eredeti állapot fajösszetételéhez. A kontroll intakt minták esetén nem tapasztalható egységes trend, de elmozdulás itt is látható.

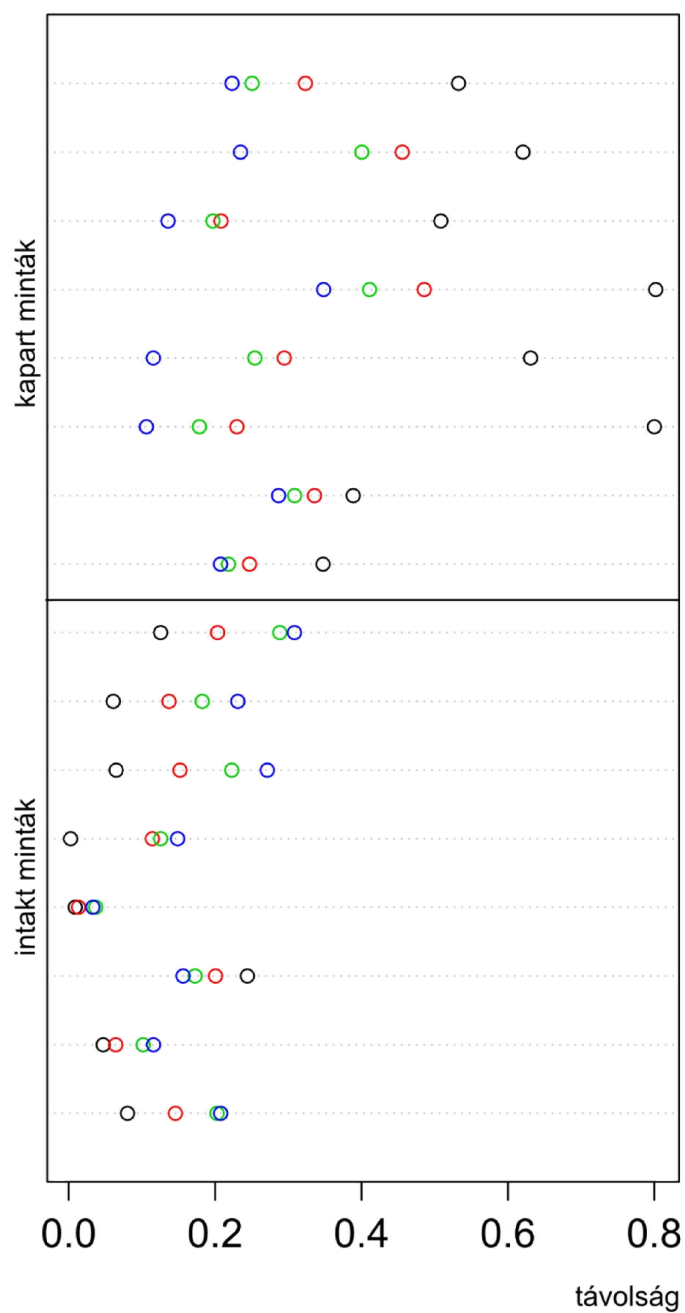
Kapart minták



Intakt minták

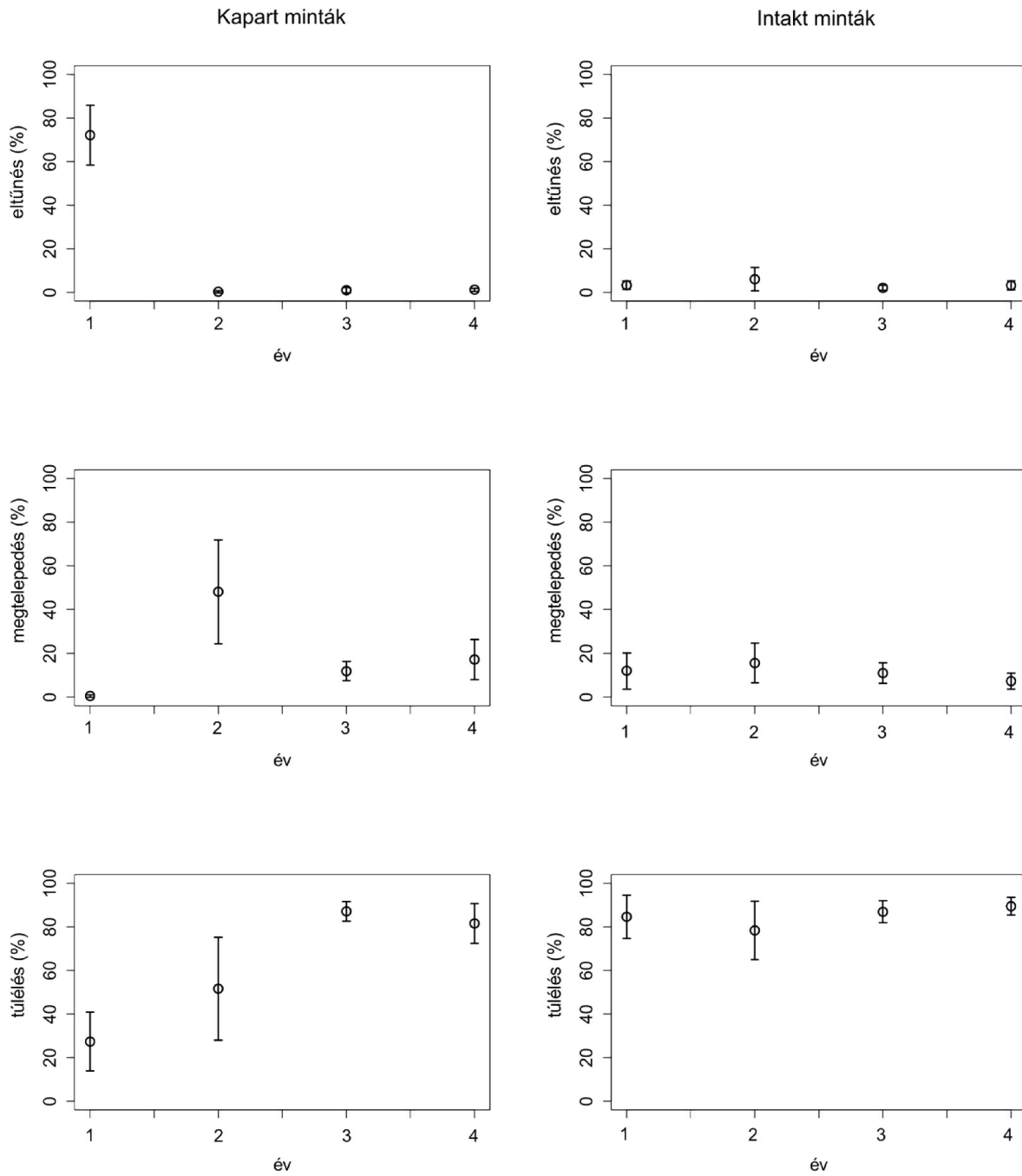


4.5. ábra: A minták fajösszetételének változása a tíz leggyakoribb mohafaj alapján. Az értékek a fajok relatív gyakoriságát mutatják százalékban; 100%: az adott évi előfordulások összege az összes intakt/kapart mintában.



4.9. ábra: Az egyes minták (vízszintes sorok) 2009-es alapállapottól vett távolsága a fajok százalékban kifejezett frekvenciái alapján (origó: 2009, fekete: 2010, piros: 2011, zöld: 2012, kék: 2013)

A gyepdinamika elemi eseményeit tekintve az egymás utáni években (4.10. ábra) a kapart mintákban a bolygatás utáni évben még az eltűnés dominált (72%), majd a következő években ez közel nullára csökken. Ezzel szemben az új megtelepedések száma az első évben elenyésző (0,5%), a második évben kiugróan magas (48%), majd a következő években drasztikusan csökken (12%, illetve 17%-ra). A túlélő rekordok száma a bolygatott gyepben meredeken ívelt felfelé, a kezdeti 27%-ról a második évben 52%-ra, majd 87%-ra nő, ezután némileg visszaesett (82%). Ez, az utóbbi két évben megfigyelhető ingadozás hasonló az intakt gyep túlélési rátájához, ami az egész megfigyelési idő alatt 78% és 89% között volt. Bár az intakt gyep esetében kiegyenlített trendeket várnánk, érdemes megemlíteni, hogy a második évben itt is némileg kiugró adatok láthatók minden elemi esemény tekintetében. A túlélések száma ekkor a legalacsonyabb (78%), az eltűnéseké és az új megtelepedéseké viszont a legmagasabb (6% illetve 16%).



4.6. ábra: A fajcserélődés elemi eseményeinek átlaga az évenkénti összes elemi esemény (=100%) arányában. A hibasáv a szórást mutatja; évek: 1=2010, 2=2011, 3=2012, 4=2013.

5 Az eredmények megvitatása

5.1 *Az őrségi erdők kéreglakó moha- és zuzmóközösségét befolyásoló környezeti tényezők különböző térléptékű vizsgálata*

Eredményeink alapján azt láttuk, hogy a fafaj-kompozíció és a gazdafa fafaja elsődleges fontosságú mind a mohák, mind a zuzmók szinte valamennyi vizsgált biológiai változójára nézve (5.1.kép). Mohák esetén a faállomány szerkezete is hasonló befolyással bír, míg a zuzmók esetén a mikroklíma szerepel a második helyen, de jóval kisebb a befolyása, mint a fafajnak. A táji léptékű és tájtörténeti változók egyik vizsgált csoportnál sem bizonyultak számottevőnek. A továbbiakban a környezeti változók fő csoportjait vesszük sorra, azon belül pedig részletezzük hatásaikat a moha-és zuzmóközösségre nézve.

5.1.1 Fafaj-kompozíció, a gazdafa fafaja

Eredményeink szerint a mohák összféjszámának növekedése szorosan összefüggött a fafajdiverzitással. A mohaközösség erdőállomány szintű összetételét a leginkább a tölgy elegyarány határozta meg, és faegyed szinten is a legtöbb mohafaj a tölgyekhez kötődött. A bükköt néhány, specifikusan bükkökhöz kötődő faj kolonizálta szívesen. Az erdeifenyőt általában minden mohafaj kerülte, a specialista epifiton mohák féjszáma kifejezetten negatív érzékenységet mutatott az erdeifenyő jelenlétére.

A miénkhez hasonlóan sok kutatás bizonyítja, hogy az epifiton közösségek diverzitása szorosan összefügg az adott erdőrésszel fafajdiverzitásával (Berg *et al.* 2002; McGee & Kimmerer 2002; Nascimbene *et al.* 2009b; Schmitt & Slack 1990). Elemzéseinkben faegyed szinten is a gazdafa fafaja bizonyult a legmeghatározóbb faktornak mind a mohák, mind a zuzmók szempontjából. A kutatók előtt régóta ismeretes az epifitonok fafaj-preferenciája (Berg *et al.* 2002; Slack 1976; Szövényi *et al.* 2004), miszerint a kéreg, mint szubsztrát textúrája, tápanyag- és vízellátottsága, kémhatása meghatározza, hogy adott fafajt mely epifiton fajok kolonizálnak szívesen. Ez általában egy-egy régióra igaz, kontinentális léptékben már felülírhatják olyan tényezők, mint pl. a domborzat vagy az eltérő klimatikus viszonyok (Bates *et al.* 2004; Peck 1997).

A mohaközösséget tekintve azt találtuk, hogy a kutatási területen kiemelkedő szerepe van a tölgy elegyarányának. Ez összhangban van korábbi elemzéseinkkel, amelyekben a tölgyek arányát a mohaborítás szempontjából is kulcsfontosságúnak találtuk mindkét vizsgált térléptékben (Király & Ódor 2010). A tölgyek változatosan és mélyen barázdált kérge sok megfelelően nedves és szélvédett mikrohabitatot kínál a legkülönbözőbb epifiton mohafajok megtelepedésére. Főként a szövedéket és bevonatot képező, pleurokarp lombosmohák és néhány májmohafaj kolonizálja. Specialista fajok is megtalálhatók közöttük, de túlnyomórészt nagy borítást elérő, fakultatív fajokat találunk közöttük. A kiszáradást rosszul tűrik, a legtöbb faj vízigénye az epifitonok között magasnak számít (Orbán 1984), ám jó kompetíciós képességgel rendelkeznek ((Rydin 2009), bővebben l. alább). A barázdáknak köszönhetően a lecsorgó nedvesség nagy része a kéregben marad, így az ásványi anyagok és a szaporítóképletek sem mosódnak le (Barkman 1958; Ranius *et al.* 2008). A törzs alsóbb régióiban talajszemcsék is megtapadnak a kéregbarázdákban, optimális feltételeket nyújtva a ritkább fakultatív fajok (pl. *Plagiomnium* fajok) megtelepedéséhez (Billings & Drew 1938). A bükk kérge ugyancsak mezotróf a tápanyag-ellátottság szempontjából, ám textúrájában jóval simább, mint a tölgyé (Barkman 1958). A vizsgált területen nagyon kevés mohafaj kötődött hozzá, jellegzetesen a kis párnákat alkotó *Orthotrichum* és *Ulota* fajok kolonizálják. Ezek, a zömében kolonista stratégiát folytató fajok vízigénye extrém alacsony az epifitonok között (Orbán 1984), illetve kis párna-formájuk révén más abiotikus stresszel szemben is ellenállóak pl. a szél és a lecsorgó víz eróziójával szemben (5.2 kép). Ám cserébe rossz kompetítorok, a tölgyön uralkodó, dús szövedéket és vastag bevonatot képező, pleurokarp fajok gyepeibe csak ritkán tudnak betelepülni. Ez utóbbi is a növekedési formájukkal függ össze: a párna-alkotó, akrokarp mohafajok ún. falanx típusú növekedési stratégiát folytatnak (kis felületen nőnek, apró hajtásaik nagyon tömören helyezkednek el); míg a pleurokarpok növekedési stratégiája ún. gerilla-típusú (hosszú hajtásokkal nagy felületet kolonizálnak, a különböző fajok egymással összefonódó szövedéket illetve bevonatot képeznek), amivel a fajon belüli kompetíciót csökkentik, ám nagyobb verseny áll elő a fajok között, amiben a falanx-fajok alulmaradnak (Rydin 2009). Eredményeink szerint a mohafajok által legkevésbé kedvelt fafaj az erdeifenyő. Egyedül a *Lophocolea heterophylla* májmohafaj mutatott erős asszociáltságot vele, amely, a régió epifiton mohafajai között egyedülállóan, erősen savanyú körülményekhez alkalmazkodott (Orbán 1984). Az erdeifenyő kérge száraz, savas kémhatású, tápanyag-szegény, textúrájában széles pikkelyeket alkot, amely nem

tudja megtartani a lecsorgó vizet és a törzs felsőbb régióiban gyakran le is válik (Barkman 1958), így nem alkalmas a kéreglakó mohafajok megtelepedésére és összefüggő mohagyep kialakulására. Főként a specialista epifiton mohák fajszáma van erős negatív befolyással, míg a fakultatívokat kevésbé érinti a jelenléte (Király & Ódor 2010). A specialista epifiton mohafajok tér-időbeli dinamikáját jól leírja a metapopulációs elmélet, hiszen számukra egy erdőállomány megtelepedésre alkalmas foltok (megfelelő korú, méretű és fafajú faegyedek) és alkalmatlan mátrix (az előbbi feltételeket nem kielégítő faegyedek és a talajfelszín) összességéből áll (Rydin 2009). A boreális régióban specialista epifiton mohafajokon végzett metapopulációs vizsgálatok bizonyítják, hogy az erdeifenyő dominálta állományokban kulcsfontosságú a lombos elegyfák (nyarak, juharok, kőrisek) jelenléte a mohafajok populációinak fenntartásában (Kuusinen & Penttinen 1999; Snäll *et al.* 2004). A fakultatív epifiton fajok ezzel szemben képesek kolonizálni a faegyedek közötti mátrixot (a talajfelszín) is, így populációik fenn tudnak maradni anélkül is, hogy a megfelelő kérgű, fafajú faegyedek rendelkezésükre állnának. A régió talajlakó mohaközösségét vizsgálva eredményeink rámutattak, hogy a talajlakók számára kifejezetten kedvez a túlevelű elegyfák illetve állományok jelenléte, mivel a lombos fák dominálta állományokban az avartakaró befedi a számukra megtelepedésre alkalmas helyeket (Márialigeti *et al.* 2009).

A mohákkal ellentétben, a zuzmók közül a tölgyön jobbra csak a nagy telepeket alkotó, leveles és bokros fajok tudnak megtelepedni. Ezek eléggé el tudnak emelkedni az aljzattól ahhoz, hogy túlnőjék a pleurokarp mohák vastag szövedékét, és a számukra létfontosságú fényhez való hozzájutást biztosítsák. A kéregzuzmófajok növekedési formájukból adódóan a mohákkal és leveles zuzmókkal való kompetícióban alulmaradnak (John & Dale 1995; Ranius *et al.* 2008), így ezek a simakérgű fák, a bükkön és a gyertyánon tudnak megtelepedni. Eredményeink szerint a régióban a zuzmóközösség diverzitása szempontjából kiemelkedően fontos a gyertyán, mint szubsztrát jelenléte. A tölgy elegyarány több elemzésben is pozitív hatásának bizonyult, a fényviszonyok fontossága mellett. A tölgy lazán záródó, sok fényt áttersztő lombkoronaszintet alkot. Ez arra enged következtetni, hogy elsősorban nem szubsztrátként fontos az epifiton zuzmók szempontjából, hanem az erdőállomány szerkezetében játszott szerepe miatt jelentős. Az erdeifenyőt a zuzmófajok is inkább elkerülték, bár néhány kifejezetten acidofrekvens faj kötődött hozzá, de ezek is inkább a törzs alsóbb régióiban jelentek meg, ahol a kéregpikkelyek stabilabbak.



5.1. kép: A faállomány változatos fafajösszetétele kulcsfaktor az epifitonok diverzitása szempontjából (Ódor Péter felvétele).



5.2. kép: Az *Orthotrichum* fajok kis párnáik révén ellenállók az abiotikus stresszel szemben (Ódor Péter felvétele).

5.1.2 Faállomány-szerkezet, a fák mérete

Eredményeink szerint a faállomány szerkezeti változói főként a mohaközösség szempontjából bírnak nagy befolyással. Mindkét vizsgált térléptékben markánsan megjelentek ezek a változók: erdőállomány szinten a DBH átlaga, a nagy fák jelenléte és a cserjeszint denzitása mind pozitív hatással volt a mohaközösség vizsgált változóira nézve. Faegyed szinten a legtöbb faj a nagy tölgyekhez kötődött, illetve a fafajok és a DBH interakcióját vizsgálva azt tapasztaltuk, hogy a lombos fákon megjelenő mohaközösség fajszáma meredeken nő a DBH emelkedésével. Korábbi elemzéseinkből kiderült, hogy az utóbbi megállapítás a mohaborításra is igaz (Király & Ódor 2010). Több tanulmány is egyetért abban, hogy az idős, nagy fáknak kulcsszerepe van az epifiton mohaközösségek diverzításában (Aude & Poulsen 2000; Fritz & Heilmann-Clausen 2010; McGee & Kimmerer 2002; Rose 1992). A ritka, veszélyeztetett és az indikátor fajok sok esetben csak az idős, nagy fákon jelennek meg, a fiatal egyedeket az adott területen nagy borítást elérő, opportunistá fajok (mátrixalkotó fajok) kolonizálják. A fajok megtelepedésekor pusztán a rendelkezésre álló kéregfelszín nagysága is limitáló tényező, ugyanakkor az idősebb fákon a mátrixalkotó fajok nagy borítást érhetnek el, így kialakul egy jó vízgazdálkodású, tömör gyepp, amibe a terjedéslimitált, ritka fajok is meg tudnak telepedni (Fritz *et al.* 2008; Rydin 2009). A diverzitás növekedésének másik oka, hogy a fa korának előrehaladtával a kéreg egyre több helyen felszakadozik, sérül, így mély barázdák, korhadások, odvak jönnek létre a fatörzsben, sokkal több mikrohabitatot kínálva az igényesebb fajok számára, mint az ép kéregfelszín (Barkman 1958; Fritz & Heilmann-Clausen 2010). A korhadó faanyag kémhatása lúgosabb, mint az ép részeké, ez fokozott a tápanyagellátást (Gauslaa 1995) illetve a megtelepedett spórák számára kedvezőbb csírázási feltételeket (Wiklund & Rydin 2004) biztosít. A tápanyag-felhalmozódás és vízmegtartás mellett a korhadások, barázdák előnye, hogy védenek a kiszáradástól és a légszennyezés hatásaitól (pl. savas esők (Gauslaa 1995)), valamint csökkentik a kompetíciót (Ranius *et al.* 2008; Rydin 2009) (5.3. kép).

Az erdőállomány szintű RDA szerint a faállomány átlagos DBH-ja a specialista fajokra (*Ulotia crispera*, *Homalia trichomanoides*, *Metzgeria furcata*) volt a legnagyobb hatással. A specialista epifiton mohák populáció-dinamikáját leíró metapopulációs elmélet szerint a lokális populációk inicializálásában kulcsfontosságú a mátrixban foltonként jelenlévő, megfelelő szubsztrát elérhetősége (Kuusinen & Penttinen 1999;

Roberge *et al.* 2011; Snäll *et al.* 2004). Mivel a specialista epifitonok többnyire az idős fákhöz kötődnek (Fritz *et al.* 2008), azokban az állományokban tudnak stabil metapopulációkat fenntartani, ahol sűrűn előfordulnak a nagy DBH-val rendelkező faegyedek. Különösen fontos ez azokban az állományokban, ahol az erdeifenyő jelenléte dominál, hiszen ezt a fafajt a mohafajok kifejezetten kerülik. Faegyed szinten vizsgálódva azt láttuk, hogy a nagy tölgyekhez nem csak a specialista epifitonok kötődtek, hanem sok fakultatív faj is. Ezek között sok olyan fajt találunk, amelyek elsősorban a talajon fordulnak elő számottevő borítással (*Pleurozium schreberi*, *Thuidium delicatulum*, *Plagiomnium* fajok) és epifitonként inkább az idős, nagy fák gyökérlábait vagy törzsének földfelszínhez közeli régióját kolonizálják. Érdekes jelenség, hogy faegyed szintű vizsgálatainkban a DBH hatása a fafajhoz képest relatív alacsony volt, az irodalmi adatok alapján nem ezt vártuk volna. Ennek lehetséges magyarázata, hogy a térségben a középhegységi viszonyokhoz képest kevesebb az igazán idős, nagy fa, mivel kevésbé találunk gazdálkodás alól kivont véderdőket.

A cserjeszint (5.4. kép) denzitásának pozitív hatása a mohafajsámra és a mohafajösszetételre leginkább a cserjeszint árnyékoló hatásának tudható be, amely humid mikroklímát eredményez, hiszen a légnedvesség szintén szignifikánsan pozitívan korrelált a mohafajszámmal. A specialisták fajsámára a cserjeszint nem volt hatással, ám a fakultatívok fajsámát növelte (Király & Ódor 2010), valamint a talajlakó mohaközösség tömegessége és diverzitása is szoros pozitív összefüggést mutatott a cserjeszinttel (Márialigeti *et al.* 2009). Ennek lehetséges magyarázata, hogy a vizsgálatban résztvevő specialista epifitonok jobban túrik a kiszáradást, mint a fakultatív fajok (Orbán 1984), mivel egy sokkalta szélsőségesebb vízgazdálkodású szubsztráthoz alkalmazkodtak: a fa törzsén hamar lecsorog az esővíz és a törzs jobban ki van téve a szél és a napsugárzás szárító hatásának, mint az aljnövényzet borította talaj, ahol jobban megáll a víz, kicsi a légmozgás, illetve a napsugárzás szárító hatása is kevésbé érvényesül. A sűrű cserjeszint megakadályozza az állományon belüli intenzív légmozgást, így csökkenti a kiszáradás veszélyét (Thomas *et al.* 2001). Más tanulmányok is megerősítik, hogy a humiditás limitáló faktor a mohák számra (Frisvoll & Presto 1997; Rambo 2010; Ranius *et al.* 2008; Turner *et al.* 2006). Egy erdőszegélyeken és hagyásfákon végzett vizsgálatból kiderül, hogy az erdei mikroklíma megszűntével csökken az epifiton mohák növekedési rátája, valamint néhány ritka faj szaporodása is hátrányt szenved, ami könnyen a lokális populációk kihalásához, ezáltal a metapopulációs struktúra összeomlásához vezethet (Löbel *et al.* 2012). Az előbbi

okfejtést megerősíteni látszik, hogy eredményeink szerint a térképezett fák denzitása negatív befolyással bírt a mohák összefajszámára. Azokban az állományokban, ahol a lombkoronaszintet alkotó fák nagyon sűrűn helyezkednek el, a fák gyakran egykorúak, nincsenek köztük idős egyedek, valamint a lombkorona erőteljes záródása miatt fejletlen a cserjeszint.

A mohákkal összehasonlítva a zuzmóközösséget a fafaj-kompozícióhoz képest sokkal kevésbé befolyásolta a faállomány szerkezete, kevés elemzésben jelentek meg szignifikánsan ezek a változók. A cserjeszint denzitásának pozitív befolyása a zuzmók összefajszámánál is megjelent, a tölgyek által dominált állományokra ez még fokozottabban igaznak bizonyult. Bár a zuzmófajszám nem mutatott szignifikáns összefüggést a humiditással, eredményeink arra engednek következtetni, hogy azokban az állományokban, ahol a fény nem limitáló tényező (l. tölgyes állományok laza lombkorona-szerkezete), a cserjeszint kiszáradást mérséklő hatása felülmúlja az árnyékoló hatását (Aude & Poulsen 2000). A DBH faegyed szintű hatása is messze elmaradt a fafajétól, bár az interakciójuk vizsgálatokor a DBH-val nőtt a fafajok zuzmófajszáma, kivéve a gyertyánt és az erdeifenyőt. Több vizsgálatból kiderül, hogy az idős fák a zuzmófajkészlet szempontjából is kulcsfontosságúak (Lie *et al.* 2009; Nascimbene *et al.* 2009a; Ranius *et al.* 2008; Rose 1992), ám ahogy már a mohaközösségnél említettük, a mi vizsgálatunkból hiányoztak az igazán nagy fák, ez lehet az oka az elemzésekben a DBH csekély befolyásának. A DBH-érzékenység elmaradásának másik oka lehet, hogy maguk a DBH-érzékeny zuzmófajok az évszázadok óta jelenlevő erdőhasználatok miatt eltűntek a régióból, illetve nagyon megritkultak (Hauck *et al.* 2013).



5.3. kép: Az idős, nagy fák kéregszerkezetének változása sokféle mikrohabitat kialakulásának kedvez, így változatos összetételű epifiton közösség kialakulását teszi lehetővé (Ódor Péter felvétele).



5. 4. kép: A gazdag cserjeszint megfelelően humid mikroklímát biztosít az epifiton mohák számára (Ódor Péter felvétele).

5.1.3 Mikroklímát meghatározó faktorok: fény, légnedvesség, hőmérséklet

A mohaközösség szempontjából a mikroklimatikus tényezők fontossága messze alulmaradt a fafajokhoz és az állományszerkezethez képest mind a két vizsgált térléptékben. Erdőállomány szinten a humiditás és a napi átlaghőmérséklet jelent meg az elemzésekben. Ezekben az elemzésekben a cserjeszint is mindig markáns faktorként volt jelen, így az eredmények megvitatásánál úgy gondoljuk, ezek a változók szoros összefüggést mutatnak. (megvitatását l. 5.1.2 alfejezet). Faegyed szinten csak a fény hatását elemeztük, ez mind a fajösszetételre, mind a fajszámra készített elemzésekben szignifikánsnak, bár csekély hatásúnak bizonyult. A fény a fakultatív epifiton mohák számára volt meghatározó (pl. *Hypnum cupressiforme*, *Plagiothecium* fajok, *Platygyrium repens*, *Pleurozium schreberi*), amit az Őrs-Erdő Projektben belül, kifejezetten az egyes fajok fényre adott válaszát elemző vizsgálataink (Tinya *et al.* 2009a) és a talajlakó mohaközösségen végzett elemzéseink részben megerősítettek (Márialigeti *et al.* 2009). Erdőállomány szinten, kifejezetten a fakultatívok fajszámát vizsgálva nem találtuk szignifikáns hatásúnak sem a fény mennyiségét, sem a fényviszonyok heterogenitását (Király & Ódor 2010). A specialista epifitonok közül a fény a *Frullania dilatata* májmohával mutatott összefüggést, amely terepi tapasztalataink szerint általában a tölgyek napsugárzásnak kitett, déli oldalán jelenik meg, indikátorként száraz élőhelyet jelez (Orbán 1984).

A zuzmóközösséget vizsgálva a mikroklíma faktorok közül a fény szinte valamennyi elemzés eredményében szerepelt, állomány szinten a fajösszetételre a besugárzás mennyisége volt hatással, a fajszámot mind a besugárzás mennyisége, mind a fényviszonyok heterogenitása befolyásolta, az erdőspecialistáknál a fény a fafajhoz hasonló súllyal bírt. Faegyed szinten a fény hasonló súllyal szerepelt, mint a DBH, és interakcióban csak az amúgy is fajgazdag gyertyán esetén nem befolyásolta a fafajonkénti fajszám növekedését. A zuzmók esetén sokkal kifejezettebb a fényviszonyok iránti érzékenység, mint a moháknál (Humphrey *et al.* 2002), ezért a legelőerdők és erdősült szántók szálanként álló, nagyon idős fái konzervációbiológiai szempontból zuzmókra nézve még nagyobb értéket képviselnek, mint mohák esetén (Löhmus & Löhmus 2011; Moe & Botnen 1997; Rose 1992).

5.1.4 Táji változók, tájtörténet

A táji, tájtörténeti változók egyik vizsgált élőlénycsoportnál sem bizonyultak markáns hatásúnak. Egyedül a mohafajösszetétel elemzésében volt szignifikáns az erdősült területek aránya a mintaterületet körülvevő tájban. A metapopulációs dinamikát folytató fajoknál nagy jelentősége van az élőhely táji szintű folytonosságának is, mind jelenkori (Kuusinen & Penttinen 1999; Snäll *et al.* 2003), mind történeti értelemben (Snäll *et al.* 2004), mert a megtelepedésre alkalmas foltok csak a diszperziós képességeinek határain belül elérhetők az adott faj számára. A legyőzendő időbeli és térbeli távolságon kívül jelentősége van a mikroklímatis tényezőknek is, hiszen egy erdei mikroklímához alkalmazkodott faj propagulumai életképesebbek maradnak, ha a két folt közötti utat is erdőre jellemző hőmérsékleti és humiditási viszonyok között teszik meg. Ezért a populációk térbeli aggregáltságát nem csak a foltok, hanem a mikroklímatis tényezők aggregáltsága is okozhatja (Rydin 2009). Elemzéseinkben a táji, tájtörténeti változók marginális hatása valószínűleg annak köszönhető, hogy az élőhely folytonosságára érzékeny fajok mára már nem találhatók meg erdeinkben. A régió erdőborítása a múltban még fragmentáltabb volt, mint napjainkban (ma az egész Őrségre nézve az erdőborítás 56%, míg a 19. század végén ez az arány 38% volt), jelenleg sok a másodlagos erdő (Gyöngyössy 2008). A modern, iparosodott Európában (és Magyarországon is) a faanyag nagyarányú kitermelése már több évszázada tart, így az erdők folytonosságára érzékeny epifiton fajok mára kontinens-szerte megfogyatkoztak, ahogy azt angliai és németországi példák is mutatják (Ellis *et al.* 2011; Hauck *et al.* 2013).

5.2 *A kéreglakó mohagyepék vegetáció-dinamikai folyamatainak kísérletes elemzése*

Vizsgáltunkban egy finomléptékű másodlagos szukcesszióknak lehekkünk tanúi. A propagulumok jelen voltak a bolygató (lekaparás) után, hiszen a kezelés során arra törekedünk, hogy a mohagyepet minél jobban eltávolítsuk, ám a kéreg csak kevésbé sérüljön, vagyis maradhattak hajtásfragmentumok a kéreg repedéseiben. Eredményeinket csupán négy év adatai alapján kaptuk, ami – szukcessziós időléptékben – csak előzetes következtetések levonására alkalmas. A továbbiakban a regenerációs folyamat részleteit a kutatás kérdésfeltevéseinek tükrében vesszük sorra.

5.2.1 Mennyi idő alatt regenerálódik a bolygatott gyepek fajszámja illetve borítás tekintetében?

A négy éves adatsorból az már látszik, hogy a fajszám a fajkészlethez hasonlóan viszonylag hamar regenerálódik, a borítás azonban csak lassan áll helyre. A mohapropagulumok ott maradtak helyben, és a lekaparást követően rögtön elkezdtek kihajtani, de idő kell nekik, míg megnőnek. A növekedés pozitív denzitás-függése (Rydin 2009) miatt a borítás helyreállításában is valószínűleg gyorsuló trend várható.

Gyakorlati szempontból legfontosabb kérdésünk megválaszolásához, ti. hogy a bolygatott gyepek mikorra nyeri vissza természetes állapotát mind fajszám, mind borítás tekintetében, a négy év monitoring adatai nem szolgáltatnak elegendő információt. A 4.9. ábrán látható, hogy a fajok 60%-a gyorsan megjelenik, utána jóval lassabb ütemben nő a fajszám, tehát már érzékelhető a telítődés. A borítás regenerációja azonban még csak 50%-ot ért el, a függvény lineárisan nő, itt telítődést még nem tapasztalunk. Irodalmi adatok alapján a gyepek teljes helyreállása akár több évtizedet is igénybe vehet (Nadkarni 2000; Peck & Frelich 2008; Peck & Muir 2001).

5.2.2 Milyen hatással van a bolygatás a gyepek fajösszetételére?

A fajösszetételt tekintve a bolygatott gyepek évről-évre közelebb kerülnek eredeti állapotához. Nagyrészt a meglévő fajok abundancia viszonyai rendeződtek át, az alapállapothoz képest új fajok betelepülését csak elvéve regisztráltuk. Megfigyelésünk összecseng Cobb et al. (2001) és Peck & Frelich (2008) kísérletes eredményeivel.

Azok a fajok, amelyek szaporodási stratégiájára jellemző az ivartalan propagulumok képzése, a lekaparás után megmaradt hajtásfragmentumok útján gyors kolonizációra képesek (During 1979; Löbel & Rydin 2010). A lombosmohák közül a *Hypnum cupressiforme* a bolygatás utáni évben a rekordok majdnem 100%-át teszi ki. A nagyon gyors regeneráció oka, hogy a *Hypnum cupressiforme* eredetileg is nagy relatív gyakorisággal volt jelen a gyepekben, a lekaparás után így nagyon sok hajtásfragmentuma maradt a kéregpedésekben, illetve ez a mohafaj jól tűri a kiszáradást (11.2. táblázat), így sikeres tud lenni olyan mikrohabitatokban is, ahol még nem alakult ki összefüggő mohagyep. A májmohák közül hamar megjelenik a *Frullania dilatata* és a *Metzgeria furcata*. Ezek a fajok kolonista életmenet-stratégiát folytatnak (11.2. táblázat), ami tipikusan a másodlagos szukcesszió során először megjelenő fajokat jellemzi (During 1979). A *Frullania dilatata* jól tűri a kiszáradás okozta stresszt

(11.2. táblázat) , legtöbbször a fák déli, szárazabb oldalán található, ahol más mohafajok szinte egyáltalán nem fordulnak elő. Relatív gyakoriságának másik oka lehet, hogy morfológiai felépítéséből adódóan (a fakéregre szorosan rásimuló bevonatot képez, 5.5. kép) sok telepfragmentuma túlélte a bolygatást. A *Metzgeria furcata* a az előbbi fajjal ellentétben a nedvesebb kéregfelszíneket kedveli, és a bolygatást követően tömegesen jelenik meg. Az említett három májmohafajt érintő vizsgálatában Heylen & Hermy (2008) azt találta, hogy a megtelepedést követően a lokális populációk előfordulási aránya folyamatosan nő, ám csak az első 5-6 évben, amíg a pleurocarp lombosmohák el nem foglalják a szabad kéregfelszíneket és a közösség fajszáma el nem éri a maximumot. A mi vizsgálatunkban is a májmohák után következnek az eredeti gyepben is dominánsan jelen lévő lombosmoha fajok (*Platygyrium repens*, *Dicranum montanum*). Mindkettő kolonista életmenet-stratégiát folytató faj, a *P. repens* nagyon gyakran vegetatív propagulumok útján szaporodik, jellegzetes a rügykosárcák fejlődése a hajtáscsúcsokon, így valószínűleg a regenerációja is jó a hajtásfragmentumokból. (Orbán 1984; Smith 2004). Alacsony gyepjeik által alkotott, tömött mátrixba tudnak betelepülni a szubordinált fajok (pl. *Brachythecium* fajok). Ennek lehetséges oka a mohák speciális vízgazdálkodása (Rydin 2009), miszerint a tömött gyep hajtásai között nagyon sok apró vízmegtartó és -szállító kapilláris tud kialakulni, így biztosítva a megfelelően humid környezetet a kiszáradást kevésbé tűrő fajok számára. A bolygatott gyepben összesen három új faj megjelenését regisztráltuk az alapállapothoz képest (*Homalia trichomanoides*, *Brachythecium rutabulum*, *B. salebrosum*). A *H. trichomanoides* az alapállapotban az intakt gyepben is jelen volt, a két *Brachythecium* faj azonban nem, valószínűsíthető, hogy ezek a fajok a bolygatás hatására tudtak megtelepedni a gyepben. A *Homalia trichomanoides* specialista epifiton, a régióra nézve is ritka előfordulású faj. Évelő állandó stratégiát folytat (11.2. táblázat), sporofitont és vegetatív szaporító képleteket ritkán fejleszt. A kísérleti gyepekben lekaparás után hamar megjelent, így feltehetően nem jó kompetítor, hanem az üresen maradó mikrohabitatokat kolonizálja. A két *Brachythecium* faj fakultatív epifiton, a régióban a talajon kívül csak az idősebb fák gyökérlábain fordulnak elő. A vizsgálati zóna ennél magasabban volt (kb. 0,5m-1,5m), de a lekapart mintavételi egység helyezkedett el alul. Elképzelhető, hogy a lekaparás hatására olyan mikrohabitatok szabadultak fel, melyek tápanyag- és vízellátottság tekintetében kedveztek az említett fajoknak, így azok a gyökérlábak zónájából néhány esetben feljebb tudtak nyomulni.



5.5 kép: A *Frullania dilatata* a fakérgen szorosan rásimuló bevonatot képez, így a lekaparásos bolygatást sok telepfragmentum túlélhette.
(forrás:<http://commons.wikimedia.org/wiki/>)

5.2.3 Diszperzál vagy a megmaradt propagulumok útján történik a regeneráció?

A fajösszetételt tekintve a bolygatott gyepek évről-évre közelebb kerülnek az eredeti állapothoz. Az alapállapothoz képest új fajok betelepülését csak elvétve regisztráltuk, nagyrészt a meglévő fajok abundancia viszonyai rendeződtek át. Terepi tapasztalataink alapján azt láttuk, hogy az intakt zóna felőli benövés nem jelentős. Eddigi ismereteink alapján tehát az a következtetés vonható le, hogy a gyepek a bolygatás után nagyrészt a meglévő propagulumokból, szigetszerűen épülnek újra, a diszperzál és az intakt zóna felőli benövés hatása a helyreállásra sokkal kisebb. Eredményeinkkel ellentétben Cobb et al. (2001) azt találta, hogy a lekapt gyepek az intakt zóna felőli benövés hatására regenerálódnak háromnegyed részben, a diszperzál és a megmaradt fragmentumok csak a fennmaradó egynegyed részt teszik ki. Az ellentmondás oka lehet, hogy Cobb et al. (2001) vizsgálatában a mohák lekaparásakor a visszamaradó fragmentumok eltávolítására is aprólékos figyelmet fordítottak, fogkefével távolították el a repedésekből őket. A mi kísérletünkben ez nem történt meg, hiszen nem törekedtünk a teljes sterilizációra, az eredeti gyepek ottmaradtak a repedésekben megbúvó apró hajtásfragmentumok formájában. A mi módszerünk közelebb áll a kereskedelmi

mohagyűjtés okozta bolygatáshoz, ahol a gyűjtők csak a számukra virágkötészetileg értékes, nagy gyepdarabokat hántják le a fákról, az apró fragmentumok ottmaradnak a repedésekben. A másik eltérés a lekaparás módszerében, hogy mi minden mintavételi egység körül alsó és felső irányban is hagyunk egy-egy 5 cm széles pufferezónát. Mivel az eltérő éghajlati viszonyok is befolyásolják a mohafajok növekedési ütemét (Asada & Warner 2003) valószínűleg a mi éghajlatunkon a környező pleurokarp mohafajok nem nőnek olyan gyorsan, hogy 4 év alatt elérjék a mintavételi egység peremét.

5.2.4 Milyen hatással van a bolygatás a vegetációdinamika elemi eseményeire (túlélés, eltűnés, megtelepedés) nézve?

A bolygatás fajkicserélődésre gyakorolt hatása nagyon hamar lecseng, gyakorlatilag a harmadik évben már az intakt gyepvel megegyező eltűnési, megtelepedési, túlélési arányokat tapasztalunk, és ez a negyedik évben is így marad. Ez valószínűleg annak köszönhető, hogy a vizsgálatban szereplő fajok életmenet-stratégiái (kolonista, hosszú életű vándorló, évelő állandó; l. 11.2. táblázat) a fajok többéves maradását feltételezik a gyepben (During 1979), így a vizsgált időtartam alatt fajkicserélődés aligha következik be, miután a megtelepedés megtörtént. Az első két év fajkicserélődési értékei egyértelműen a bolygatásnak köszönhetőek.

5.2.5 Milyen természetes dinamikai folyamatok figyelhetők meg eközben az intakt gyepben a fenti jellemzők tekintetében?

A referenciaként vizsgált intakt zónában is változásokat követhettünk nyomon. A 4.7.ábrán az intakt mintáknál is elmozdulás látható, noha jóval kisebb, mint a kapart mintáknál. Tehát a fajok frekvenciái itt is változtak. A fajösszetétel is alakul, a *Hypnum cupressiforme* előfordulási aránya csökken, miközben a *Platygyrium repens* és a *Dicranum montanum* részaránya növekszik. Regionális szinten vagy tölgyfákon ritkának számító fajok néhány előfordulását tapasztaltuk a gyepben ((pl. *Orthotrichum* spp., *Hypnum pallescens*, *Ambystegium serpens*, *Dicranum viride*, *Pylaisia polyantha*, *Lophocolea heterophylla*). Az *Orthotrichum* fajok kivételével ezek mind közepes vízellátottságot kedvelő fajok (11.2. táblázat). A domináns fajok által alkotott, többfajos, tömött gyep jó vízellátást biztosít (Michel *et al.* 2012), amelybe ezek a fajok

ritka elemként tudnak betelepülni (Fritz 2008; Peck 2006). A másik magyarázat, hogy az intakt gyepeken miért találunk meg több ritka fajt is, önmagában a gyepek életkora is lehet. Hiszen minél tovább áll fenn zavarásmentesen egy adott élőhelyfolt, annál valószínűbb, hogy idővel a terjedés-limitált fajok kis valószínűségű megtelepedése is bekövetkezik (Studlar 1982)(Fritz *et al.* 2008). A második évben nagyarányú borításcsökkenést (közel 30%), a harmadik évben fajszám emelkedést (30%) figyeltünk meg. Az évenkénti fajkicserélődés vizsgálatakor a második évben minden elemi dinamikai esemény tekintetében kiugrások láthatók, holott a jelenlévő fajok életmenet-stratégiája ezt nem indokolná (11.2 táblázat, a magyarázatot l. feljebb). Az intakt gyepek esetén a megfigyeltéknél sokkal kisebb elmozdulásokra számítottunk, ezek a változások összességében nagyon erőteljesek. Véleményünk szerint nem tudhatók be a gyepek természetes dinamikájaként, a háttérben valószínűleg antropogén okok rejlenek. 2005-ben a mintaterületünktől kb. 20 méterre lékeket vágtak. Ez a bolygatás szárazabb mikroklímát eredményezhetett, amely évek múltán finomléptékben az intakt gyepek elmozdulását okozhatta. A mikroklíma szárazodása okozhatta a *Platygyrium repens* részarányának növekedését, hiszen ez jobban tűri a kiszáradást, mint a *Hypnum cupressiforme* (11.2. táblázat). Másrészt a növekedés mintavételi hibából is származhat, mert a két mohafaj fiatal hajtásai összetéveszthetők, amíg a *P. repens* nem fejleszt gemmákat.

6 Következtetések, erdőgazdálkodási megfontolások

Elemzéseinkből kiderült, hogy a faállomány kompozicionális összetétele és diverzitása kulcsfontosságú mindkét vizsgált epifiton csoport számára. A tölgyek a legfajgazdagabbak, de a zuzmók szempontjából a gyertyán is kiemelkedő fontossággal bír, valamint az elegyfák jelenléte tovább növeli az epifitonok diverzitását. Az erdeifenyőt egyik csoport sem kolonizálja szívesen. A többi háttérváltozó közül mohák szempontjából a faállomány szerkezeti változói (cserjeszint denzitása, nagy fák jelenléte, denzitása), a zuzmók szempontjából a fény mennyisége és a fényviszonyok heterogenitása voltak meghatározóak.

A hasonló tulajdonságokkal bíró, őserdő-jellegű vagy felhagyott erdőknek (*old-growth forests*) világszerte nagy jelentősége van az epifiton fajok megőrzésében (Holz & Gradstein 2005; Lesica *et al.* 1991; McCune 1993). Bár az Őrségben nem találhatóak őserdők minősülő állományok, a szignifikánsnak bizonyult háttérváltozók mind közvetlenül befolyásolhatók az erdőgazdálkodási gyakorlatban. Az epifitonok diverzitásának növelése szempontjából kívánatos a változatos fafajösszetételű erdők fenntartása, szem előtt tartva a lombos fajok dominanciájának biztosítását. A nagy fák jelenléte vágásos gazdálkodás esetében a vágásfordulók időtartamának növelésével illetve hagyásfákkal érhető el; a szálaló gazdálkodás során a gazdaságilag kevésbé értékes „böhöncök” állományban hagyása biztosítja a jelenlétüket. A vágásos gazdálkodás esetében a hagyásfáknak kulcsszerepe van, hiszen az epifitonok lokális populációinak megőrzésével később propagulumforrásként szolgálhatnak az újulatban felnövekvő faegyedek kolonizálásához (Hazell & Gustafsson 1999; Löhmus & Löhmus 2011). Ha több vágásforduló alkalmával hagyják meg ugyanazokat a faegyedeket, ezek a fák idővel elég nagyok és idősek lesznek ahhoz, hogy a ritka fajok is megtelepedjenek rajtuk, ezáltal növelve lokális populációik számát, csökkentve a kihalásuk esélyét. Még kedvezőbb, ha a fakitermelés során ezek a nagy fák csoportosan maradnak vissza, mert így egy-egy faegyed pusztulása csak egy-egy lokális populáció eltűnését befolyásolja, de maga a faj a metapopulációs dinamika révén fennmaradhat. A metapopulációk időbeli folytonossága szempontjából kívánatosak a természetes módon felújuló, vegyeskorú erdők, ahol a felnövekvő újulat révén folyamatosan biztosított a megfelelő szubsztrát elérhetősége. Ez leginkább folyamatos erdőborítást fenntartó gazdálkodás (pl. szálalás) mellett valósítható meg. A zuzmók számára nélkülözhetetlen fény mennyisége és a fényviszonyok heterogenitása növelhető, ha a fakitermelés lékekben zajlik, és nem

nagy területeket érint egyszerre. A mohák számára fontos humid, árnyas erdei mikroklíma a lékekben felnövekvő gazdag cserjeszint és újulati szint meghagyásával biztosítható. Az Őrségi Nemzeti Park területén az erdőgazdálkodási gyakorlat a hatékony faanyag-kitermelés mellett a biodiverzitás megőrzését is figyelembe veszi. A jelenlegi erdőgazdálkodási módok közül a kisparaszti szálalás és a csoportos szálaló vágás lékekben történő természetes felújítás révén az erdei élőhelyek finomabb léptékű heterogenitását teszi lehetővé, mint a vágásos üzemmód (utóbbi gyakran egykorú állományokkal, rövid (100-120 éves) vágásfordulókkal, nagyobb erdőtömböket érintő véghasználattal dolgozik)(Gyöngyössi 2008)(Bodoncz *et al.* 2006).

A faanyag-kitermelésen túl az egyéb erdészeti haszonvételeket tekintve, a mohagyűjtés kísérletes modellezésénél láttuk, hogy a fajszám nagyon gyorsan regenerálódik, viszont a borítás helyreállása lassú, irodalmi adatok alapján akár évtizedeket is igénybe vehet. Eredményeink szerint a gyepek nagyrészt a kéregrepedésekben maradt propagulumok útján épül újra, ami hatékony stratégia az eredetileg is nagy borítást képviselő mátrixfajok regenerálására. Ám a ritka, specialista fajok esetén előfordulhat, hogy kisborítású gyepekből egy-egy gyűjtéskor nem marad vissza elég, potenciálisan életképes propagulum. Újbóli betelepedésük a regenerálódott gyepekbe így csak a diszperzál által lehetséges a környező fákon élő lokális populációk révén. Erdőgazdálkodási szempontból tehát itt is lényeges a specialisták által kedvelt idős fák, facsoportok fenntartása, mert így mérsékelhető a mohagyűjtés okozta biodiverzitás-csökkenés. Mérések igazolják, hogy megfelelően humid élőhelyen az erdei mohafajok jobb növekedési rátát produkálnak, mint száraz körülmények között (Löbel *et al.* 2012) ezért a gyepek regenerációja szempontjából fontos az árnyas, humid mikroklíma fenntartása a gazdag cserjeszint révén. Konkrétan a gyűjtés kivitelezésére vonatkozóan több kutató is a gyepek kis foltokban történő eltávolítását szorgalmazza a fatörzsnyi mennyiségű gyűjtéssel szemben. Így gyorsabb a borítás regenerációja (nem csak a megmaradt propagulumok, hanem az oldalról benövő hajtások is hatékonyan közre tudnak működni), illetve egyes jó kompetitor fajok előrenyomulásának veszélye is kisebb (Cobb *et al.* 2001; Peck & Frelich 2008).

7 Összefoglalás

Disszertációmban két, az Őrségi Nemzeti Park kriptogám epifiton közösségeit tanulmányozó kutatást ismertettem. Az első vizsgálat során 35 erdőállományban tanulmányoztuk az epifiton moha- és zuzmóközösséget befolyásoló környezeti háttérváltozókat két különböző térléptékben. Erdőállomány szinten a vizsgált háttérváltozó csoportok a fafaj-összetétel, a faállomány szerkezeti felépítése, a fényviszonyok, a mikroklíma, valamint a tájtörténeti és táji léptékű változók voltak. Faegyed szinten a fafaj, a mellmagassági átmérő illetve a fény hatását vizsgáltuk. A két élőlénycsoport fajösszetételét és fajszámát mindkét térléptékben elemeztük, valamint az erdőállomány szintű fajszám elemzés során elkülönítettünk két funkciós csoportot is: a specialista epifiton mohákat és az erdőspecialista zuzmókat. A közösségek biológiai változói és a háttérváltozók közötti összefüggéseket többváltozós módszerekkel (redundancia-analízis, kanonikus korrespondencia elemzés, variancia felosztás), indikátorfaj analízissel és regressziós modellek építésével tártuk fel. Eredményeink szerint mindkét közösséget, mindkét térléptékben elsősorban a fafaj határozza meg. A mohák által legkedveltebb fafajok a kocsányos és kocsánytalan tölgyek, a zuzmók esetében a tölgyek mellett a gyertyán is kiemelt szerepet játszik. Az erdeifenyőt szinte minden epifiton faj kerülte, a specialista epifiton mohák fajszámát kifejezetten negatívan befolyásolta az erdeifenyő jelenléte. Mohák esetén fontos tényezőnek bizonyult a nagy, idős fák jelenléte és a humid mikroklímát biztosító, fejlett cserjeszint, míg a zuzmók esetén inkább a fényviszonyok voltak meghatározóak. A táji léptékű és tájtörténeti változók egyik csoport esetében sem bizonyultak számottevőnek. Az elemzéseinkben fontosnak talált háttérváltozók az erdőgazdálkodás által közvetlenül befolyásolhatóak; a régióban jelenleg alkalmazott erdőhasználati módok közül a szálaló üzemmód jobban támogatja az epifitonok biodiverzitásának megőrzését, mint a vágásos gazdálkodás.

A második vizsgálatban egy közel negyedhektáros foltban, nyolc kocsánytalan tölgyön követtük nyomon az epifiton mohagyeppek bolygatás utáni regenerációját. Párosított mintákkal dolgoztunk, a mintapárok egyik tagjából lekaparással eltávolítottuk a gyepet, a másikat érintetlenül hagytuk (kontroll). Négy éven keresztül, évenkénti felvételezéssel követtük nyomon a gyep regenerációját. Az adatfeldolgozás során leíró statisztikai módszereket használtunk. Eredményeink szerint a fajszám a negyedik évre elérte az eredeti fajszám 70%-át. A borítás lassabban áll helyre, a negyedik évre az

eredeti borítás mintegy 55%-a regenerálódott. A gyepek fajösszetételét tekintve folyamatosan tér vissza eredeti állapotába, és a megmaradt propagulumokból, szigetszerűen épül újra. Az oldalról benövés illetve a diszperzál útján való megtelepedés hatását nem találtuk jelentősnek. Erdőgazdálkodási szempontból a gyepek regenerációjára nézve is kedvezőbb a folyamatos erdőborítást biztosító, szálaló üzemmódú erdőhasználat.

8 Summary

Two studies investigating the cryptogam epiphytic communities in Órség National Park were carried out in my PhD thesis. In the first study environmental factors influencing the epiphytic bryophyte and lichen assemblages were examined on two different spatial scales in 35 forest stands. On stand level the groups of the studied factors were tree species composition, stand structure, light conditions, microclimate as well as historical and landscape variables. On tree level tree species, diameter at breast height and light were analysed. Species composition and species richness of bryophytes and lichens were studied both on stand and tree level, moreover, on stand level species richness of specialist epiphytic bryophytes and forest specialist lichens were analysed, too. The analyses were carried out with multivariate methods (redundancy analysis, canonical correspondence analysis, variation partitioning), indicator species analysis and regression models. The results show, that both studied assemblages were influenced first of all by tree species on both spatial scales. The most preferred tree species by bryophytes were pedunculate and sessile oaks, while most of the lichen species colonized hornbeams and oaks. Pines were evaded by most of the epiphytes; pine proportion has a pronounced negative influence on species richness of specialist bryophytes. Presence of old, large trees and a developed shrub layer providing humid microclimate were also important for bryophytes, while lichens were limited rather by light conditions. Historical and landscape factors did not prove to be important neither studied organism groups. The significant environmental factors can be influenced directly by forest management; conservation of epiphytes is supported better by stem selection system than shelterwood management system.

In the second study regeneration of epiphytic bryophyte communities after human disturbance was followed up on eight sessile oaks (*Quercus petraea*) in a ca. quarter hectare large patch. Paired samples were layed out on trees, turfs were removed from one member of the pairs, the other cylindrates were intact (as control). Monitoring has been carried out year by year for four years. Data were analysed by descriptive statistic methods. According to the results the species richness reached the 70% of the original species richness in the fourth year. The cover restored more slowly, the 55% of the original cover has been regenerated for four years. Species composition approximated its original state continuously. The exposed area was recolonized on the basis of residual plant parts, lateral encroachment and aerielly dispersed diaspores were

not of great moment. From point of view of forest management, stem selection system providing continuous forest cover is favourable also for regeneration of bryophyte communities.

9 Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőmnek, Dr. Ódor Péternek a rengeteg emberi és szakmai segítséget, biztatást, türelmet, amit a disszertációm megírása alatt és a doktori iskolában töltött éveim során kaptam tőle.

Köszönöm a doktori program vezetőjének, Dr. Podani Jánosnak a támogatását és a publikációim írása során tett hasznos szakmai észrevételeit.

Hálás vagyok férjemnek és kollégámnak, Lengyel Gábor Dánielnek a terepmunkában, a dolgozat szerkesztésében és a dolgozat írása alatt a családnak menedzselésében nyújtott nélkülözhetetlen és kitartó segítségével. Köszönöm a gyerekeimnek, Bendegúznak és Villőnek, hogy türelemmel és megértéssel viselték a disszertáció írásának viszontagságos időszakát.

Köszönet illeti továbbá a terepmunkában való közreműködésért és a faállomány adatok rendelkezésemre bocsátásáért kollégáim közül Bodoncz Lászlót, Kutszegi Gergelyt, Mag Zsuzsát, Márialigeti Sárát, Molnár Ákost, Mazál Istvánt, Németh Balázst és Tinya Flórát. A zuzmóadatbázis elkészítésért, az adatok rendelkezésemre bocsátásáért és az eredmények értelmezésében való segítségnyújtásért köszönet illeti elsősorban Dr. Juri Nascimbene-t, valamint asszisztenseit, Francesco Bortignont és Marilena Dalle Vedove-t.

A vegetációdinamikai vizsgálatok terepi felvételezésében Lócsi Levente és a húgom, Király Dóra segítettek. Szüleimnek szintén köszönöm a terepmunkában való részvételüket, és, hogy a disszertáció írása alatt megosztották velem a háztartásvezetés terheit.

Kutatásainkat az Őrségi Nemzeti Park Igazgatósága ingyenes szálláslehetőség biztosításával támogatta. Témavezetőm munkáját a Magyary Zoltán Ösztöndíj és a Bolyai János Ösztöndíj segítette. A kutatást az OTKA D46045, NI68218 és a K79158 pályázatok keretében végeztük.

10 Irodalomjegyzék

- Arcanum (2006) *A második magyar katonai felmérés 1806-1869. DVD kiadvány.* Arcanum Kft., Budapest.
- Asada, T. & Warner, B.G. (2003) Growth of mosses in relation to climate factors in a hypermaritime coastal peatland in British Columbia, Canada. *Bryologist* 106, 516–527.
- Aude, E. & Poulsen, R.S. (2000) Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish Fagus forest. *Applied Vegetation Science* 3, 81–88.
- Bardat, J. & Aubert, M. (2007) Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation* 139, 47–66.
- Barkman, J.J. (1958) *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes.* Van Gorcum, Assen, 628 pp.
- Bartha, D. (1998) Az őrési erdők elemzése történeti ökológiai alapon. In: K. Víg (Ed), *Húsz éves az Őrségi Tájvédelmi Körzet.* Fertő-Hanság NP Ig., Sarród, pp. 59–68.
- Bates, J.W. & Brown, D.H. (1981) Epiphyte differentiation between *Quercus petraea* and *Fraxinus excelsior* trees in a maritime area of South West England. *Vegetatio* 48, 61–70.
- Bates, J.W., Roy, D.B. & Preston, C.D. (2004) Occurrence of epiphytic bryophytes in a ‘tetrad’ transects across southern Britain. 2. Analysis and modelling of epiphyte-environment relationships. *Journal of Bryology* 26, 181–197.
- Berg, Å., Gärdenfors, U., Hallingback, T. & Norén, M. (2002) Habitat preferences of red-listed fungi and bryophytes in woodland key habitats in southern Sweden—analyses of data from a national survey. *Biodiversity & Conservation* 11, 1479–1503.
- Billings, W.D. & Drew, W.B. (1938) Bark factors affecting the distribution of corticolous bryophytic communities. *American Midland Naturalist* 20, 302–330.
- Bodonczai, L., Illés, G., Keresztes, G., Marghescu, T., Meggyesfalvi, I. & Sinka, A. (2006) *A szálalás.* G. Keresztes and I. Meggyesfalvi (Eds). HM Budapesti Erdőgazdaság Zrt., Budapest, 1–96 pp. Available from: <http://www.hmbp.webzona.hu/sites/default/files/documents/Szalalas.pdf>.
- Boros, Á. (1944) Adatok a vendvidéki erdei fenyvesek és tizegmohalápok növényzetének ismeretéhez. *Botanikai Közlemények* 41, 96–101.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Drapeau, P. & Mascarúa López, L. (2008) Edge effects on epiphytic lichens in remnant stands of managed landscapes in the eastern boreal forest of Canada. *Forest Ecology and Management* 255, 1461–1471.

- Ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. (2002) *Canoco 4.5*. Biometris, Wageningen and Ceske Budejovice .
- Brunner, A. (1998) A light model for spatially explicit forest stand models. *Forest Ecology and Management* 107, 19–46.
- Cleavitt, N., Dibble, A. & Werier, D. (2009) Influence of tree composition upon epiphytic macrolichens and bryophytes in old forests of Acadia National Park, Maine. *The Bryologist* 112, 467–487.
- Cobb, A.R., Nadkarni, N.M., Ramsey, G.A. & Svoboda, A.J. (2001) Recolonization of bigleaf maple branches by epiphytic bryophytes following experimental disturbance. *Canadian Journal of Botany* 79, 1–8.
- Dövényi, Z. ed. (2010) *Magyarország kistájainak katasztere*. MTA FKI, Budapest, 876 pp.
- During, H.J. (1979) Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5, 2–18.
- During, H.J. & Lloret, F. (2001) The species-pool hypothesis from a bryological perspective. *Folia Geobotanica* 36, 63–70.
- Ellis, C.J., Yahr, R. & Coppins, B.J. (2011) Archaeobotanical evidence for a massive loss of epiphyte species richness during industrialization in southern England. *Proc. R. Soc. B* 278, 3482–3489.
- Ezer, T. & Kara, R. (2013) Succession of epiphytic bryophytes in *Cedrus libani* forest on the Meydan Plateau (Aladağ). *Turkish Journal of Botany* 397, 389–397.
- Faraway, J.J. (2005) *Linear models with R*. Chapman and Hall, London, 229 pp.
- Faraway, J.J. (2006) *Extending the linear model with R*. Chapman and Hall, London, 301 pp.
- Frisvoll, A.A. & Presto, T. (1997) Spruce forest bryophytes in central Norway and their relationship to environmental factors including modern forestry. *Ecography* 20, 3–18.
- Fritz, Ö. (2008) Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation. *Biodiversity and Conservation* 18, 289–304.
- Fritz, Ö. & Heilmann-Clausen, J. (2010) Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). *Biological Conservation* 143, 1008–1016.
- Fritz, Ö., Niklasson, M. & Churski, M. (2008) Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied vegetation science* 12, 93–106.

- Gálhidy, L., Mihók, B., Hagyo, A. & Rajkai, K. (2006) Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest. *Plant Ecology* 183, 133–145.
- Gauslaa, Y. (1995) The Lobarion, an Epiphytic Community of Ancient Forests Threatened by Acid Rain. *The Lichenologist* 27, 59–76.
- Grolle, R. & Long, D. (2000) An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *Journal of bryology* 22, 103–140.
- Gustafsson, L. & Eriksson, I. (1995) Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. *Journal of Applied Ecology* 32, 412–424.
- Gyöngyössi, P. (1996) Az Őrségi Tájvédelmi Körzet erdőgazdálkodásával kapcsolatos természetvédelmi koncepció (Szakmérnöki szakdolgozat, kézirat). Soproni Egyetem, 87pp.
- Gyöngyössy, P. (2008) *Gyantásország. Történeti adatok az Őrségi erdők erdészeti és természetvédelmi értékeléséhez*. Kerekerdő Alapítvány, Szombathely.
- Hauck, M., Bruyn, U. de & Leuschner, C. (2013) Dramatic diversity losses in epiphytic lichens in temperate broad-leaved forests during the last 150 years. *Biological Conservation* 157, 136–145.
- Hazell, P. & Gustafsson, L. (1999) Retention of trees at final harvest - evaluation of a conservation technique using epiphytic bryophyte and lichen transplants. *Biological Conservation* 90, 133–142.
- Heegaard, E. & Hangelbroek, H.H. (1999) The distribution of *Ulota crispa* at a local scale in relation to both dispersal- and habitat-related factors. *Lindbergia* 24, 65–74.
- Heylen, O. & Hermy, M. (2008) Age structure and ecological characteristics of some epiphytic liverworts (*Frullania dilatata*, *Metzgeria furcata* and *Radula complanata*). *The Bryologist* 111, 84–97.
- Hill, M.O., Bell, N., Bruggeman-Nannenga, M. a., Brugués, M., Cano, M.J., Enroth, J., Flatberg, K.I., Frahm, J.-P., Gallego, M.T., Garilleti, R., Guerra, J., Hedenäs, L., Holyoak, D.T., Ignatov, M.S., Lara, F., Mazimpaka, V., Muñoz, J. & Söderström, L. (2006) An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology* 28, 198–267.
- Van der Hoeven, E.C. (1999) Reciprocal transplantations of three chalk grassland bryophytes in the field. *Lindbergia* 24, 23–28.
- Holz, I. & Gradstein, S.R. (2005) Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica - species richness, community composition and ecology. *Plant Ecology* 178, 89–109.

- Humphrey, J.W., Davey, S., Peace, A.J., Ferris, R. & Harding, K. (2002) Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation* 107, 165–180.
- John, E. & Dale, M.B. (1995) Neighbor relations within the community of epiphytic lichens and bryophytes. *The Bryologist* 98, 29–37.
- Jüriado, I., Liira, J., Paal, J. & Suija, A. (2009) Tree and stand level variables influencing diversity of lichens on temperate broad-leaved trees in boreo-nemoral floodplain forests. *Biodiversity and conservation* 18, 105–125.
- Kimmerer, R.W. & Allen, T.F.H. (1982) The Role of Disturbance in the Pattern of a Riparian Bryophyte Community. *American Midland Naturalist* 107, 370–383.
- Király, G., Virók, V., Szomrad, F. & Molnár, V. (2009) *Új magyar fűvészkönyv*. Aggteleki Nemzeti Park Ig., Jósvafő, 675 pp.
- Király, I. & Ódor, P. (2010) The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous-coniferous forests of Western Hungary. *Biological Conservation* 143, 2063–2069.
- Kovács, J. (1999) Az Őrségi Tájvédelmi Körzet növényzetének sajátosságai, ökológiaitermészetvédelmi problémái. *Vasi Szemle* 53, 111–142.
- Kuusinen, M. & Penttinen, A. (1999) Spatial pattern of the threatened epiphytic bryophyte *Neckera pennata* at two scales in a fragmented boreal forest. *Ecography* 22, 729–735.
- Leps, J. & Smilauer, P. (2003) *Multivariate analysis of ecological data using Canoco*. Cambridge University Press, Cambridge, 269 pp.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S. V & Hong, W.S. (1991) Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany* 69, 1745–1755.
- Lie, M.H., Arup, U., Grytnes, J.A. & Ohlson, M. (2009) The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. *Biodiversity and Conservation*.
- Lobel, S. & Rydin, H. (2009) Dispersal and life history strategies in epiphyte metacommunities: alternative solutions to survival in patchy, dynamic landscapes. *Oecologia* 161, 569–579.
- Löbel, S. & Rydin, H. (2010) Trade-offs and habitat constraints in the establishment of epiphytic bryophytes. *Functional Ecology* 24, 887–897.
- Löbel, S., Snäll, T. & Rydin, H. (2006) Species richness patterns and metapopulation processes - evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography* 29, 169–182.

- Löbel, S., Snäll, T. & Rydin, H. (2012) Epiphytic bryophytes near forest edges and on retention trees: reduced growth and reproduction especially in old-growth-forest indicator species S. Saura (Ed). *Journal of Applied Ecology* 49, 1334–1343.
- Löhmus, A. & Löhmus, P. (2011) Epiphyte communities on the trunks of retention trees stabilise in 5 years after timber harvesting, but remain threatened due to tree loss. *Biological Conservation* 143, 891–898.
- Malson, K. & Rydin, H. (2009) Competitive hierarchy, but no competitive exclusions in experiments with rich fen bryophytes. *Journal of Bryology* 31, 41–45.
- Márialigeti, S., Németh, B., Tinya, F. & Ódor, P. (2009) The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodiversity and Conservation* 18, 2223–2241.
- McCune, B. (1993) Gradients in epiphyte biomass in three *Pseudotsuga-Tsuga* forests of different ages in western Oregon and Washington. *The Bryologist* 96, 405–411.
- 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.
- Michel, P., Lee, W.G., During, H.J. & Cornelissen, J.H.C. (2012) Species traits and their non-additive interactions control the water economy of bryophyte cushions. *Journal of Ecology* 100, 222–231.
- Moe, B. & Botnen, A. (1997) A quantitative study of the epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* at Havra, Osteroy, western Norway. *Plant Ecology* 129, 157–177.
- Nadkarni, N. (2000) Colonization of Stripped Branch Surfaces by Epiphytes in a Lower Montane Cloud Forest, Monteverde, Costa Rica. *Biotropica* 32, 358–363.
- Nadkarni, N.M., Cobb, A.R. & Solano, R. (2000) Interception and retention of macroscopic bryophyte fragments by branch substrates in a tropical cloud forest: an experimental and demographic approach. *Oecologia* 122, 60–65.
- Nascimbene, J., Marini, L., Motta, R. & Nimis, P.L. (2009)a) Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodiversity and Conservation* 18, 1509–1522.
- Nascimbene, J., Marini, L. & Nimis, P.L. (2007) Influence of forest management on epiphytic lichens in a temperate beech forest of northern Italy. *Forest Ecology and Management* 247, 43–47.
- Nascimbene, J., Marini, L. & Nimis, P.L. (2009)b) Influence of tree species on epiphytic macrolichens in temperate mixed forests of northern Italy. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne de Recherche Forestiere* 39, 785–791.

- Nimis, P.L. & Martellos, S. (2008) ITALIC — The Information System on Italian Lichens. Version 4.0. *University of Trieste, Dept. of Biology*. Available from: <http://dbiodbs.univ.trieste.it> (November 25, 2012).
- Nimis, P.L. & Martellos, S. (2003) *A second checklist of the lichens of Italy with a thesaurus of synonyms*. Mus. Reg. Sc. Nat, Aosta, 192 pp.
- Ódor, P., Király, I. & Tinya, F. (2013)a) Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *Forest Ecology and Management* 306, 256–265.
- Ódor, P., Szurdoki, E., Botta-Dukát, Z. & Papp, B. (2013)b) Spatial Pattern and Temporal Dynamics of Bryophyte Assemblages in Saline Grassland. *Folia Geobotanica* 48, 189–207.
- Ódor, P., Szurdoki, E. & Tóth, Z. (1996) Újabb adatok a Vendvidék mohafldrájához. *Botanikai Közlemények* 83, 97–108.
- Oksanen, J., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R., Simpson, G., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. & Wagner, H. (2011) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-1.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2013) vegan: Community Ecology Package. , R package version 2.0–9.
- Orbán, S. (1984) A magyarországi mohák stratégiai és TWR értékei. *Az Egri Ho Si Minh Tanárképző Főiskola Füzetei* 17, 755–765.
- Orbán, S. & Vajda, L. (1983) *First Magyarország mohafldrájának kézikönyve*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 518 pp.
- Palmer, M.W. (1986) Pattern in corticolous bryophyte communities of the North Carolina Piedmont: Do mosses see the forest or the trees? *The Bryologist* 89, 59–65.
- Papp, B. & Rajczy, M. (1996) Bryophyte flora of the branch-systems of the Danube in Szigetköz in 1991-92. *Acta Botanica Hungarica* 40, 149–166.
- Peck, J. & Frelich, L. (2008) Moss harvest truncates the successional development of epiphytic bryophytes in the Pacific Northwest. *Ecological Applications* 18, 146–158.
- Peck, J.E. (1997) The association of commercially harvestable bryophytes and their host species in northwestern Oregon. *The Bryologist* 100, 383–393.
- Peck, J.E. (2006) Regrowth of understory epiphytic bryophytes 10 years after simulated commercial moss harvest. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne de Recherche Forestiere* 36, 1749–1757.

- Peck, J.E. & Muir, P.S. (2001) Harvestable Epiphytic Bryophytes and their Accumulation in Central Western Oregon. *The Bryologist* 104, 181–190.
- Peralta, M.G. & Wolf, J.H.D. (2001) Commercial Bryophyte Harvesting in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Sierra Chincua, Michoacan, Mexico. *The Bryologist* 104, 517–521.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. (2006) Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87, 2614–2625.
- Pethő, J. (1998) Erdőgazdálkodás az Őrségben. In: K. Víg (Ed), *Húsz éves az Őrségi Tájvédelmi Körzet*. Fertő-Hanság NP Ig., Sarród, pp. 69–74.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & Team, T.R.D.C. (2011) *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-102.
- Pócs, T. (1968) A magyarországi túlevelű erdők cönológiai és ökológiai viszonyai. Eger, 186pp.
- Pócs, T. (1981) Magyarország növényföldrajzi beosztása. In: T. Hortobágyi and T. Simon (Eds), *Növényföldrajz, társulástan és ökológia*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest, pp. 120–166.
- Pócs, T., Gerencsér, I., Szodfridt, I., Tallós, P. & Vida, G. (1962) Szakonyfalu környékének vegetációtérképe. *Az Egri Ped. Fôisk. Füz.* 268, 449–478.
- Podani, J. (1997) *Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe*. Scientia Kiadó, Budapest, 412 pp.
- Pypker, T.G., Unsworth, M.H. & Bond, B.J. (2006a) The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. I. Laboratory measurements of water storage. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 809–818.
- Pypker, T.G., Unsworth, M.H. & Bond, B.J. (2006b) The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. II. Field measurements at the branch and canopy scale. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 819–832.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing.
- Rambo, T.R. (2010) Structure and composition of corticolous epiphyte communities in a Sierra Nevada old-growth mixed-conifer forest. *The Bryologist* 113, 55–71.
- Ranius, T., Johansson, P., Berg, N. & 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.
- Rasmussen, L. (1975) The bryophytic epiphyte vegetation in the forest, slotved Skov, Northern Jutland. *Lindbergia* 3, 15–38.

- Roberge, J.-M., Bengtsson, S.B.K., Wulff, S. & Snäll, T. (2011) Edge creation and tree dieback influence the patch-tracking metapopulation dynamics of a red-listed epiphytic bryophyte. *Journal of Applied Ecology* 48, 650–658.
- Roberts, D.W. (2012) labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package version 1.5–0. , <<http://CRAN.R-project.org/package=labdsv>>.
- Rose, F. (1992) Temperate forest management: its effect on bryophyte and lichen floras and habitats. In: J. W. Bates and A. M. Farmer (Eds), *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Clarendon Press, Oxford, pp. 211–233.
- Rosenvald, R. & Lõhmus, A. (2008) For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects. *Forest Ecology and Management* 255, 1–15.
- Rydin, H. (2009) Population and community ecology of bryophytes. In: B. Goffinet and A. J. Shaw (Eds), *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 393–444.
- Schmitt, C.K. & Slack, N.G. (1990) Host specificity of epiphytic lichens and bryophytes: a comparison of the Adirondack Mountains (New York) and the southern Blue Ridge Mountains (North Carolina). *The Bryologist* 93, 257–274.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1949) *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana .
- Sillett, S.C. (1995) Branch epiphyte assemblages in the forest interior and on the clearcut edge of a 700-year-old douglas fir canopy in western Oregon . *The Bryologist* 98 , 301–312.
- Slack, N.G. (1976) Host specificity of bryophytic epiphytes in eastern North America. *Journal of Hattori Botanical Laboratory* 41, 107–132.
- Slack, N.G. (1977) Species diversity and community structure in bryophytes: New York State studies. *Bulletin of New York State Museum Scientific Survey* 428, 1–70.
- Smith, A.J.E. (1982) *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London, 511 pp.
- Smith, A.J.E. (2004) *The moss flora of Britain and Ireland*. Cambridge University Press, Cambridge, 1012 pp. pp.
- Snäll, T., Hagstrom, A., Rudolphi, J. & Rydin, H. (2004) Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales - importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27, 757–766.
- Snäll, T., Riberiro, P.J. & Rydin, H. (2003) Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos* 103, 566–578.

- Sopp, L. & Kolozs, L. (2000) *Fatömegszámítási táblázatok*. Állami Erdészeti Szolgálat, Budapest, 251 pp.
- Stone, D.F. (1989) Epiphyte succession on *Quercus garryana* branches in the Willamete valley of Western Oregon. *The Bryologist* 92, 81–94.
- Studlar, S.M. (1982) Succession of Epiphytic Bryophytes near Mountain Lake , Virginia. *The Bryologist* 85, 51–63.
- Szövényi, P., Hock, Z. & Tóth, Z. (2004) Phorophyte preferences of epiphytic bryophytes in a stream valley in the Carpathian Basin. *Journal of Bryology* 26, 137–146.
- The R Development Core Team (2011) R. 2.14.0. A language and environment. www.r-project.org.
- Thomas, S.C., Liguori, D.A. & Halpern, C.B. (2001) Corticolous bryophytes in managed Douglas-fir forests: habitat differentiation and responses to thinning and fertilization . *Can.J.Bot.* 79, 886–896.
- Tímár, G., Ódor, P. & Bodoncz, L. (2002) Az Órség és a Vendvidék erdeinek jellemzése. *Kanitzia* 10, 109–136.
- Tinya, F. (2011) Fényviszonyok és az aljnövényzet közötti összefüggés vizsgálata Órségi erdőkben. PhD értekezés. ELTE Biológia Doktori Iskola, 144pp.
- Tinya, F., Márialigeti, S., Király, I., Németh, B. & Ódor, P. (2009)a) The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Órség, Western Hungary. *Plant Ecology* 204, 69–81.
- Tinya, F., Mihók, B., Márialigeti, S., Mag, Z. & Ódor, P. (2009)b) A comparison of three indirect methods for estimating understory light at different spatial scales in temperate mixed forests. *Community Ecology* 10, 81–90.
- Turner, P.A.M., Kirkpatrick, J.B. & Pharo, E.J. (2006) Bryophyte relationships with environmental and structural variables in Tasmanian old-growth mixed eucalypt forest. *Australian Journal of Botany* 54, 239–247.
- Vanderpoorten, A., Engels, P. & Sotiaux, A. (2004) Trends in diversity and abundance of obligate epiphytic bryophytes in a highly managed landscape. *Ecography* 27, 567–576.
- Wiklund, K. & Rydin, H. (2004) Ecophysiological constraints on spore establishment in bryophytes. *Functional Ecology* 18, 907–913.
- Zuur, A., Ieno, E. & Meesters, E. (2009)a) *A Beginner's Guide to R*. Springer, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 228 pp.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G. (2009)b) *Mixed effects models and extension in ecology with R*. Springer, New York .

11 Függelék

11.1. táblázat: Az őrési erdők kéreglakó mohaközösségét befolyásoló környezeti tényezők különböző térléptékű vizsgálat c. kutatásban szereplő mohafajok listája. *Kód:* az Eredmények c. fejezet ábráin szereplő fajnevek hatbetűs kódjai; az első három betű a nemzetségnév első három betűje, a második három betű a fajnév első három betűje; *gyakoriság - mt:* hány mintaterületen volt jelen az adott faj; *gyakoriság - fa:* hány faegyeden volt jelen az adott faj; *ordináció - mt:* az erdőállomány szintű ordinációba bekerült-e az adott faj; *ordináció - fa:* a faegyed szintű ordinációba bekerült-e az adott faj; *ISA:* az indikátorfaj elemzésbe bekerült-e az adott faj; *funkcionális csoport:* fakultatív vagy specialista epifiton.

Mohafajok	Kód	gyakoriság - mt (max. 35)	gyakoriság - fa (max. 971)	ordináció - mt	ordináció - fa	ISA	funkcionális csoport
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp.	ambser	5	5	1	1	0	fakultatív
<i>Amblystegium subtile</i> (Hedw.) Schimp.	ambsub	2	2	0	0	0	fakultatív
<i>Anomodon attenuatus</i> (Hedw.) Huebener	anoatt	1	1	0	0	0	specialista
<i>Atrichum angustatum</i> (Brid.) Bruch & Schimp.	atrang	2	4	0	0	0	fakultatív
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P.Beauv.	atrund	4	5	1	1	0	fakultatív
<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	bravel	33	119	1	1	1	fakultatív
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp.	brarut	11	14	1	1	1	fakultatív
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Hoffm. ex F.Weber & D.Mohr) Schimp.	brasal	1	2	0	0	0	fakultatív
<i>Bryum moravicum</i> Podp.	brymor	2	4	0	0	0	specialista
<i>Ctenidium molluscum</i> (Hedw.) Mitt.	ctemol	1	1	0	0	0	fakultatív
<i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.	dichet	4	5	1	1	0	fakultatív
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	dicmon	35	345	1	1	1	specialista
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	dicpol	3	5	0	1	0	fakultatív
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	dicsco	15	64	1	1	1	fakultatív
<i>Dicranum tauricum</i> Sapjegin	dictau	1	2	0	0	0	specialista
<i>Eurhynchium angustirete</i> (Broth.) T.J.Kop.	eurang	1	1	0	0	0	fakultatív
<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	fistax	1	1	0	0	0	fakultatív

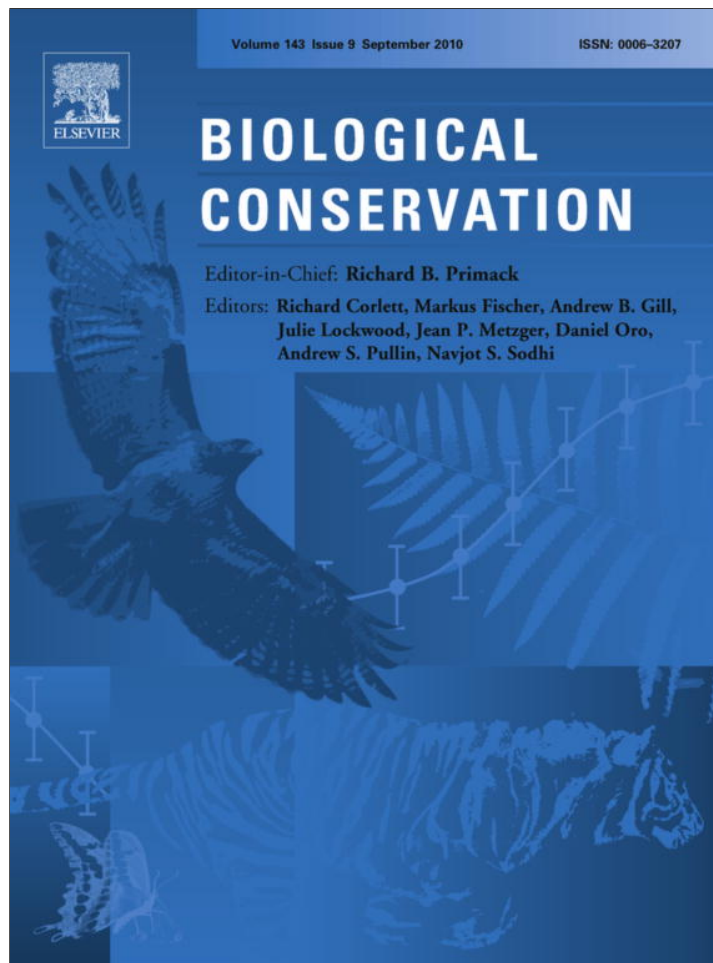
Mohafajok	Kód	gyakoriság - mt (max. 35)	gyakoriság - fa (max. 971)	ordináció - mt	ordináció - fa	ISA	funkcionális csoport
<i>Frullania dilatata</i> (L.) Dumort.	frudil	27	118	1	1	1	specialista
<i>Herzogiella seligeri</i> (Brid.) Z.Iwats.	hersel	1	5	0	1	0	fakultatív
<i>Homalia trichomanoides</i> (Hedw.) Brid.	homtri	9	21	1	1	1	specialista
<i>Homalothecium sericeum</i> (Hedw.) Schimp.	homser	1	1	0	0	0	specialista
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	hylspl	1	1	0	0	0	fakultatív
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	hypcup	35	713	1	1	1	fakultatív
<i>Isothecium alopecuroides</i> (Lam. ex Dubois) Isov.	isoalo	20	59	1	1	1	specialista
<i>Lejeunea cavifolia</i> (Ehrh.) Lindb.	lejcav	1	1	0	0	0	specialista
<i>Leskea polycarpa</i> Hedw.	lespol	2	2	0	0	0	specialista
<i>Leucobryum juniperoideum</i> (Brid.) Müll.Hal.	leujun	1	2	0	0	0	fakultatív
<i>Leucodon sciuroides</i> (Hedw.) Schwägr.	leusci	1	1	0	0	0	fakultatív
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort.	lophet	29	267	1	1	1	fakultatív
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.	metfur	21	93	1	1	1	specialista
<i>Neckera besseri</i> (Lobarz.) Jur.	necbes	3	3	0	0	0	specialista
<i>Orthotrichum affine</i> Schrad. ex Brid.	ortaff	4	6	1	1	0	specialista
<i>Orthotrichum diaphanum</i> Schrad. ex Brid.	ortdia	1	1	0	0	0	specialista
<i>Orthotrichum lyelli</i> Hook. & Taylor	ortlye	2	3	0	0	0	specialista
<i>Orthotrichum pallens</i> Bruch ex Brid.	ortpal	10	29	1	1	1	specialista
<i>Orthotrichum speciosum</i> Nees	ortspe	8	10	1	1	1	specialista
<i>Orthotrichum stramineum</i> Hornsch. ex Brid.	ortstra	16	47	1	1	1	specialista
<i>Orthotrichum striatum</i> Hedw.	ortstri	2	2	0	0	0	specialista
<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J.Kop.	plaaaff	10	22	1	1	1	fakultatív
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	placus	7	13	1	1	1	fakultatív
<i>Plagiothecium cavifolium</i> (Brid.) Z.Iwats.	pltcav	3	3	0	0	0	fakultatív

Mohafajok	Kód	gyakoriság - mt (max. 35)	gyakoriság - fa (max. 971)	ordináció - mt	ordináció - fa	ISA	funkcionális csoport
<i>Plagiothecium denticulatum</i> var. <i>denticulatum</i> (Hedw.) Schimp.	pltden	1	4	0	0	0	fakultatív
<i>Plagiothecium denticulatum</i> var. <i>undulatum</i> R.Ruthe ex Geh.	pltrut	5	11	1	1	1	fakultatív
<i>Plagiothecium laetum</i> Schimp.	pltlae	18	41	1	1	1	fakultatív
<i>Plagiothecium nemorale</i> (Mitt.) A.Jaeger	pltnem	3	5	0	1	0	fakultatív
<i>Plagiothecium succulentum</i> (Wilson) Lindb.	pltsuc	1	1	0	0	0	fakultatív
<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Schimp.	plarep	26	175	1	1	1	fakultatív
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt.	plesch	5	11	1	1	1	fakultatív
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	pohnut	2	4	0	0	0	fakultatív
<i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	polfor	14	85	1	1	1	fakultatív
<i>Porella platyphylla</i> (L.) Pfeiff.	porpla	1	1	0	0	0	specialista
<i>Pterigynandrum filiforme</i> Hedw.	ptefil	1	1	0	0	0	specialista
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.	ptipul	3	4	0	0	0	specialista
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Schimp.	pylpol	1	2	0	0	0	specialista
<i>Radula complanata</i> (L.) Dumort	radcom	33	261	1	1	1	specialista
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	rhytri	1	1	0	0	0	fakultatív
<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Schimp.	thudel	6	13	1	1	1	fakultatív
<i>Thuidium recognitum</i> (Hedw.) Lindb.	thurec	1	1	0	0	0	fakultatív
<i>Thuidium tamariscinum</i> (Hedw.) Schimp.	thutam	1	1	0	0	0	fakultatív
<i>Ulota crispa</i> (Hedw.) Brid.	ulocri	30	163	1	1	1	specialista

11.2. táblázat: A kéreglakó mohagyeppek vegetáció-dinamikai folyamatainak kísérletes elemzése c. vizsgálatban szereplő mohafajok. *Kód:* az Eredmények c. fejezet ábráin szereplő fajnevek hatbetűs kódjai; az első három betű a nemzetségnév első három betűje, a második három betű a fajnév első három betűje; *életmenet stratégia:* Orbán (1984) szerint; *funkcionális csoport:* fakultatív vagy specialista epifiton; *W-érték:* 0-11 fokozatú skála, 0 - extrém száraz környezetet jelző fajok, 11 - vízi környezetet jelző fajok (Orbán 1984)

Mohafaj	Kód	életmenet stratégia	növekedési forma	funkcionális csoport	W-érték
<i>Amblystegium serpens</i>	ambser	évelő állandó	szövedék	fakultatív	4
<i>Brachytecium rutabulum</i>	brarut	évelő állandó	szövedék	fakultatív	6
<i>Brachytecium salebrosum</i>	brasal	évelő állandó	szövedék	fakultatív	5
<i>Brachyteciastrum velutinum</i>	bravel	évelő állandó	szövedék	fakultatív	5
<i>Dicranum montanum</i>	dicmon	kolonista	alacsony gyep	specialista	5
<i>Dicranum scoparium</i>	dicsco	évelő állandó	párna	fakultatív	5
<i>Dicranum viride</i>	dicvir	évelő állandó	párna	fakultatív	5
<i>Frullania dilatata</i>	frudil	kolonista	bevonat	specialista	3
<i>Homalia trichomanoides</i>	homtri	évelő állandó	szövedék	specialista	5
<i>Hypnum cupressiforme</i>	hypcup	évelő állandó	szövedék/bevonat	fakultatív	3
<i>Hypnum pallescens</i>	hyppal	évelő állandó	szövedék	specialista	5
<i>Lophocolea heterophylla</i>	lophet	évelő állandó	bevonat	fakultatív	6
<i>Metzgeria furcata</i>	metfur	kolonista	bevonat	specialista	5
<i>Ortotrichum spp.</i>	ortsp	kolonista	párna	specialista	2
<i>Platygyrium repens</i>	plarep	kolonista	alacsony gyep	fakultatív	5
<i>Pylaisia polyantha</i>	pylpol	évelő állandó	szövedék	specialista	4
<i>Radula complanata</i>	radcom	hosszú életű vándorló	bevonat	specialista	4
<i>Ulota crispa</i>	ulocri	hosszú életű vándorló	párna	specialista	5

Provided for non-commercial research and education use.
Not for reproduction, distribution or commercial use.



This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.

Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/copyright>



Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/biocon

The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous–coniferous forests of Western Hungary

Ildikó Király, Péter Ódor*

Loránd Eötvös University, Department of Plant Taxonomy and Ecology, Hungary-1117 Budapest, Pázmány P. stny. 1/C, Hungary

ARTICLE INFO

Article history:

Received 25 February 2010
 Received in revised form 4 May 2010
 Accepted 23 May 2010
 Available online 25 June 2010

Keywords:

Bryophyte cover
 Conservation
 Species composition
 Species richness
 Forest management

ABSTRACT

The effect of tree species, stand structure, landscape and historical variables was studied on the species composition, species richness and cover of epiphytic bryophyte assemblages in mixed deciduous–coniferous forests of Western Hungary. Stand and tree level assemblages were analyzed by ordinations and generalized linear modeling in 35 70–110 year old stands of different management regimes.

Bryophytes showed a considerable preference to different host trees, so that stand level diversity of bryophyte assemblages was determined mainly by tree species diversity, and their composition by tree species composition. Cover and diversity of epiphytic bryophytes were the highest on oaks (*Quercus petraea* and *Quercus robur*), and the lowest on Scotch pine (*Pinus sylvestris*). The presence of sapling (shrub) layer increased, whereas a large number of medium sized trees decreased bryophyte species richness in this study. Tree size was much less influential which is explained by the lack of large, veteran trees. Forest management maintaining tree species diversity, structural heterogeneity and temporal continuity of the stands could considerably contribute to the conservation of this organism group. Selective cutting is more appropriate for these conservational purposes than shelterwood management system.

© 2010 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The ecology of cryptogamic epiphytes has been investigated for long, but their conservation receives increased attention in recent studies.

Up to the 1980s, interest was focused on: (1) the effect of host tree species, bark factors and site conditions on epiphyte assemblages (Barkman, 1958; Slack, 1976; Palmer, 1986); (2) the vertical distribution of epiphytes on trees (Barkman, 1958; Bates and Brown, 1981; Billings and Drew, 1938; Rasmussen, 1975; Slack, 1976; Smith, 1982); (3) the functional role of epiphytic assemblages especially in the Pacific Northwest and tropical montane rainforests (Pócs, 1982; Pypker et al., 2006a,b); and (4) the phyto-sociological description of epiphytic communities (Barkman, 1958). The viewpoints expressed in the general discussion “Do mosses see the forest or the trees?” (sensu Palmer, 1986), determined in most cases the spatial scale of the studies. Distinct assemblages were found on different tree species in investigations focused on a relatively small region (like a forest stand) with relatively homogeneous site conditions (Hauck and Javkhan, 2008; Nascimbene et al., 2009a; Szövényi et al., 2004). The situation is best characterized by Slack (1976): “In the Adirondacks I can almost invariably tell the species of tree by the epiphytes”. This host

preference of epiphytes was mainly explained by the different acidity, nutrient content, humidity and physical structure of tree species' bark (Barkman, 1958; Smith, 1982). However, while tree species identity is a discrete, nominal factor for epiphyte assemblages, the physical and chemical properties of different bark types show continuous transitions on larger spatial and temporal scale. These factors vary considerably even within a species depending on site fertility, humidity, tree age and bark damages (Bates and Brown, 1981; Boudreault et al., 2008; Gustafsson and Eriksson, 1995; Fritz and Heilmann-Clausen, 2010). In studies of different forest types and site conditions at regional and continental scales, the effects of climatic and edaphic factors overwhelm that of host species (McGee and Kimmerer, 2002; Peck, 1997; Slack, 1976; Schmitt and Slack, 1990).

Recent studies have focused more on the conservation of epiphytes and the anthropogenic effects on them at both stand and landscape levels, as the effects of forest management, habitat fragmentation, and deterioration. Many studies comparing old-growth and managed stands found that epiphytes are very sensitive to management factors (Aude and Poulsen, 2000; Holz and Gradstein, 2005; McGee and Kimmerer, 2002). The size and age of the host trees (the presence of large, mature trees) are crucial in the diversity and conservation of epiphytes (Aude and Poulsen, 2000; Hazell et al., 1998; Kuusinen and Penttinen, 1999; McGee and Kimmerer, 2002; Nascimbene et al., 2009b). There are three, not necessarily exclusive explanations for this phenomenon: (1) a simple area

* Corresponding author. Tel.: +36 13722500/1711; fax: +36 3812188.
 E-mail addresses: ykiraly@gmail.com (I. Király), ope@ludens.elte.hu (P. Ódor).

effect, (2) the more optimal and diverse conditions of microhabitats with age and size (e.g. changes of bark characteristics), and (3) more time is available for dispersal limited species for colonization.

The effect of management and human land use can be manifested also as fragmentation and isolation. The occurrence of specialist species with limited dispersal capacity is hindered by unavailability of the potential substrates (Alvarenga and Porto, 2007; Kuusinen and Penttinen, 1999; Löbel et al., 2006; Snäll et al., 2003; Söderström and Herben, 1997).

The aim of this study was to disclose the explanatory variables that determine cover, composition and species richness of epiphytic bryophytes at different spatial scales in a region of deciduous–coniferous forests in Western Hungary. Bryophyte assemblages were separately analyzed at the tree and the stand levels. At the stand level, tree species composition, stand structure, site conditions, landscape characteristics and management history, while at the tree level host species and tree size were analyzed as potential explanatory variables. Facultative and obligate epiphytes were distinguished during the analyses. Moreover we present predictive models that are applicable in forestry and nature conservation practice.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The investigation was carried out in the westernmost part of Hungary, called Órség (N 46°51'–55' and W 16°07'–23'). The elevation is 250–350 m above sea level and the landscape consists of hills and wide valleys. The mean annual temperature is 9.0–9.5 °C, precipitation is 700–800 mm per year (Marosi and Somogyi, 1990). The bedrock is alluviated gravel mixed with loess. On hills the most common soil types are pseudogleyic and lessivage brown forest soils, while in valleys mire and meadow soils can be found, the upper layers of which are acidic (pH 4.5–4.7, Szodfridt, 1969).

The forests of the hills are dominated by beech (*Fagus sylvatica*), sessile and pedunculate oak (*Quercus petraea* and *Quercus robur*), hornbeam (*Carpinus betulus*), Scotch pine (*Pinus sylvestris*) and Norway spruce (*Picea abies*), which occur in monodominant and mixed stands as well. The proportion of different mixing species (*Betula pendula*, *Populus tremula*, *Castanea sativa*, *Prunus avium*, etc.) is high (Timár et al., 2002). A more detailed description of the studied stands can be found in Tinya et al. (2009a) and Márialigeti et al. (2009).

Since the 12th century, the area has been characterized by extensive farming, resulting in a shifting mosaic of arable lands, young forests and meadows. This management led to considerable changes of forest sites: deterioration of nutrients and acidification. The proportion of trees with pioneer character (such as Scotch pine and weeping birch) increased, and these secondary forests were colonized by acidophytic herbs, shrubs and bryophytes. Currently, two types of forest management are used: spontaneous stem selection system resulting in uneven aged stands in private forests, and shelterwood management system with a rotation period of 70–110 years in state forests.

2.2. Data collection

Thirty-five forest stands were selected from the stand structural database of the Hungarian National Forest Service by stratified random sampling representing different tree species composition and stand structure. Further criteria of site selection were as follows: dominant trees older than 70 years, more or less level slope, absence of ground-water influence and spatial independence of sites (the distance was minimum 500 m between the stands).

Stand structural variables were measured in 40 × 40 m² plots of the stands. Circumference, species identity and height of each tree with diameter at breast height (DBH) larger than 5 cm were recorded. Average diameter and length of logs thicker than 5 cm diameter and longer than 0.5 m were recorded. Density of saplings (tree or shrub individuals taller than 0.5 m and thinner than 5 cm DBH) was recorded. Absolute cover of different substrates (litter, open soil, dead wood) was visually estimated in dm² within the plots. Light conditions were measured in 36 points at one meter height in a systematic design within the plots by LAI-2000 Plant Canopy Analyzer instruments and on a nearby open field (LI-COR Inc., 1992; Tinya et al., 2009a,b). The mean and coefficient of variation of relative diffuse light were calculated. The proportion of different landcover types (old beech, oak, Scotch pine, Norway spruce and mixed forests, young forests, non-forested areas) was estimated around the plots (within a circle with 300 m radius) using maps and data of Hungarian National Forest Service. Historical data were generated based on the map of the Second Military Survey of the Habsburg Empire from 1853 (Arcanum, 2006), the management type of the plots and the proportion of these in their vicinity (in the circle of 300 m radius) was estimated (Table 1).

Epiphytic bryophytes were recorded in a 30 × 30 m² plot positioned in the middle of the 40 × 40 m² plot. Every living tree with DBH at minimum 20 cm was sampled from the bottom to 1.5 m

Table 1

Examined explanatory variables in stand level analyses. Minimum, maximum and mean values of the variables based on the 35 studied stands.

Explanatory variable	Minimum	Maximum	Mean
<i>Tree species composition</i>			
Tree species richness	2.0	10.0	5.6
Tree species diversity (species-volume, Shannon-diversity)	0.19	1.95	0.92
Relative volume of tree species (beech, hornbeam, oaks, Scotch pine, Norway spruce, mixing species)	–	–	–
<i>Stand structure</i>			
Mean DBH (cm)	13.6	40.6	26.3
Coefficient of variation of DBH	0.17	0.98	0.49
Density of all trees (stems/ha)	218	1318	591
Sapling density (stems/ha)	0	4706	952
Density of large trees (DBH > 50 cm) (stems/ha)	0	56	17
Snag volume (m ³ /ha)	0	65	12
Log volume (m ³ /ha)	1	36	11
<i>Substratum types</i>			
Cover of dead wood (m ² /ha)	79	730	261
Cover of litter (m ² /ha)	7815	9834	9367
Cover of mineral soil (m ² /ha)	9	472	147
<i>Light conditions</i>			
Relative diffuse light (mean)	0.6	10.3	2.9
Relative diffuse light (coefficient of variation)	0.12	1.23	0.51
<i>Geographical position</i>			
Geographical coordinates of longitude	–	–	–
Geographical coordinates of latitude	–	–	–
<i>Landscape variables</i>			
Proportion of landcover types in the surroundings (radius = 300 m) of the plots (old beech, oak, Scotch pine, Norway spruce and mixed forests, young forests, non-forested areas)	–	–	–
Diversity of landcover types (area of landcover types, Shannon-diversity)	0.11	1.86	1.11
<i>Management history</i>			
Proportion of management types in the surroundings of plots (radius = 300 m) in 1853 (forest, meadow, arable land)	–	–	–
Management type of the plots in 1853 (forest, meadow, arable land)	–	–	–

height. Cover of bryophyte species was estimated in dm². Nomenclature follows Hill et al. (2006) for mosses and Grolle and Long (2000) for liverworts. Additional information concerning the studied sites and other investigated organism groups are available on the website http://ramet.elte.hu/~ramet/project/ors_erdo/index_en.htm.

2.3. Data analysis

Relationships between bryophyte species composition and potential explanatory variables were explored by indirect and direct ordination (Podani, 2000). In stand level analysis, the estimated cover of bryophyte species was ln transformed. Species occurring in fewer than four plots were omitted from the analysis. The examined stand level explanatory variables are listed in Table 1. The proportion of tree species was determined based on their volumes. Tree species diversity was expressed by Shannon index with natural logarithm based on the relative volume of species (Shannon and Weaver, 1949). Diversity of landcover types was calculated analogously. In these analyses, *Quercus petraea* and *Quercus robur* were not distinguished ('oaks' in the following). Redundancy analysis (RDA) was performed as a direct ordination, supposing approximately linear relationships between species performance and explanatory variables (Leps and Smilauer, 2003). The explanatory variables were standardized by standard deviation before the analysis. In direct ordinations, the explanatory variables were selected by manual forward selection. The effect of explanatory variables was tested by *F*-statistics via Monte-Carlo simulation, the number of permutations was 1000, the accepted significance level was 0.05 (ter Braak and Smilauer, 2002). The significance of the canonical axes was tested in a similar way. Because the longitude coordinate had a significant effect during the selection, it was used as a covariate in the final ordination.

The relationships between some selected biological variables of bryophyte assemblages at the stand level (cover and species richness of the whole assemblage; species richness of specialist and facultative epiphytes) and the potential explanatory variables were analyzed by generalized linear models (Table 1; Faraway, 2005, 2006). These two functional groups were generated based on literature and field experience (Orbán and Vajda, 1983; Smith, 2004). Saxicolous bryophytes were considered as specialist epiphytes, because rocks do not appear in Órség, and saxicolous species occur exclusively on trees (see the electronic supplement). Before building regression models, statistical pre-analyses were performed. The distribution of the dependent and the explanatory variables was tested for normality and if it diverged significantly from the normal, then the data were ln transformed. Correlation matrices were calculated and scatterplots were made to explore the interrelationships among the explanatory variables and between the dependent and the explanatory variables. During the pre-analysis 5–6 explanatory factors were applied to the selection procedure of regression models. The minimal adequate model was built with backward selection. During the selection procedure, deviance analysis with *F*-test (ANOVA) was applied.

Tree level species composition was analyzed by canonical correspondence analysis as direct ordination using ln transformed cover data of bryophyte species. Species with frequency lower than six and trees with bryophyte species richness lower than three were omitted from the analysis. Because the frequency of Norway spruce trees became very low after this reduction, Scotch pine and Norway spruce were treated together as conifers. The explained variance by tree species, DBH and plot was analyzed by variation partitioning (Leps and Smilauer, 2003). The significance of the environmental variables and the whole model was tested similarly to the plot level ordination. In the final model, the effects

of DBH and tree species on bryophyte composition were used as explanatory variables and plot as covariable.

Bryophyte cover and species richness at the tree level were analyzed by generalized mixed models, where DBH, tree species and their interaction were used as fixed factors and plot as random factor (Faraway, 2006). Both bryophyte cover and species richness were ln transformed before the analysis. The significance of the models was tested by the maximum likelihood ratio method.

Multivariate analyses were carried out with Canoco for Windows 4.5 (ter Braak and Smilauer, 2002), regression models with R 2.6.2., for general mixed models the R package "lmer" was used (The R Development Core Team, 2008; Bates, 2005). Statistica 8.0 (Statsoft, 2008) was used for descriptive statistics and correlation analysis.

3. Results

3.1. Stand level analyses

The canonical axes of RDA explained 38.8% of total variance. The effect of the relative volume of oaks surpassed the other explanatory variables, explaining 13.6% of total variance (Table 2). The first axis (explained variance 17.1%) correlated negatively with the relative volume of oaks and positively with the density of all trees (Fig. 1). Among the bryophytes, the two dominant facultative epiphyte species (*Hypnum cupressiforme* and *Platygyrium repens*) had positive correlation with relative oak volume, and some frequent specialist epiphyte species (*Frullania dilatata*, *Radula complanata*, *Homalia trichomanoides*, *Ulota crispa*, *Metzgeria furcata*, *Isoetecium alopecuroides*, and *Dicranum montanum*) had a similar pattern. The second axis (explained variance 10.7%) positively correlated with the density of saplings, the average of diffuse light and the diversity of tree species. Acidophytic facultative epiphytes had high positive scores on the second axis (*Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum*, *Plagiothecium laetum*, *Pleurozium schreberi*, and *Lophocolea heterophylla*), they were affected mainly by the density of saplings and the diversity of tree species. Some facultative epiphytes with intermediate cover (*Plagiomnium affine*, *Brachythecium velutinum*, *Thuidium delicatulum*, and *Amblystegium serpens*) correlated positively with the average of diffuse light.

Considering the regression models (Table 3), the cover of bryophytes increased mainly with the relative volume of oaks, which explained 65.0% of total variance. The density of all trees showed a far less important, negative effect. The model explained 70.6% of the total variance. Species richness increased with density of saplings and diversity of tree species, but decreased with density of all trees. All the three explanatory factors had almost the same importance in the model, which explained 51.6% of total variance. Considering species richness of specialist epiphytes, only two significant explanatory factors were found: the relative volume of Scotch pine had a large negative effect, while all trees density had a marginally significant negative effect. The model explained

Table 2

Significant explanatory variables of the redundancy analysis at the stand level. 38.8% of the total variance was explained. Variance %: percentage of the explained variance by the explanatory factors within the RDA (Test: *F*-statistics).

Explanatory variables	Variance %	<i>F</i> -value, significance
Relative oak volume	13.6	5.19***
All trees density	8.8	3.62***
Sapling density	7.6	3.35***
Light average	5.1	2.34**
Tree species diversity	4.0	1.91*

* *p* < 0.05.

** *p* < 0.01.

*** *p* < 0.001.

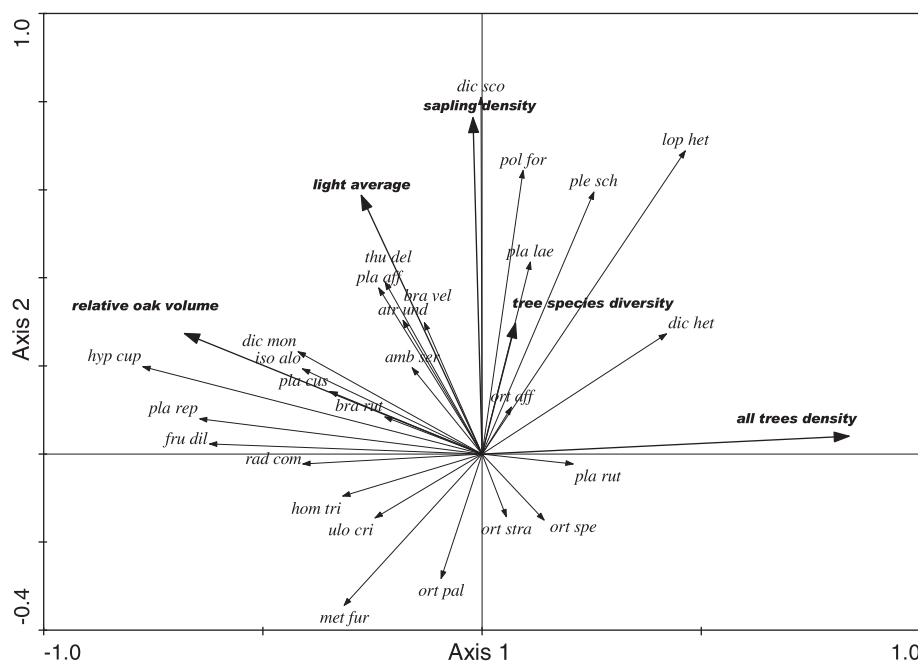


Fig. 1. Redundancy analysis of species composition at the stand level, the first and second axes are indicated. Explained variance of the canonical axes was 39.1% (first 17.1%, second 10.7%). Codes of bryophyte species consist of the first three letters of the genus and the species names (see the electronic supplement). For explanatory variables, see Table 1.

Table 3

Significant explanatory variables in the stand level regression models. R^2 : adjusted coefficient of determination, it showed the explained proportion of total variance by the model. Estimate: the parameter of the variable in the regression equation. Variance %: percentage of the explained variance by the explanatory factor within the model. For the estimation of the significance of the variables and the models F -statistics were used.

Explanatory variables	Estimate	Variance %	F-values, significance
<i>Cover of bryophytes; $R^2 = 0.706$</i>			
Relative oak volume	+67.128	65.0	75.45***
All trees density	-25.281	7.4	8.54**
<i>Species richness of bryophytes; $R^2 = 0.516$</i>			
Sapling density	+2.378	22.9	16.06***
Tree species diversity	+1.820	18.1	12.70**
All trees density	-1.927	15.0	10.54**
<i>Species richness of specialist epiphytes; $R^2 = 0.354$</i>			
Scotch pine relative volume	-0.599	26.3	13.60***
All trees density	-1.095	11.8	6.09*
<i>Species richness of facultative epiphytes; $R^2 = 0.513$</i>			
Sapling density	+0.272	28.9	20.23***
Tree species diversity	+0.213	25.3	17.66***

* $p < 0.05$.
 ** $p < 0.01$.
 *** $p < 0.001$.

35.4% of the total variance. Species richness of facultative epiphytes was raised by two significant factors with the same importance: density of saplings and diversity of tree species (model explaining 51.3% of the total variance).

3.2. Tree level analyses

Among the surveyed trees (1052), 514 fulfilled the criteria of ordinations. The three tree level explanatory variables (plot, tree species and DBH) explained 27.1% of the variance ($F = 4.65$, $p < 0.001$, Fig. 2). Although all factors were significant, plot explained the largest part of the variance (16.4%, $F = 3.25$,

$p < 0.001$), the effect of tree species was intermediate (5.8%, $F = 9.47$, $p < 0.001$), while the variance explained by DBH was marginal (0.4%, $F = 2.49$, $p < 0.001$). The interactions between variables were weak, except the tree species – plot interaction (4.1%).

Using plot as a covariate, the general effect of tree species and tree size explained 6.2% of the total variance (Fig. 3, $F = 8.09$, $p < 0.001$). Most of the species preferred oaks, especially large oaks. This tree maintained a species-rich bryophyte assemblage including facultative (e.g. *Brachytheciastrum velutinum*, *Plagiomnium affine*, and *Platygyrium repens*) and specialist (e.g. *Homalia trichomanoides*, *Metzgeria furcata*, *Isothecium alopecuriodes*, *Radula complanata*, and *Frullania dilatata*) epiphytes. Most of the species avoided coniferous trees except the epixylic *Lophocolea heterophylla*. Some small cushion forming specialist epiphytic mosses such as *Orthotrichum* spp., and *Ulota crispa* preferred beech and hornbeam to other host tree species.

Considering the regression models, the tree species was the most determinant factor for tree level bryophyte cover, overwhelming the effect of tree size and plots (Table 4). There was a relatively high cover on oak trees (between 30% and 50%, depending on tree size), while the cover on coniferous trees was practically zero (Fig. 4a). The modeled cover on beech was 5–8%, a bit lower than on hornbeam and other mixing species.

Similarly to cover, tree level species richness of bryophytes was also determined mainly by the tree species, although the effects of tree size and plot were more considerable than for cover (Table 4). Species richness on conifers was low (about 1.2) independently of the size of the trees (Fig. 4b). Species richness was higher on oak (between 3 and 5) than on beech and other mixing species (between 2 and 3.5). DBH had a more important effect on hornbeam than on other species.

4. Discussion

Species composition, cover and diversity of epiphytic bryophytes at both stand and tree levels were determined mainly by the host species; especially oaks were influential for the diversity

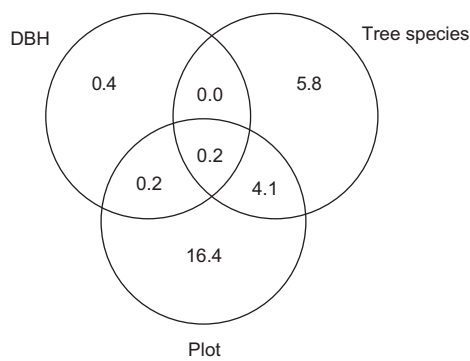


Fig. 2. Result of variation partitioning at the tree level explanatory variables. 27.1% of the total variance was explained (canonical correspondence analysis; Test: F -statistics $F=4.20$; $p < 0.001$). Numbers on figure mean the percentage of the explained variance by the explanatory variables and their interactions. DBH: diameter at breast height.

of epiphytes. A possible interpretation of this is that the mesotrophic, wrinkle-rich bark structure of oaks offers many shady, wind-proof and moist microhabitats, where bryophyte propagules can easily adhere to, while they are washed off by the rainfall from the trees of smooth bark (Barkman, 1958; Ranius et al., 2008). Furthermore, soil granules can adhere to wrinkles, which promote the colonization of facultative epiphytes such as *Plagiothecium* spp. and *Plagiomnium* spp. (Billings and Drew, 1938). Besides, oaks have a relatively open canopy system which allows much light of forest floor, which is also important for epiphytes. On the contrary, on Scotch pine a similarly emergent, but negative preference occurred, especially in the tree-level analysis. Scotch pine has dry, acidic, oligotrophic bark with loose flaked surface that is not appropriate for a permanent bryophyte cover (Barkman, 1958).

Table 4

Mixed effect regression models for tree level bryophyte cover and species richness as dependent variables; tree species, diameter at breast height (DBH) and their interaction as fixed factors; and plot as random factor. The effect of the factors was tested by maximum likelihood ratio method using the χ^2 distribution for the estimation of significance. df: degrees of freedom.

	Log ratio	df	p
<i>Cover of bryophytes</i>			
Fixed factors	1228.2	9	***
Tree species	1201.5	4	***
DBH	17.0	1	***
Interaction	19.8	4	***
Random factor			
Plot	205.9	1	***
<i>Species richness of bryophytes</i>			
Fixed factors	392.1	9	***
Tree species	342.3	4	***
DBH	32.7	1	***
Interaction	19.6	4	***
Random factor			
Plot	281.3	1	***

*** $p < 0.001$.

Tree species diversity significantly increased stand level species richness of epiphytes. This result seems to be related to the high host specificity of bryophytes. Therefore, stands with diverse tree species composition support variable epiphytic assemblages (Szövényi et al., 2004; Peck, 1997; Peck et al., 1995; McGee and Kimmerer, 2002; Berg et al., 2002; Cleavitt et al., 2009). In the studied region, the bryophyte diversity on beech was lower than on oaks, however, it had a characteristic species composition because many specialist epiphytes (*Ulota crispa*, many *Orthotrichum* spp.) preferred beech. Therefore, the co-occurrence of large oak and

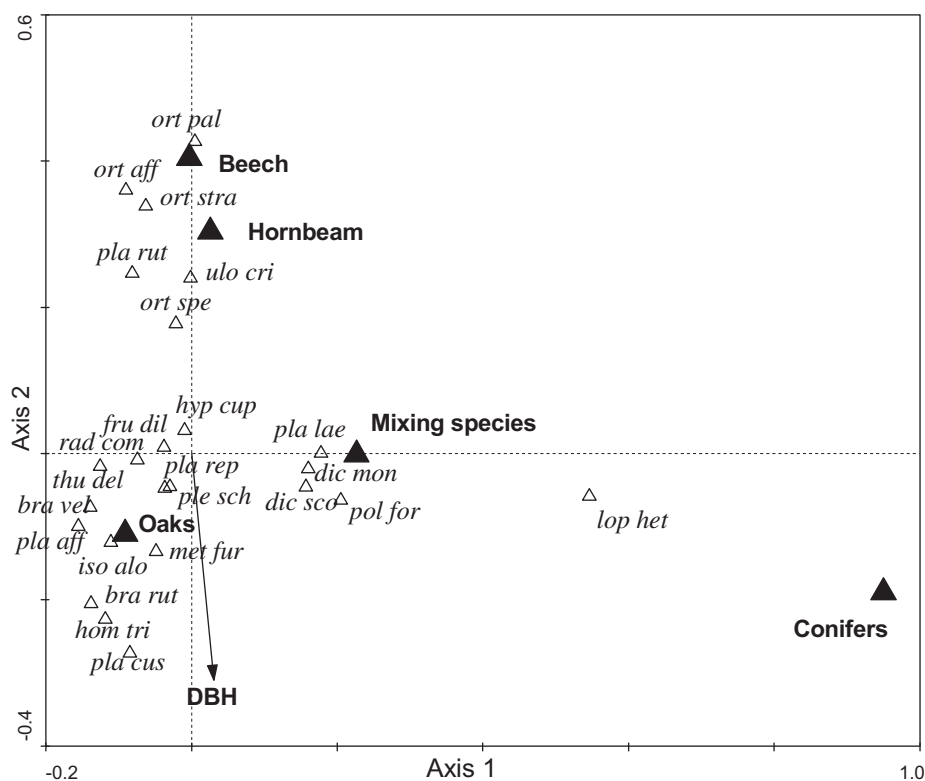


Fig. 3. Canonical correspondence analysis of species at the tree level. Tree species (as a factor of five levels) and DBH (diameter at breast height) were applied as explanatory variables and plots as covariables. Explained variance of the model was 6.2% (first axis 3.4%, second 1.8%). Codes of bryophyte species consist of the first three letters of the genus and the species names (see the electronic supplement).

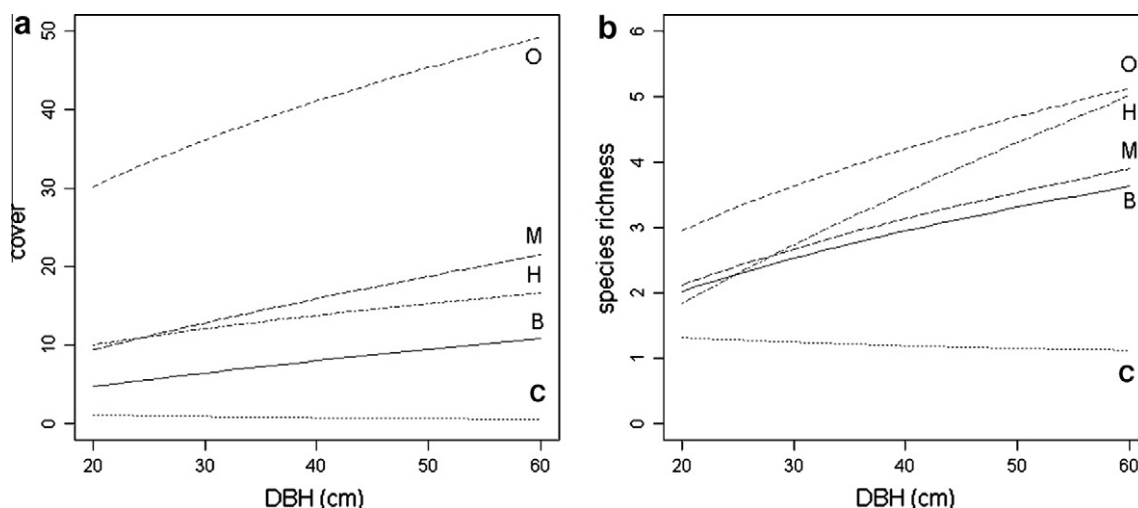


Fig. 4. Model estimation of tree level bryophyte cover: (a) and species richness, (b) depending on diameter at breast height (DBH as X axis) and tree species (marked by different lines and letters). C: conifers (including Scotch pine and Norway spruce), B: beech, H: hornbeam, M: other mixing tree species, O: oaks (including sessile and pedunculate oak).

beech trees within a stand can considerably increase the stand level diversity of epiphytes (Berg et al., 2002).

Several studies agreed that among the stand structural characteristics the occurrence of old, big trees is one of the most determinant variables in the diversity of epiphyte assemblages (Aude and Poulsen, 2000; Rose, 1992; Moe and Botnen, 1997; Fritz et al., 2008; Lie et al., 2009). The relatively low impact of tree size in this study does not question its biological importance; it can be explained more readily by data structure (95% of the studied trees belonged to the 20–50 cm DBH range) and the lack of veteran trees because of the intensive management. We can suppose that if more extremely large, veteran trees occur in these forests the stand level diversity of epiphytic bryophytes would considerably increase.

Density of all trees had a considerable negative effect at the stand level on species composition, richness and cover. It could have many complex indirect effects on epiphytic assemblages, however, its practical advantage is that it is very simple to measure or estimate. The high values of this variable mean that the proportion of small trees (DBH larger than 5 cm) is high. The most common species in this size category is hornbeam whose secondary canopy layer can create very shaded conditions in the studied zone of epiphytes (on trunks below 1.5 m), without increasing air humidity (compared with sapling density, see below). In many forest types, light turned out to be an important factor for epiphytic bryophytes (Aude and Poulsen, 2000; Bardat and Aubert, 2007; Coote et al., 2007; Hosokawa and Odani, 1957; Moe and Botnen, 1997). In this region terrestrial bryophytes showed much stronger positive correlations with light than epiphytic and epixylic ones, light proved to be more determinant a factor for ground floor assemblages than for epiphytes (Márialigeti et al., 2009; Tinya et al., 2009a).

Density of saplings raised epiphytic species richness, and had a considerable effect on species composition. Many studies emphasized the importance of shrub and sapling layer for epiphytic bryophytes, which can create a stable and humid microclimate by decreasing the effect of wind and desiccation (Aude and Poulsen, 2000; Gustafsson et al., 1992). Its positive effect on air humidity can overwhelm its negative influence by decreasing light for epiphytic and terrestrial bryophytes.

Although landscape and historical factors were analyzed in the model selections, they did not turn out as significant factors for epiphytic bryophytes. The forest cover in the studied region is high, the stands are not isolated, and the most common tree species

show a fine grained mixture within the stands. It is supposed that dispersal limitation of the species influences their spatial distribution in the studied region less than in more fragmented landscapes of Western and Northern Europe (Löbel et al., 2006; Snäll et al., 2003, 2004; Rose, 1992). Temporal forest continuity is heterogeneous in the studied region. Based on a military map from 1853, a considerable part of the studied stands was arable land or meadow at that time, while others had longer continuity. However, based on studies of Fritz et al. (2008) and Rose (1992), epiphytic bryophytes seem to be less sensitive to forest continuity than lichens.

5. Conclusions

In the studied region, epiphytic bryophytes showed considerable preference to different host trees, so that plot level diversity of this assemblage was determined mainly by tree species diversity; especially oaks had emergent importance of the species richness and cover of epiphytes. Besides, stand structural heterogeneity and presence of sapling (shrub) layer increased, while large numbers of medium sized trees decreased the diversity of this organism group. On this basis, tree selection management, which is traditionally applied by local farmers in this region, can maintain more optimal conditions for epiphytic bryophytes, than the shelterwood management of state forest companies. The latter management type decreases both tree species diversity and structural complexity of the stands.

Acknowledgements

The authors thank Dóra Király, Gábor Lengyel, Zsuzsa Mag, Sára Márialigeti, István Mazál, Balázs Németh, Ildikó Pados, Flóra Tinya for field assistance and János Podani for useful comments on the manuscript. The study was supported by Hungarian Science Foundation (OTKA 68218, 79158). Péter Ódor is a grantee of the János Bolyai Scholarship.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at doi:10.1016/j.biocon.2010.05.014.

References

- Alvarenga, L.D.P., Porto, K.C., 2007. Patch size and isolation effects on epiphytic and epiphyllous bryophytes in the fragmented Brazilian Atlantic forests. *Biol. Conserv.* 134, 415–427.
- Arcanum, 2006. Secondary Military Survey of the Habsburg Empire 1806–1869. DVD-room. Arcanum Kft, Budapest.
- Aude, E., Poulsen, R.S., 2000. Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish *Fagus* forest. *Appl. Veg. Sci.* 3, 81–88.
- Bardat, J., Aubert, M., 2007. Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biol. Conserv.* 139, 47–66.
- Barkman, J.J., 1958. *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*. Van Gorcum, Assen.
- Bates, D., 2005. Fitting linear mixed models in R. *R News* 5, 27–30.
- Bates, J.W., Brown, D.H., 1981. Epiphyte differentiation between *Quercus petraea* and *Fraxinus excelsior* trees in a maritime area of South West England. *Vegetatio* 48, 61–70.
- Berg, A., Gärdenfors, U., Hallingbäck, T., Norén, M., 2002. Habitat preferences of red-listed fungi and bryophytes in woodland key habitats in southern Sweden – analyses of data from a national survey. *Biodivers. Conserv.* 11, 1479–1503.
- Billings, W.D., Drew, W.B., 1938. Bark factors affecting the distribution of corticolous bryophytic communities. *Am. Midl. Nat.* 20, 302–330.
- Boudreault, C., Coxson, D.S., Vincent, E., Bergeron, Y., Marsh, J., 2008. Variation in epiphytic lichen and bryophyte composition and diversity along a gradient of productivity in *Populus tremuloides* stands of northeastern British Columbia, Canada. *Ecoscience* 15, 101–112.
- Cleavitt, N.L., Dibble, A.C., Werier, D.A., 2009. Influence of tree composition upon epiphytic macrolichens and bryophytes in old forests of Acadia National Park, Maine. *The Bryologist* 112, 467–487.
- Coote, L., Smith, G.F., Kelly, D.L., O'Donoghue, S., Dowding, P., Iremonger, S., Mitchell, F.J.G., 2007. Epiphytes of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) plantations in Ireland and the effects of open spaces. *Biodivers. Conserv.* 16, 4009–4024.
- Faraway, J.J., 2005. *Linear Models with R*. Chapman and Hall, London.
- Faraway, J.J., 2006. *Extending the Linear Model with R*. Chapman and Hall, London.
- 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. *Biol. Conserv.* 141, 655–668.
- Fritz, Ö., Heilmann-Clausen, J., 2010. Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). *Biol. Conserv.* 143, 1008–1016.
- Grolle, R., Long, D.G., 2000. An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *J. Bryol.* 22, 103–140.
- Gustafsson, L., Eriksson, I., 1995. Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. *J. Appl. Ecol.* 32, 412–424.
- Gustafsson, L., Fiskesjoe, A., Hallingbäck, T., Ingelög, T., Pettersson, B., 1992. Semi-natural deciduous broadleaved woods in southern Sweden – habitat factors of importance to some bryophyte species. *Biol. Conserv.* 59, 175–181.
- Hauck, M., Javkhan, S., 2008. Epiphytic lichen diversity and its dependence on bark chemistry in the northern Mongolian dark taiga. *Flora* 204, 278–288.
- Hazell, P., Kellner, O., Rydin, H., Gustafsson, L., 1998. Presence and abundance of four epiphytic bryophytes in relation to density of aspen (*Populus tremula*) and other stand characteristics. *For. Ecol. Man.* 107, 147–158.
- Hill, M.O., Bell, N., Bruggeman-Nannaenga, M.A., Brugges, M., Cano, M.J., Enroth, J., Flatberg, K.I., Frahm, J.P., Gallego, M.T., Gariletti, R., Guerra, J., Hedenas, J., Holyoak, D.T., Hyvönen, J., Ignatov, M.S., Lara, F., Mazimpaka, V., Munoz, J., Söderström, L., 2006. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J. Bryol.* 28, 198–267.
- Holz, I., Gradstein, S.R., 2005. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica – species richness, community composition and ecology. *Plant Ecol.* 178, 89–109.
- Hosokawa, T., Odani, N., 1957. The daily compensation period and vertical ranges of epiphytes in a beech forest. *J. Ecol.* 45, 901–905.
- Kuusinen, M., Penttinen, A., 1999. Spatial pattern of the threatened epiphytic bryophyte *Neckera pennata* at two scales in a fragmented boreal forest. *Ecography* 22, 729–735.
- Leps, J., Smilauer, P., 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using Canoco*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LI-COR Inc., 1992. *LAI-2000 Plant Canopy Analyzer Instruction Manual*. LI-COR Inc., Lincoln.
- Lie, M.H., Arup, U., Grytnes, J.A., Ohlson, M., 2009. The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. *Biodivers. Conserv.* 18, 3579–3596.
- Löbel, S., Snäll, T., Rydin, H., 2006. Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. *J. Ecol.* 94, 856–868.
- Márialigeti, S., Németh, B., Tinya, F., Ódor, P., 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodivers. Conserv.* 18, 2223–2241.
- Marosi, S., Somogyi, S., 1990. *Cadastre of Hungarian Regions*. MTA Földrajztudományi Kutató Intézet, Budapest (in Hungarian).
- McGee, G.G., Kimmerer, R.W., 2002. Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York. *USA Can. J. For. Res.* 32, 1562–1576.
- Moe, B., Botnen, A., 1997. A quantitative study of the epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* at Havra, Osteroy, western Norway. *Plant Ecol.* 129, 157–177.
- Nascimbene, J., Marini, L., Nimis, P.L., 2009a. Influence of tree species on epiphytic macrolichens in temperate mixed forests of northern Italy. *Can. J. For. Res.* 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. *Biodivers. Conserv.* 18, 1509–1522.
- Orbán, S., Vajda, L., 1983. *Bryophyte Flora of Hungary*. Akadémiai Kiadó, Budapest (in Hungarian).
- Palmer, M.W., 1986. Pattern in corticolous bryophyte communities of the North Carolina Piedmont: do mosses see the forest or the trees? *The Bryologist* 89, 59–65.
- Peck, J.E., 1997. The association of commercially harvestable bryophytes and their host species in northwestern Oregon. *The Bryologist* 100, 383–393.
- Peck, J.E., Hong, W.S., McCune, B., 1995. Diversity of epiphytic bryophytes on three host tree species, Thermal Meadow, Hotspring Island, Queen Charlotte Islands, Canada. *The Bryologist* 98, 123–128.
- Pócs, T., 1982. Tropical forest bryophytes. In: Smith, A.J.E. (Ed.), *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London, pp. 59–104.
- Podani, J., 2000. *Introduction to the Exploration of Multivariate Biological Data*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Pypker, T.G., Unsworth, M.H., Bond, B.J., 2006a. The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. I. Laboratory measurements of water storage. *Can. J. For. Res.* 36, 809–818.
- Pypker, T.G., Unsworth, M.H., Bond, B.J., 2006b. The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. II. Field measurements at the branch and canopy scale. *Can. J. For. Res.* 36, 819–832.
- 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. *J. Veg. Sci.* 19, 653–662.
- Rasmussen, L., 1975. The bryophytic epiphyte vegetation in the forest, Slotved Skov, Northern Jutland. *Lindbergia* 3, 15–38.
- Rose, F., 1992. Temperate forest management: its effect on bryophyte and lichen floras and habitats. In: Bates, J.W., Farmer, A.M. (Eds.), *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Clarendon Press, Oxford, pp. 211–233.
- Schmitt, C.K., Slack, N.G., 1990. Host specificity of epiphytic lichens and bryophytes: a comparison of the Adirondack Mountains (New York) and the southern Blue Ridge Mountains (North Carolina). *The Bryologist* 93, 257–274.
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Slack, N.G., 1976. Host specificity of bryophytic epiphytes in Eastern North America. *J. Hattori Bot. Lab.* 41, 107–132.
- Smith, A.J.E., 1982. Epiphytes and epiliths. In: Smith, A.J.E. (Ed.), *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London, pp. 191–228.
- Smith, A.J.E., 2004. *The Moss Flora of Britain and Ireland*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Snäll, T., Hagstrom, A., Rudolphi, J., Rydin, H., 2004. Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales – importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27, 757–766.
- Snäll, T., Riberiro, P.J., Rydin, H., 2003. Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos* 103, 566–578.
- Söderström, L., Herben, T., 1997. Dynamics of bryophyte metapopulations. *Advances in Bryology* 6, 205–240.
- Statsoft, Inc., 2008. *Statistica 8.0*. <www.statsoft.com>.
- Szodfridt, I., 1969. Data to the soil characteristics of the forests of Őrség. *Vasi Szemle* 23, 386–394.
- Szövényi, P., Hock, Zs., Tóth, Z., 2004. Phorophyte preferences of epiphytic bryophytes in a stream valley in the Carpathian Basin. *J. Bryol.* 26, 137–146.
- ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 2002. *Canoco 4.5*. Biometris, Wageningen and Ceske Budejovice.
- The R Development Core Team, 2008. *R 2.6.2. A Language and Environment*. <www.r-project.org>.
- Timár, G., Ódor, P., Bodoncz, L., 2002. The characteristics of forest vegetation of the Őrség landscape protected area. *Kanitzia* 10, 109–136.
- Tinya, F., Márialigeti, S., Király, I., Németh, B., Ódor, P., 2009a. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Őrség, Western Hungary. *Plant Ecol.* 204, 69–81.
- Tinya, F., Mihók, B., Márialigeti, S., Mag, Zs., Ódor, P., 2009b. A comparison of three indirect methods for estimating understory light at different spatial scales in temperate mixed forests. *Community Ecol.* 10, 81–90.

Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests

Ildikó Király, Juri Nascimbene, Flóra Tinya & Péter Ódor

Biodiversity and Conservation

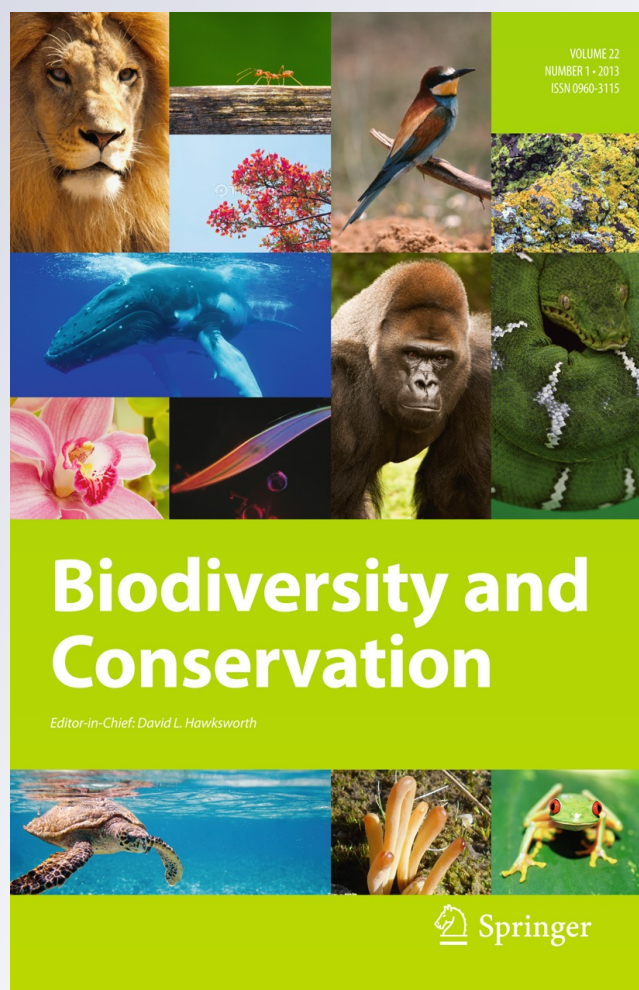
ISSN 0960-3115

Volume 22

Number 1

Biodivers Conserv (2013) 22:209-223

DOI 10.1007/s10531-012-0415-y



Your article is protected by copyright and all rights are held exclusively by Springer Science +Business Media Dordrecht. This e-offprint is for personal use only and shall not be self-archived in electronic repositories. If you wish to self-archive your work, please use the accepted author's version for posting to your own website or your institution's repository. You may further deposit the accepted author's version on a funder's repository at a funder's request, provided it is not made publicly available until 12 months after publication.

Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests

Ildikó Király · Juri Nascimbene · Flóra Tinya · Péter Ódor

Received: 12 September 2012 / Accepted: 22 November 2012 / Published online: 30 November 2012
© Springer Science+Business Media Dordrecht 2012

Abstract The effect of management related factors on species richness of epiphytic bryophytes and lichens was studied in managed deciduous-coniferous mixed forests in Western-Hungary. At the stand level, the potential explanatory variables were tree species composition, stand structure, microclimate and light conditions, landscape and historical variables; while at tree level host tree species, tree size and light were studied. Species richness of the two epiphyte groups was positively correlated. Both for lichen and bryophyte plot level richness, the composition and diversity of tree species and the abundance of shrub layer were the most influential positive factors. Besides, for bryophytes the presence of large trees, while for lichens amount and heterogeneity of light were important. Tree level richness was mainly determined by host tree species for both groups. For bryophytes oaks, while for lichens oaks and hornbeam turned out the most favourable hosts. Tree size generally increased tree level species richness, except on pine for bryophytes and on hornbeam for lichens. The key variables for epiphytic diversity of the region were directly influenced by recent forest management; historical and landscape variables were not influential. Forest management oriented to the conservation of epiphytes should focus on: (i) the maintenance of tree species diversity in mixed stands; (ii) increment the proportion of deciduous trees (mainly oaks); (iii) conserving large trees within the stands;

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:[10.1007/s10531-012-0415-y](https://doi.org/10.1007/s10531-012-0415-y)) contains supplementary material, which is available to authorized users.

I. Király

Department of Plant Taxonomy, Ecology and Theoretical Biology, Loránd Eötvös University, Pázmány P. stny. 1/C, Budapest 1117, Hungary

J. Nascimbene

Department of Life Sciences, University of Trieste, via Giorgieri 10, 34100 Trieste, Italy

F. Tinya

Köztársaság u. 1/B, Zirc 8420, Hungary

P. Ódor (✉)

MTA Centre for Ecological Research, Institute of Ecology and Botany, Alkotmány u. 2-4, Vácrátót 2163, Hungary
e-mail: odor.peter@okologia.mta.hu

(iv) providing the presence of shrub and regeneration layer; (v) creating heterogeneous light conditions. For these purposes tree selection and selective cutting management seem more appropriate than shelterwood system.

Keywords Stand structure · Tree size · Host preference · Microclimate · Light · Diversity

Abbreviations

DBH Diameter at breast height

SD Standard deviation

Introduction

Forest management considerably influences the diversity and composition of forest dwelling organisms (Bengtsson et al. 2000; Paillet et al. 2010; Peterken 1996) by a direct control on many stand scale conditions such as tree species composition, size distribution of trees, vertical structure, canopy closure, microclimate, dead wood availability and forest continuity. Many studies across different management regimes proved that epiphytic bryophytes and lichens are among the most sensitive components of the forest biota to management induced effects (Aude and Poulsen 2000; Bardat and Aubert 2007; Berg et al. 2002; Nascimbene et al. 2007; Rose 1992; Vanderpoorten et al. 2004). Epiphytic species directly exploit trees as living habitat and therefore tree species composition of stands considerably determines the epiphytic assemblages (McGee and Kimmerer 2002). Many species have preferences to host trees, characterized by different physical and chemical bark conditions (Barkman 1958; Jüriado et al. 2009). More optimal bark conditions of broad-leaved trees (e.g. aspen) explain their importance in the epiphytic diversity of boreal forests (Kuusinen and Penttinen 1999). Tree size and age are also crucial stand level factors for epiphytic diversity (Fritz et al. 2008a; Lie et al. 2009). Over-mature trees host more diverse epiphyte assemblages and many species are significantly associated to them (McGee and Kimmerer 2002; Nascimbene et al. 2009a). Beside the simple area effect, this pattern is also explained by higher habitat (bark) diversity of old trees (Barkman 1958), and by the elongated colonization time, which is crucial for dispersal limited species (Fritz et al. 2008a). During the ageing of trees a directional compositional change (succession) is observed in epiphytic vegetation, which is influenced by deterministic (e.g. changing bark conditions) and stochastic factors (Barkman 1958, Peck and Frelich 2008). The third important group of stand level variables influenced by management are microclimate (air humidity and temperature) and light conditions, which can considerably modify the host and size related effects (Hauck and Javkhan 2008; Mazimpaka et al. 2010; Ranius et al. 2008).

However, on coarser spatial and temporal scales, other drivers are crucial in the composition of epiphytic communities, as macro-climatic conditions (Bates et al. 2004; Marini et al. 2011), elevation (Berryman and McCune 2006), landscape level forest continuity (Snäll et al. 2004) and historical factors (Berg et al. 2002; Rose 1992). Unfortunately, the separation of the importance of different factors acting at different spatial levels is not

obvious, because most studies focused on one definite spatial scale (as tree, stand, landscape or continent related factors).

Despite the fact that epiphytic bryophytes and lichens occupy the same physical space, interact each other and are potentially limited by the same environmental conditions, only few studies compared their environmental limitations and interactions. Beside the many similarities (host preference, tree size and age effects, fragmentation effects), lichen assemblages are supposed to be more limited by light and less sensitive to desiccation than bryophytes (Gustafsson and Eriksson 1995; Ranius et al. 2008).

This study investigated the influence of potential environmental factors on epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales (stand and tree level) in managed Central-European mixed forests. At stand level, tree species composition, stand structure, light and microclimate conditions, landscape characteristics and management history, while at tree level host species, tree size and light conditions were tested as potential explanatory variables. At stand level, specialist epiphytic bryophytes and forest specialist lichens were distinguished as functional groups. Beside the general exploration of the relationships between environmental factors and epiphyte richness, this study aimed at improving forest biodiversity conservation of the studied region.

Materials and methods

Study area

The study area is in Őrség National Park (N 46°51'–55' and W 16°07'–23') at the westernmost part of Hungary (Fig. 1). The annual mean temperature is 9.0–9.5 °C, the precipitation is 700–800 mm. The elevation is between 250–350 m, the landscape is divided into hills and wide valleys (Dövényi 2010). The bedrock consists of alluviated gravel and loess. On hills, the most common soil types are pseudogleyic and lessivage brown forest soils, while in valleys mire and meadow soils with an acidic upper layer can be found. The soil of forests is acidic and nutrient poor (0–30 cm, pH 4.3, carbon 3.09 %, nitrogen 0.12 %, A. Bidló pers. comm.).

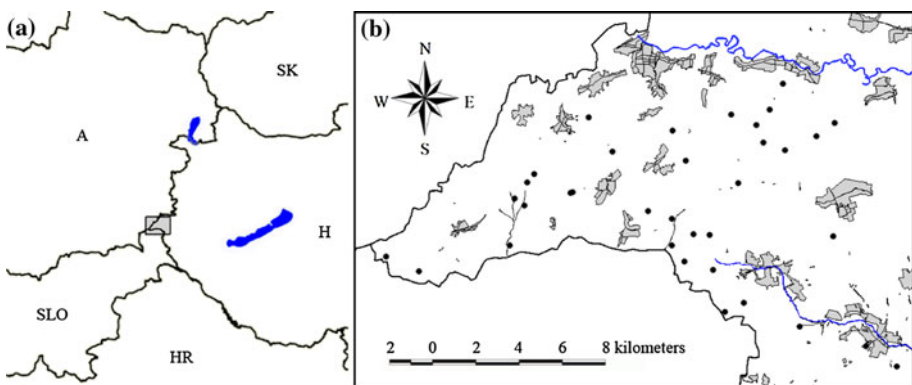


Fig. 1 Geographical position of the studied area **a** grey rectangle and the studied plots, **b** represented by black dots, built-up areas are grey

The vegetation is dominated by beech (*Fagus sylvatica*), sessile and pedunculate oak (*Quercus petraea* and *Q. robur*), hornbeam (*Carpinus betulus*), Scots pine (*Pinus sylvestris*) and Norway spruce (*Picea abies*), forming monodominant and mixed stands as well. The proportion of different mixing tree species (*Betula pendula*, *Populus tremula*, *Castanea sativa*, *Prunus avium*, etc.) is relatively high (Tímár et al. 2002).

Most of the original forests of the region were cut in the middle ages and in the secondary stands the proportion of pioneer tree species (such as *P. sylvestris* and *B. pendula*) and the cover of acidofrequent herbs, bryophytes and lichens increased. Special cultivation forms as ridging on arable lands and litter collection in forests contributed to the leaching and acidification of the soil. The landscape is still determined by historical processes, however, the traditional cultivation forms are given up, and this led to the increase of deciduous trees and mesophytic herbs in forests. Nowadays, the largest part of the Órség National Park (as all National Parks in Hungary) is managed harmonizing timber production and conservation purposes. In private forests spontaneous stem selection system resulting in uneven aged stands, while in state forests shelterwood silvicultural system with a rotation period of 70–110 years are applied (Tímár et al. 2002).

Data collection

Thirty-five stands were selected by stratified random sampling from the database of the Hungarian National Forest Service (Fig. 1). Preliminary inclusion criteria of site selection were as follows: dominant trees older than 70 years, more or less level slope, absence of ground-water influence and spatial independence of sites (the distance was minimum 500 m between the stands). Because we wanted to represent the characteristic tree species combinations of the region the compartments of the database were grouped according to tree species combination types and the studied plots were randomly selected within the groups.

Within each stand, a 40 × 40 m plot was pointed out for stand structural measurements. Geographical position, circumference, species identity, height, height of crown base and crown projection were measured of each tree with diameter at breast height (DBH) larger than 5 cm. Average diameter and length of logs thicker than 5 cm diameter and longer than 0.5 m were recorded. Density of sapling species (tree or shrub individuals taller than 0.5 m and thinner than 5 cm DBH) was recorded. Relative light conditions (percentage of above canopy total light) was modelled in 36 systematically arranged points at 1.3 m height by tRAYcy model (Brunner 1998) using tree position and size data (Tinya et al. 2009a). For tree level analyses, the light conditions in the position of each tree individuals were modelled also by the tRAYcy model predicting relative light values for the position of trees at 1.0 m height. Air humidity and temperature were measured in the middle of the plots at 1.3 m height using Voltcraft DL-120 TH data loggers in 24 h measurements with 5 min recording frequency. The measurements of all plots were carried out within a five days period. During this period two reference plots were measured permanently. Eight temperature and air humidity measurements were carried out during three vegetation periods (2009 June, October; 2010 June, August, September, October; 2011 March, May). Geographical position of the plots was given in meters based on the Hungarian Geographical Projection (EOV). As landscape variables, proportion of forests (stand age older than 20 yr), clearcuts (stand age younger than 20 yr) and non-forested areas (settlements, meadows, arable lands) was estimated around the plots within a circle with 300 m radius, using maps and data of the Hungarian National Forest Service. Data on management

history were generated based on the map of the Second Military Survey of the Habsburg Empire from 1853 (Arcanum 2006). The existence of forest in the plots was registered (as binary variable) and the proportion of forested area in the historical landscape (in the circle of 300 m radius) was calculated.

Epiphytic bryophytes and lichens were recorded in 30 × 30 m plots positioned in the middle of the 40 × 40 m plots. The occurrence of bryophyte and lichen species was recorded in every living tree with minimum 20 cm DBH from the base to 1.5 m height. The nomenclature followed Hill et al. (2006) for mosses, Grolle and Long (2000) for liverworts and Nimis and Martellos (2003) for lichens.

Data analyses

At stand level, general linear regression models were built to explore relationships between epiphyte richness and potential explanatory variables (Faraway 2005). As response variables we considered the total number of species of both bryophytes and lichens and the species richness of two functional groups: one including specialist epiphytic bryophytes (Orbán and Vajda 1983; Smith 2004) and one including lichens mainly related to forest habitats (forest specialists) according to their ecological requirements (Nimis and Martellos 2008). Saxicolous bryophytes were ranked among specialist epiphytes, because rocks lack in the region, and saxicolous species occur exclusively on trees (Online Resource Table 2).

The measured and derived explanatory variables are listed in Table 1. The proportion of tree species was expressed based on their volumes. Volumes of trees were calculated by species specific equations from DBH and height variables (Sopp and Kolozs 2000). *Q. petraea*, *Q. robur* and *Q. cerris*. were merged as oaks, rare tree species were merged as mixing trees. Tree species diversity was expressed by Shannon index with natural logarithm based on the relative volume of species (Shannon and Weaver 1949). Diversity of landscape elements was calculated in the same way. Plot level light conditions were expressed as the mean and standard deviation of relative light using the 36 measurements. Because these two variables were strongly correlated, a linear regression was used between standard deviation as dependent and mean as explanatory variables. The residuals of standard deviation were used during the modelling as descriptor of light heterogeneity independent from the mean. For air humidity and temperature, differences were calculated from the two reference plots. Relative daily mean and range values were expressed for both variables and averaged over the eight measurements. Some explanatory variables (proportion of tree species, light variables) were ln transformed before the analysis. All variables were standardized (zero mean, one standard deviation).

Before modelling, preliminary selection and data exploration were performed. The dependent variables satisfied the normality condition and were not transformed. Pairwise correlation analyses and graphical explorations were carried out between the dependent variables and potential explanatory variables. Inter-correlations among explanatory variables were also checked. Only those explanatory variables were included to linear model selection that significantly correlated with the dependent variables, had homogenous scatter plots with it, and their inter-correlations with other explanatory variables were low (the absolute values of the correlation coefficients were lower than 0.35). After the preliminary selection, 5–8 explanatory variables got into the selection procedure of regression models. The minimal adequate model was built with backward elimination using deviance analysis with F-test (ANOVA). Second order interactions were also considered. After modelling, the normality and variance homogeneity of residuals were checked.

Table 1 Explanatory variables of stand level analyses and their minimum, maximum and mean values based on the 35 studied plots

Explanatory variable	Minimum	Maximum	Mean
Tree species composition			
Tree species richness	2.0	10.0	5.6
Tree species diversity (species-volume Shannon-diversity)	0.19	1.95	0.92
Relative volume of tree species (beech, hornbeam, oaks, Scotch pine, mixing species)	–	–	–
Stand structure			
Mean DBH (cm)	13.6	40.6	26.3
Coefficient of variation of DBH	0.2	1.0	0.5
Tree density (stems/ha)	218.7	1318.7	591.2
Shrub density (stems/ha)	0.00	4706.2	952.2
Big tree density (DBH > 50 cm, stems/ha)	0.0	56.2	17.3
Basal area (m ² /ha)	24.1	49.7	34.2
Snag volume (m ³ /ha)	0.0	64.6	12.1
Log volume (m ³ /ha)	1.2	35.6	10.8
Light conditions			
Mean relative light (%)	4.8	40.3	16.0
Standard deviation of relative light	0.7	15.2	3.9
Microclimate			
Temperature difference (K)	–0.9	0.7	–0.1
Temperature range difference (K)	–0.4	2.5	0.9
Air humidity difference (%)	–1.8	3.3	0.8
Air humidity range difference (%)	–2.3	6.6	1.9
Geographical position			
EOV (Hungarian Geographical Projection) coordinates of longitude and latitude (m)	–	–	–
Landscape variables			
Proportion of landscape elements (%; forests, clearcuts, non-forested areas) ^a	56.9	100.0	89.8
Diversity of landscape elements	0.11	1.86	1.11
Management history (in the 19th century)			
Proportion of forest in the landscape (%)	24.0	100.0	76.6
Plot was a forest (binary)	–	–	–

DBH diameter at breast height

^a The values are the percentage of forests

At tree level, species richness of bryophytes and lichens were analyzed by general linear mixed models (Zuur et al. 2009). The dependent variables were ln transformed. The fixed effects were tree species (beech, pine, hornbeam, oak, mixing species), DBH and tree level relative light; plot was applied as random factor. Full models included all interaction terms. Fixed effect selection was made by maximum likelihood method; random effect was tested by restricted maximum likelihood method (Faraway 2006).

In all the models, trees without lichens or bryophytes were also included. Data analyses were carried out by R 2.14.0 (The R Development Core Team 2011) and by the R package “nlme” (Pinheiro et al. 2011).

Results

Stand level analyses

Sixty bryophyte and forty-four lichen species were recorded in 35 plots on 971 trees (Online Resource). From the 971 studied tree individuals 225 were beech, 344 pine, 324 oak, 56 hornbeam and 22 mixing tree species. For bryophytes the mean stand level species richness was 14.0 ± 5.0 (SD, standard deviation), the range was 5–27, while for lichens the mean was 9.8 ± 3.7 (SD), the range was 3–20. Bryophyte and lichen richness were significantly positively correlated to each other ($r = 0.39$, $p = 0.019$, $df = 34$). Twenty-five specialist epiphytic bryophytes (the mean was 6.7 ± 2.5 (SD), the range was 1–11) and twenty forest specialist lichens (the mean was 5.2 ± 2.2 (SD), the range was 2–11) were found. The correlation between the species richness of specialist epiphytic bryophytes and forest specialist lichens was not significant ($r = 0.08$, $p = 0.627$, $df = 34$).

Considering the regression models (Table 2), for bryophyte species richness stand structure was determinant: shrub density and tree species diversity were the most important positive factors, while tree density with a negative effect and big trees with a positive one were far less important; the model explained 54 % of the total variance. These variables significantly correlated with bryophyte species richness, the absolute values of correlation coefficients were higher than 0.4 (Fig. 2). Air humidity was also significantly correlated with bryophyte species richness (Fig. 2, $r = 0.42$), however, it was excluded during the model selection. As an alternative model air humidity could be used instead of shrub density, the two variables were slightly inter-correlated ($r = 0.36$, $p = 0.034$). Because of higher R^2 and better model diagnostics, shrub density was used in the final model. For lichens, the proportion of oaks and shrub density were the most determinant factors accounting for 50 % of the total variance (Table 2). The interaction between these two factors had a negative influence in the model, so the positive effect of shrub layer was less important in oak dominated stands than in other stand types. High temperature range and the amount and heterogeneity of light also increased lichen species richness. The model had high predictive power, R^2 was 0.68.

The visual interpretation of these relationships showed, that shrub density was a key variable for the species richness of both organism groups (Fig. 2). However, for other variables their responses were different: for epiphytic bryophytes big tree density, tree species diversity and air humidity had higher importance, for lichens oak proportion and light were more determinant (Fig. 2). In the model for specialist bryophytes, mean DBH was the most determinant variable, pine proportion had a negative effect, but the positive effect of DBH was more pronounced in pine dominated stands than in other stand types (positive interaction, Table 2). The model explained 41 % of the total variance. Forest specialist lichens were positively determined by the amount and heterogeneity of light and tree species diversity (the model explained 45 % of the total variance). Generally, the R^2 of the models for specialist groups were lower than for general species richness.

Tree level analyses

Mean tree level species richness was 2.9 ± 2.1 (SD) for bryophytes and 2.2 ± 1.5 (SD) for lichens. For bryophytes oak, for lichens oak and hornbeam were the most species rich hosts (Fig. 3). Correlation between tree level species richness of bryophytes and lichens was 0.34 ($p < 0.001$).

Table 2 Significant explanatory variables in the stand level regression models for species richness

Explanatory variables	Estimate	Variance %	F-values
Bryophyte $R^2 = 0.54$, $F(4,30) = 10.81^{***}$			
Shrub density	2.2432	23.43	17.16 ^{***}
Tree species diversity	1.7725	18.35	13.44 ^{***}
Tree density	-1.7202	10.52	7.71 ^{**}
Big tree density	1.0029	6.74	4.94 [*]
Lichens $R^2 = 0.68$, $F(6,28) = 13.06^{***}$			
Oak proportion	1.2341	20.05	21.32 ^{***}
Shrub density	1.0348	19.98	21.25 ^{***}
Temperature range difference	1.1628	13.1	17.66 ^{***}
Oak proportion: shrub density	-1.3548	10.99	11.69 ^{**}
Standard deviation of relative light	0.8006	6.95	7.39 [*]
Mean relative light	1.0029	4.76	5.06 [*]
Specialist bryophytes $R^2 = 0.41$, $F(3,31) = 9.02^{***}$			
Mean DBH	1.3174	26.05	26.05 ^{***}
Pine proportion	-0.0791	8.46	8.46 [*]
DBH: pine proportion	1.0984	12.10	12.10 [*]
Forest specialist lichens $R^2 = 0.45$, $F(3,31) = 10.12^{***}$			
Standard deviation of relative light	1.0786	22.67	13.91 ^{***}
Tree species diversity	1.0307	18.57	11.39 ^{**}
Mean relative light	0.9593	8.23	5.05 [*]

R^2 : adjusted coefficient of determination; estimate: the parameter of the variable in the regression equation; variance %: percentage of the explained variance by the explanatory variable within the model; F-statistics were used to estimate the significance of the variables and the models

DBH diameter at breast height

Significance levels are indicated by stars: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Tree species was the most determinant factor for both bryophytes and lichens (Table 3; Fig. 4). The effect of plot (random factor) was also considerable in both cases. The amount of light and DBH had a quite strong effect for lichens, while in case of bryophytes they were far less important (Table 3). The highest bryophyte species richness was predicted for oaks (between 3 and 5), the lowest (hardly more than 1) for pine (Fig. 4). Tree size effect was strong on every broad-leaved species (the most important on hornbeam), while on conifers size effect was not found. Light effect was strong on beech and mixing tree species, while bryophyte species richness on oak, pine and hornbeam was independent from light conditions. For lichens, hornbeam was the species-richest tree, however contrary to other tree species, its richness was not influenced by tree size and light.

Discussion

In our managed forests epiphytic bryophyte and lichen richness are influenced by similar environmental factors mainly related to tree species composition, stand structure and microclimate. However, while tree species composition is strongly influential for both

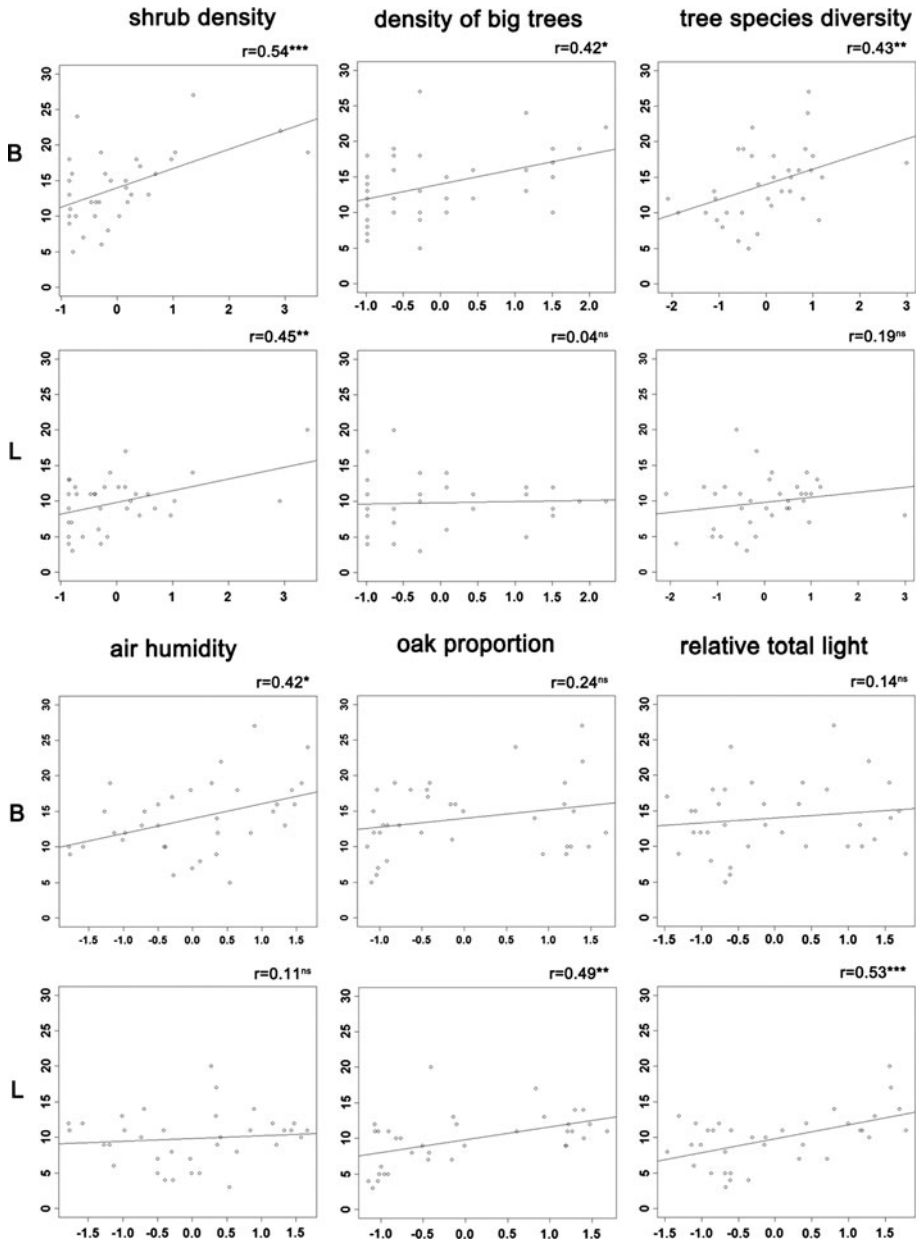


Fig. 2 Correlations of bryophyte (*B*) and lichen (*L*) species richness between some selected explanatory variables, indicated as columns. *Vertical axes*: species richness values; *horizontal axes*: standardized values of the explanatory variables. *r* represents the correlation coefficients ($n = 35$); their significance is indicated by stars: *ns* non-significant; $*p < 0.05$; $**p < 0.01$; $***p < 0.001$

groups, bryophytes proved to be more sensitive than lichens to forest structure and air humidity and lichens were more to light conditions sensitive than bryophytes. Historical and landscape factors were not influential.

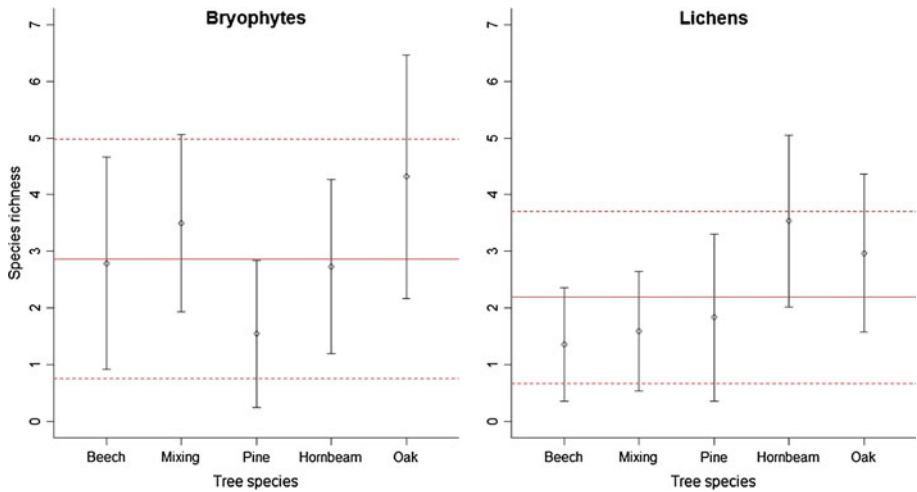


Fig. 3 Tree level species richness of bryophytes and lichens on different tree species. Points are the means, whiskers are the standard deviations. *Solid lines* are general means, *dashed lines* are general standard deviations

Table 3 Mixed effect regression models for tree level bryophyte and lichen species richness as dependent variables

	Log.ratio	
	Bryophytes	Lichens
Fixed effects	364.32*** (100 %)	264.94*** (100 %)
Tree species	295.94*** (81.2 %)	169.18*** (63.9 %)
DBH	22.86*** (6.3 %)	47.37*** (17.9 %)
Relative light	5.19* (1.4 %)	60.96*** (23.0 %)
Tree species: DBH	14.84** (4.1 %)	12.39* (4.7 %)
Tree: light	12.60* (3.5 %)	9.15 ^{ns} (3.5 %)
Random factor (plot)	347.46***	246.06***

Explanatory variables were tree species, relative light and their interactions as fixed factors; and plot as random factor. Fixed effect selection was made by maximum likelihood method (*ML*), random effect was tested by restricted maximum likelihood method (*REML*) using the Chi^2 distribution for the estimation of significance. For comparison the log.ratio (*log-likelihood ratio*) of the explanatory variables within fixed effect was explained as percentage

DBH diameter at breast height

Significance levels were indicated by stars: *ns* non-significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Tree species composition and host tree species

The positive correspondence between the diversity of trees and epiphytes is a general phenomenon in the forests of the temperate zone (McGee and Kimmerer 2002; Nascimbene et al. 2009b). In our stands, tree species diversity greatly improved epiphyte richness. Deciduous trees are generally species richer than coniferous and their presence in conifer dominated stands is a key factor for epiphyte richness (Cleavitt et al. 2009; Gustafsson and Eriksson 1995; Kuusinen and Penttinen 1999).

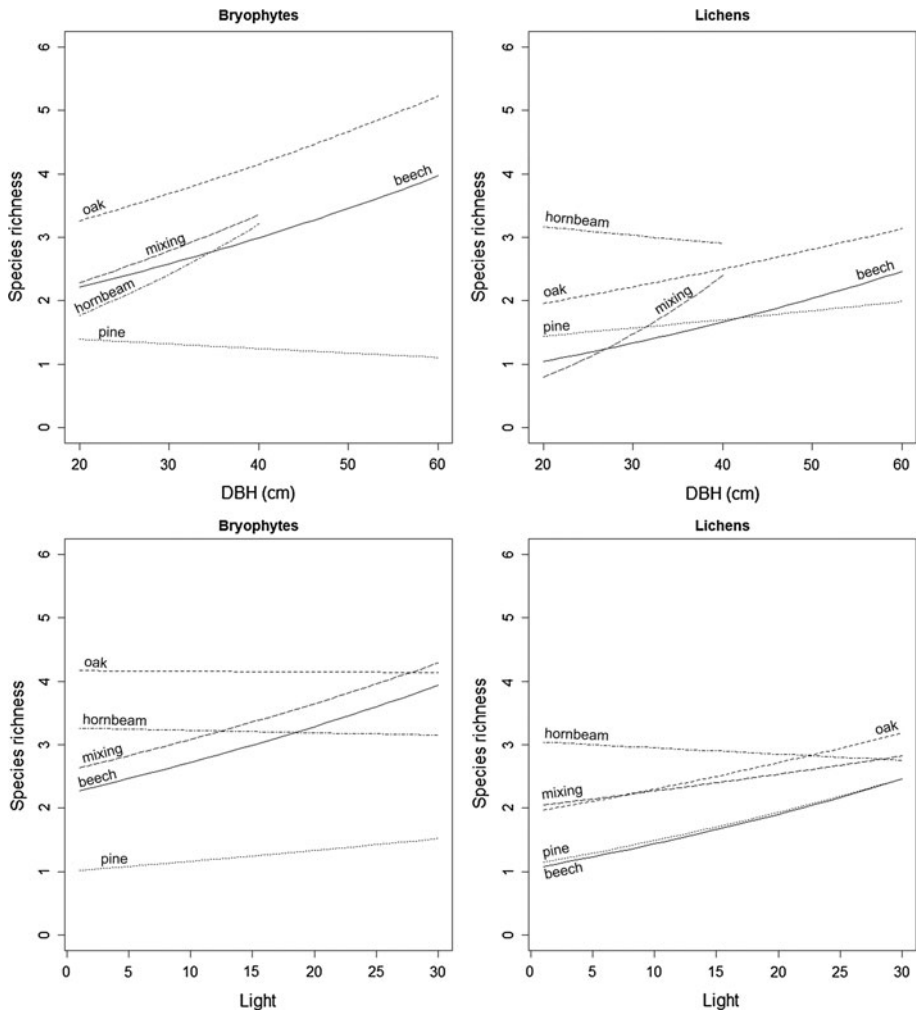


Fig. 4 Predicted tree level species richness values of bryophytes and lichens (*in columns*) using tree species, DBH (*top figures*) and relative light (*bottom figures*) as explanatory variables. For DBH effect light, for light effect DBH was fixed at their median values. Tree species are indicated by different line types and text. For hornbeam and mixing trees the range of diameter was lower than for other trees, because the abundance of larger individuals is low in the studied region

This result is also corroborated by tree level analyses that emphasize the importance of tree species reflecting the strong host preference of epiphytes (Berg et al. 2002; Király and Ódor 2010; Slack 1976; Szövényi et al. 2004). Host preference is driven by bark texture, chemistry, water and nutrient supply of different tree species (Barkman 1958; Hauck and Javkhan 2008). The mesotrophic, wrinkle-rich bark of oaks provides wind-proof, moist microhabitats suitable for both epiphyte groups. On this tree species, bryophytes may establish huge populations with high cover values that are often overgrown by large lobed foliose lichens. Epiphytes on the smoother bark of beech and hornbeam are more exposed to hardships of environment (e.g. stemflows, sun exposure, desiccating winds). However, it

is noteworthy that hornbeam is relevant for lichen richness, mainly hosting crustose species that may be favoured because of the lack of competition with bryophytes and foliose lichens (Ranius et al. 2008). Conifers (especially pine) are colonized only by a few species. The bark of pine is very acidic, and its loose flaked surface hinders the establishment and growth of epiphytes. Moreover, pine minimizes the lead of rainwater to the trunk creating very dry conditions unsuitable for bryophytes and lichens (Barkman 1958).

Stand structure and tree size

In general, both bryophytes and lichens are sensitive to stand structure and tree size (Fritz et al. 2008a; McGee and Kimmerer 2002). However, in our study this group of environmental factors was relevant especially for bryophytes, while it had a weaker effect on lichens. In particular, the positive effect of the shrub layer for bryophytes can be explained in term of local humidity (Gustafsson and Eriksson 1995; Ranius et al. 2008), providing shaded conditions that protect bryophytes from wind and desiccation (Thomas et al. 2001). This factor positively influences also lichen richness, although lichen diversity was not clearly related to air humidity. The importance of the shrub layer for lichens is higher under less favourable situations where it may mitigate the dryer condition of the bark. Where light is not a limiting factor the positive effect of the shrub layer may override the potential negative effect of shading (Aude and Poulsen 2000).

Density of big trees was also a significant explanatory variable for bryophyte species richness. Large trees with cracked, decayed bark and deeper bark fissures have a variety of microhabitats, and provide longer colonization and successional time for dispersal limited species (Fritz et al. 2008a; Lie et al. 2009). Moreover, large over-mature trees can create a temporal bridge between the tree generations before and after forest harvest providing the stands with the survived, local source populations of epiphyte species (Moe and Botnen 1997; Rose 1992). However, large, over-mature trees are very rare in the forests of the region (they are practically missing from our dataset), which is probably a major limiting factor of the regional epiphytic diversity. This can also be the explanation that on tree level the effect of tree size was relatively low. However, the effect of tree size is specific to the studied organism groups and hosts. For bryophytes the bark of pine is unfavourable independently from the size of the trees. Hornbeam has a particular assemblage of preferential lichen species, which can occur with similar probability on small as well as on large trees.

Microclimate and light

Microclimate conditions and the amount and heterogeneity of light had considerable importance for lichens, while these factors did not directly influenced the diversity of bryophytes, although shrub layer was correlated with air humidity. In the studied forests terricolous bryophyte species show positive correlations with light, but epiphytes and epixylic species are independent from it (Tinya et al. 2009b). For forest lichens, the heterogeneity of light conditions has the same importance as tree species diversity. The stronger light demand of lichens compared to bryophytes is supported by many studies (Gustafsson and Eriksson 1995; Humphrey et al. 2002). The higher light demand and better desiccation tolerance of lichens is the reason that single, veteran trees as remnants of grazed forests or forested meadows are more important for the conservation of lichens than for bryophytes (Löhmus and Löhmus 2011; Moe and Botnen 1997; Rose 1992). In our study, a mosaic of sunny and shady patches provides enough light for lichens and concurrently they avoid desiccation.

Historical and landscape-scaled factors

Many studies emphasized the importance of historical factors in the diversity of epiphytes. The continuity of the forest stands (Fritz et al. 2008b; Rose 1992) and the permanent presence of over-mature individuals (Hazell and Gustafsson 1999; Moe and Botnen 1997) are crucial for the survival of sensitive and dispersal limited epiphytic species. Epiphytes, especially lichens, are very sensitive to the landscape pattern (fragmentation and isolation) of their potential habitat (Buckley 2011; Löbel et al. 2006a, b; Snäll et al. 2004). Neither historical nor landscape level factors influenced the species richness of epiphytes in this study. The forest cover in the near-by landscape of the plots (circle of 300 m radius) was high (89.8 %, Table 1), and it was also relatively high in the end of 19th century (76.6 %, Table 1). These values were much lower considering the whole studied region: 56 and 38 %, respectively (Gyöngyössi 2008). The secondary stands of the region had been using by humans quite intensively for centuries, over-mature, large trees are very rare in the region. The species pool of the recent epiphyte assemblages mainly contains species adapted to these conditions, species sensitive to fragmentation and forest continuity probably disappeared in the historical past.

Conclusion

Our study suggests that tree species diversity and composition are key factors for the diversity of both epiphyte groups. Especially oaks hosts species rich assemblages, but for lichens hornbeam is also important, while the species richness on pine is very low. However, bryophytes are more influenced by stand structure of the managed forests (high shrub density, presence of large trees), while lichens are more sensitive to light conditions. Bryophytes prefer more humid, shaded forests, while for the current regional species pool of lichens more open conditions are optimal. Most predictors that were included in the models can be directly influenced by management. The main strategy of management focusing on epiphyte diversity should be the maintenance of tree species diversity in mixed stands, increment the proportion of deciduous trees (mainly oaks), conserving large trees within the stands, providing the presence of shrub and regeneration layer, creating heterogeneous light conditions. Even-aged forests with one-layered, closed canopy are adverse for epiphytes. Tree selection system and selective cutting would be the best management to achieve these conditions. Some studies support the usefulness of this management systems for epiphytes (Aude and Poulsen 2000; McGee and Kimmerer 2002), while some others question it preferring shelterwood management (Bardat and Aubert 2007). In forests maintained by shelterwood management system the retention of relatively large patches of older trees is important for the diversity of epiphytes (Hazell and Gustafsson 1999; Löhmus and Löhmus 2011). These patches will provide safe-sites for the survival of epiphytes and mitigate microclimate stress after harvest. In addition, extended rotation and regeneration periods may be applied in shelterwood management to improve the conditions for epiphytic bryophytes and lichens.

Acknowledgments We thank László Bodoncz, Francesco Bortignon, Marilena Dalle Vedove, Gergely Kutszegi, Zsuzsa Mag, Sára Márialigeti, István Mazál, Ákos Molnár, Balázs Németh, Gábor Lengyel and Ildikó Pados for their help in the field survey. The project was funded by Hungarian Science Foundation (OTKA 79158) and the Őrség National Park Directorate.

References

- Arcanum (2006) A második magyar katonai felmérés 1806–1869 [Second military survey of the Habsburg Empire 1806–1869] DVD-room. Arcanum Kft, Budapest
- Aude E, Poulsen RS (2000) Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish Fagus forest. *Appl Veg Sci* 3:81–88
- Bardat J, Aubert M (2007) Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biol Conserv* 139:47–66
- Barkman JJ (1958) Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen
- Bates JW, Roy DB, Preston CD (2004) Occurrence of epiphytic bryophytes in a 'tetrad' transects across southern Britain. 2. Analysis and modelling of epiphyte-environment relationships. *J Bryol* 26:181–197
- Bengtsson J, Nilsson SG, Franc A, Menozzi P (2000) Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *For Ecol Man* 132:39–50
- Berg A, Gårdenfors U, Hallingbäck T, Norén M (2002) Habitat preferences of red-listed fungi and bryophytes in woodland key habitats in southern Sweden—analyses of data from a national survey. *Biodivers Conserv* 11:1479–1503
- Berryman S, McCune B (2006) Estimating epiphytic macrolichen biomass from topography, stand structure and lichen community data. *J Veg Sci* 17:157–170
- Brunner A (1998) A light model for spatially explicit forest stand models. *For Ecol Man* 107:19–46
- Buckley HL (2011) Isolation affects tree-scale epiphytic lichen community structure on New Zealand mountain beech trees. *J Veg Sci* 22:1062–1071
- Cleavitt NI, Dibble AC, Werier DA (2009) Influence of tree composition upon epiphytic macrolichens and bryophytes in old forests of Acadia National Park, Maine. *Bryol* 112:467–487
- Dövényi Z (ed) (2010) Magyarország kistájainak katesztere [Cadastre of Hungarian regions]. MTA Földrajztudományi Intézet, Budapest
- Faraway JJ (2005) Linear models with R. Chapman and Hall, London
- Faraway JJ (2006) Extending the linear model with R. Chapman and Hall, London
- Fritz Ö, Niklasson M, Churski M (2008a) Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Appl Veg Sci* 12:93–106
- Fritz Ö, Gustafsson L, Larsson K (2008b) Does forest continuity matter in conservation? - A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biol Conserv* 141:655–668
- Grolle R, Long DG (2000) An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *J Bryol* 22:103–140
- Gustafsson L, Eriksson I (1995) Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. *J Appl Ecol* 32:412–424
- Gyöngyössi P (2008) Gyantásország. Történeti adatok az őrségi erdők erdészeti és természetvédelmi értékeléséhez [Historical data to value forests in Őrség with a view to forest management and nature conservation]. Kerekérdő Alapítvány, Szombathely
- Hauk M, Javkhlan S (2008) Epiphytic lichen diversity and its dependence on bark chemistry in the northern Mongolian dark taiga. *Flora* 204:278–288
- Hazell P, Gustafsson L (1999) Retention of trees at final harvest - evaluation of a conservation technique using epiphytic bryophyte and lichen transplants. *Biol Conserv* 90:133–142
- Hill MO, Bell N, Bruggeman-Nannaenga MA et al (2006) An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J Bryol* 28:198–267
- Humphrey JW, Davey S, Peace AJ, Ferris R, Harding K (2002) Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biol Conserv* 107:165–180
- Jüriado I, Liira J, Paal J, Suija A (2009) Tree and stand level variables influencing diversity of lichens on temperate broad-leaved trees in boreo-nemoral floodplain forests. *Biodivers Conserv* 18:105–125
- 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. *Biol Conserv* 143:2063–2069
- Kuusinen M, Penttinen A (1999) Spatial pattern of the threatened epiphytic bryophyte *Neckera pennata* at two scales in a fragmented boreal forest. *Ecography* 22:729–735
- Lie MH, Arup U, Grytnes JA, Ohlson M (2009) The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. *Biodivers Conserv* 18:3579–3596
- Löbel S, Snäll T, Rydin H (2006a) Species richness patterns and metapopulation processes - evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography* 29:169–182
- Löbel S, Snäll T, Rydin H (2006b) Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. *J Ecol* 94:856–868

- Löhmus A, Löhmus P (2011) Epiphyte communities on the trunks of retention trees stabilise in 5 years after timber harvesting, but remain threatened due to tree loss. *Biol Conserv* 143:891–898
- Marini L, Nascimbene J, Nimis PL (2011) Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Sci Total Environ* 409:4381–4386
- Mazimpaka V, Medina NG, Lo Giudice R, Garilleti R, Lara F (2010) Tree age-dependent changes among epiphytic bryophyte communities in Mediterranean environments. A case study from Sicily (Italy). *Plant Biosyst* 144:241–249
- McGee GG, Kimmerer RW (2002) Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, U.S.A. *Can J For Res* 32:1562–1576
- Moe B, Botnen A (1997) A quantitative study of the epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* at Havra, Osteroy, western Norway. *Plant Ecol* 129:157–177
- Nascimbene J, Marini L, Nimis PL (2007) Influence of forest management on epiphytic lichens in a temperate beech forest of northern Italy. *For Ecol Man* 247:43–47
- Nascimbene J, Marini L, Motta R, Nimis PL (2009a) Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodivers Conserv* 18:1509–1522
- Nascimbene J, Marini L, Nimis PL (2009b) Influence of tree species on epiphytic macrolichens in temperate mixed forests of northern Italy. *Can J For Res* 39:785–791
- Nimis PL, Martellos S (2003) A second checklist of the lichens of Italy with a thesaurus of synonyms. Museo Regionale di Scienze Naturali Saint-Pierre, Valle d'Aosta
- Nimis PL, Martellos S (2008) ITALIC — The Information System on Italian Lichens. Version 4.0, University of Trieste, Dept. of Biology, <http://dbiodbs.univ.trieste.it>. Accessed 25 Nov 2012
- Orbán S, Vajda L (1983) Magyarország mohafldrájának kézikönyve [Bryophyte Flora of Hungary]. Akadémiai Kiadó, Budapest
- Paillet Y, Berges L, Hjäältén J et al (2010) Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conserv Biol* 24:101–112
- Peck JE, Frelich LE (2008) Moss harvest truncates the successional development of epiphytic bryophytes in the Pacific Northwest. *Ecol Appl* 18:146–158
- Peterken GF (1996) Natural woodland, ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge University Press, Cambridge
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, The R Development Core Team (2011) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-102
- 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. *J Veg Sci* 19:653–662
- Rose F (1992) Temperate forest management: its effect on bryophyte and lichen floras and habitats. In: Bates JW, Farmer AM (eds) Bryophytes and lichens in a changing environment. Clarendon, Oxford, pp 211–233
- Shannon CE, Weaver W (1949) The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana
- Slack NG (1976) Host specificity of bryophytic epiphytes in eastern North America. *J Hattori Bot Lab* 41:107–132
- Smith AJE (2004) The moss flora of Britain and Ireland. Cambridge University Press, Cambridge
- Snäll T, Hagstrom A, Rudolphi J, Rydin H (2004) Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales - importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27:757–766
- Sopp L, Kolozs L. (2000) Fatömegszámítási táblázatok [Tables for calculating wood volume.] Állami Erdészeti Szolgálat, Budapest
- Szövényi P, Zs Hock, Tóth Z (2004) Phorophyte preferences of epiphytic bryophytes in a stream valley in the Carpathian Basin. *J Bryol* 26:137–146
- The R Development Core Team (2011) R. 2.14.0. A language and environment. <http://www.r-project.org>. Accessed 25 Nov 2012
- Thomas SC, Liguori DA, Halpern CB (2001) Corticolous bryophytes in managed Douglas-fir forests: habitat differentiation and responses to thinning and fertilization. *Can J Bot* 79:886–896
- Tímár G, Ódor P, Bodoncz L (2002) Az Őrségi Tájvédelmi Körzet erdeinek jellemzése [The characteristics of forest vegetation of the Őrség Landscape Protected Area]. *Kanitzia* 10:109–136
- Tinya F, Mihók B, Márialigeti S, Mag Zs, Ódor P (2009a) A comparison of three indirect methods for estimating understory light at different spatial scales in temperate mixed forests. *Community Ecol* 10:81–90
- Tinya F, Márialigeti S, Király I, Németh B, Ódor P (2009b) The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Őrség, Western Hungary. *Plant Ecol* 204:69–81
- Vanderpoorten A, Engels P, Sotiaux A (2004) Trends in diversity and abundance of obligate epiphytic bryophytes in a highly managed landscape. *Ecography* 27:567–576
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith G (2009) Mixed effects models and extension in ecology with R. Springer, New York



Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests



Péter Ódor^{a,*}, Ildikó Király^b, Flóra Tinya^b, Francesco Bortignon^c, Juri Nascimbene^d

^a MTA Centre for Ecological Research, Institute of Ecology and Botany, Alkotmány u. 2-4, H-2163 Vácraátót, Hungary

^b Department of Plant Systematics, Ecology and Theoretical Biology, Eötvös University, Pázmány P. stny. 1/C, H-1117 Budapest, Hungary

^c Via Cal Piccole, 2, Montebelluna, Italy

^d Department of Life Sciences, University of Trieste, via Giorgieri 10-34100, Trieste, Italy

ARTICLE INFO

Article history:

Received 27 February 2013

Received in revised form 27 June 2013

Accepted 1 July 2013

Keywords:

Mosses
Lichenized fungi
Tree species composition
Microclimate
Light conditions

ABSTRACT

Epiphytic bryophytes and lichens are an important component of the endangered forest biota in temperate forests, their diversity and composition patterns being regulated by tree, stand and landscape scale factors. The aim of this study is to improve ecological understanding of such factors in managed coniferous–deciduous mixed forests of Hungary in the context of forest management. In particular, this study investigate the effect of tree species composition, stand structure (tree size distribution, shrub layer and dead wood), microclimate (light, temperature and air humidity), landscape and historical factors on the stand level and tree level composition of epiphytic bryophytes and lichens. The relationships were explored by multivariate methods (redundancy analysis, canonical correspondence analysis and variation partitioning) and indicator species analysis. Tree species is among the most important driver of species composition in both organism groups. For bryophytes, the continuity of forest microclimate and the presence of shrub layer are also important, while lichen assemblages are influenced by light availability. Landscape and historical variables were less influential than stand scale factors. On the basis of our results, the main strategy of management focusing on epiphyte diversity conservation should include: (1) the maintenance of tree species diversity in mixed stands; (2) increasing the proportion of deciduous trees (mainly oaks and hornbeam); (3) the maintenance of large trees within the stands; (4) the presence of shrub and regeneration layer; (5) the creation of heterogeneous light conditions.

© 2013 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Epiphytic bryophytes and lichens comprise a considerable part of the forest biota in the temperate and boreal zone (Barkman, 1958; Ellis, 2012; Smith, 1982). In moist boreal coniferous forests they play an important role in ecosystem processes, influencing water balance and nutrient accumulation (McCune, 1993; Pike, 1978; Pypker et al., 2006a,b). In deciduous and mixed forests their biomass is smaller, but they largely contribute to forest biodiversity (Coppins and Coppins, 2005; Slack, 1977).

Their diversity and composition patterns are regulated by tree, stand and landscape scale factors (Barkman, 1958; Bartels and Chen, 2012; Ellis, 2012; Hauck, 2011; Marini et al., 2011; Nascim-

bene et al., 2012). Many studies focused on tree level patterns have emphasized that different tree species in the same locality maintain diverse epiphytic assemblages (Mezaka et al., 2012; Slack, 1976; Szövényi et al., 2004) as an effect of different chemical–physical features of the bark (Bates and Brown, 1981; Fritz and Heilmann-Clausen 2010; Gustafsson and Eriksson, 1995). Tree size and age are also relevant determinants of epiphyte diversity; larger and older trees maintain more diverse assemblages than younger ones, with many associated species (Fritz et al., 2008a; Lie et al., 2009; Nascimbene et al., 2009a). This phenomenon has a complex explanation: big trees provide larger colonization surface (area effect), and old trees ensure longer time for the establishment and growth of local populations, also providing higher microhabitat diversity. On a tree, a clear vertical zonation of epiphytes is observed, which appears in the vertical distribution of different growth forms, and functional traits (Fritz, 2009; McCune, 1993). This is influenced mainly by microclimatic factors as light availability and air humidity (Hosokawa and Odani, 1957; Peck et al., 1995).

At the stand scale, the importance of tree species diversity in driving epiphytic assemblages reflects the host preferences of

Abbreviations: CCA, canonical correspondence analysis; DBH, diameter at breast height; DCA, detrended correspondence analysis; ISA, indicator species analysis; RDA, Redundancy Analysis; SD, standard deviation.

* Corresponding author. Tel.: +36 28 360122/124; fax: +36 28 360110.

E-mail addresses: odor.peter@okologia.mta.hu (P. Ódor), ykiraly@gmail.com (I. Király), tflora@freemail.hu (F. Tinya), francescobortignon@hotmail.it (F. Bortignon), jnascimbene@units.it (J. Nascimbene).

many epiphytes (Mezaka et al., 2012; Palmer, 1986). However, at this spatial scale also microclimatic factors (light, air humidity and temperature), and structural elements modifying microclimate (canopy openness, shrub layer and vertical structure of the canopy) are very influential for epiphytes (Király et al., 2013; Song et al., 2012). Moreover, old-growth unmanaged stands maintain more diverse epiphytic communities than managed forests (Lesica et al., 1991), providing higher microhabitat and substrate diversity (e.g. higher tree species richness, tree size heterogeneity and presence of veteran trees, quantity and quality of dead wood). The continuity of the forest stands and the available substrates is determinant for many dispersal limited species (Fritz et al., 2008b; Rose, 1992).

At the landscape scale, many epiphytic species are regulated by metapopulation dynamics (Johansson et al., 2012; Löbel et al., 2006; Snäll et al., 2003). The mortality of the local populations is regulated mainly by deterministic factors, as the cessation of the host trees, while the colonization of new areas is influenced by stochastic factors (Löbel et al., 2006; Roberge et al., 2011). The landscape scale distribution of many epiphyte species is limited by their dispersal ability, especially for asexual species with high substrate specificity (Johansson et al., 2012; Löbel and Rydin, 2009), particularly where potential microhabitats have very isolated distributions across the landscape. These species are very sensitive to past and recent habitat fragmentation, and the longevity of the available substrates (Snäll et al., 2004).

Tree, stand and landscape scale factors are considerably modified by human activities which have made cryptogamic epiphytes a threatened group in temperate forests (Paillet et al., 2010). Supported by historical and archeobotanical evidences, 30–80% of these species disappeared from the Atlantic region of Europe before the 18th century (Rose, 1992; Ellis et al., 2011). Recent land use, especially forest management (including timber production and conservation purposes), has considerable influence on survival and local population size of these organisms (Nascimbene et al., 2013a). For this reason, it is necessary to explore the most important regulating factors acting at different spatial scales across regions. While the effect of host species is relatively widely studied for epiphytes there is a lack of information concerning the effect microclimate and stand structure that in our study are accounted for with a set of directly measured variables. The separation of stand level and tree level composition and the comparison of the effects of environmental constraints between epiphytic bryophytes and lichens are also novel to this study.

This study aimed to investigate the effect of potentially relevant factors in determining the bryophyte and lichen diversity of coniferous-deciduous mixed forests in Hungary. In particular, it will explore the effect of tree species composition, stand structure (tree size distribution, shrub layer and dead wood), microclimate (light, temperature and air humidity), and landscape and historical factors on the stand level composition of epiphytic bryophytes and lichens. A similar analysis was also conducted at the tree level, assessing the effect of tree species, tree size and light conditions on epiphytic assemblages on individual trees. Preferences of individual epiphyte species to different tree species were also tested. This study is closely related to Király et al. (2013), which investigated species richness patterns of epiphytes utilising the same dataset.

2. Materials and methods

2.1. Study area

The study area is located in Órség National Park (N 46°51′–55′ and W 16°07′–23′), West Hungary (Fig. 1). The elevation is 250–350 m, the mean annual temperature is 9.0–9.5 °C and the

precipitation is 700–800 mm (Dövényi, 2010). The bedrock consists of alluviated gravel and loess, the most common soil types are pseudogleyic and lessivage brown forest soils, which are nutrient poor and slightly acidic (pH of the 0–30 cm layer is 4.0–4.8, Bidló pers. comm.).

The study area is dominated by beech (*Fagus sylvatica* L.), sessile and pedunculate oak (*Quercus petraea* L. and *Quercus robur* L.), hornbeam (*Carpinus betulus* L.), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), forming monodominant and mixed stands as well. The proportion of different subordinate tree species (*Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L., *Castanea sativa* Mill., *Prunus avium* L., etc.) is relatively high (Tímár et al., 2002). The main forest habitat types of the region are sessile oak-hornbeam woodlands (Hungarian habitat code: K2), acidofrequent beech woodlands (Hungarian habitat code: K7a), and acidofrequent mixed coniferous forests (Hungarian habitat code: N13) (Bölöni et al., 2008).

Most of the original forests of the region were cut in the middle ages and in the regrown secondary forest the proportion of pioneer tree species (such as *P. sylvestris* and *B. pendula*) and the cover of acidofrequent herbs, bryophytes and lichens increased (Gyöngyössi, 2008; Tímár et al., 2002). Today, the mixed forests with natural tree species composition are increasingly managed harmonizing timber production and conservation purposes. In private forests, stem selection is applied by local farmers without real management planning, while state forests are managed by shelterwood silvicultural systems with a rotation period of 70–110 years (Tímár et al., 2002).

2.2. Data collection

Thirty-five 2–10 ha sized stands were selected by stratified random sampling from the database of the Hungarian National Forest Service (Fig. 1). In all studied stands the age of the dominant trees was between 70 and 110 years. The topography was more or less flat and the top-soil was not influenced by ground-water. The forest stand compartments of the database were grouped according to tree species combination types and the studied plots (5–10 per type) were randomly selected within the groups. In this way the sample represented the main tree species combinations of the region, including a continuous gradient in the proportion of the main tree species. The distance between selected stands was a minimum of 500 m.

Within each stand, a 40 m × 40 m plot was established for stand structure measurements. For each tree with DBH larger than 5 cm geographical position, circumference, species identity, height, height of crown base, and crown projection were recorded. Average diameter and length of logs thicker than 5 cm diameter and longer than 0.5 m were also recorded as well as density of sapling species (tree or shrub individuals taller than 0.5 m and thinner than 5 cm DBH). Relative light conditions (percentage of above canopy total light) were modelled by the tRAYci model (Brunner, 1998) using the position, size and canopy data of the trees (see details in Tinya et al., 2009). For stand level conditions, light values were predicted in 36 systematically arranged points at 1.3 m height using a grid of 5 m intervals. For tree level analyses, relative light values were predicted in the position of each individual tree. Air humidity and temperature were measured in the middle of the plots at 1.3 m height using Voltcraft DL-120 TH data loggers in 24 h measurements with 5 min recording frequency. The measurements of all plots were carried out within a five days period. During this period two reference plots were measured permanently. Eight temperature and air humidity measurements were carried out during three vegetation periods (2009 June, October; 2010 June, August, September, October; 2011 March, May). Geographical

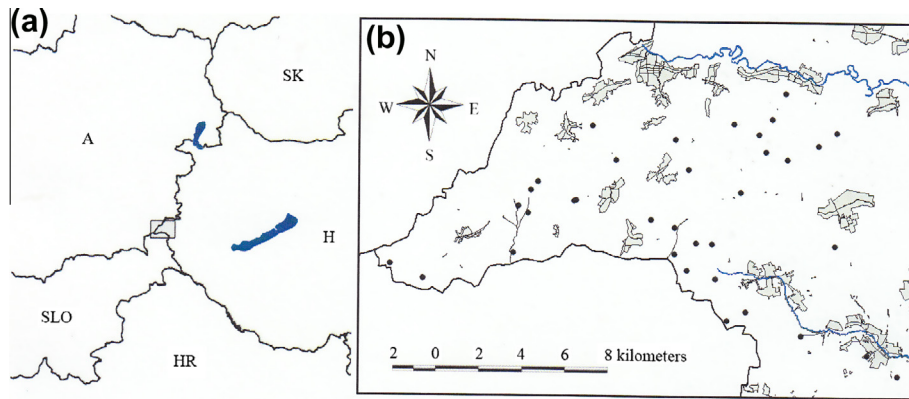


Fig. 1. Location of the study area (a, grey rectangle) and the geographical positions of the 35 plots (b, black dots), built-up areas are shown by grey. A = Austria; SLO = Slovenia; HR = Croatia; H = Hungary; SK = Slovakia.

position of the plots was given in meters based on the Hungarian Geographical Projection (EOV).

Landscape variables including proportion of forests (stand age older than 20 yr), clearcuts (stand age younger than 20 yr) and non-forested areas (settlements, meadows and arable lands) were estimated around the plots within a circle of 300 m radius, using maps and data of the Hungarian National Forest Service. Data on management history were generated based on the map of the Second Military Survey of the Habsburg Empire from 1853 (Arcanum, 2006). The existence of forest in the plots (as a presence/absence variable) was recorded and the proportion of forested area in the historical landscape (in the circle of 300 m radius) was calculated.

Epiphytic bryophytes and lichens were recorded in 30 m × 30 m plots positioned in the middle of the 40 m × 40 m plots. The absolute cover of bryophyte and lichen species (in dm²) was estimated on every living tree with minimum 20 cm DBH, surveying the whole trunk from the base to 1.5 m height. Nomenclature of bryophytes followed Hill et al. (2006) and Grolle and Long (2000), while ecological requirements follow Király et al. (2013). For bryophytes, specialist and facultative epiphytes were separated, species belonging to the first group occur exclusively on bark in the region, while facultative epiphytes can also live on soil or decayed wood; the categorisation of each species is included in Király et al. (2013). Nomenclature and ecological information on lichens are based on Nimis and Martellos (2008).

2.3. Data analysis

The relationships between species composition of the two epiphyte groups and environmental variables were explored by ordination techniques both at stand and tree level. For both taxon groups, principal component analysis and detrended correspondence analysis (DCA) were used as indirect preliminary analysis. At stand level, the DCA revealed relatively short gradient lengths along the ordination axes for both organism groups (1.7–2.4 SD units), which presume a linear response between species and explanatory variables (ter Braak and Smilauer, 2002). Therefore, the relationships between species composition and environmental variables were further explored by variation partitioning (Peres-Neto et al., 2006) and redundancy analysis (RDA, Leps and Smilauer, 2003; Podani, 2000). At tree level, the gradient length of the DCA axes were longer (5.2–7.4 SD units) presuming a unimodal species–environmental gradient response (ter Braak and Smilauer, 2002). For this reason, canonical correspondence analysis (CCA) was used as direct ordination techniques. At tree level, the association of epiphytic species to tree species were evaluated by indicator species analysis (ISA, Dufrene and Legendre, 1997; Legendre and Legendre, 1998). In all cases, bryophytes and lichens

were analysed separately. In stand level ordinations, the performance of each epiphyte species was expressed as total cover (in dm²) within each plot. Cover values were ln transformed before the analysis and species occurring in less than four plots were excluded.

The measured and derived explanatory variables used for RDA are listed in Table 1. The proportion of tree species (beech, hornbeam, oak, Scots pine, Norway spruce and subordinate trees) was expressed based on their volumes. Volume of trees was calculated by species specific equations from DBH and tree height (Sopp and Kolozs, 2000). *Q. petraea*, *Q. robur* and *Q. cerris* L. were merged as oaks, rare tree species were merged as subordinate trees. Tree species diversity was expressed by Shannon index with natural logarithm based on the relative volume of species (Shannon and Weaver, 1949). The Shannon index with natural logarithm was also used for the expression of landscape diversity using the relative cover of the landscape elements. Stand level light conditions were expressed as the mean and standard deviation of relative light using 36 measurements. Since these two variables were strongly correlated, a linear regression was performed between standard deviation as dependent and mean values as explanatory variable. The residuals of standard deviation were then used as independent descriptor of light heterogeneity. For air humidity and temperature, differences were calculated from the two reference plots. Relative daily mean and range values were expressed for both variables and averaged over the eight measurements.

For fulfilling normality conditions, some explanatory variables (proportion of tree species and light variables) were ln transformed before the analyses. All variables were standardized (zero mean, one standard deviation). Variation partitioning was carried out to explore the amount of variance in the species assemblages accounted for by the main groups of explanatory variables (Leps and Smilauer, 2003; Peres-Neto et al., 2006). The studied groups of explanatory variables were tree species composition, stand structure, microclimate (including light conditions) and landscape-historical variables (Table 1). For the final RDA model individual explanatory variables were used (Table 1). The significant explanatory variables were selected by manual forward selection. Before the statistical selection, collinearity between the explanatory variables was checked by pairwise correlations. Strongly correlated variables ($r > 0.6$) were excluded from the selection. The effect of explanatory variables was tested by *F*-statistics via Monte-Carlo simulation with 499 permutations. The accepted significance level was 0.05 (Leps and Smilauer, 2003; ter Braak and Smilauer, 2002). The significance of the first and all canonical axes was tested in a similar way. Because the longitude geographical position had a significant effect in the RDA of lichens it was used in the final model as covariable.

Table 1
Explanatory variables used in stand level analyses. Their minimum, maximum and mean values are given where appropriate from the 35 studied plots.

Explanatory variable	Minimum	Maximum	Mean
<i>Tree species composition</i>			
Tree species richness	2.0	10.0	5.6
Tree species diversity ^a	0.19	1.95	0.92
Proportion of tree species (beech, hornbeam, oaks, Scots pine, subordinate trees)	–	–	–
<i>Stand structure</i>			
Mean DBH (cm)	13.6	40.6	26.3
Coefficient of variation of DBH	0.2	1.0	0.5
Tree density (stems/ha)	218.7	1318.7	591.2
Shrub density (stems/ha)	0.00	4706.2	952.2
Big tree density (DBH > 50 cm, stems/ha)	0.0	56.2	17.3
Basal area (m ² /ha)	24.1	49.7	34.2
Snag volume (m ³ /ha)	0.0	64.6	12.1
Log volume (m ³ /ha)	1.2	35.6	10.8
<i>Light conditions</i>			
Mean relative light (%)	4.8	40.3	16.0
Standard deviation of relative light	0.7	15.2	3.9
<i>Microclimate</i>			
Temperature difference (K)	–0.9	0.7	–0.1
Temperature range difference (K)	–0.4	2.5	0.9
Air humidity difference (%)	–1.8	3.3	0.8
Air humidity range difference (%)	–2.3	6.6	1.9
<i>Geographical position</i>			
EOV (Hungarian Geographical Projection) coordinates of longitude and latitude (m)	–	–	–
<i>Landscape variables</i>			
Proportion of landscape elements (% forests, clearcuts, non-forested areas) ^b	56.9	100.0	89.8
Diversity of landscape elements ^a	0.11	1.86	1.11
<i>Management history (in the 19th century)</i>			
Proportion of forest in the landscape (%)	24.0	100.0	76.6
Plot was a forest (binary)	–	–	–

DBH diameter at breast height.

^a Shannon diversity.

^b The values are the percentage of forests.

For tree level ordinations, species occurring on less than 5 trees and trees bearing less than 3 epiphytic species were eliminated from the analysis. Tree level cover values of the epiphytic species were ln transformed before the analysis. In CCA, the explanatory variables included were tree species identity, DBH and light conditions. Tree species identity was used as a factor (beech, hornbeam, oak, pine and subordinate species) and plot identity was treated as covariable. The effects of the explanatory variables, as well as the effect of the canonical axes (first and all axes) were tested with the same method used for stand level analysis. The permutations were restricted to the blocks of the covariable (plots). In all direct ordinations, the scaling of biplots was focused on species correlations (Leps and Smilauer, 2003; ter Braak and Smilauer, 2002).

For ISA, the preference of each epiphytic species to tree species was analysed separately considering only species occurring on minimum 10 trees. Trees without epiphytes were included in this analysis, considering beech, hornbeam, oak, and pine. The indicator values of the epiphytic species were tested via Monte-Carlo simulation using 1000 permutations. The accepted significance level was lower than 0.01.

Multivariate analyses were carried out with Canoco for Windows 4.5 (ter Braak and Smilauer, 2002), the ISA was performed in R 2.14.0 environment (The R Development Core Team, 2011) using the labdsv package (Roberts, 2012), for variation partitioning the vegan package were used (Oksanen et al., 2011).

3. Results

3.1. Descriptive statistics

60 bryophyte and 44 lichen species were recorded in 35 plots on 971 trees (225 beeches, 344 pines, 324 oaks, 56 hornbeams,

and 22 subordinate trees). For bryophytes the mean stand level species richness was 14.0 ± 5.0 (SD, standard deviation), the range was 5–27, while for lichens the mean was 9.8 ± 3.7 (SD), the range was 3–20. Mean tree level species richness was 2.9 ± 2.1 (SD) for bryophytes and 2.2 ± 1.5 (SD) for lichens. Details of species richness patterns can be found in Király et al. (2013). In the stand level ordinations, 27 bryophytes and 26 lichens were included. In the tree level ordinations, 27 species and 492 trees were included for bryophytes and 30 species and 349 trees for lichens. For ISA, 22 bryophytes and 22 lichens occurring on 949 trees were considered. The species and their authorities, their stand level frequencies, abbreviations and inclusions in different analyses are listed in the Appendix.

3.2. Stand level species composition

For bryophytes, variables related to tree species composition and stand structure explained the largest part of the species variance, while for lichens tree species composition and microclimate were the most important (Fig. 2). The effect of landscape-historical variables was less influential for both organism groups than stand level explanatory variables.

After forward selection, six explanatory variables were significant in the RDA model of bryophytes, oak proportion being the most important and only one variable was related to landscape (Table 2). The first two canonical axes of the RDA explained 30.3% of the species variance, both the first and all canonical axes were significant ($F = 7.12$, $P < 0.002$ and $F = 3.65$, $P < 0.002$, respectively). The first RDA axis (explained variance 20.3%) expressed a tree species composition gradient (pine-oak), but tree size and forest cover also influence it (Fig. 3). The second RDA axis (explained variance 10.1%) was mainly a shrub layer – forest microclimate gradient.

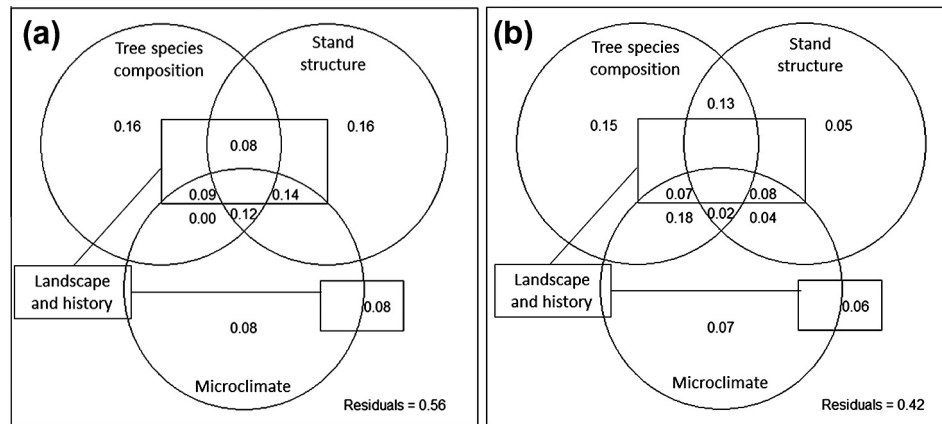


Fig. 2. Variation partitioning of bryophyte (a) and lichen (b) assemblages among the following groups of explanatory variables: tree species composition, stand structure, microclimate (including light) and landscape-historical variables (boxes).

Table 2

Explained variance of the significant explanatory variables used in the stand level redundancy analysis (RDA).

Variables	Variance (%)	F-value	P
<i>Bryophytes</i>			
Oak proportion	14	5.5	0.002
Temperature difference	8	3.2	0.002
Mean DBH	8	3.4	0.002
Pine proportion	5	2.5	0.002
Recent forest cover	5	2.4	0.014
Shrub density	4	1.9	0.042
<i>Lichens</i>			
Mean relative light	22	9.5	0.002
Pine proportion	20	11.2	0.002
Oak proportion	7	4.7	0.002
Hornbeam proportion	4	2.8	0.004
Basal area	4	2.3	0.008

The most common epiphytic species (*Hypnum cupressiforme*, *Platygyrium repens*, *Isothecium alopecuroides*, *Radula complanata*, *Frullania dilatata*) were related to oak. Beside their oak preference, some specialist epiphytic species (*Metzgeria furcata*, *Ulota crispata*, *Homalia trichomanoides*) were also related to larger trees. Species enhanced by shrub layer, and cooler microclimate were facultative epiphytes (*Polytrichastrum formosum*, *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Plagiothecium laetum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Plagiomnium affine*), mainly occurring on the bottom of the trunks. These species can establish also on soil and dead wood. Most epiphytic bryophytes avoided pine dominated stands, exceptions were the epixylic *Lophocolea heterophylla* and *Dicranella heteromalla* living mainly on bare soil.

For lichens, five significant explanatory variables were included in the RDA model, from which light was the most important, and three variables represented tree species composition (Table 2). Landscape-historical variables were not selected for the model. The first two canonical axes of the RDA explained 51.9% of the species variance, both the first and all canonical axes were significant ($F = 12.71$, $P < 0.002$ and $F = 8.00$, $P < 0.002$, respectively). The first RDA axis was positively correlated with mean relative light and oak proportion and negatively correlated with basal area and hornbeam proportion (Fig. 4). The second RDA axis represented a pine proportion gradient. Species associated with pine (e.g. *Dimerella pineti*, *Chaenotheca ferruginea*, *Hypocenomyce scalaris*) were acidophilic lichens which typically establish on the bark of conifers. Species associated with hornbeam and positively correlated with basal area (e.g. *Graphis scripta*, *Lecanora expallens*) are typical of sub-acidic smooth barked trees, mostly in deciduous forests.

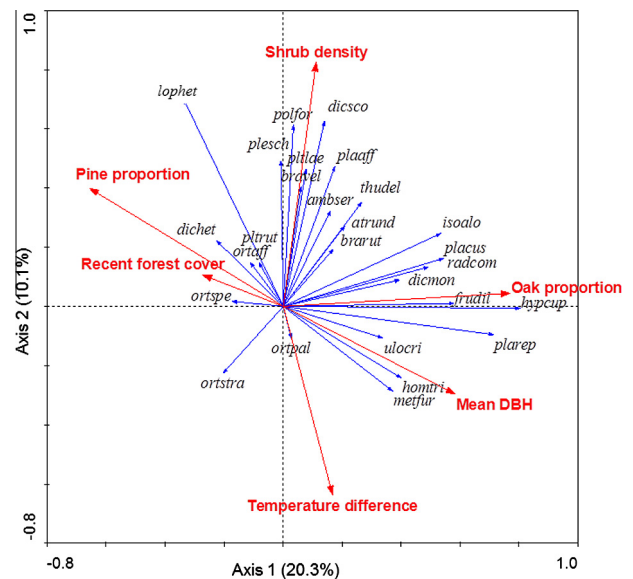


Fig. 3. Ordination biplot of the stand level redundancy analysis of bryophytes. Species are indicated by blue arrows, labelled by the six letter codes (three letters from genus and three from species names, see Table A.1). Explanatory variables are represented by red arrows. Explained variances (%) of the axes are indicated. DBH: diameter at breast height.

Pertusaria amara has a wide ecological range and it often behaves as an aggressive competitor, being able to overgrow other crustose lichens and even bryophytes. *Phlyctis argena*, which was abundant on hornbeam, beech and oak is an aggressive colonizer with optimum in deciduous forests.

The other species associated to oak were mainly large-lobed foliose lichens (e.g. *Parmelia sulcata*, *Flavoparmelia caperata*) with a relatively wide ecological range, preferring open forest sites.

3.3. Tree level species composition

The canonical axes of bryophyte CCA explained 8.15% of the species variance (6.2% for the first two axes) and both the first and all canonical axes were significant ($F = 18.97$, $P < 0.002$ and $F = 6.69$, $P < 0.002$, respectively). All the explanatory variables were significant, but host tree species was the most important, while the effects of DBH and light were less influential (Table 3). The first CCA axis represented an oak-pine gradient (Fig. 5), similarly to stand level results. Very few species preferred pine (positive side

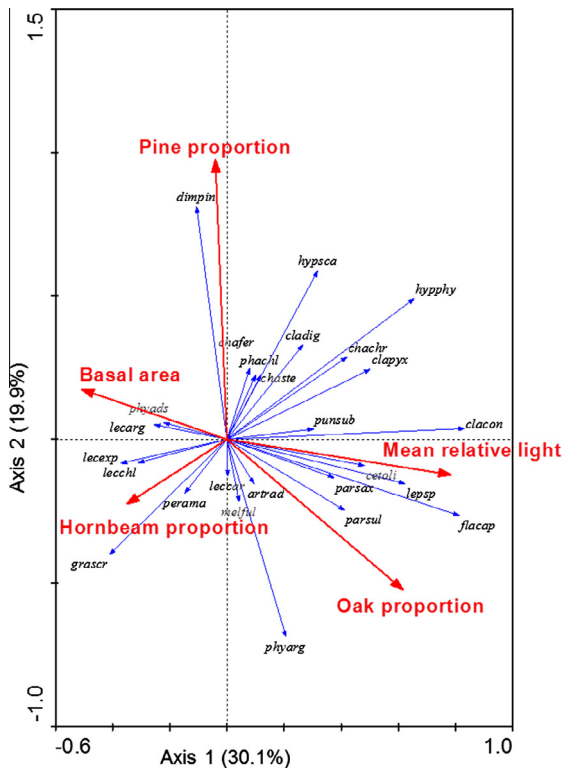


Fig. 4. Ordination biplot of the stand level redundancy analysis of lichens. Species are indicated by blue arrows, labelled by the six letter codes (three letters from genus and three from species names, see Table A.2). Explanatory variables are represented by red arrows (factors) or red arrows (numeric variables). Explained variances (%) of the axes are indicated.

of the first axis), most of them were terricolous bryophytes. Only the epiphytic-epixylic species *L. heterophylla* occurred often on pine. The weft and mat forming pleurocarpic species preferred oak. Some of them were specialists (e.g. *Homalia trichomanoides*, *Isothecium alopecuroides*), but most of them were facultative epiphytes, like *Brachythecium* and *Plagiothecium* species. The second CCA axis was associated with beech and hornbeam. Some small cushion-forming specialists (*Orthotrichum* species, *Ulotia crispa*) preferred the smooth bark of these trees. These bryophytes were less related to large trees than pleurocarpic mosses preferring oak. The ISA corroborated the associations found by CCA (Table 4). Many species were significantly associated with oak, most of them were pleurocarpic, weft-forming bryophyte, but some liverworts (*Metzgeria furcata*, *Radula complanata*) also occurred among them. Cushion-forming *Orthotrichum* species and *Plagiothecium denticulatum* var. *undulatum* were associated with beech. The only species related to pine was *L. heterophylla*.

For lichens, the canonical CCA axes explained 13.6% of the species variance (10.8% the first two axes). Similarly to bryophytes, the

Table 3
Explained variance (conditional effect) of the significant explanatory variables in tree level canonical correspondence analysis (CCA).

Variables	Variance (%)	F-value	P
<i>Bryophytes</i>			
Tree species	7.2	16.7	0.002
DBH	0.6	2.8	0.026
Relative light	0.4	2.0	0.006
<i>Lichens</i>			
Tree species	12.6	18.2	0.002
Relative light	0.5	1.9	0.034
DBH	0.5	1.7	0.012

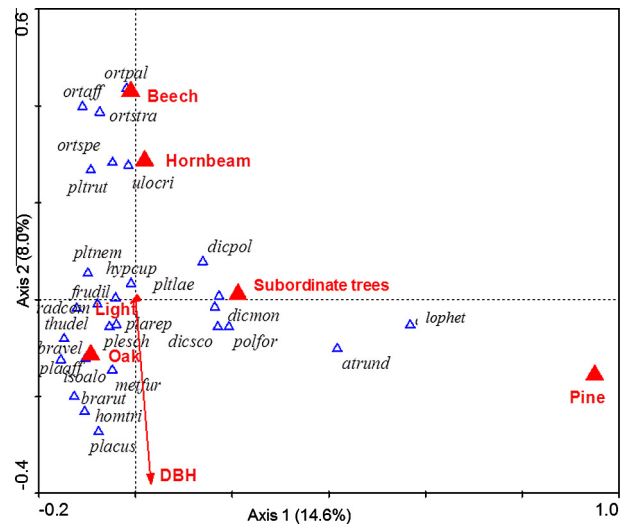


Fig. 5. Ordination biplot of tree level canonical correspondence analysis of bryophytes. Species are indicated by blue triangles, labelled by the six letter codes (three letters from genus and three from species names, see Table A.1). Explanatory variables are represented by red triangles (factors) or red arrows (numeric variables). Explained variances (%) of the axes are indicated. DBH: diameter at breast height.

most important factors for lichens were related to host tree species (Table 3). The first CCA axis mainly represented a pine-oak gradient (Fig. 6). Species associated with pine were typical and common acidofrequent lichens mainly occurring on conifers (*Hypocenomyce scalaris*, *Hypogymnia physodes*). The most typical species on oak were parmelioid sub-acidofrequent lichens such as *Flavoparmelia caperata* and *Parmelia sulcata*, but also *Cladonia coniocraea* was frequent, mainly at the base of the trunks. This oak-related assemblage was potentially noteworthy for conservation since it is locally enriched by sensitive and rare species as *Cetrelia olivetorum* or *Parmotrema perlatum*. The second CCA axis was positively related to hornbeam and negatively to DBH and light conditions. Hornbeam mainly hosted crustose species that usually establish on smooth bark in relatively shaded conditions such in the case of *Graphis scripta*, *Plyctis argena*, and *Pyrenula nitida*. The results of ISA confirmed those of CCA (Table 5). Hornbeam had the highest number of associated species. Although hornbeam had a similar smooth bark as beech, beech had much less associated species (only *Lecanora expallens*). Species related to oak and pine are the same of those highlighted in the CCA section above.

4. Discussion

In our managed forests, tree species composition, stand structure, and microclimate influenced species composition of both epiphytic bryophytes and lichens. Their patterns are mainly driven by similar factors. However, some differences were found that should be accounted for in management practices to enhance the conservation of these important groups.

4.1. Tree species

Tree species was the most important factor driving the composition of both epiphyte groups. In general, this study supports results of other stand scale studies indicating that epiphytic diversity is closely related to tree species richness, especially in mixed coniferous-deciduous forests, because of the different epiphytic assemblages hosted by different tree species (Berg et al., 2002; McGee and Kimmerer, 2002; Mezaka et al., 2012;

Table 5

Indicator species analysis of lichens related to tree species. Only lichen species which were significantly ($P < 0.001$) related to a tree species are listed. Values represent the number of occurrences (frequency) on different tree species.

Species	Beech	Hornbeam	Oak	Pine	Total	Indtree	Indval	P
Number of trees	225	56	324	344	949			
<i>Lecanora expallens</i>	32	1	2	0	35	Beech	0.1164	0.001
<i>Arthonia radiata</i>	1	16	0	0	17	Hornbeam	0.2849	0.001
<i>Graphis scripta</i>	92	49	3	0	144	Hornbeam	0.698	0.001
<i>Lecanora carpinea</i>	1	8	2	0	11	Hornbeam	0.1372	0.001
<i>Lecanora chlorotera</i>	2	18	0	0	20	Hornbeam	0.313	0.001
<i>Pertusaria amara</i>	0	7	8	0	15	Hornbeam	0.1201	0.001
<i>Phlyctis argena</i>	104	47	216	1	368	Hornbeam	0.4552	0.001
<i>Pyrenula nitida</i>	0	12	0	0	12	Hornbeam	0.2143	0.001
<i>Cladonia coniocraea</i>	2	0	145	66	213	Oak	0.3132	0.001
<i>Flavoparmelia caperata</i>	2	0	166	1	169	Oak	0.5114	0.001
<i>Lepraria sp.</i>	46	16	257	65	384	Oak	0.5885	0.001
<i>Parmelia sulcata</i>	2	1	41	1	45	Oak	0.1148	0.001
<i>Chaenotheca ferruginea</i>	0	0	2	32	34	Pine	0.0814	0.002
<i>Dimerella pineti</i>	1	1	7	246	255	Pine	0.6918	0.001
<i>Hypogymnia physodes</i>	0	0	13	81	94	Pine	0.2201	0.001
<i>Hypocenomyce scalaris</i>	0	0	1	86	87	Pine	0.2477	0.001

Total summed number of occurrences (frequencies).

Indtree tree species with the highest indicator values.

Indval indicator value related to the tree species.

P significance of the indicator value.

in our study tree size has a small effect on the composition of bryophyte and no effect on lichen assemblages. This result is probably related to the fact that our forests are managed with relatively short rotation cycles and old, large trees are virtually absent. The age range of our trees was accordingly small even if the range of DBH was probably enough (20–50 cm) to determine an area effect that is however more influential for bryophytes than for lichens (Fritz et al., 2008a). Since forests have a long history of management for timber production it is supposed that dispersal limited species, sensitive to the longevity of the substrate, already disappeared from this region (Hauck et al., 2013).

However, creating set aside areas (like core zones of forest reserves), leaving high density of retention trees after clearcuts, and sparing veteran trees in tree selection silvicultural system could contribute to increase the density of old, large trees of the region. Higher density of these trees could enable the recolonization of the sensitive epiphytic species in the area.

4.3. Microclimate and shrub layer

Light was among the main drivers of lichen composition, while it had scarce effect on bryophytes. It is a general phenomenon that the composition of epiphytic lichens is related to light conditions, determining high diversity of lichens in open forests and on solitary trees (Aptroot, 2012; Coote et al., 2007; Moe and Botnen, 1997; Nascimbene et al., 2013b; Norden et al., 2012). Bryophytes generally prefer more shaded conditions and higher air humidity (Hosokawa and Odani, 1957; Humphrey et al., 2002; Lesica et al., 1991; Ranius et al., 2008). However, some studies emphasize that many specialist epiphytic bryophytes prefer more open conditions as forest edges and solitary trees (Moe and Botnen, 2000; Vanderporten et al., 2004). Studies supporting the positive effect of shaded conditions were carried out in forested regions, as in our case, while studies supporting the positive effect of open conditions were focused on areas where forest cover was low in the landscape. In our forests, only terricolous bryophytes are enhanced by increasing light availability, while epixylic and epiphytic species are related to shaded conditions (Tinya et al., 2009). Many facultative epiphytes are sensitive to microclimatic conditions, preferring relative cool and humid stands (Király et al., 2013). In this perspective, the relevance of the shrub layer in driving bryophytes assemblages could be related to the fact that it enhances local air

humidity (Aude and Poulsen, 2000; Brunialti et al., 2010). In our study region, this structural factor was influential also for the species richness of epiphytic (Király et al., 2013) and ground-floor bryophyte assemblages (Márialigeti et al., 2009). The continuity of forest microclimate, heterogeneous light conditions, and permanent presence of shrub layer could be more easily maintained using tree selection silvicultural system and continuous forest cover forestry methods than in the framework of shelterwood system.

4.4. Landscape and historical factors

Many dispersal limited epiphytic species are sensitive to the fragmentation of their habitat. Both recent (Kuusinen and Penttinen, 1999; Snäll et al., 2003) and historical (Berglund and Jonsson, 2005; Snäll et al., 2004) landscape patterns can determine the spatial distribution of these organisms. However, in our study the effect of these factors was far less important than that of stand level drivers. Landscape and historical factors had no effect on lichen composition, while recent forest cover had a marginal effect on bryophytes. These forests had been managed for centuries, and the forest cover was lower in the past than today (Gyöngyössi, 2008). It is supposed that dispersal limited, specialist species disappeared from the region in the past (Ellis et al., 2011), and the current species pools are adapted to more closed and disturbed conditions. This interpretation is also corroborated by Hauck et al. (2013) that relate the pauperization of the epiphytic lichen flora in temperate forests of north-western Germany with the long lasting human disturbance that caused the replacement of native stands, mainly composed of beech, with oak-hornbeam dominated secondary stands.

5. Conclusions, implications for management

In our study region, forest management aims to harmonize timber production with biodiversity conservation to accomplish the policies of nature protection of the National Park, fitting to the general concept of sustainable forest management. In this perspective, this study proved that the most determinant factors influencing the composition of epiphytes primarily reflect on trends in recent forest management (tree species richness and composition, light and microclimate conditions, shrub layer and presence of large

trees) giving a real opportunity to improve forest biodiversity conservation.

The maintenance of mixed stands including oaks, beech and pine as dominant trees considerably increases the diversity of epiphytic assemblages because of the host preferences of the species. The presence of subordinate trees (thus stands with higher overall tree species richness) is also very important. In particular, hornbeam is a highly suitable host for several lichen species. This tree species is usually not favoured by management practices focused on timber production, but its enhancement should be included in more conservation-oriented practices.

For bryophytes, the continuity of forest microclimate (high and balanced air humidity) is very important. This habitat condition could be provided by enhancing continuous forest cover forestry, presence of shrub layer and heterogeneous vertical structure (Aude and Poulsen, 2000; Király and Ódor, 2010). Lichen assemblages are limited by light availability and the optimal light conditions could be provided by small scale thinning and gap creation (Norden et al., 2012).

On the basis of our results, the main strategy of management focusing on epiphyte diversity conservation should include: (1) the maintenance of tree species diversity in mixed stands; (2) the increase of the proportion of deciduous trees (mainly oaks and hornbeam); (3) the maintenance of large trees within the stands; (4) the presence of shrub and regeneration layer; (5) the creation of heterogeneous light conditions. In this perspective, tree selection silvicultural systems and the approaches of continuous forest cover forestry are likely to be more appropriate for the conservation of epiphytes than shelterwood systems (Aude and Poulsen, 2000; McGee and Kimmerer, 2002; Nascimbene et al., 2013a), even if Bardat and Aubert (2007) emphasized that shelterwood system could provide better conditions for epiphytes at higher spatial scales. In the framework of shelterwood system, the extension of rotation and regeneration periods and the maintenance of a large proportion of retention trees after harvest are widely supported measures to enhance forest epiphytes (Caners et al., 2013; Hannerz and Hanell, 1997; Hazzell and Gustafsson, 1999; Löhmus and Löhmus, 2011).

Acknowledgements

We thank László Bodonczai, Marilena Dalle Vedove, Gergely Kutszegi, Zsuzsa Mag, Sára Márialigeti, István Mazál, Ákos Molnár, Balázs Németh, Gábor Lengyel and Ildikó Pados for their help in the field survey. The project was funded by Hungarian Science Foundation (OTKA 79158) and the Őrség National Park Directorate. Péter Ódor was supported by the Bolyai János Research Scholarship of the Hungarian Academy of Sciences.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.001>.

References

- Aptroot, A., 2012. Changes in the epiphytic flora on four *Tilia* trees in Belgium over 59 years. *Herzogia* 25, 39–45.
- Arcanum, 2006. Digitized Maps of the Habsburg Empire. The Second Military Survey 1806–1869. DVD-Rom. Arcanum Kft., Budapest.
- Aude, E., Poulsen, R.S., 2000. Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish *Fagus* forests. *Appl. Veg. Sci.* 3, 81–88.
- Bardat, J., Aubert, M., 2007. Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biol. Conserv.* 139, 47–66.

- Barkman, J.J., 1958. *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*. Van Gorcum, Assen.
- Bartels, S.F., Chen, H.Y.H., 2012. Mechanisms regulating epiphytic plant diversity. *Crit. Rev. Plant Sci.* 31, 391–400.
- Bates, J.W., Brown, D.H., 1981. Epiphyte differentiation between *Quercus petraea* and *Fraxinus excelsior* trees in a maritime area of South West England. *Vegetation* 48, 61–70.
- Bates, J.W., Proctor, M.C.F., Preston, C.D., Hodgetts, N., Perry, A.R., 1997. Occurrence of epiphytic bryophytes in a 'tetrad' transect across southern Britain 1. Geographical trends in abundance and evidence of recent change. *J. Bryol.* 19, 685–714.
- Bates, J.W., Roy, D.B., Preston, C.D., 2004. Occurrence of epiphytic bryophytes in a 'tetrad' transect across southern Britain. 2. Analysis and modelling of epiphyte – environment relationships. *J. Bryol.* 26, 181–197.
- Berg, A., Gårdenfors, U., Hallingbäck, T., Norén, M., 2002. Habitat preferences of red-listed fungi and bryophytes in woodland key habitats in southern Sweden – analyses of data from a national survey. *Biodivers. Conserv.* 11, 1479–1503.
- Berglund, H., Jonsson, B.G., 2005. Verifying an extinction debt among lichens and fungi in Northern Swedish boreal forests. *Conserv. Biol.* 19, 338–348.
- Böölöni, J., Molnár, Zs., Bíró, M., Horváth, F., 2008. Distribution of the (semi-)natural habitats in Hungary II. Woodlands and shrublands. *Acta Bot. Hung.* 50 (Suppl.), 107–148.
- Boudreault, C., Gauthier, S., Bergeron, Y., 2000. Epiphytic lichens and bryophytes on *Populus tremuloides* along a chronosequence in the southwestern boreal forest of Quebec, Canada. *The Bryologist* 103, 725–738.
- Brunialti, G., Frati, L., Aleffi, M., Marignani, M., Rosati, L., Burrascano, S., Ravera, S., 2010. Lichens and bryophytes as indicators of old-growth features in Mediterranean forests. *Plant. Biosyst.* 144, 221–233.
- Brunner, A., 1998. A light model for spatially explicit forest stand models. *For. Ecol. Manage.* 107, 19–46.
- Caners, R.T., Macdonald, S.E., Belland, R.J., 2013. Bryophyte assemblage structure after partial harvesting in boreal mixedwood forest depends on residual canopy abundance and composition. *For. Ecol. Manage.* 289, 489–500.
- Cobb, A.R., Nadkarni, N.M., Ramsey, G.A., Svoboda, A.J., 2001. Recolonization of bigleaf maple branches by epiphytic bryophytes following experimental disturbance. *Can. J. Bot.* 79, 1–8.
- Coote, L., Smith, G.F., Kelly, D.L., O'Donoghue, S., Dowding, P., Iremonger, S., Mitchell, F.J.G., 2007. Epiphytes of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) plantations in Ireland and the effects of open spaces. *Biodivers. Conserv.* 16, 4009–4024.
- Coppins, B.J., Coppins, A.M., 2005. Lichens – the biodiversity value of western woodlands. *Bot. J. Scotland* 57, 141–153.
- Dövényi, Z., 2010. Magyarország kistájainak katasztere. [Cadastre of Hungarian regions]. MTA Földrajztudományi Kutatóintézet, Budapest.
- Dufrene, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monog.* 67, 345–366.
- Ellis, C.J., Yahr, R., Coppins, B.J., 2011. Archaeobotanical evidence for a massive loss of epiphyte species richness during industrialization in southern England. *Proc. Roy. Soc. B* 278, 3482–3489.
- Ellis, C.J., 2012. Lichen epiphyte diversity: a species, community and trait based review. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 14, 131–152.
- Frisvoll, A.A., Presto, T., 1997. Spruce forest bryophytes in central Norway and their relationship to environmental factors including modern forestry. *Ecography* 20, 3–18.
- Fritz, Ö., Niklasson, M., Churski, M., 2008a. Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Appl. Veg. Sci.* 12, 93–106.
- Fritz, Ö., Gustafsson, L., Larsson, K., 2008b. Does forest continuity matter in conservation? – a study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biol. Conserv.* 141, 655–668.
- Fritz, Ö., 2009. Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation. *Biodivers. Conserv.* 18, 289–304.
- Fritz, Ö., Heilmann-Clausen, J., 2010. Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). *Biol. Conserv.* 143, 1008–1016.
- Grolle, R., Long, D.G., 2000. An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *J. Bryol.* 22, 103–140.
- Gustafsson, L., Eriksson, L., 1995. Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. *J. Appl. Ecol.* 32, 412–424.
- Gyöngyössi, P., 2008. Gyántásország. Történeti adatok az őrségi erdők erdészeti és természetvédelmi értékeléséhez [Historical Data for the Forestry and Conservation Evaluation of the Forests in Őrség Region]. Kerekerdő Alapítvány, Szombathely.
- Hannerz, M., Hanell, B., 1997. Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. *For. Ecol. Manage.* 90, 29–49.
- Hauck, M., de Bruyn, U., Leuschner, C., 2013. Dramatic diversity losses in epiphytic lichens in temperate broad-leaved forests during the last 150 years. *Biol. Conserv.* 157, 136–145.
- Hauck, M., Javkhan, S., 2008. Epiphytic lichen diversity and its dependence on bark chemistry in the northern Mongolian dark taiga. *Flora* 204, 278–288.
- Hauck, M., 2011. Site factors controlling epiphytic lichen abundance in northern coniferous forests. *Flora* 206, 81–90.
- Hazzell, P., Gustafsson, L., 1999. Retention of trees at final harvest – evaluation of a conservation technique using epiphytic bryophyte and lichen transplants. *Biol. Conserv.* 90, 133–142.

- Hill, M.O., Bell, N., Bruggeman-Nannaenga, M.A., Brugges, M., Cano, M.J., Enroth, J., Flatberg, K.I., Frahm, J.P., Gallego, M.T., Garietti, R., Guerra, J., Hedenas, L., Holyoak, D.T., Hyvönen, J., Ignatov, M.S., Lara, F., Mazimpaka, V., Munoz, J., Söderström, L., 2006. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J. Bryol.* 28, 198–267.
- Hosokawa, T., Odani, N., 1957. The daily compensation period and vertical ranges of epiphytes in a beech forest. *J. Ecol.* 45, 901–905.
- Humphrey, J.W., Davey, S., Peace, A.J., Ferris, R., Harding, K., 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biol. Conserv.* 107, 165–180.
- Johansson, V., Ranius, T., Snäll, T., 2012. Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. *Ecology* 93, 235–241.
- John, E., Dale, M.B., 1995. Neighbour relations within the community of epiphytic lichens and bryophytes. *The Bryologist* 98, 29–37.
- 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. *Biol. Conserv.* 143, 2063–2069.
- Király, I., Nascimbene, J., Tinya, F., Ódor, P., 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodivers. Conserv.* 22, 209–223.
- Kuusinen, M., Penttinen, A., 1999. Spatial pattern of the threatened epiphytic bryophyte *Neckera pennata* at two scales in a fragmented boreal forest. *Ecography* 22, 729–735.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Leps, J., Smilauer, P., 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data using Canoco*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S.V., Hong, W.S., 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Can. J. Bot.* 69, 1745–1755.
- Lie, M.H., Arup, U., Grytnes, J.A., Ohlson, M., 2009. The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. *Biodivers. Conserv.* 18, 3579–3596.
- Löbel, S., Snäll, T., Rydin, H., 2006. Species richness patterns and metapopulation processes – evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography* 29, 169–182.
- Löbel, S., Rydin, H., 2009. Dispersal and life history strategies in epiphyte metacommunities: alternative solutions to survival in patchy, dynamic landscapes. *Oecologia* 161, 569–579.
- Löhmus, A., Löhmus, P., 2011. Epiphyte communities on the trunks of retention trees stabilise in 5 years after timber harvesting, but remain threatened due to tree loss. *Biol. Conserv.* 143, 891–898.
- Madzule, L., Brumelis, G., Tjarve, D., 2012. Structures determining bryophyte species richness in a managed forest landscape in boreo-nemoral Europe. *Biodivers. Conserv.* 21, 437–450.
- Márialigeti, S., Németh, B., Tinya, F., Ódor, P., 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodivers. Conserv.* 18, 2223–2241.
- Marini, L., Nascimbene, J., Nimis, P.-L., 2011. Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Sci. Total. Environ.* 409, 4381–4386.
- McCune, B., 1993. Gradients in epiphyte biomass in three *Pseudotsuga-Tsuga* forests of different ages in western Oregon and Washington. *The Bryologist* 96, 405–411.
- McGee, G.G., Kimmerer, R.W., 2002. Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, USA. *Can. J. For. Res.* 32, 1562–1576.
- Mezaka, A., Brumelis, G., Piterans, A., 2012. Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. *Biodivers. Conserv.* 21, 3221–3241.
- Moe, B., Botnen, A., 1997. A quantitative study of the epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* at Havra, Osteroy, western Norway. *Plant. Ecol.* 129, 157–177.
- Moe, B., Botnen, A., 2000. Epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* in four different habitats at Grinde, Leikanger, western Norway. *Plant. Ecol.* 151, 143–159.
- Nascimbene, J., Marini, L., Motta, R., Nimis, P.L., 2009a. Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodivers. Conserv.* 18, 1509–1522.
- Nascimbene, J., Marini, L., Nimis, P.L., 2009b. Influence of tree species on epiphytic macrolichens in temperate mixed forests of northern Italy. *Can. J. For. Res.* 39, 785–791.
- Nascimbene, J., Marini, L., Ódor, P., 2012. Drivers of lichen species richness at multiple spatial scales in temperate forests. *Plant. Ecol. Divers.* 5, 355–363.
- Nascimbene, J., Thor, G., Nimis, P.L., 2013a. Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe – a review. *For. Ecol. Manage.* 298, 27–38.
- Nascimbene, J., Dainese, M., Sitzia, T., 2013b. Contrasting responses of epiphytic and dead wood-dwelling lichen diversity to forest management abandonment in silver fir mature woodlands. *For. Ecol. Manage.* 289, 325–332.
- Nimis, P.L., Martellos, S., 2008. *ITALIC – The Information System on Italian Lichens*. Version 4.0. University of Trieste, Department of Biology, IN4.0/1. <<http://dbiodbs.univ.trieste.it>>.
- Norden, B., Paltto, H., Claesson, C., Gotmark, F., 2012. Partial cutting can enhance epiphyte conservation in temperate oak-rich forests. *For. Ecol. Manage.* 270, 35–44.
- 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>>.
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.-T., Schmidt, W., Standovář, T., Tóthmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R., 2010. Does biodiversity differ between managed and unmanaged forests? A meta-analysis on species richness in Europe. *Conserv. Biol.* 24, 101–112.
- Palmer, M.W., 1986. Pattern in corticolous bryophyte communities of the North Carolina Piedmont: do mosses see the forest or the trees? *The Bryologist* 89, 59–65.
- Peck, J.E., Hong, W.S., McCune, B., 1995. Diversity of epiphytic bryophytes on three host tree species, Thermal Meadow, Hotspring Island, Queen Charlotte Islands, Canada. *The Bryologist* 98, 123–128.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S., Borcard, D., 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87, 2614–2625.
- Pike, L.H., 1978. The importance of epiphytic lichens in mineral cycling. *The Bryologist* 81, 247–257.
- Podani, J., 2000. *Introduction to the Exploration of Multivariate Biological Data*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Pypker, T.G., Unsworth, M.H., Bond, B.J., 2006a. The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. I. Laboratory measurements of water storage. *Can. J. For. Res.* 36, 809–818.
- Pypker, T.G., Unsworth, M.H., Bond, B.J., 2006b. The role of epiphytes in rainfall interception by forests in the Pacific Northwest. II. Field measurements at the branch and canopy scale. *Can. J. For. Res.* 36, 819–832.
- 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. *J. Veg. Sci.* 19, 653–662.
- Roberge, J.M., Bengtsson, S.B.K., Wulff, S., Snäll, T., 2011. Edge creation and tree dieback influence the patch-tracking metapopulation dynamics of a red-listed epiphytic bryophyte. *J. Appl. Ecol.* 48, 650–658.
- Roberts, D.W., 2012. *labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*. R package version 1.5-0. <<http://CRAN.R-project.org/package=labdsv>>.
- Rose, F., 1992. Temperate forest management: its effect on bryophyte and lichen floras and habitats. In: Bates, J.W., Farmer, A.M. (Eds.), *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Clarendon Press, Oxford, pp. 211–233.
- Schmitt, C.K., Slack, N.G., 1990. Host specificity of epiphytic lichens and bryophytes: a comparison of the Adirondack Mountains (New York) and the southern Blue Ridge Mountains (North Carolina). *The Bryologist* 93, 257–274.
- Shannon, C.E., Weaver, W., 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Sillett, S.C., McCune, B., Peck, J.E., Rambo, T.R., 2000. Four years of epiphyte colonization in douglas-fir forest canopies. *The Bryologist* 103, 661–669.
- Slack, N.G., 1976. Host specificity of bryophytic epiphytes in eastern North America. *J. Hatt. Bot. Lab.* 41, 107–132.
- Slack, N.G., 1977. Species diversity and community structure in bryophytes: New York State studies. *Bull. New York State Museum Scientific Survey* 428, 1–70.
- Smith, A.J.E., 1982. Epiphytes and epiliths. In: Smith, A.J.E. (Ed.), *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London, pp. 191–228.
- Snäll, T., Ribero, P.J., Rydin, H., 2003. Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos* 103, 566–578.
- Snäll, T., Hagström, A., Rudolphi, J., Rydin, H., 2004. Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales – importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27, 757–766.
- Song, L., Liu, W.Y., Nadkarni, N.M., 2012. Response of non-vascular epiphytes to simulated climate change in a montane moist evergreen broad-leaved forest in southwest China. *Biol. Conserv.* 152, 127–135.
- Sopp, L., Koložs, L., 2000. *Fatόμεgyszámítási táblázatok [Tables for Calculating Wood Volume]*. Állami Erdészeti Szolgálat, Budapest.
- Szövényi, P., Hock, Zs., Tóth, Z., 2004. Phorophyte preferences of epiphytic bryophytes in a stream valley in the Carpathian Basin. *J. Bryol.* 26, 137–146.
- ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 2002. *Canoco 4.5*. Biometris, Wageningen and Ceske Budejovice.
- The R Development Core Team, 2011. R. 2.14.0. A language and environment. <www.r-project.org>.
- Tinya, F., Mihók, B., Márialigeti, S., Mag, Zs., Ódor, P., 2009. A comparison of three indirect methods for estimating understory light at different spatial scales in temperate mixed forests. *Community Ecol.* 10, 81–90.
- Tímár, G., Ódor, P., Bodoncz, L., 2002. The characteristics of forest vegetation of the Órség Landscape Protected Area. *Kanitzia* 10, 109–136.
- Vanderporten, A., Engels, P., Sotiaux, A., 2004. Trends in diversity and abundance of obligate epiphytic bryophytes in a highly managed landscape. *Ecography* 27, 567–576.