

Faállomány- és egyéb környezeti változók hatása a mohavegetációra
az őrségi erdőkben

Szakdolgozat

2007

Márialigeti Sára
biológus

Eötvös Loránd Tudományegyetem

Témavezető: Dr. Ódor Péter, ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék



Tartalomjegyzék

Összefoglaló	3
Bevezetés és célkitűzések	4
Anyag és módszer	7
A kutatási terület bemutatása	7
Mintavételezés	8
Adatelemzés	9
Eredmények	12
Többváltozós módszerek – redundancia-analízis	12
Regressziós modellek	14
<i>Mohafajszám</i>	14
<i>Specialista epixyl és epifiton fajok száma</i>	15
<i>Ásványi talajfelszínen élő mohák fajszáma</i>	16
<i>Mohaborítás</i>	17
<i>A fán élő mohák borítása</i>	18
<i>Ásványi talajfelszínen élő mohák borítása</i>	19
<i>Gyakori általános talajlakó és opportunista mohák borítása</i>	20
<i>Hypnum cupressiforme borítása</i>	21
<i>Polytrichum formosum borítása</i>	22
<i>Lophocolea heterophylla borítása</i>	23
<i>Pleurozium schreberi borítása</i>	25
Gyepszint és mohaszint kapcsolata	26
Diszkusszió	27
Többváltozós elemzések – Redundancia-analízis	27
Regressziós modellek	28
Gyepszint és mohaszint kapcsolata	33
Kitekintés	34
Köszönetnyilvánítás	36
Irodalom	37
Függelék	41

Összefoglaló

Munkánk során különböző faállományú erdők talaj- és holtfalakó mohavegetációját vizsgáltuk az Őrségi Nemzeti Park területén. Arra a kérdésre kerestük a választ, hogy az erdők fafajösszetétele, vertikális és horizontális szerkezete, újulata, a holtfa mennyisége, a fény- és aljzatviszonyok hogyan befolyásolják a mohaközösség és egyes mohacsoportok (pl. talajlakók, korhadéklakók, specialisták stb.) fajgazdagságát és borítását. Ezen kívül elemeztük a gyepterület- és mohaszint kapcsolatát.

A faállomány térképezését és az egyes faegyedek mérését 40x40 m-es kvadrátokban végeztük. A moha mintavételezést ennek közepén elhelyezkedő 30x30 m-es kvadrátok teljes területét lefedve, több térfolyamati lépésben végeztük, 36 különböző területen. A talajon és a fekvő holtfán található valamennyi mohának abszolút borításbecslését végeztük el.

Eredményeink azt mutatják, hogy az epifiton és epixyl mohacsoport borítását és diverzitását, valamint egyes fán élő fajok (*Hypnum cupressiforme*, *Lophocolea heterophylla*) borítását alapvetően a fekvő holtfa mennyisége határozza meg. A talajlakó mohák (pl. *Polytrichum formosum*, *Pleurozium schreberi*) tömegessége és fajgazdagsága tekintetében fontos tényező a lombavar borítás (negatív hatás) és az ásványi talajfelszín jelenléte (pozitív hatás). E változókat nagymértékben meghatározza a faállomány: az állományalkotó lombos fafajok elegyaránya negatív, míg az erdeifenyő és különböző ritka lombos elegyfajok jelenléte pozitív összefüggést mutat a talajlakó mohavegetáció változóival.

Azt találtuk, hogy a gyepterület- és mohaszint mind borítás, mind fajszám szempontjából erős pozitív korrelációt mutat egymással.

Vizsgálataink gyakorlati jelentősége, hogy ennek során kidolgozhatók olyan modellek, amelyek felhasználásával jósolhatóvá válnak a mohavegetáció biológiai változói a faállomány könnyen mérhető és általánosan használt jellemzői alapján. A modellezés folyamatából tesztelés céljára kihagyott mintaterületek esetében a kapott modellek viszonylag jól prediktálják a vizsgált változókat.

Bevezetés és célkitűzések

Erdeinkben a mohaközösségek szerveződésében meghatározók a különböző aljzattípusok, emiatt érdemes megkülönböztetni a fák kérgén (epifiton), korhadó faanyagon (epixyl) és sziklákon megjelenő (epilitikus) mohaközösségeket (Smith, 1982a). A mérsékelt övi erdőkben az epifiton mohaközösség tekinthető a legintenzívebben kutatottnak (ld. Barkmann, 1958 és Smith, 1982b tanulmányait). Ennek oka talán az, hogy a mérsékelt övi növények közül a mohák mutatják ezt az életformát a legnagyobb tömegben (eltekintve a zuzmóktól, melyeknek növény-volta azonban vitatott). Vanderporten és munkatársai (2004) táji szinten vizsgálták a gazdálkodás és az erdősültség hatását az epifiton mohafajok számának és abundanciájának alakulásra. Eredményeik azt mutatják, hogy amellet, hogy sok moha preferálja a nagymértékű erdősültséget, sok, korábban erdeinek tartott mohafaj számára kedvezőbbek a nyíltabb, pionír jellegű erdőfoltok, ezért azok megőrzése is fontos a mohafajok fennmaradása szempontjából. Az erdők irtása és a megmaradt állományokra jellemző intenzív vágásos gazdálkodás Európában jelentős mértékben átalakította, elszegényítette az epifiton mohaközösségeket (Rose, 1992). Ennek ellenére még a leginkább átalakított atlantikus régióra is jellemző, hogy a faállomány szerkezete az egyik legfontosabb faktor az epifiton közösségek számára (Aude és Poulsen, 2000).

Az erdei mohaközösségek szempontjából egy másik kulcsfontossággal bíró aljzattípus a holtfa (Harmon et al, 1986). Nagyon sok erdei mohafaj jelenik meg a korhadó faanyagon, köztük sok az obligát epixyl faj (Ódor 2000, Ódor és van Dort 2003). Az epixyl mohaközösségekben a korhadás során szukcesszió figyelhető meg, az eltérő korhadtsági állapotú fák a közösségek összetétele eltér, ezért ezek egyidejű jelenléte nagymértékben növeli a közösség diverzitását (Söderström, 1988a; Ódor és van Hees, 2004). A közösség szempontjából legalább ennyire fontos a fák mérete, mivel a nagyméretű fák sokkal fajgazdagabb mohagyepék jöhetnek létre, az aljzat nagyobb változatossága és hosszabb élettartama miatt (Rambo és Muir, 1998; Kruys és Jonsson, 1999; Kruys et al, 1999; Ódor és van Hees, 2004; Ódor et al, 2006). Mivel a gazdálkodás alatt álló és a természetközeli (kvázi érintetlen) erdők elsősorban a holtfa mennyiségi és minőségi sajátágaiban különböznek, számos összehasonlító tanulmány kimutatta, hogy a természetközeli erdők mohaközösségei elsősorban az epixyl fajok nagyobb fajgazdagságában és tömegességében különböznek (Lesica et al, 1991; Gustafsson és Hallingbäck, 1988; Andersson és Hytteborn, 1991; Söderström, 1988; Rambo és Muir, 1998; Ódor és Standovár, 2001). A holtfa sok esetben az

egyéb aljzatokon megjelenő mohavegetációra is hatással van, pl. egy hazai természetközeli bükkösben kimutatható, hogy a holtfa lebomlása során a sziklák között felhalmozódó szerves anyag nagymértékben növeli a sziklai mohavegetáció diverzitását, valamint a sziklai és korhadéklakó közösségek jelentős átfedést mutatnak (Ódor és Standovár, 2002). Epixyl mohák esetében kiemelt jelentősége van a mikroklímának, általánosan elmondható, hogy a nedves, párás, hűvös viszonyok jóval fajgazdagabb epixyl közösségek kialakulását teszik lehetővé, a holtfa mennyiségétől függetlenül is (Lindström, 2003; Ódor és van Hees, 2004; Ódor et al, 2006).

Lombhullató erdeinkben jelentős borítású mohaszint kialakulását a felhalmozódó lombavar sok esetben gátolja, ezért a talajlakó mohák elsősorban olyan helyeken tudnak megjelenni, ahonnan a lombavar elszállítódik (pl. fák gyökérlábai, útrézsűk, meredek lejtők, gyökértányérok, ld. Ódor et al, 2002). A víz által befolyásolt területektől eltekintve nagyobb talajlakó mohaborítás többnyire a meredek lejtőkön megjelenő savanyú talajú lomberdőkben (savanyú talajú tölgyesek, bükkösök), valamint a fenyőelegyes lomberdőkben figyelhető meg. A talajlakó mohaszint esetében is nagy hatása van az erdőgazdálkodásnak.

Az erdők levágásának talajlakó mohavegetációra gyakorolt hatását is tanulmányozta Fenton et al (2004). E vizsgálatban, melyet különböző intenzitással vágott és bolygatatlan (kontroll) erdőfoltokban végeztek, azt találták, hogy bár a mohafajszám a fakitermelést követően 4 év alatt visszaáll az eredeti szintre, a fajösszetétel jelentősen megváltozik, különösen a májmohák rovására. Frisvoll és Presto (1997) eredményei szerint a leggazdagabb, ritka fajokban is bővelkedő mohavegetáció a nedves, jó talajú és régen vágott erdőrészekben található. Humphrey és munkatársai (2002) faültetvények és természetközeli erdőállományok moha- és zuzmóvegetációját vizsgálták. Publikációjukban az ültetvények fajgazdagságának növelésére vonatkozó javaslatokat is megfogalmaznak.

Mohafajok bevonásával készültek erdők természetességi állapotát jellemző tanulmányok is. Ericsson és munkatársai (2005) a boreális régióban vizsgáltak természetközelinek tekintett, a biodiverzitás megőrzésében kulcsfontosságúnak vélt erdőfoltokat. Vizsgálatuk a tájtörténet nagy fontosságára hívja fel figyelmünket. Az eredeti élőhelyek feldarabolódásának problémájával foglalkozik Berglund és Jonsson (2003) vizsgálata. Tanulmányuk alapján a mohaközösség jelentős beágyazottságot mutat (vagyis a ritka fajok a gyakori fajok megjelenése után jelennek meg), ezért megfelelően nagy összefüggő és mikrohabitatokban gazdag erdőállományokra van szükségük.

A talajlakó mohaszintet közvetlenül érő bolygatás hatásait is sokan tanulmányozták. Jonsson és Esseen (1998) összehasonlította az edényes- és mohaflóra bolygatásra adott

választát, kolonizációját bolygatott erdőtalajon. Azt találták, hogy a mohavegetáció súlyosabb bolygatás után hamarabb regenerálódik, mint az edényes, sőt, a mohafajsám néhány évvel a bolygatás után meghaladhatja a kezdeti állapotban tapasztaltat. E jelenséget a szerzők a mohák nagy és változatos regenerációs képességével magyarázzák. E két szerző egy korábbi vizsgálatában foglalkozott a fadőlés, mint bolygatás mohadiverzitásra gyakorolt hatásaival is (Jonsson és Esseen, 1990). Gyökértányérok környezetének és bolygatásmentes foltoknak a mohafloáját vetették össze, és azt találták, hogy a bolygatás a mohák fajsámát növeli. Ennek több magyarázatát is adják: a gyökér kifordulása új, kompetíciótól mentes élőhelyet biztosít, ahol nagy a habitatdiverzitás és a talajban várakozó propagulumoknak lehetőségük nyílik a csírázásra. Vizsgálatuk szerint a bolygatás faji összetételre gyakorolt hatása még 100 év eltelte után is kimutatható. A boreális lucosok domináns mohafaja, a *Hylocomium splendens* klonális növekedése révén igen gyors regenerációra képes a bolygatások után (Rydgren et al, 2001). Különbözö erdei élőlénycsoportoknak az edényes flóra minőségével való összefüggését vizsgálta Sætersdal munkatársaival (2004). Úgy találták, hogy az élőhelytípusok mellett az edényes fajok is jó mutatói lehetnek az egyéb csoportok veszélyeztetett fajai előfordulásának, mivel az edényesek a különbözö környezeti tényezökre hasonlóképpen reagáltak, mint a vizsgálat „célcsoportjai” (köztük a mohák). Mills és Macdonald (2004, 2005) különbözö térléptékekben vizsgálta a mikrokörnyezetnek és aljzattípusoknak a mohákra gyakorolt hatását fenyőerdökben. Eredményeik szerint a mohák megjelenése több szinten jelentkező habitat- és környezeti változóktól függ, ezért ezek nagy változatosságának megörzésével biztosíthatjuk a mohák diverzitásának fennmaradását.

Jelen vizsgálat célja, hogy feltárjuk a talajszint mohavegetációját (talajon és fekvö holtfán megjelenö mohák) és a faállomány közötti összefüggéseket az Örségi erdökben. Vizsgáljuk, hogy a faállomány és egyéb környezeti háttérváltozók közöl mik tekinthetök „kulcsfaktoroknak” a mohaközösség kompozíciója, fajsáma és borítása szempontjából. Külön vizsgáljuk a funkcionális szempontból eltérö moha fajcsoportok (epifiton és epixyl mohák, ásványi talajfelszínek mohái, opportunista talajlakó mohák) és mohafajok (a generalista *Hypnum cupressiforme* és *Polytrichum formosum*, a fenyvesekre jellemző *Pleurozium schreberi* és a korhadéklakó *Lophocolea heterophylla*) összefüggéseit. További cél, hogy a feltárt összefüggések alapján olyan modelleket készítsünk, amelyek segítségével az egyszerübb és könnyebben mérhető háttérváltozók alapján a mohavegetációra vonatkozó predikciókat lehet készíteni. Az ehhez hasonló modellek megkönnyíthetik az erdészet és a természetvédelem kezelés tervezését egy régióra vonatkoztatva.

Anyag és módszer

A kutatási terület bemutatása

Felvételeinket az Őrség és a Vendvidék 36 erdőállományában végeztük. Azért esett a választás hazánk e két tájegységére, mert sehol máshol nem jellemző az országban, hogy viszonylag hasonló termőhelyi és domborzati viszonyok mellett ennyiféle erdőtípus, illetve fafaj kombináció forduljon elő. A régióra jellemző, hogy viszonylag sok fafaj (kocsányos és kocsánytalan tölgy, bükk, gyertyán, erdeifenyő, lucfenyő) jelenik meg nagy tömegességgel és változatos elegyaránnal az erdőkben, és emellett jelentős a különböző elegyfajok (nyír, rezgőnyár, gesztenye, madárcseresznye, juharok, hársak) aránya. Ez a változatos fafajösszetétel növényföldrajzi, klimatikus és tájtörténeti hatásokkal magyarázható.

A nyugati határszél – részben éppen határjellegéből adódóan – mindig speciális gazdálkodású terület volt. A XII. századig gazdálkodás szinte egyáltalán nem volt, feltételezhető, hogy a területet javarészt erdő borította. Ezután sokáig hagyományos irtásgazdálkodás volt jellemző, ami az erdők nagymértékű területvesztéséhez vezetett (Tímár et al, 2002). A vegetáció nagymértékű változásához az erdők levágásán kívül más tényezők is hozzájárultak: az erdei alomszedés és a speciális földművelési forma, a bakhátalás, melynek során szabályos közönként mélyedések és hátak alakulnak ki. E kettő együtt a terület elsavanyodásához és a talaj fokozott eróziójához vezetett. E hatások kedveznek az erdeifenyő és a hozzá kötődő acidofil aljnövényzet (korpafüvek, csarab, áfonya, körtikék, valamint sok , Magyarországon egyébként ritka mohafaj: *Pleurozium schreberi*, *Scleropodium purum*, *Dicranum polysetum*, *Sphagnum spp.*, *Calypogeia spp.*) megtelepedésének (Ódor et al, 2002). A XIX. századtól kezdve az irtásos gazdálkodás visszaszorult, a szántók jelentős része beerdősödött, ami szintén az erdeifenyő és vele együtt a pionír fafajok (nyír, rezgő nyár) térnyeréséhez vezetett. Később az erdők állandósultak, bennük paraszti szálaló gazdálkodást folytattak, amely a nagyüzemi erdőgazdálkodás mellett a mai napig fennmaradt a régióban (elsősorban a Vendvidéken).

A vegetáció kialakulásában természetesen a terület klimatikus viszonyai is szerepet játszanak. Erős alpin és szubatlanti hatások találkoznak itt a kelet felé jellemző szubkontinentális hatásokkal, így a terület meglehetősen csapadékos (évi 700-800 mm), hőmérséklete viszonylag kiegyenlített, a hűvös völgyekben pedig magashegységekre jellemző flóraelemek jelennek meg (Pócs et al, 1958; Pócs 1981).

A gazdálkodás átalakulása, az erdőkiélés (alomszedés) visszaszorulása és a nagyüzemi erdőművelés napjainkban az erdőfenyvesek ellombosodásához és ezáltal az egész országban egyedülállóan elegyes állományok kialakulásához vezet (Bartha, 1998; Tímár et al, 2002). Így érthető, hogy a vizsgálati területen igen sokféle erdőállomány található, különböző térléptékű, mozaikos elhelyezkedésben. Ez a változatosság, bár – legalább részben – régmúlt idők emberi beavatkozásának eredménye, mindenképpen fontos a biodiverzitás megőrzésében, az Őrség és a Vendvidék unikális jellegének fenntartásában.

Mintavételezés

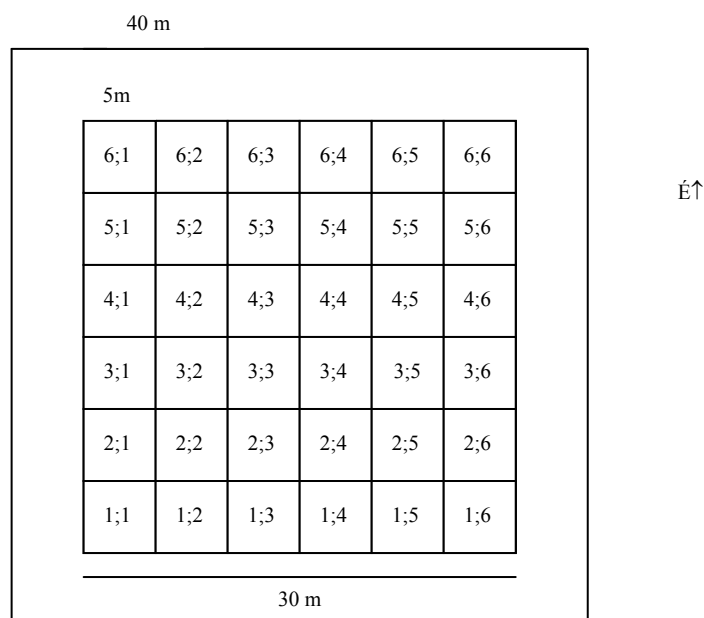
Vizsgálatunk során különböző faállomány-, edényes-, moha-, talaj-, holtfa- és fényviszony-változókat mértünk. A mintaterületek kiválasztása az Állami Erdészeti Szolgálat országos erdőállomány adattárából, az erdőrészek faállományra és termőhelyre vonatkozó adatai alapján történt, rétegzett random mintavétellel. Szempont volt, hogy az állományok időssek legyenek (felső lombszint 70 évnél idősebb legyen), a régió domináns fafajai eltérő elegyarányokkal legyenek képviselve, valamint hogy viszonylag sík és víz által nem befolyásolt területen helyezkedjenek el.

A faállomány felvételezése 40x40 méteres mintaterületeken történt: minden, 5 cm-nél nagyobb mellmagassági átmérőjű egyed faját, magasságát, lombkoronája aljának magasságát és mellmagassági területét megmértük, illetve térképeztük az egyedek pozícióját a középpontból mért szög és távolság adatok alapján. Az 5 cm-nél kisebb mellmagassági átmérőjű fák esetében újulati foltokat térképeztünk: megállapítottuk az egyedszámot, a fafajt, az átlagos átmérőt és magasságát. A fekvő és álló holtfákat is térképeztük, 5 cm-nél nagyobb átmérő esetén mértük az egyedek átmérőjét, hosszát (magasságát) és korhadási állapotát (6-os skálán, ld. Ódor és van Hees, 2004). Ezen terepi adatok alapján megállapítottuk a fák egyedszámát, körlapösszegét és térfogatát. Megadtuk ezek területre vonatkoztatott fafaj, átmérő kategória és magasság szerinti megoszlását, illetve relatív értékeit.

A további felvételezéseket a mintaterület közepén elhelyezkedő, 30x30 m-es kvadrátban végeztük. Ezt felosztottuk 36 db, egyenként 5x5 m-es (2500 dm²-es) érintkező kvadrátra és ezekben végeztük az egyes edényes- és mohafajok abszolút borításbecslését (dm²-ben). Az ásványi talajfelszín kiterjedését és a fekvő holtfa borítását az egyes kis kvadrátokon belül szintén dm²-re becsültük. A kvadrátok közepén mind a négy égtáj irányában mértük a lombkorona záródását denziométerrel (az állomány záródását, illetve záródás-hiányát méri egy rácshálóval felosztott domború tükör segítségével, Lemmon, 1957).

A kvadrátok moha adatait összegeztük, jelen elemzések a 30x30 m-es mintaterületre vonatkoznak (1. ábra).

A faállomány felvételek 2005. nyarától 2006. tavaszáig folytak, a moha felvételezést 2006. nyarán végeztük. A mohafajok határozásánál Erzberger és Papp (2004) nomenklaturáját követtük. Az elemzésekben a mohák hatbetűs kódjait használtuk.



1. ábra: a vizsgálat elrendezése. A faállomány térképezése a 40x40 m-es területen, a mohavegetáció felmérése a 30x30 m-es területen zajlott. A sorszámok az 5x5 m-es kvadrátokra vonatkoznak.

Adatelemzés

Az eredmények értékelése előtt a felvett környezeti háttérváltozókból származtatott háttérváltozókat is számítottunk (pl. az egyedek fafaj, átmérő és magasság kategóriák szerinti megoszlása). Így lehetőségünk nyílt egy-egy változó (pl. egy fafaj mennyisége) különböző aspektusai közül (darabszám, körlapösszeg, térfogat, illetve ezek relatív értékei) megtalálni azt, amellyel a vizsgált tulajdonság a legerősebb összefüggést mutatja. Ez azért volt fontos, mert célunk elsősorban a gyakorlati természetvédelem számára használható modellek készítése volt, s így elsődlegesen predikciós erejük növelésére, nem pedig ok-okozati értelmezhetőségükre törekedtünk. Kiszámoltuk a térképezett fák fafaj, átmérő és magasság kategóriák szerinti Shannon-diverzitását, természetes alapú logaritmust alkalmazva (Juhász-Nagy, 1993).

A modellkészítés előtt teszteltük a háttérváltozók eloszlását. Azok a változók, amelyek nagyon szélsőséges eloszlást mutattak (pl. az állományok nagy részében nulla értéket vettek fel) kimaradtak a vizsgálatból. Ahol szükséges volt, természetes logaritmus alapú transzformációt alkalmaztunk a regressziós elemzések normalitási feltételének kielégítésére (Zar, 1999).

A mintaterületek indirekt ordinálására főkomponens-analízist (PCA) alkalmaztunk, a fajok szerint centrálva és standardizálva (Podani, 1997; Braak és Smilauer, 2002). Így áttekinthetővé vált az egyes területek egymáshoz viszonyított elhelyezkedése a fajösszetétel és -borítás alapján.

Mivel az elvégzett detrendált korreszpondencia elemzés (DCA) alapján a feltárt gradiensek viszonylag rövidnek adódtak (2,5 szórásnál érték alatt), feltételezhető a fajok lineáris változása a kapott gradiensek mentén, ezért a környezeti változóknak a fajösszetételre gyakorolt hatását redundancia-analízissel (RDA) vizsgáltuk. A többváltozós modellbe bekerülő változókat manuális szelekcióval válogattuk ki, újabb változók egyenkénti beépítését („forward selection”) alkalmazva (Braak és Smilauer, 2002). Ennek során mértük a háttérváltozók által lefedett és a reziduális varianciák változását, a változók modellre gyakorolt hatását Monte-Carlo szimulációval teszteltük.

A vizsgált biológiai változók és a háttérváltozók közötti összefüggéseket regressziós modellek építésével tártuk fel, ezt azonban a háttérváltozók előszelekciója előzte meg. Először grafikusan vizsgáltuk a függő változó és a háttérváltozók közötti összefüggést, valamint kiszámoltuk közöttük a korrelációs együttható értékét. Mivel a nagy mennyiségű összehasonlítás növeli az elsőfajú hiba valószínűségét (véletlen hatások miatt is számos szignifikáns kapcsolatot kaphatunk), a korrelációs együttható szignifikancia tesztjét csak tájékoztató jellegűnek tartottuk. Ez alapján nem hoztunk statisztikai döntést, pusztán a függő változóval semmilyen összefüggést nem mutató háttérváltozók kiszűrésére használtuk. A megmaradt (potenciálisan korreláló) változók közül a grafikus ábrázolás, illetve a korrelációs koefficiens értéke alapján kiválasztottunk 5-10 háttérváltozót, amelyek különböző biológiai hatást reprezentálnak. Ezek a változók kerültek be a regressziós modell (statisztikai döntéseken alapuló) szelekciós folyamatába. A regressziós elemzést az általános lineáris modellezés módszercsaládjával végeztük („General Linear Modelling”) (Everitt és Hothorn, 2006; Faraway, 2005). A függő változó normalitásának biztosítása miatt szükség esetén természetes alapú logaritmus transzformációt alkalmaztunk. A minimális adekvát modell létrehozásához a teljes modellből egyenként távolítottuk el a háttérváltozókat, a modell változását deviancia analízissel mértük, F-teszt alkalmazásával. A modellek létrehozása során

a determinációs koefficiens értékén és a statisztikai tesztelésen kívül figyelembe vettük a modellek grafikus diagnosztikáit is (reziduálisok normális eloszlása, reziduálisok varianciájának homogenitása, mintaelemek súlyának mérése). A regressziós elemzések tesztelése céljából a modellkészítésből öt, a vizsgált erdőtípusokra reprezentatív mintaterületet rendre kihagytunk, majd ezekre is kiszámítottuk a modell által prediktált értékeket. Az így kapott értékeket a terepi adatokkal szemben vizsgálva (párosított t-teszt) a modell általános használhatóságáról, megbízhatóságáról nyertünk információt.

Lineáris modelleket nemcsak az összes moha, hanem egyes funkcionális csoportok fajszámának és borításának, illetve fontos fajok borításának becslésére is készítettünk. A mohákat több szempont szerint csoportosítottuk, irodalmi adatok (Smith, 1982a; During, 1979, 1992) és saját terepi tapasztalataink alapján (1. függelék). Aljzatpreferencia szerint megkülönböztetünk általános talajlakó, ásványi talajkibúváson megjelenő, epixyl (korhadéklakó), epifiton (kéreglakó), általános fán élő és opportunist fajok. Az egyes fajokat gyakoriság szerint két részre osztottuk (gyakori és ritka fajok). A gyakoriság értékek regionálisan értendők – az Őrség és a Vendvidék speciális mohavegetációjára való tekintettel az általános irodalmi adatokat egyes esetekben regionális tapasztalataink alapján módosítottuk. Ezeken kívül megkülönböztetünk specialista és generalista fajokat.

Az Őrségi erdők élőlénycsoportjainak ökológiai viszonyaival foglalkozó vizsgálatunkban nemcsak a mohák, hanem az edényes növények borítását is becsültük az 5x5 m-es kvadrátokban. Ezek alapján vizsgáltuk a gyepszint és a mohaszint borítása és fajszáma közötti összefüggéseket, korreláció elemzéssel (Zar, 1999).

A többváltozós elemzésekhez a Canoco for Windows 4.5 (ter Braak és Smilauer 1997-2002), a regressziós elemzésekhez az *R* 2.3.1 (The R Development Core Team, 2006), korrelációelemzéshez, normalitásteszteléshez és grafikus ábrázoláshoz a Statistica 7.0 (Statsoft 2006) programot használtuk.

Eredmények

Többváltozós módszerek – redundancia-analízis

A fajok és környezeti háttérváltozók redundancia-analízisének eredménye (2. ábra) azt mutatta, hogy a mohavegetáció összetételével leginkább a holtfa mennyisége, az elegyesség (erdeifenyő, luc, ritka lombos elegyfajok jelenléte, a fafajokra számított diverzitás értéke), a bükkök egyedszáma, a teljes körlapösszeg, valamint a gypszint borítása függött össze (1. táblázat).

Az RDA első tengelye, melyet főleg a fafajösszetétel egyes jellemzői határoznak meg, a fajok varianciájának 75,7%-át magyarázza. A második tengely, mely erősen korrelál a holtfa különböző megjelenési formáival, a fajok varianciájának további 12,7%-át magyarázza, így az első két tengely lefedi a teljes variancia 88,4%-át (2. ábra).

Kód	Leírás	Variancia (%)	p
ritka, db	A ritkább őshonos fafajok hektáronkénti darabszáma	47	<0,05
rel. erdeif.	Az erdeifenyő relatív darabszáma	20	<0,05
össz körlap	A hektáronkénti teljes körlapösszeg	9	<0,01
gyep bor.	A gypszint hektáronkénti borítása	4	<0,01
log, dbh>50	Az 50 cm-nél nagyobb átmérőjű fekvő holtfa darabszáma	3	<0,01
ritka, térf.	A ritkább őshonos fafajok hektáronkénti térfogata	2	<0,05
fafajdiv.	A térképezett fafajok faj-egyed Shannon-diverzitása	2	<0,05
bükk db	A bükk hektáronkénti darabszáma	3	<0,01
egyéb keményfa	Az egyéb kemény lombos fafajok hektáronkénti darabszáma	2	<0,01
snag, db	Az álló holtfák hektáronkénti darabszáma	2	<0,01
luc térf.	A lucfenyő hektáronkénti térfogata	1	<0,01

1. táblázat: a redundancia-analízisben használt háttérváltozók kódjai, leírásuk, a modellben az általuk lefedett variancia százaléka és a változók hatásának Monte-Carlo szimulációval kapott szignifikanciája.

Regressziós modellek

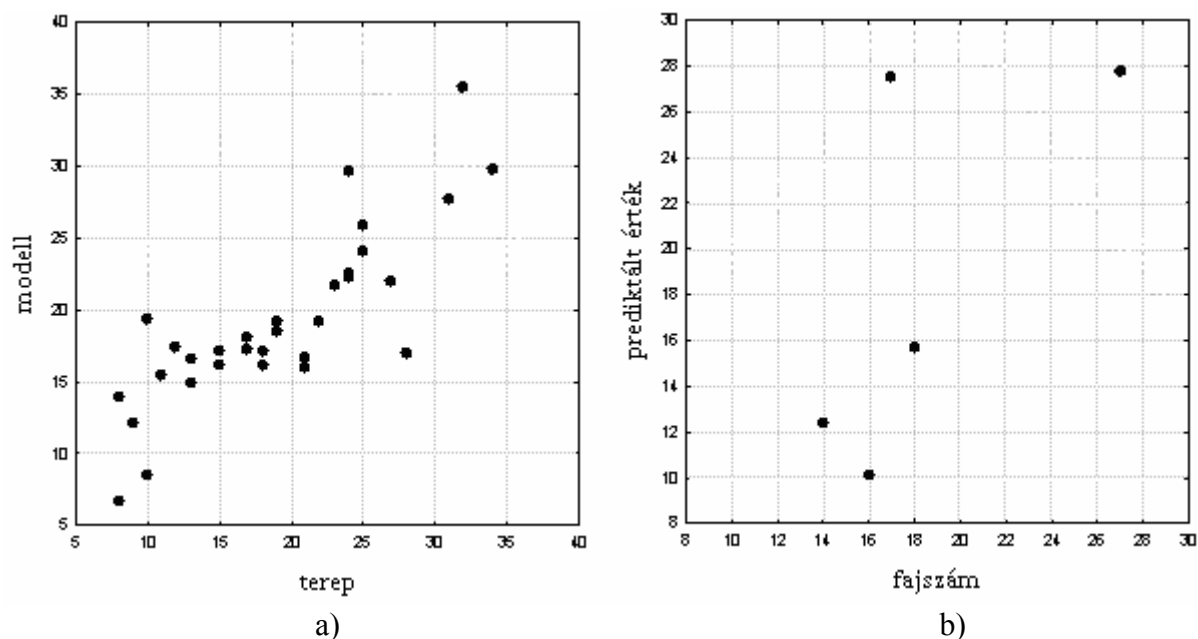
A regressziós modellek készítése előtt, mint már említettük, minden esetben korrelációs vizsgálatokat végeztünk a tényleges összefüggések feltárása, a műtermékek kiszűrése végett. A modellekbe került háttérváltozók vizsgált változókkal való összefüggéseit a 2. függelékben mutatjuk be. A tesztelés statisztikai eredményeit a 3. függelék tartalmazza.

Mohafajs szám

A mohafajs szám jóslására készített modellben négy változó bizonyult szignifikánsnak (2. táblázat, 2.a függelék): a kisméretű (mellmagassági átmérő (dbh)<5 cm) bükkök és gyertyánok hektáronkénti darabszáma, a fiatal (dbh 10-20 cm) tölgyek hektáronkénti darabszáma és a fekvő holtfa összterfoglata pozitív, míg a közepes méretű (dbh 30-40 cm) fák hektáronkénti összdarabszáma negatív kapcsolatban áll a vizsgált változóval. A kapott modell lefedése jó, $R^2=74,4\%$ (3. ábra).

	Együttható	Var%	F-érték	p
tengelymetszet	22,83			<0,001
dbh 30-40, db	-0,063	18,94	16,04	<0,001
tölgy, dbh 10-20, db	0,10	12,81	10,85	<0,01
bükk+gyertyán, dbh 0-5, db	0,0022	7,56	6,42	<0,05
össz fekvő holtfa, térf.	0,20	5,87	4,97	<0,05

2. táblázat: a mohák fajs számának prediktálására készített modellben szignifikáns tényezők leírása, együtthatói, az általuk magyarázott variancia százaléka, az összefüggés mérésére alkalmazott F statisztika értéke és szignifikanciaszintje.



3. ábra: a mohafajszám becslésére készített modell grafikus ábrázolása és tesztelése. A vízszintes tengelyen a terepen megfigyelt, a függőleges tengelyen a modell által prediktált fajszám-értékek szerepelnek. Az a) ábra azon mintaterületeket mutatja, melyek alapján a modellt készítettük, a b) ábrán a tesztelés céljából a modellezésből kihagyott mintaterületek értékei láthatók.

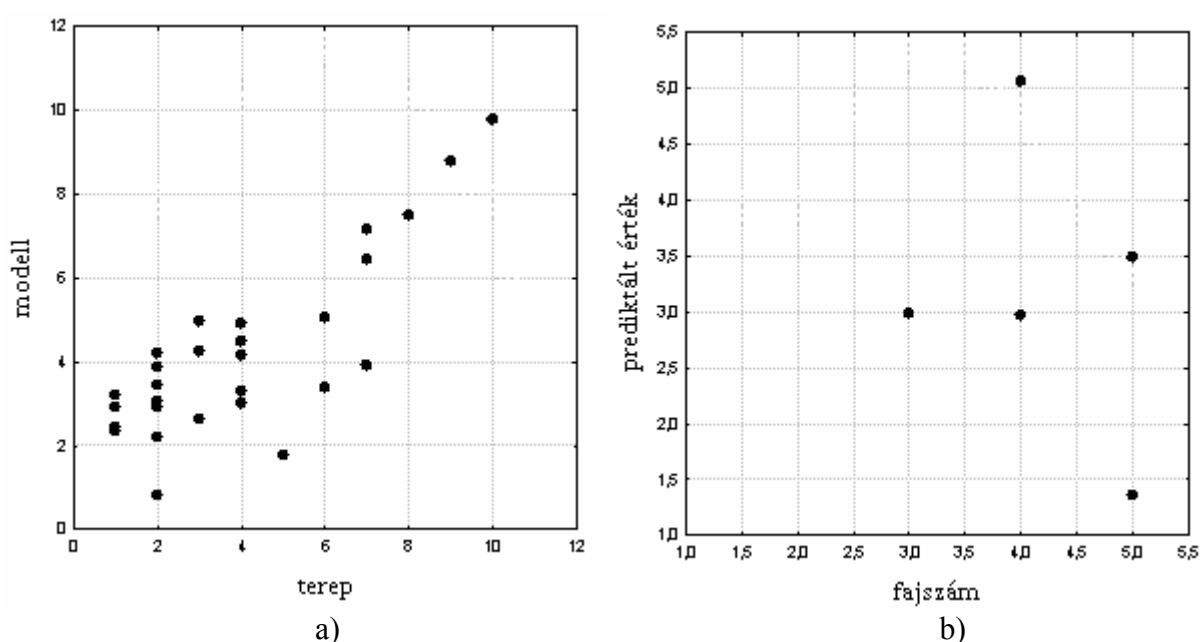
Specialista epixyl és epifiton fajok száma

A fajcsoport az összes fán élő mohákból álló csoport egy részalmaza. Fajszáma azért érdekes, mert sok ritka, nagy természetvédelmi jelentőségű faj tartozik ebbe a csoportba.

A fajszám modellezésekor (3. táblázat, 2.b függelék) öt háttérváltozó mutatkozott szignifikánsnak, ezek közül a 30 és 40 cm közötti mellmagassági átmérőjű fák hektáronkénti körlapösszege és az avar borítása negatívan, míg a 30 és 40 cm közötti mellmagassági átmérőjű álló holtfák hektáronkénti térfogata, a lábonálló holt fenyők hektáronkénti térfogata, a hatodik (legmagasabb) korhadási fázisú fekvő holtfadarabok hektáronkénti száma pozitívan korrelál a vizsgált változóval. A modell R^2 -értéke 65,58% (4. ábra).

	Együttható	Var%	F-érték	p
tengelymetszet	16,21			<0,05
körlap, dbh 30-40	-0,17	8,9	7,19	<0,05
holt fenyő, térf.	0,15	8,38	6,09	<0,05
6. korh. fázis, db	0,024	5,36	3,9	<0,1
avarborítás	-0,0012	4,86	3,53	<0,1
holtfa, dbh 30-40	0,083	4,41	3,2	<0,1

3. táblázat: a specialista epixyl és epifiton fajok számának prediktálására készített modellben szignifikáns tényezők leírása, együtthatói, az általuk magyarázott variancia százaléka, az összefüggés mérésére alkalmazott F statisztika értéke és szignifikanciaszintje.



4. ábra: a specialista fán élő fajcsoport fajszámának becslésére készített modell grafikus ábrázolása és tesztelése. A vízszintes tengelyen a terepen megfigyelt, a függőleges tengelyen a modell által prediktált fajszám-értékek szerepelnek. Az a) ábra azon mintaterületeket mutatja, melyek alapján a modellt készítettük, a b) ábrán a tesztelés céljából a modellezésből kihagyott mintaterületek értékei láthatók.

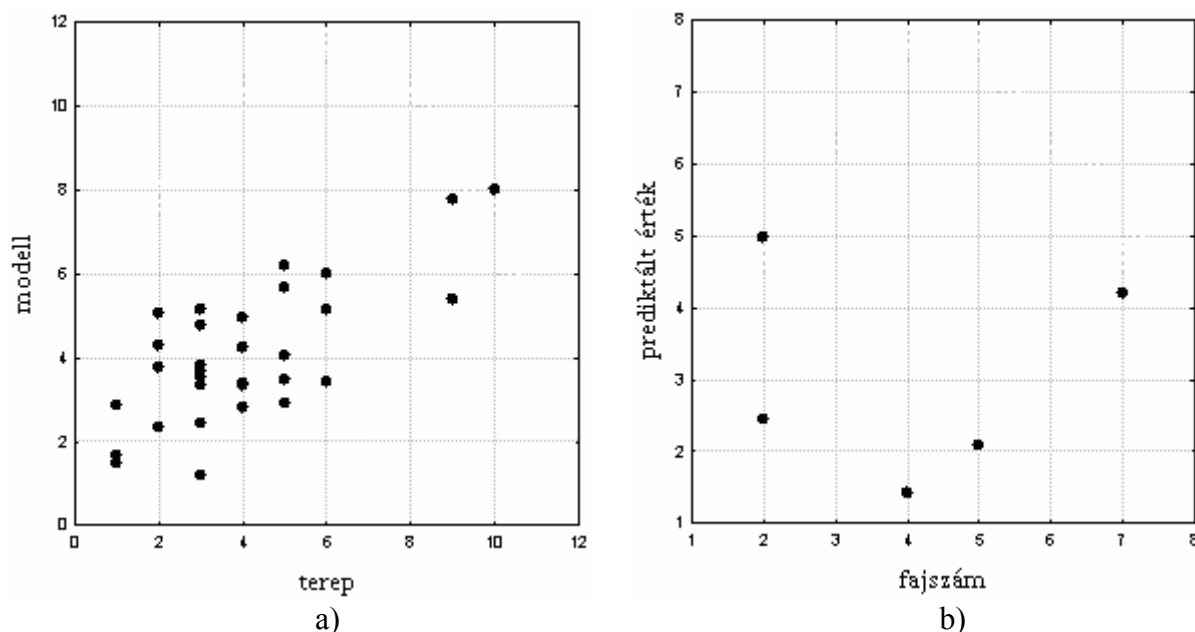
Ásványi talajfelszínen élő mohák fajszáma

Az ásványi talajfelszínen megjelenő mohák fajszámának predikciójában (4. táblázat, 2.c függelék) mindössze négy változó adódott szignifikánsnak, ezek: a teljes hektáronkénti körlapösszeg, a 13-22 m közötti magasságú kocsánytalan tölgyek (ktt) hektáronkénti térfogata, a 6 m-nél alacsonyabb fenyők hektáronkénti körlapösszege és a ritka lombos keményfák hektáronkénti darabszáma. A hektáronkénti körlapösszeg negatív, a többi változó

pozitív összefüggést mutat a fajszámmal. A modell predikciója nem elég megbízható, $R^2=52,46\%$ (5. ábra).

	Együttható	Var%	F-érték	p
tengelymetszet	5,04			<0,001
körlapösszeg	-0,16	11,71	6,4	<0,05
kt, mag. 13-22, térf.	0,019	9,76	5,34	<0,05
fenyő, mag.<6, körlap	8	9	4,92	<0,05
r. lombos keményfa, db	0,069	6,02	3,29	<0,1

4. táblázat: az ásványi talajfelszínen megjelenő mohák fajszámának prediktálására készített modellben szignifikáns tényezők leírása, együtthatói, az általuk magyarázott variancia százaléka, az összefüggés mérésére alkalmazott F statisztika értéke és szignifikanciaszintje.



5. ábra: az ásványi talajfelszínen élő mohacsoport fajszámának becslésére készített modell grafikus ábrázolása és tesztelése. A vízszintes tengelyen a terepen megfigyelt, a függőleges tengelyen a modell által prediktált fajszám-értékek szerepelnek. Az a) ábra azon mintaterületeket mutatja, melyek alapján a modellt készítettük, a b) ábrán a tesztelés céljából a modellezésből kihagyott mintaterületek értékei láthatók.

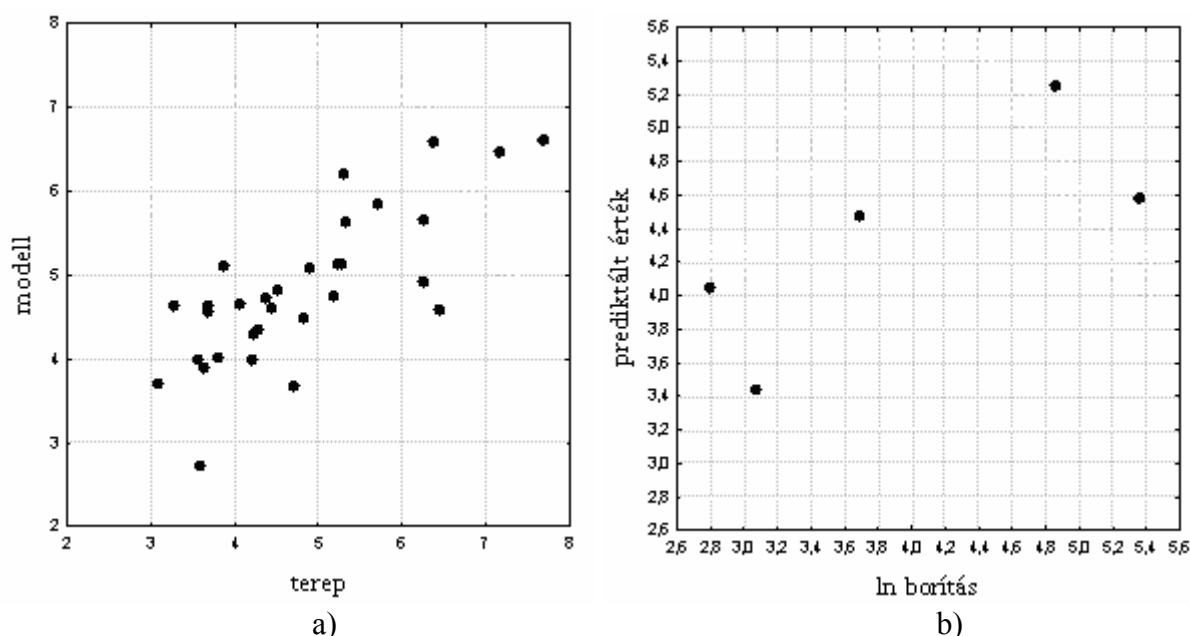
Mohaborítás

A teljes mohaborítást modellezve három változót találtunk szignifikánsnak (5. táblázat, 2.d függelék). Ezek: a denziométerrel becsült záródáshiány szórása, a térképezett fák hektáronkénti teljes térfogata és az ásványi talajfelszín-kibukkanások hektáronkénti mérete. A

mohaborítás a faanyag térfogatával negatív, a másik két változóval pozitív összefüggést mutat. A modell lefedése közepes, $R^2=59,55\%$ (6. ábra).

	Együttható	Var%	F-érték	p
tengelymetszet	5,58			<0,001
denzio. szórás	0,26	18,15	12,12	<0,01
össztérfogat	-0,0040	14,27	9,52	<0,01
ásv. talajfelszín	0,0028	6,45	4,30	<0,05

5. táblázat: a mohák borításának prediktálására készített modellben szignifikáns tényezők leírása, együtthatói, az általuk magyarázott variancia százaléka, az összefüggés mérésére alkalmazott F statisztika értéke és szignifikanciaszintje.



6. ábra: a mohaborítás becslésére készített modell grafikus ábrázolása és tesztelése. A vízszintes tengelyen a terepen megfigyelt borításértékek természetes alapú logaritmusai, a függőleges tengelyen a modell által e tulajdonságra prediktált értékek szerepelnek. Az a) ábra azon mintaterületeket mutatja, melyek alapján a modellt készítettük, a b) ábrán a tesztelés céljából a modellezésből kihagyott mintaterületek értékei láthatók.

A fán élő mohák borítása

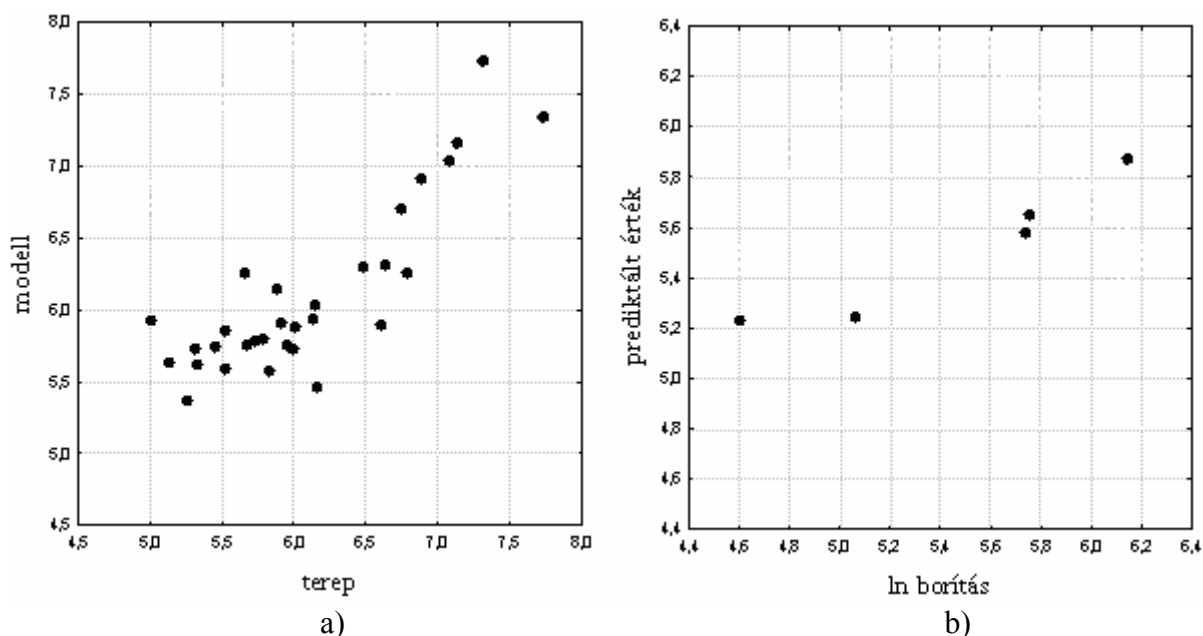
Ebben a csoportban a faanyagon (epixyl), kérgen (epifiton) illetve mindkettőn előforduló mohafajokat foglaltuk össze, a modell az ezen fajok borítása szempontjából jelentős háttérváltozókat keresi.

A modell (6. táblázat, 2.e függelék) által szignifikánsnak ítélt háttérváltozók közül az avar borítása a legfontosabb, amely negatív kapcsolatban van e fajok borításával. A borítás nő

a 30 és 40 cm közötti átmérőjű holtfa hektáronkénti térfogatával, viszont negatív összefüggést mutat a térképezett bükkök egyedszámával. A modell becslése viszonylag megbízható: $R^2=72,33\%$ (7. ábra).

	Együttható	Var%	F-érték	p
tengelymetszet	15,56			<0,001
avarborítás	-0,001	51,29	50,04	<0,001
össz holtfa, átm. 30-40, térf.	0,024	6,43	6,28	<0,05
bükk, db	-0,0012	5,8	5,64	<0,05

6. táblázat: a fán élő mohák borításának prediktálására készített modellben szignifikáns tényezők leírása, együtthatói, az általuk magyarázott variancia százaléka, az összefüggés mérésére alkalmazott F statisztika értéke és szignifikanciaszintje.



7. ábra: a fán élő moha borítás becslésére készített modell grafikus ábrázolása és tesztelése. A vízszintes tengelyen a terepen megfigyelt borításértékek természetes alapú logaritmusa, a függőleges tengelyen a modell által e tulajdonságra prediktált értékek szerepelnek. Az a) ábra azon mintaterületeket mutatja, melyek alapján a modellt készítettük, a b) ábrán a tesztelés céljából a modellezésből kihagyott mintaterületek értékei láthatók.

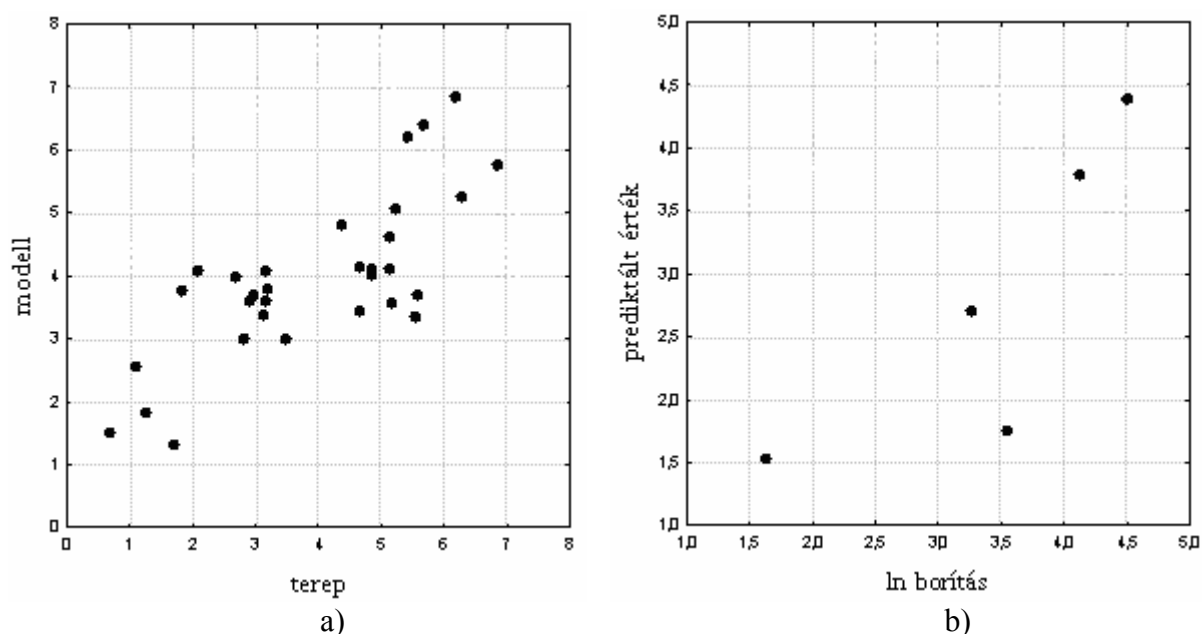
Ásványi talajfelszínen élő mohák borítása

Az ásványi talajfelszínen megjelenő mohák borításával az avarborítás, a 20-30 cm közötti mellmagassági átmérőjű bükkök hektáronkénti térfogata, a teljes hektáronkénti körlapösszeg és a 10-20 cm közötti mellmagassági átmérőjű álló holtfa térfogata mutat

szignifikáns összefüggést (7. táblázat, 2.f függelék). A kapcsolat iránya minden esetben negatív. A modell lefedése 58,59% (8. ábra).

	Együttható	Var%	F-érték	p
tengelymetszet	19,38			<0,001
összkörlap	-0,1	10,95	6,87	<0,05
avarborítás	-0,0012	9,55	6	<0,05
bükk, dbh 20-30, térf.	-0,021	6,06	3,83	<0,1
álló holtfa, dbh 10-20	-0,17	4,69	2,95	<0,1

7. táblázat: az ásványi talajfelszínen megjelenő mohák borításának prediktálására készített modellben szignifikáns tényezők leírása, együtthatói, az általuk magyarázott variancia százaléka, az összefüggés mérésére alkalmazott F statisztika értéke és szignifikanciaszintje.



8. ábra: az ásványi talajfelszínen élő mohacsoport borítás becslésére készített modell grafikus ábrázolása és tesztelése. A vízszintes tengelyen a terepen megfigyelt borításértékek természetes alapú logaritmusai, a függőleges tengelyen a modell által e tulajdonságra prediktált értékek szerepelnek. Az a) ábra azon mintaterületeket mutatja, melyek alapján a modellt készítettük, a b) ábrán a tesztelés céljából a modellezésből kihagyott mintaterületek értékei láthatók.

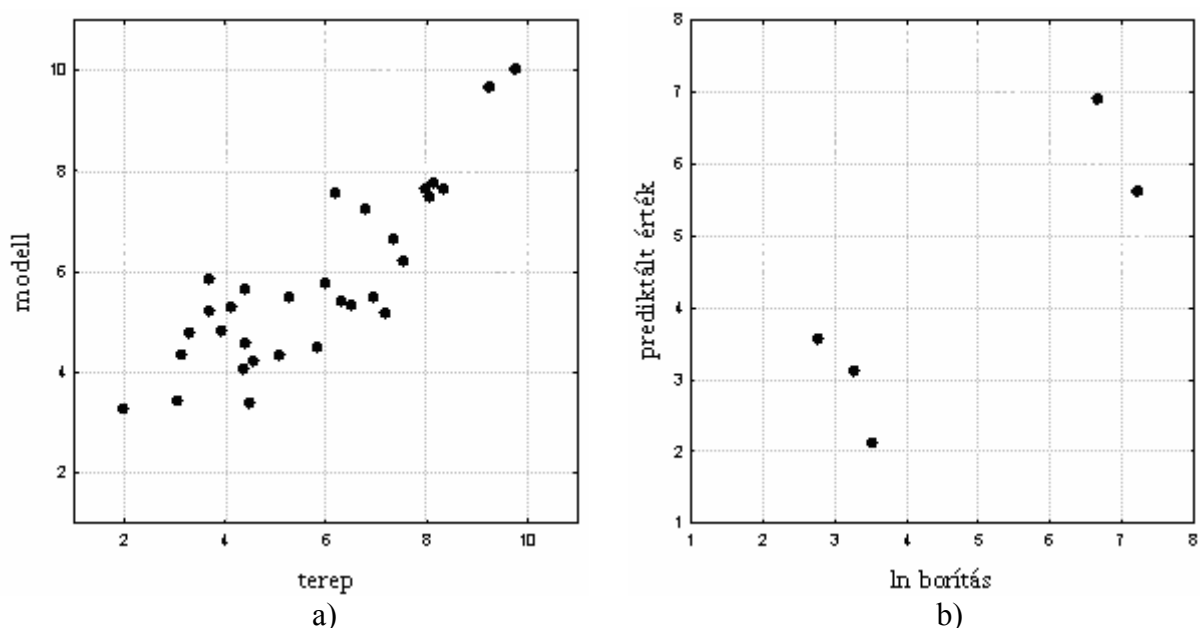
Gyakori általános talajlakó és opportunistá mohák borítása

E modellben (8. táblázat, 2.g függelék) négy, az előbbiekhöz hasonló változó mutatkozott szignifikánsan negatív hatásúnak. Ezek: az avar borítása, a 30-40 cm közötti mellmagassági átmérőjű egyedek hektáronkénti egyedszáma, a bükk és gyertyán

hektáronkénti térfogata és a domináns faegyedek mellmagassági átmérője (dom, átl.dbh). Valamennyi változó negatív kapcsolatban van a borítással. A modell viszonylag megbízható, $R^2=71,6\%$ (9. ábra).

	Együttható	Var%	F-érték	p
tengelymetszet	31,12			<0,001
avarborítás	-0,0018	15,32	14,04	<0,001
db, dbh 30-40	-0,012	8,61	7,89	<0,01
dom, átl. dbh	-0,16	8,32	7,62	<0,05
bükk+gyertyán, térf.	-0,0038	5,63	5,16	<0,05

8. táblázat: a gyakori általános talajlakó és opportunistá mohák borításának prediktálására készített modellben szignifikáns tényezők leírása, együtthatói, az általuk magyarázott variancia százaléka, az összefüggés mérésére alkalmazott F statisztika értéke és szignifikanciaszintje.



9. ábra: a gyakori talajlakó ill. opportunistá fajcsoport borításának becslésére készített modell grafikus ábrázolása és tesztelése. A vízszintes tengelyen a terepen megfigyelt borításértékek természetes alapú logaritmusa, a függőleges tengelyen a modell által e tulajdonságra prediktált értékek szerepelnek. Az a) ábra azon mintaterületeket mutatja, melyek alapján a modellt készítettük, a b) ábrán a tesztelés céljából a modellezésből kihagyott mintaterületek értékei láthatók.

Hypnum cupressiforme borítása

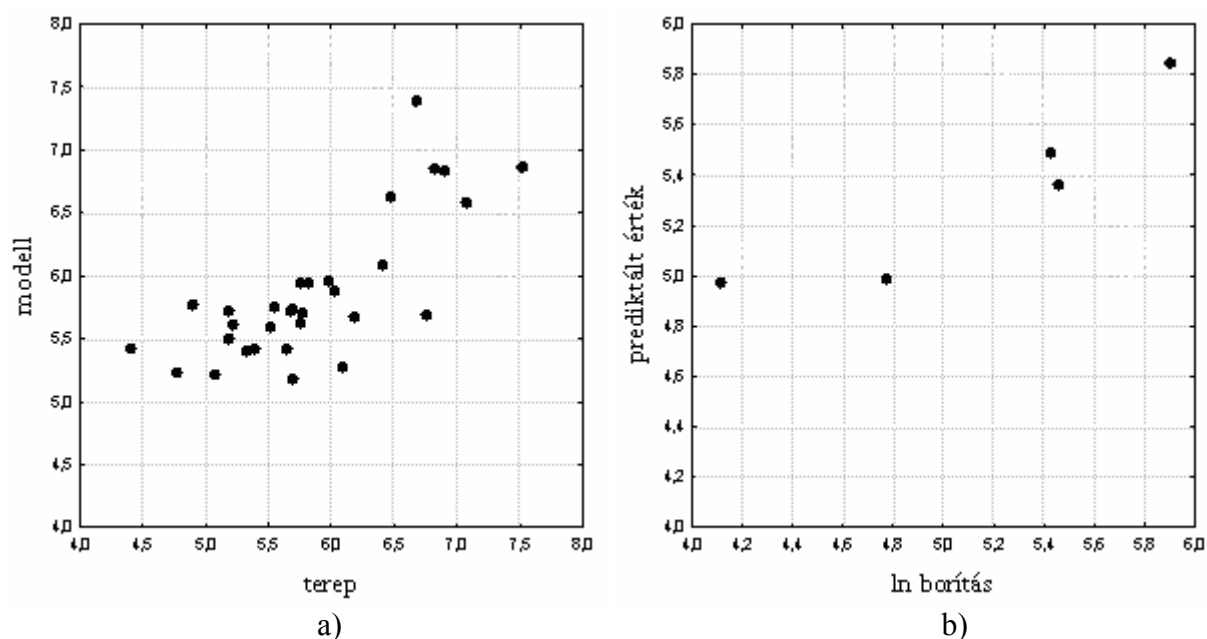
A ciprusmoha (*Hypnum cupressiforme*) éghajlatunkon nagy gyakorisággal és nagy borítással előforduló mohafaj. Vizsgálataink során az összmohaborítás mintegy 20%-át adta,

ezért véltük úgy, hogy a faj eléggé nagy jelentőségű ahhoz, hogy borítására külön modellt készítsünk.

A modellben (9. táblázat, 2.h függelék) mindössze két változó bizonyult szignifikánsnak és a borítással mindkettő negatívan korrelál: a térképezett bükkök hektáronkénti darabszáma és az avar borítása. A modell lefedése viszonylag gyenge, csak 59,44% (10. ábra).

	Együttható	Var%	F-érték	p
tengelymetszet	15			<0,001
avarborítás	-0,00095	41,76	28,81	<0,001
bükk, db	-0,0019	13,67	9,41	<0,01

9. táblázat: a *Hypnum cupressiforme* borításának prediktálására készített modellben szignifikáns tényezők leírása, együtthatói, az általuk magyarázott variancia százaléka, az összefüggés mérésére alkalmazott F statisztika értéke és szignifikanciaszintje.



10. ábra: a *Hypnum cupressiforme* borítás prediktálására készített modell grafikus ábrázolása és tesztelése. A vízszintes tengelyen a terepen megfigyelt borításértékek természetes alapú logaritmusai, a függőleges tengelyen a modell által erre tulajdonságra prediktált értékek szerepelnek. Az a) ábra azon mintaterületeket mutatja, melyek alapján a modellt készítettük, a b) ábrán a tesztelés céljából a modellezésből kihagyott mintaterületek értékei láthatók.

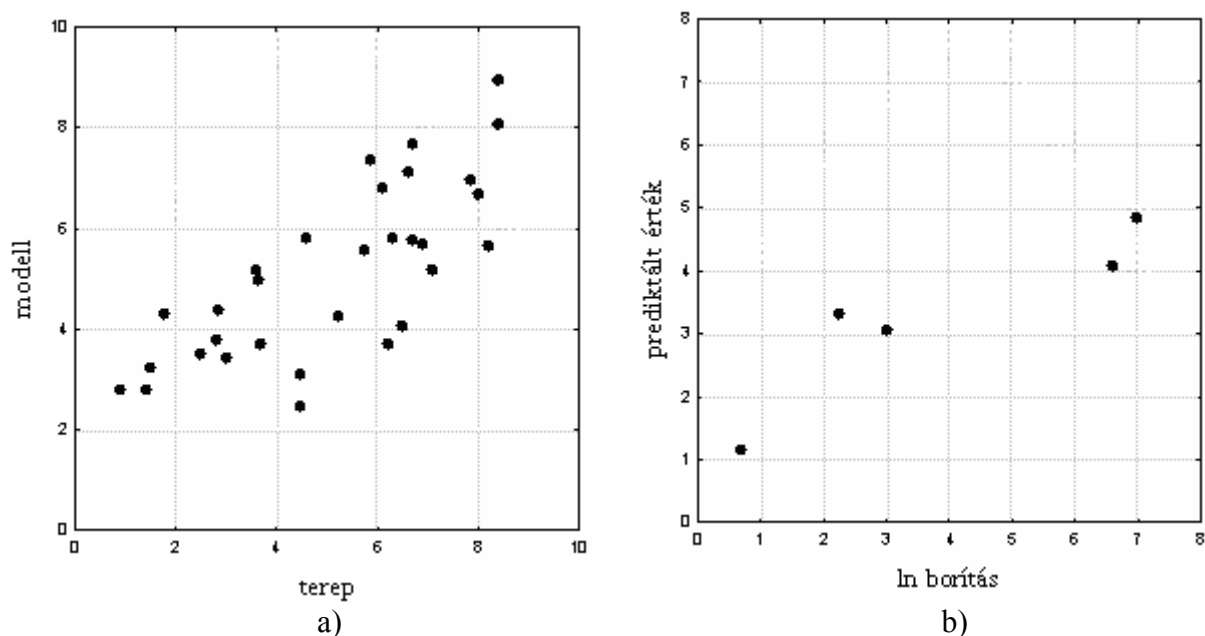
Polytrichum formosum borítása

Az erdei szőrmoha (*Polytrichum formosum*) talajlakó, gyakori és nagy borítású faj. Borítása modellezésében (10. táblázat, 2.i függelék) a 6 m-nél alacsonyabb bükkök

hektáronkénti körlapösszege (+), a bükkök és gyertyánok hektáronkénti körlapösszege (-) és az avarborítás (-) bizonyult szignifikáns hatásúnak, lefedése 58,29% (11. ábra).

	Együttható	Var%	F-érték	p
tengelymetszet	28,14			<0,001
avarborítás	-0,0024	25,54	16,53	<0,001
bükk, mag.<6m, körlap	6,56	13,71	8,87	<0,01
bükk+gyertyán, körlap	-0,088	8,84	5,73	<0,05

10. táblázat: a *Polytrichum formosum* borításának prediktálására készített modellben szignifikáns tényezők leírása, együtthatói, az általuk magyarázott variancia százaléka, az összefüggés mérésére alkalmazott F statisztika értéke és szignifikanciaszintje.



11. ábra: a *Polytrichum formosum* borításának becslésére készített modell grafikus ábrázolása és tesztelése. A vízszintes tengelyen a terepen megfigyelt borításértékek természetes alapú logaritmusai, a függőleges tengelyen a modell által e tulajdonságra prediktált értékek szerepelnek. Az a) ábra azon mintaterületeket mutatja, melyek alapján a modellt készítettük, a b) ábrán a tesztelés céljából a modellezésből kihagyott mintaterületek értékei láthatók.

Lophocolea heterophylla borítása

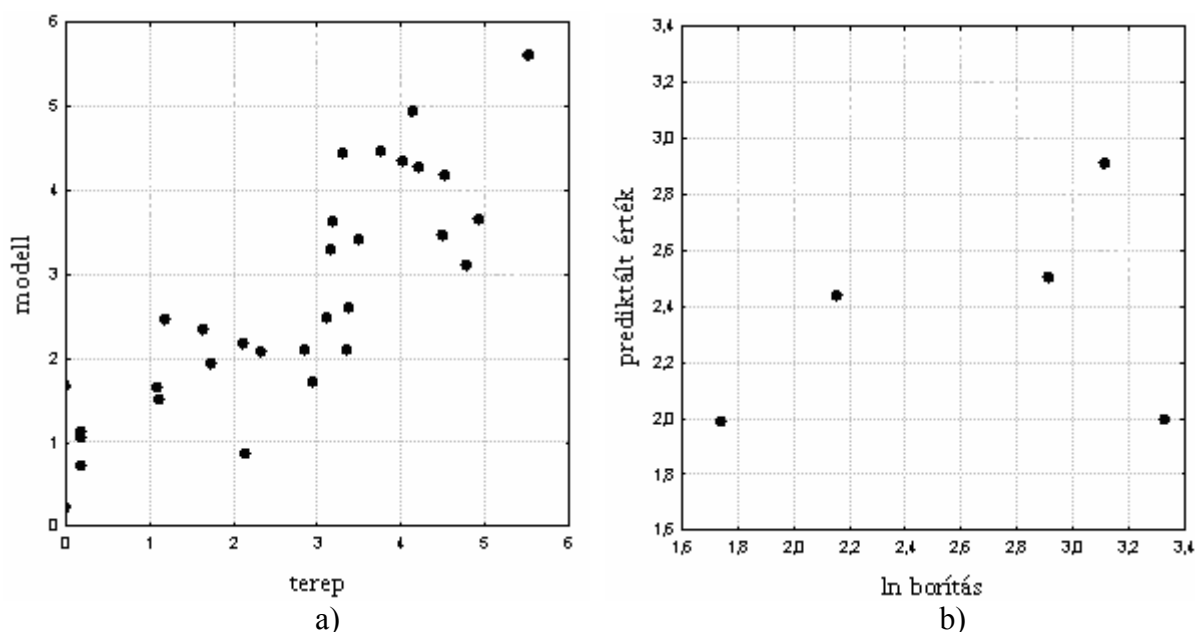
A változó levelű májmoha (*Lophocolea heterophylla*) egy meglehetősen elterjedt, üde erdőkben jellemző májmohafaj. Alapvetően epixyl, de fakérgen is előfordul.

A borítás-predikcióban (11. táblázat, 2.j függelék) szignifikánsnak talált változók a következők: a 20-30 cm közötti mellmagassági átmérőjű tölgyek hektáronkénti darabszáma (pozitív összefüggés), a fenyők hektáronkénti darabszáma (pozitív összefüggés), összes

térképezett fák száma hektáronként (negatív összefüggés), fekvő holtfa hektáronkénti térfogata (pozitív összefüggés), EOVS (Egységes Országos Vetületi Rendszer) földrajzi szélesség koordinátája (negatív összefüggés). A modell R^2 -értéke 71,5% (12. ábra).

	Együttható	Var%	F-érték	p
tengelymetszet	24,36			<0,05
fenyő, db	0,0093	30,2	26,49	<0,001
összes db	-0,0026	8,09	7,09	<0,05
fekvő holtfa, ösztérf.	0,049	8,02	7,04	<0,05
tölgy, dbh 20-30, db	0,022	6,67	5,85	<0,05
EOVS X koord.	-0,00013	6,37	5,59	<0,05

11. táblázat: a *Lophocolea heterophylla* borításának prediktálására készített modellben szignifikáns tényezők leírása, együtthatói, az általuk magyarázott variancia százaléka, az összefüggés mérésére alkalmazott F statisztika értéke és szignifikanciaszintje.



12. ábra: a *Lophocolea heterophylla* borítás becslésére készített modell grafikus ábrázolása és tesztelése. A vízszintes tengelyen a terepen megfigyelt borításértékek természetes alapú logaritmusai, a függőleges tengelyen a modell által e tulajdonságra prediktált értékek szerepelnek. Az a) ábra azon mintaterületeket mutatja, melyek alapján a modellt készítettük, a b) ábrán a tesztelés céljából a modellezésből kihagyott mintaterületek értékei láthatók.

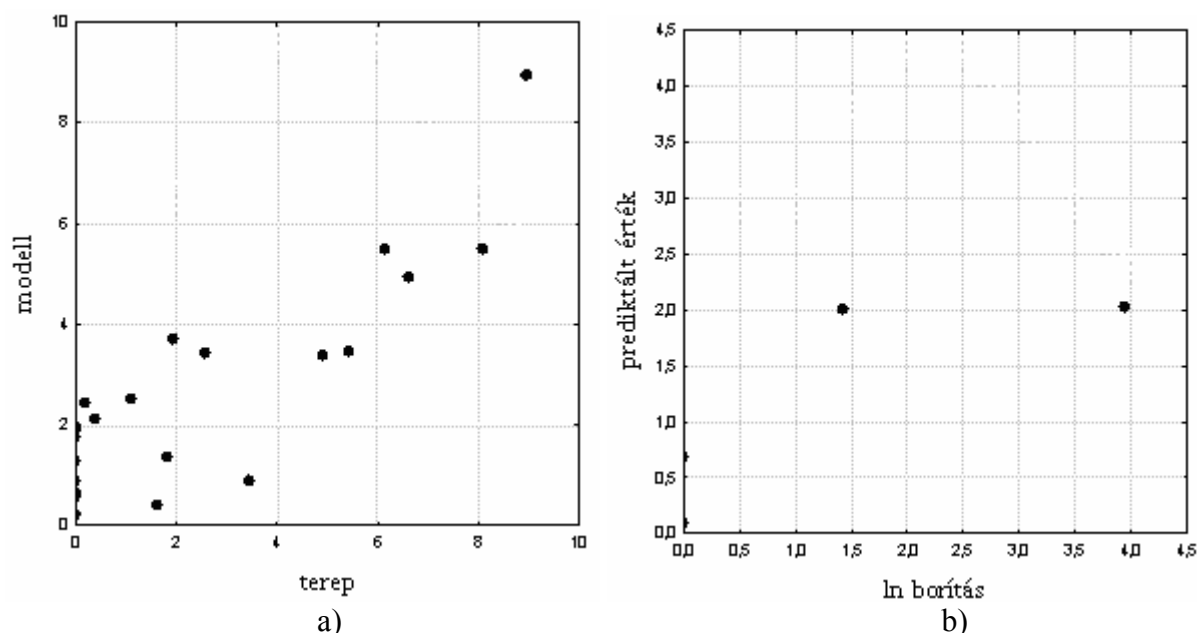
Pleurozium schreberi borítása

A pirosszárú moha (*Pleurozium schreberi*) a fenyvesek jellemző növénye, Magyarországon ritka, de az Őrség és a Vendvidék területén gyakorinak mondható.

Modellezésekor (12. táblázat, 2.k függelék) a domináns faegyedek átlagos mellmagassági átmérője, a tölgyek hektáronkénti összterfoglata és az avarborítás mutatott negatív, az újulat hektáronkénti körlapösszege pedig pozitív összefüggést a faj borításértékeivel. A modell lefedése: $R^2=72,81\%$ (13. ábra).

	Együttható	Var%	F-érték	p
tengelymetszet	32,28			<0,001
avar bor.	-0,0022	14,86	14,21	<0,001
dom., átl. dbh	-0,26	13,64	13,05	<0,01
körlap, mag. 0-6	3,15	13,2	12,62	<0,01
tölgy, térf.	-0,35	4,56	4,36	<0,05

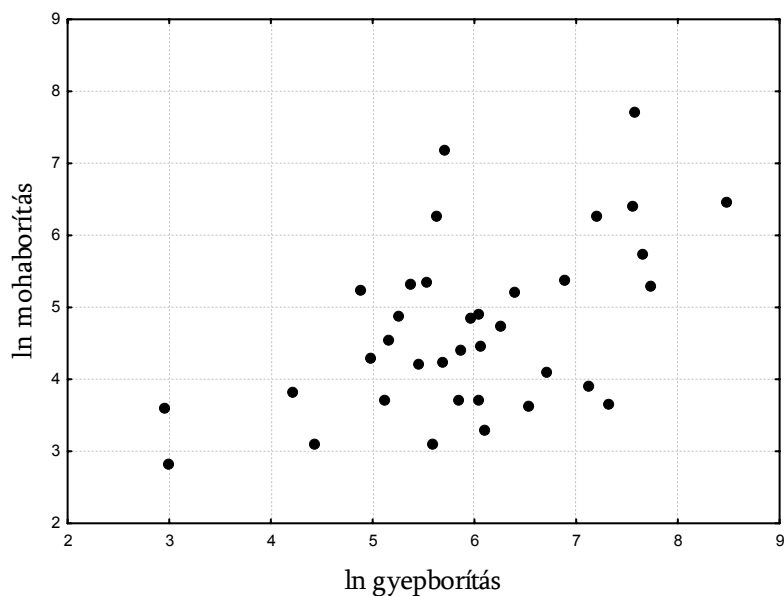
12. táblázat: a *Pleurozium schreberi* borításának prediktálására készített modellben szignifikáns tényezők leírása, együtthatói, az általuk magyarázott variancia százaléka, az összefüggés mérésére alkalmazott F statisztika értéke és szignifikanciaszintje.



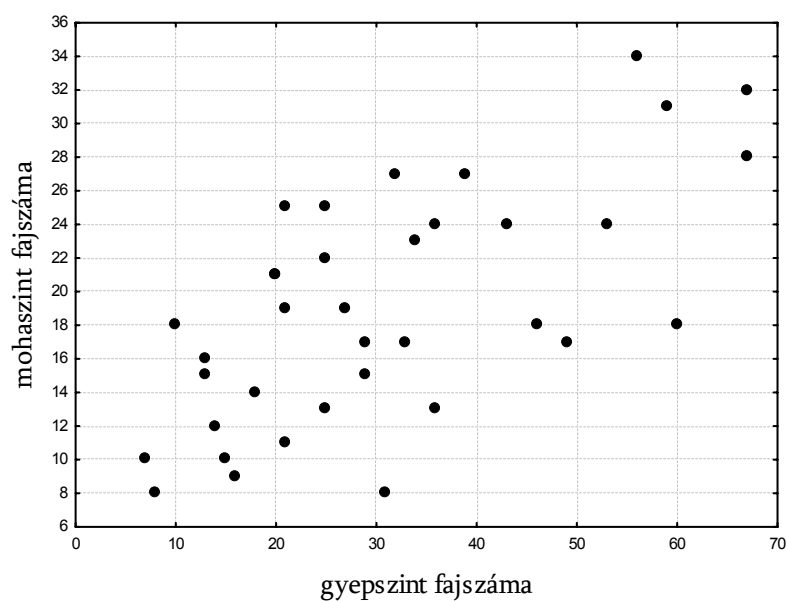
13. ábra: a *Pleurozium schreberi* borításának becslésére készített modell grafikus ábrázolása és tesztelése. A vízszintes tengelyen a terepen megfigyelt borításértékek természetes alapú logaritmusai, a függőleges tengelyen a modell által e tulajdonságra prediktált értékek szerepelnek. Az a) ábra azon mintaterületeket mutatja, melyek alapján a modellt készítettük, a b) ábrán a tesztelés céljából a modellezésből kihagyott mintaterületek értékei láthatók.

Gyepszint és mohaszint kapcsolata

A gyepszint és a mohaszint borítása és fajszáma is szoros összefüggést mutat egymással. A korrelációs koefficiens értéke a borítások esetében 0,53 ($p < 0,001$; 14. ábra), a fajszámok esetében 0,66 ($p < 0,001$; 15. ábra).



14. ábra: a gyepszint és a mohaszint borításának kapcsolata. A borításértékek (m^2/ha) természetes alapú logaritmusával dolgoztunk. A kapcsolat pozitív, erős és szignifikáns, $r=0,53$, $p < 0,001$.



15. ábra: a gyepszint és mohaszint fajszámának kapcsolata. Az összefüggés pozitív és szignifikáns, $r=0,66$, $p < 0,001$.

Diszkusszió

Többváltozós elemzések – Redundancia-analízis

A redundancia-analízisben (RDA) egyes környezeti háttérváltozók és a mohafajok borítása között erős kapcsolatokat találtunk. A fajokat és háttérváltozókat bemutató biploton (2. ábra) több mohacsoport különíthető el, melyek jól köthetők egy vagy több környezeti háttérváltozóhoz.

Az első tengellyel főleg az elegyesség mutatói korrelálnak erősen: a ritka őshonos fajok, illetve a kemény lombos fajok (a ritka őshonos fajok egy részhalmaza) mennyisége, a faj diverzitás, valamint az erdeifenyő elegyaránya. Ezekkel körülbelül egy irányban jelenik meg a gypszint borítása is. E jelenségnek könnyű magyarázatát adni: a gypszint a nyíltabb erdeifenyves állományokban, illetve a heterogénebb szerkezetű, elegyes erdőkben nagyobb borításértékeket ér el, mint egy monodomináns, többnyire ültetett és intenzíven művelt, zárt erdőben.

Az erdeifenyő és a ritka elegyfajok megjelenése szintén nem független egymástól. A lombosodó erdeifenyves állományokban először nem az állományalkotó fajok (tölgyek, bükk) jelennek meg, hanem pionír lombos fajok (pl. nyír, nyár, madárcseresznye) (Tímár et al, 2002). Így érthető, hogy az általában fenyvesekhez kötődő, acidofil, talajlakó mohák egy csoportja (*Hylocomium splendens*, *Scleropodium purum*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium pulcherrimum*) miért mutat szoros összefüggést a ritka elegyfajok jelenlétével.

Egy másik fontos csoport, mely a fenyvesekhez köthető, az ásványi talajfelszíneken megjelenő mohák csoportja. A tűavár kisebb felületű, mint a lombavar, ezért egy fenyvesben több és nagyobb területű ásványi talajfelszín kibukkanást (agyagkibúvást) találunk, mint egy elegyetlen lombos állományban. Ezt mutatja több faj (pl. *Dicranum montanum*, *Buxbaumia aphylla*, *Polytrichum juniperinum*) erős korrelációja ezekkel a változókkal és az első tengellyel. Az ásványi talajfelszíneken élő mohák egy másik csoportja kifejezetten az erdeifenyő arányával mutat szoros összefüggést (inkább a második tengely mentén): *Calypogeia muellerana*, *Cephalozia bicuspidata*, *Bryum* spp. Természetesen hasonló az általános talajlakó mohák helyzete is: egy lombavarral bőségesen fedett talajú állományban nem tudnak megjelenni, míg egy nyíltabb, fenyves állományban nagy borításértékeket érhetnek el (*Polytrichum formosum*, *Leucobryum glaucum*, *Plagiothecium cavifolium*).

Sok nagy borítású, generalista mohafaj szoros kapcsolatban van a gypsint borításával (pl: *Hypnum cupressiforme*, *Brachytecium velutinum*). E jelenséget részletesen a Gyepsint és mohaszint kapcsolata c. fejezetben tárgyaljuk.

A redundancia-analízis második tengelyével erősen korrelál a holtfa mennyisége (nagy méretű fekvő holtfa, álló holtfa) és a teljes körlepuszseg (bár hatásuk az első tengelyben sem elhanyagolható). A második tengely mentén e két változó egy irányba mutat, ami érthető: ott várunk sok holtfát, ahol nagy az élő fák mennyisége.

A holtfa mennyiségével szoros kapcsolatban főleg epixyl mohafajokat találunk, pl. *Lophocolea heterophylla*, *Herzogiella seligeri*. A magas körlepuszseggel epifiton mohák borításértékei korrelálnak erősen, hiszen ezek a fajok rendszerint a nagy méretű fák kérgén jelennek meg (*Ortotrichum spp.*, *Frullania dilatata*, *Metzgeria furcata*, *Paraleucobryum longifolium*, *Lepidozia reptans*). Szintén a második tengely mentén, a luc mennyiségével szoros összefüggésben jelennek meg a fenyvesekben jellemző epifiton fajok, pl. *Homalia trichomanoides*.

Regressziós modellek

A regressziós elemzések során azokat a változókat kerestük, melyek összefüggnek az erdőben előforduló mohák fajszámával illetve borításával. E változók segítségével modelleztük az adott mohacsoport vizsgált tulajdonságát és prediktáltuk más erdőállományok ilyen jellemzőit.

Az összes moha, illetve egyes csoportok fajszámának tekintetében jelentős tényezőnek bizonyult az újulat és cserjeszint jelenléte, a különböző lombos fajok (bükk, gyertyán, tölgy) mennyisége és elegyaránya, az álló és fekvő holtfa jelenléte.

Az összes moha fajszámával pozitív összefüggést mutatott a különböző, viszonylag fiatal tölgyek jelenléte. Ennek magyarázata lehet, hogy a tölgyes állományok nyíltak, edényes aljnövényzetük gazdag és viszonylag kevés a lombavar, ami a mohák megtelepedését gátolná (Ódor et al, 2002). Szintén pozitív korrelációt találunk a fajszám és a bükk-gyertyán újulat megléte között. Ez az eredmény táj történeti okokkal magyarázható: az öreg erdőfenyves állományokban még gazdag a mohavegetáció, miközben a gyertyán és a bükk erőteljesen újul, a kedvezőbb fényviszonyok miatt jobban, mint a bükk uralta állományokban. A bükk magas relatív darabszáma (a faállományban, nem az újulatban) negatívan függ össze a mohák fajszámával, ennek oka a bükk erőteljes lombavarképzése. Vizsgált erdeink nagy részében lombos fajok dominálnak, illetve ahol nem, ott a fenyők (főleg erdőfenyő) javarészt igen

nagyok, így érthető, hogy a 30-40 cm-es fák darabszáma általában is negatív összefüggést mutat a mohák fajszámával. A tesztelés eredménye szerint modellünk regionálisan viszonylag jól használható a mohafajszám predikálására. Többnyire kissé alulbecsli a valós fajszámot, de öt mintából négy esetén a hiba konzekvens, így korrigálható.

A fán élő, specialista mohák fajszámával negatívan korrelál a nagyméretű fák nagy száma. E jelenség, mivel mi nem kifejezetten epifiton, hanem holtfán előforduló mohákat vizsgáltunk (melyek egy része epifiton, hiszen a holtfának is lehet kérge, de nem ezek jelentik a fő tömeget), nem ellentmondásos. Oka hasonló a fentebb tárgyaltakhoz: a fák által képzett lombavar alól a mohák nem tudnak kinőni. E csoport fajszáma magával az avarborítással is negatív kapcsolatban áll, részint ugyanilyen, részint módszertani okok miatt: az erdő aljzatának felvételezésekor additívnak tekintettük a holtfa, az ásványi talajfelszín és a lombavar borítását, így a mintavételezésből adódóan is negatív a kapcsolat az avar és a holtfa mennyisége között, utóbbi pedig – ld. alább is – a fán élő mohák borításának és fajszámának meghatározó faktora. Az álló holt fenyők térfogata, a nagyméretű (30-40 cm átmérő) álló és fekvő holtfa mennyisége és az erősen korhadt faanyag jelenléte egyaránt szignifikánsnak adódott a modellben. Az őrségi erdőkben a holtfa mennyisége általában kevés, de az összefüggések még így is egyértelműen kimutathatók, ami a kapcsolat valódi fontosságát mutatja. A „jó minőségű” (nagy, erősen korhadt) holtfa jelenléte az erdőben létfontosságú e specialista és sok esetben ritka mohafajok számára (Andersson és Hytteborn, 1991). A kapcsolat magyarázata nyilvánvaló: e mohák élőhelyét a holtfa különböző minőségi- és méretosztályai adják (Söderström 1988a; Söderström 1988b; Kruys 1999). A modell tesztelésének eredménye szerint azonban még van mit javítani a predikció pontosságán, a becslés hibája magas.

Az ásványi talajkibúvásokon megjelenő mohák csoportjának fajszámával az előbbiekhöz hasonló háttérváltozók mutattak erős összefüggéseket. A fajszám és a teljes körlepősszeg között talált negatív összefüggés oka a nagy faegyedszámmal növekvő lombavar mennyisége lehet. Pozitív összefüggést a fenyőújulat mennyisége, a közepes méretű tölgyek ösztérfogata és egyes ritka, lombos elegyfajok darabszáma mutat a vizsgált változóval. Ezen kapcsolatok kulcsa is a lombavar mennyisége. A fenyőújulat alatt kevesebb van belőle, s ez ennek a fajcsoportnak jelentősen kedvez. A tölgyekkel tarkított állományok rendszerint nyíltabbak, mint a sűrű gyertyános, bükkös erdőrészletek, ez szintén a lombavar kisebb mennyiségét implikálja. Az elegyfajok megjelenése pedig többnyire ellombosodó fenyvesekhez vagy bolygatásokhoz kötött, ahol (legalább átmenetileg) szintén kevesebb a lombavar (Fenton et al, 2003; Jonsson és Esseen, 1990). A pontos becsléshez azonban további

vizsgálatokra lenne szükség: a modell predikciós képessége viszonylag gyenge, ezt mutatja alacsony R^2 -értéke és ezt támasztja alá a tesztelés eredménye is.

Az egyes fajok, fajcsoportok borításánál általában fontos szerepe van az avarborításnak illetve az ásványi talajfelszín kibukkanások méretének, az egyes lombos fajok mennyiségének és elegyarányának a faállományban és az újulatban, a fenyők jelenlétének, néhány esetben a domináns egyedek (a 30 legnagyobb fa) méretének és a faanyaghoz kötődő mohák esetében a holtfa mennyiségének.

A teljes mohaborításról készített modellben a legfontosabb háttérváltozónak a denziométerrel becsült záródáshiány szórása adódott, ami a fényviszonyok heterogenitásának mutatója. Eszerint ott nagyobb a mohaborítás, ahol a lombkorona heterogén, vannak zártabb és nyíltabb foltok is. Ennek egyik oka az lehet, hogy így több moha megtalálja a számára kedvező fényviszonyokat. Másik lehetséges ok, hogy e jelenség a gypeszint borításával függ össze, hiszen - még nem publikált - eredményeink azt mutatják, hogy ez is pozitívan korrelál a fény heterogenitásával (Németh B. szóbeli közlése), akár a moha- és gyepterítés egymással (ld. Gypeszint és mohaszint kapcsolata c. alfejezet). A borítás tekintetében második legfontosabb háttérváltozó a teljes hektáronkénti térfogat, ami valószínűleg a lombavarképzés miatt negatívan korrelál a vizsgált változóval. A harmadik szignifikáns tényező az ásványi talajfelszín-kibúvások mérete, mely pozitívan korrelál a mohaborítással, hiszen több nagy borítású faj itt találja meg élőhelyét. A modell lefedése közepes, predikciója azonban megbízható, bár nem teljesen pontos.

A fához kötődő (faanyagon, kérgen vagy mindkettőn előforduló) mohafajok borításával, akár fajszámával, jelentős pozitív összefüggést mutat a holtfa mennyisége, ami könnyen érthető, mivel e fajok jelentős részének aljzatát ez adja. Az avar borítása és a bükkök száma negatívan korrelál e csoport borításával, a lombavar növekedést akadályozó hatása miatt. A modell a variancia körülbelül 70%-át magyarázza, tesztelésének eredménye igen jó. A kis borításokat némileg fölül-, a nagyokat valamelyest alulbecsli, de a hiba kicsi, a predikció viszonylag pontos. Ennek az lehet az oka, hogy a variancia fennmaradó részét általunk nem mért, ám a régióban viszonylag egységes hatású háttérváltozók (pl. klimatikus tényezők) magyarázzák.

Az ásványi talajfelszínen megjelenő mohák borításával szoros negatív korrelációt mutat a lombavar mennyisége, ami a bükkök darabszámával és a teljes körlapösszeggel nyilvánvalóan összefügg. Az avar befedi az ásványi talajfelszíneket, ezért e mohák csak ott tudnak megjelenni, ahol nincs avar (illetve a felvételező ott találja meg őket). Érdekes változó az álló holtfa térfogata, mely szintén negatívan korrelál a vizsgált csoport borításával. Ezen

összefüggés biológiai magyarázatát nem ismerjük. A modell által jósolt összefüggések a tesztelés alapján regionálisan többnyire megállják a helyüket, az öt mintából négy esetén a modell jóslása meglehetősen pontos, csak egy esetben találunk komoly alábecslést.

A gyakori talajlakó illetve opportunista fajok csoportjának borításbecslésére készített modellünk viszonylag kevés változó segítségével, közepes megbízhatósággal (71%) predikálja a vizsgált csoport borítását. Az itt kapott összefüggések jobbára általános érvényűek: az avar borítása, a bükk és a gyertyán együttes térfogata, a domináns fák nagy mérete és a 30-40 cm közötti átmérőjű faegyedek nagy száma negatívan korrelál a csoport borításával. A lombavar, amit javarészt a bükk és gyertyán képez, gátolja a mohák növekedését (Peintinger és Bergamini, 2006). A nagyméretű fák nagy száma feltehetően ugyanilyen okok miatt mutat negatív összefüggést a mohák borításával (legtöbb erdőrészletünkben a nagyméretű fák többnyire lombosak). A domináns egyedek nagy mérete az erdő magas korát mutatja, mely erős záródást és nagy lombavar-mennyiséget sejtet. A modellben kapott összefüggés alkalmazása más állományokra nem ad megbízható eredményt. A predikciók nagyságrendje helyes ugyan, azonban a szórás nagyon nagy és következtelen. Ennek oka valószínűleg az, hogy a fajcsoport legtöbb tagja generalista, és ezért nehéz pontosan meghatározni azokat a faktorokat, melyek szoros összefüggést mutatnak jelenlétükkel.

Hasonló a helyzet a gyakori és generalista *Hypnum cupressiforme* borításvizsgálatánál is. Az elemzés értelmében az általunk felvett háttérváltozók közül tulajdonképpen csak a lombavar mennyisége az, ami a ciprusmoha borításával összefügg: a tényleges avarborítás és a bükk hektáronkénti darabszáma; mindkét összefüggés negatív. Utóbbi természetesen nem kizárt, hogy nemcsak a lombavar képzés útján gátolja a ciprusmohát, de az általunk alkalmazott módszerekkel más összefüggést nem sikerült detektálni. Lehetséges azonban, hogy a ciprusmohára tényleg csak az avar az, ami fizikai jelenlétével hat, hiszen sok egyéb környezeti feltétel tekintetében ez a faj meglehetősen tágtűrűsű. Modellünk helytállóságát támasztja alá a tesztelés eredménye is: a legkisebb borítás fölülbecslésén kívül a prediktált értékek meglehetősen pontosak.

A *Polytrichum formosum* borításával valamivel több tényező mutatott szignifikáns összefüggést. Ez esetben is fontos az avar szerepe, és emellett a nagyméretű bükk és gyertyán összegyedszáma az, ami jelentős negatív korrelációt mutat a vizsgált faj borításával. A bükkújulat (6 m-nél alacsonyabb bükkök körlapösszege) és a vizsgált változó között pozitív összefüggést találunk. Ennek oka megint csak a speciális tájtörténeti, gazdálkodási viszonyokban keresendő: a nagy szőrmoha-borítású erdeifenyvesekben a lombos fajok (főleg

a bükk) újul, de az edényes- és moha aljnövényzet még őrzi a kilúgozott talajú, acidofil erdefenyves emlékét. Ez nemcsak a lombavar kisebb mennyisége, hanem a nyíltabb jelleg miatt is jelentős lehet a *P. formosum* borítása szempontjából, a faj ugyanis fénykedvelő (Bao, 2005). Fölmerül a kérdés, hogy ha a valódi, ok-okozati összefüggés nem az újulat és a borítás, hanem az erdefenyő mennyisége és a borítás között áll fenn, akkor miért nem utóbbi változó jelenik meg a modellben? A valószínű magyarázat az, hogy az újulat jellemzői sokkal szélesebb sávban mozognak, egyenletesebb eloszlásúak s így modellezésre alkalmasabbak, mint az erdefenyő mennyiségi viszonyait tükröző változók. A modell az öt mintaterületre számított becslések alapján kis borításértékeknél megbízható, de nagy értékeknél valamelyest alábecsül. Ez olvasható le a modell pontosságát szemléltető grafikonról is: a pontok jelentős része a 45°-os egyenes alá esik. Ezzel együtt a modell által számított összefüggés a *Polytrichum formosum*-borítás nagyságrendi becslésére alkalmas.

A *Lophocolea heterophylla* egy specialista epixyl májmohafaj, mely azonban mégis gyakori és aránylag nagy borításértékekkel rendelkezik, ezért alkalmas arra, hogy példáján megvizsgáljuk az epixyl mohák borításával összefüggő tényezőket. A fentebbi példákön bemutatott, általánosnak tekinthető összefüggések e faj esetében is jelentkeznek. Borításértékei negatív összefüggést mutatnak az összes faegyed számával, közvetve valószínűleg a lombavar mennyiségével. A tölgyek és fenyők jelenléte pozitívan korrelál a faj borításával, ennek az e csoportok által létrehozott nyíltabb állományok, illetve kevesebb lombavarképzés lehet az oka. A fekvő holtfa pozitív összefüggése a változólevelű májmoha térnyerésével könnyen érthető, hiszen ez a faj is a holt faanyaghoz kötődik. Érdekes a földrajzi szélesség koordinátája, mint szignifikáns háttérváltozó megjelenése a modellben. Az összefüggés értelmében a májmoha mennyisége délről észak felé haladva csökken. Ennek magyarázata legalább részben az lehet, hogy az északi mintaterületeinken kevesebb az erdefenyő, mint a délieken. A modell tesztelésének eredménye azt mutatja, hogy a kapott összefüggések nem elég pontosak. Ezzel együtt a segítségükkel számított borításértékek – egy kivételével – hozzávetőleges borításbecslésre alkalmasak, bár kis értékek esetén túl- nagyobb értékeknél pedig alulbecslik a valós számokat.

A pirosszárú moha (*Pleurozium schreberi*) faj jellegzetesen acidofil, szubalpin elem, fenyvesekhez kötődik. Ez az oka annak, hogy az állományok körülbelül felében nincs is jelen, ami a borításbecslésre készített modell pontosságát nagyban rontja. A pirosszárú moha borításával negatív összefüggést mutat az avarborítás, ez az előbbieken fényében könnyen érthető. Szintén negatív korrelációt találunk a domináns faegyedek (a térképezett 30 legnagyobb fa) mellmagassági átmérője és a faj borítása között. Ennek magyarázata az lehet,

hogy az öreg, zárt lombos állományokban (melyek elég jelentősen képviseltették magukat mintáink között), ahol nagyok a fák, a pirosszárú moha nem találja meg életfeltételeit. A tölgyek ösztérfogatával talált negatív összefüggés magyarázata hasonló: tölgyes állományokban a *Pleurozium schreberi* nemigen fordul elő. Pozitív összefüggést a faj borításával az újulat körlapösszege mutat (fajra való tekintet nélkül). Ennek oka a fenyvesek jelenleg zajló ellombosodása lehet, vagyis, hogy a pirosszárú moha élőhelyét képező erdefenyvesekben napjainkban tömeges a főleg lombos fajokból álló újulat. A modell tesztelése kapcsán is fölvetődik az a probléma, hogy a *Pleurozium schreberi* sok állományban nem jelent meg: a tesztelés céljából kihagyott öt állomány közül mindössze kettőben fordult elő, a predikció azonban ezekre is pontatlan.

Gyepszint és mohaszint kapcsolata

Eredményeink szerint a gyepszint és a mohaszint borítása és fajszáma egyaránt szorosan korrelál egymással (23., 24. ábra). Az általunk felfedezett egyértelmű pozitív kapcsolat azért is érdekes, mert az irodalmi adatok ellentmondásosak. Több szerző beszámol kísérletében a gye- és mohaszint biomasszájának negatív kapcsolatáról, melynek oka többek között az avarképzés és a kompetíció (pl. Bergamini et al, 2001; Virtanen et al, 2000). Ugyanakkor azonban a mi megfigyelésünket alátámasztó eredmények is vannak (Ingerpuu et al, 2005). Általában azonban a moha- és gyepszint kapcsolatát vizsgáló kutatásokat lápokban vagy gyepekben, végezték, ahol lényegesen nagyobb a gyepszint relatív jelentősége (az avarképzésben), mint egy erdőben.

A pozitív korrelációnak többféle biológiai magyarázata képzelhető el. Lehetséges, hogy mindkét élőlénycsoport ugyanolyan környezeti háttérváltozókra reagál, tehát együttes jelenlétük nem ok-okozati viszony eredménye, hanem hasonló körülményekre adott hasonló válaszok következménye. E tényezők lehetnek klimatikusak (pl. páratartalom, hőmérséklet) (Lee és La Roi, 1979), edafikusak (pl. talaj kémiai jellemzői), vagy akár sztochasztikusak is (kezelések stb.).

A másik magyarázati lehetőség az, hogy a gyepszint és a mohaszint jellemzői között ok-okozati összefüggés van (Aude és Ernjaes, 2005). Az edényes vegetáció a mohák számára kedvezővé teheti az erdőtalaj mikroklímáját. Lokálisan növelheti a relatív páratartalmat, lassítva a mohagyeppek kiszáradását, és ennek pozitív hatása feltehetőleg jelentősebb, mint az egyébként sem túl fényigényes erdei mohavegetáció árnyékolásával okozott negatív hatás.

Kitekintés

Munkánk célja elsősorban az volt, hogy megtaláljuk azokat az egyszerűen mérhető környezeti háttérváltozókat, melyek a mohák különböző csoportjainak fajsza- és borításértékeivel jelentős összefüggéseket mutatnak. Ezen változók fölhasználásával próbáltunk könnyen kezelhető modelleket készíteni, melyek alkalmasak a kérdéses változó becslésére a mohavegetáció aprólékos vizsgálata nélkül. Az ilyen modellek a természetvédelem és az erdőgazdálkodás kezében egyaránt hasznos eszközei lehetnek a diverzitást legjobban megőrző, esetleg növelő kezelések tervezésének és kivitelezésének. Munkánk nem alkalmas arra, hogy egyértelmű ok-okozati összefüggéseket tárjon fel, mivel kizárólag terepi megfigyeléseken alapul. Ezzel együtt legtöbb esetben a gyakorlati jelentőségen kívül a szignifikánsnak talált tényezők valószínű biológiai hatásait is sikerült megértenünk, ami a modellek ökológiai értelmezhetőségét segíti. Modelljeink sok esetben ismert, de nagyjelentőségű (természetvédelmi fontosságú) tényeket támasztanak alá. A modellek gyakorlati céljukat is több esetben elérték – ez derül ki a modellezésből ilyen céllal kihagyott mintáink teszteléséből. Sajnos a modellek térbeli kiterjesztése meglehetősen korlátozott, vagyis a modellek nagy valószínűséggel nem alkalmazhatók az ország más területein. A régió erdeinek mohafldrája és mohavegetációja meglehetősen egyedi, számos itt viszonylag gyakori faj országosan sokkal ritkábbnak mondható (Ódor et al, 1996, 2002). Ennek egyaránt oka az erdeifenyő és a luc természetesen viszonylag magas elegyaránya, az Alpok növényföldrajzi hatása, a régió klímája és a mohavegetáció szempontjából kedvező erdőkiélés. A régióban a modellek időbeli stabilitását csökkenti, hogy a régió faállománya jelenleg átalakulóban van, amit a legegyszerűbben úgy fogalmazhatunk meg, hogy az erdeifenyő uralta állományok, valamint a nyíltabb fenyérek lombosodnak. Ennek háttérében a korábbi erdőkiélési módok (égetés, bakhátas szántás, erdei alomszedés) megszűnése áll (Bartha, 1998). A faállomány változását az erdei aljnövényzet és a mohaszint némi késéssel követi, ezért találunk pozitív összefüggéseket a gyertyán-bükk újulat és a mohaszint között. Azonban az erdeifenyvesek sűrű lombos újulatának ritkább foltjaiban még túlélő mohagyepék (valamint az erdeifenyvesekre jellemző lágyszárúak) az egykori nyílt állományok emlékét őrzik, és ezekben az állományokban a mohaborítás (illetve fajsza-) jelentős csökkenése várható.

A vizsgálatok továbbvitelére több lehetőség áll előttünk. Ezek egyike a terepi mérések folytatása: további fontos, főleg klimatikus és talajtani terepi mérések elvégzése, eredményeik alapján a modellek tökéletesítése. A másik út a mohacsoportok egymás közötti, vagy a gyepszinttel való kapcsolatainak részletesebb elemzése. Harmadik lehetőség a valós, ok-okozati összefüggések feltárása kísérletes vizsgálatok során. Ezekhez jó kiindulási alapot szolgáltatnak a megfigyeléseken alapuló elemzéseink.

Köszönetnyilvánítás

Elsősorban témavezetőmnek, dr. Ódor Péternek tartozom köszönettel, rengeteg segítségéért és határtalan türelméért. A felvételezést velem együtt végző munkatársaimnak, Németh Balázsnak, Mag Zsuzsának, Tinya Flórának és Mazál Istvánnak is köszönetet mondok. Rajtuk kívül Szövényi Gergelynek és családomnak köszönöm a szüntelen szellemi és lelki támogatást.

A vizsgálat lehetővé tételéért köszönet illeti az Őrségi Nemzeti Park Igazgatóságát és a Szombathelyi Erdészeti ZRt-t. Témavezetőmet az OTKA (D46045) és a Magyar Zoltán Felsőoktatási Közalapítvány támogatta.

Irodalom

- Andersson, L. I., Hytteborn, H., 1991: Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecology* 14: 121-130.
- Aude, E., Ernjaes, R., 2005: Bryophyte colonisation in experimental microcosms: the role of nutrients, defoliation and vascular vegetation. *Oikos* 109: 323-330.
- 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.
- Bao, W. K., 2005: Structural features of *Polytrichum formosum* Hedw. populations along a habitat sequence of cutover restoration in the eastern Tibetan Plateau. *Ecological Research* 20 (6): 701-707.
- Barkmann, J. J., 1958: Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen.
- Bartha, D., 1998: Az őrségi erdők elemzése történeti ökológiai alapon. In: Víg K. (szerk.): Húsz éves az Őrségi Tájvédelmi Körzet. Fertő-Hanság NP Igazgatóság, Sarród, pp. 59-68.
- Bergamini, A., Pauli, D., Peintinger, M., Schmid, B., 2001: Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants. *Journal of Ecology* 89 (6): 920-929.
- Berglund, H., Jonsson, B. G., 2003: Nested plant and fungal communities; the importance of area and habitat quality in maximizing species capture in boreal old-growth forests. *Biological Conservation* 112: 319–328
- During, H.J. 1979. Life strategies of bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia* 5: 2-18.
- During, H.J., 1992: Ecological classifications of bryophytes and lichens. In: Bates, J. W. (szerk.): *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Clarendon Press, Oxford, pp. 1-31.
- Ericsson, T. S., Berglund, H., Östlund, L., 2005: History and forest biodiversity of woodland key habitats in south boreal Sweden. *Biological Conservation* 122: 289–303.
- Erzberger, P., Papp, B., 2004: Annotated checklist of Hungarian bryophytes. *Studia botanica hungarica* 35: 91–149.
- Everitt, B. S., Hothorn, T., 2006: *A Handbook of Statistical Analyses Using R*. Chapman & Hall/CRC Press Company
- Faraway, J.J., 2005: *Linear models with R*. Chapman and Hall, London.

- Fenton, N.J., Frego, K.A., Sims., M.R., 2003: Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Canadian Journal of Botany* 81: 714–731 (2003)
- Frisvoll, A. A., Preste., T., 1997: Spruce forest bryophytes in central Norway and their relationship to environmental factors including modern forestry. *Ecography* 20: 3-18
- Gustafsson, L., Hallingbäck, T., 1988: Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forest in South-West Sweden. *Biological Conservation* 44: 283-300.
- Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., Anderson, N. H., Cline, S. P., Aumen, N. G., Sedell, J. R., Lienkaemper, G. W., Cromack, K., Cummins, K. W., 1986: Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133-276.
- 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.
- Ingerpuu, N., Liira, J., Partel, M., 2005: Vascular plants facilitated bryophytes in a grassland experiment. *Plant Ecology* 180 (1): 69-75.
- Jonsson, B. G., Esseen, P-A., 1990: Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *Journal of Ecology* 78: 924-936.
- Jonsson, B. G., Esseen, P-A., 1998: Plant colonisation in small forest-floor patches: importance of plant group and disturbance traits. *Ecography* 21: 518-526.
- Juhász-Nagy, P., 1993: Az eltűnő sokféleség. *Scientia Kiadó, Budapest*.
- Kruys, N., Fries, C., Jonsson, B. G., Lämäs, T., Ståhl, G., 1999: Wood inhabiting cryptogams on dead norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 178-186.
- Kruys, N., Jonsson, B. G., 1999: Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests in northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*: 1295-1299.
- Lee, T. D., La Roi, G. H., 1979: Bryophyte and understory vascular plant beta diversity in relation to moisture and elevation gradients. *Vegetatio* 40: 29-38.
- Lemmon, P. E., 1957: A new instrument for measuring forest overstory density. *Journal of Forestry* 55(9): 667-668.
- 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.

- Lindström, K., 2003: Wood-living bryophyte species diversity and distribution – differences between small-stream and upland spruce forests. Master thesis, UMEA University, Sweden
- Mills, S. E., Macdonald, S. E., 2004: Predictors of moss and liverwort species diversity of microsites in conifer-dominated boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 15: 189-198.
- Mills, S. E., Macdonald, S. E., 2005: Factors influencing bryophyte assemblage at different scales in the Western Canadian boreal forest. *The Bryologist* 108(1): 86-100.
- Ódor, P., van Dort, K., 2003: Dead wood inhabiting bryophyte vegetation in two Slovenian beech forest reserve. *Zbornik Gozdarstva in Lesarstva* 69: 155-169.
- Ódor, P., van Hees, A. F. M., 2004: Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *Journal of Bryology* 26: 79-95.
- Ódor, P., 1997: Korpafű populációk cönológiai és ökológiai viszonyai. Szakdolgozat, ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest.
- Ódor, P., 2000: A Kékes Észak Erdőrezervátum mohaflórája és mohavegetációjának jellemzése. *Kitaibelia* 5(1): 115-123.
- Ódor, P., Heilmann-Clausen, J., Christensen, M., Aude, E., van Dort, K. W., Piltaver, A., Siller, I., Veerkamp, M. T., Walley, R., Standovár, T., van Hees, A. F. M., Kosec, J., Matočec, N., Kraigher, H., Grebenc, T., 2006: Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biological Conservation* 131: 58-71.
- Ódor, P., Standovár, T., 2001: Richness of bryophyte vegetation in a near-natural and managed beech stands. The effects of management-induced differences in dead wood. *Ecological Bulletins* 49: 219-229.
- Ódor, P., Standovár, T., 2002: Substrate specificity and community structure of bryophyte vegetation in a near-natural montane beech forest. *Community Ecology* 3(1): 39-49. IF:-, FI: 1.
- Ódor, P., Szurdoki, E., Tóth, Z., 2002: Az Őrségi Tájvédelmi Körzet főbb élőhelyeinek mohavegetációja és flórája. *Kanitzia* 10: 15-60.
- Peintinger, M., Bergamini, A., 2006: Community structure and diversity of bryophytes and vascular plants in abandoned fen meadows. *Plant Ecology* 185 (1): 1-17.
- Pócs, T., 1981: Növényföldrajz. In: Hortobágyi, T., Simon, T. (szerk.): Növényföldrajz, társulástan és ökológia. Tankönyvkiadó, Budapest, pp. 27-168.
- Pócs, T., Domonkos-Nagy, É., Pócs-Gelencsér, I., Vida, G., 1958: Vegetationstudien im Őrség. Akadémiai Kiadó, Budapest, 124 pp.
- Podani, J., 1997: Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeldolgozás rejtelmeibe. Scientia Kiadó, Budapest, 412 pp.

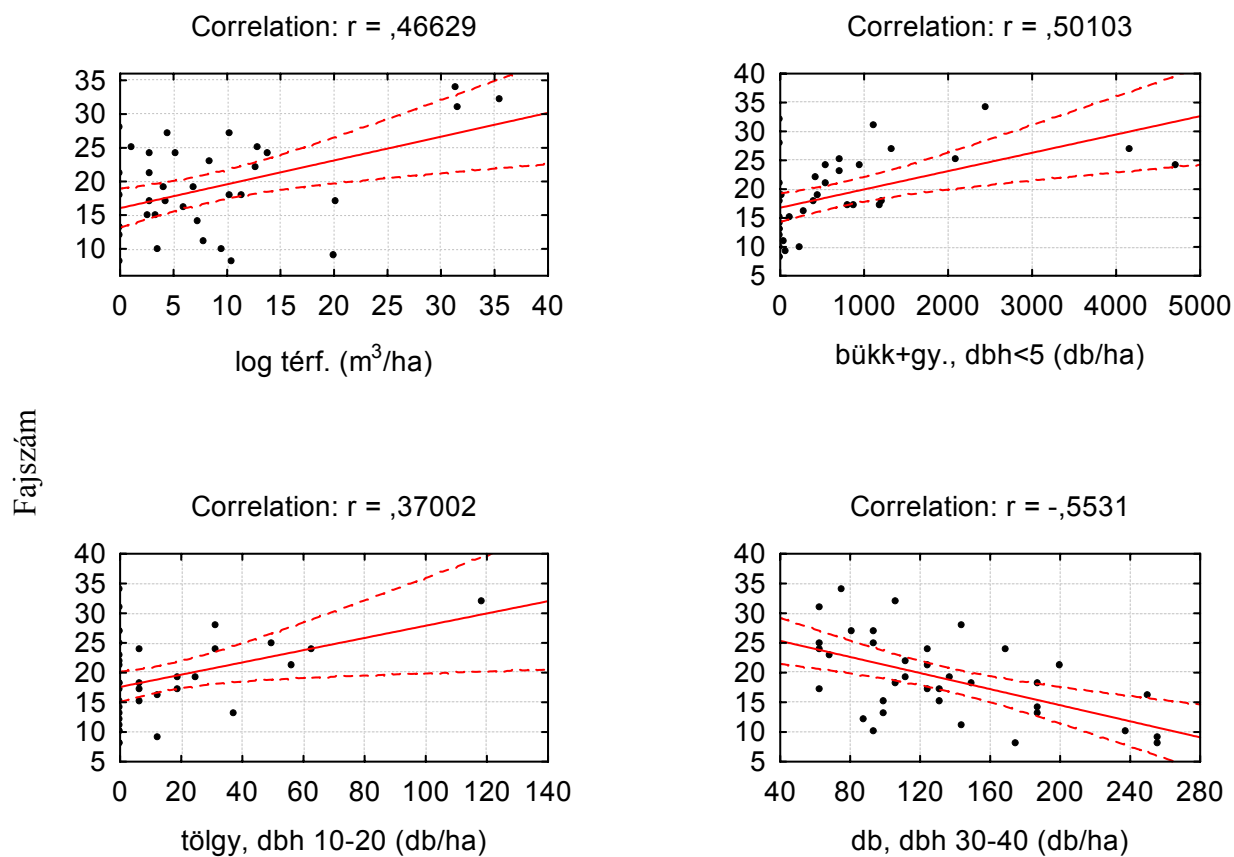
- Rambo, T. R., Muir, P. S., 1998: Bryophyte species association with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *The Bryologist* 101: 366-376.
- Rose, F., 1992: Temperate forest management: its effect on bryophyte and lichen floras and habitats. In: Bates, J. W. and Farmer, A. M. (eds.): *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Clarendon Press, Oxford. pp. 211-233.
- Rydgren, K., De Kroon, H., Økland, R. H., Van Groenendael, J., 2001: Effects of fine-scale disturbances on the demography and population dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens*. *Journal of Ecology* 89: 395–405
- Sætersdal, M., Gjerde, I., Blom, H. H., Ihlen, P. G., Myrseth, E. W., Pommeresche, R., Skartveit, J., Solhøy, T., Aas, O., 2003: Vascular plants as a surrogate species group in complementary site selection for bryophytes, macrolichens, spiders, carabids, staphylinids, snails, and wood living polypore fungi in a northern forest. *Biological Conservation* 115: 21-31
- Smith, A. J. E., 1982b: Epiphytes and epiliths. In: A. J. E. Smith (ed.): *Bryophyte ecology*, pp. 191-228; Chapman and Hall, London.
- Smith, A.J.E. (ed.), 1982a: *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London.
- Söderström, L., 1988a: Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden. *Nordic Journal of Botany* 8: 89-97.
- Söderström, L., 1988b: The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in Northeast Sweden. *Biological Conservation* 45: 169-178.
- Ter Braak, C. J. F., Smilauer, P., 2002: *CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA, 500 pp.
- Tímár, G., Ódor, P., Bodoncz, L., 2002: *Az Őrség és a Vendvidék erdeinek jellemzése*. Kanitzia
- 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.
- Virtanen, R., Johnston, A. E., Crawley, M. J., Edwards, G. R., 2000: Bryophyte biomass and species richness on the Park Grass Experiment, Rothamsted, UK. *Plant Ecology* 151 (2): 129-141.
- Zar, J. H., 1999: *Biostatistical Analyses*. Prentice Hall, New Jersey.

Függelék

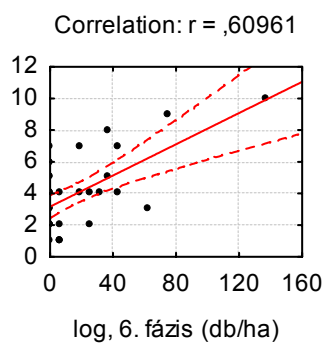
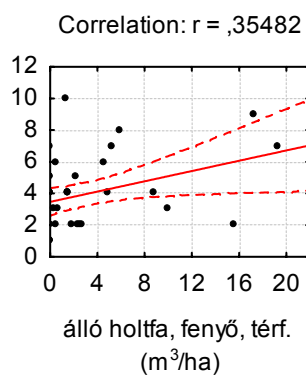
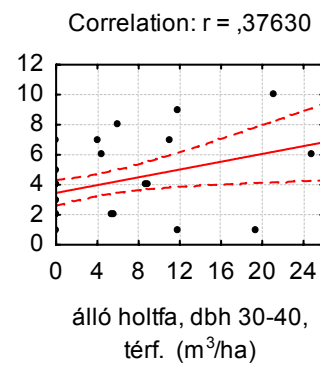
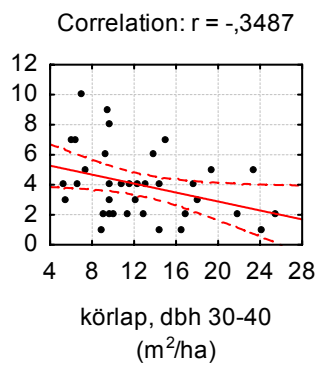
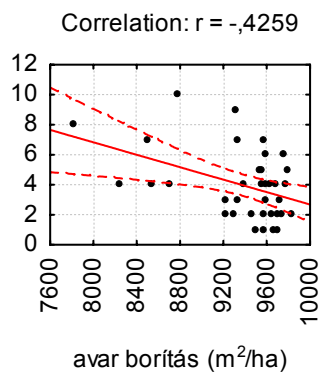
Kód	Fajnév	Aljzat	Gyakoriság	Specialista/Generalista
ambrip	Amblystegium riparium	O	R	G
ambser	Amblystegium serpens	W	R	G
ambsub	Amblystegium subtile	W	R	G
anoatt	Anomodon attenuatus	EF	R	S
atrund	Atrichum undulatum	MS	C	G
brapop	Brachytecium populeum	O	R	G
brarut	Brachytecium rutabulum	O	C	G
brasal	Brachytecium salebrosum	W	C	G
bravel	Brachytecium velutinum	O	C	G
brycap	Bryum capillare	MS	R	S
bryrub	Bryum rubens	MS	R	S
bryrud	Bryum rudelare	MS	R	S
buxaph	Buxbaumia aphylla	MS	R	S
calfis	Calypogeia fissa	MS	R	S
calmue	Calypogeia muellerana	MS	R	S
caltri	Calypogeia trichomanis	MS	R	S
cepbic	Cephalozia bicuspidata	MS	R	S
cerpur	Ceratodon purpureus	MS	R	G
dichet	Dicranella heteromalla	MS	C	S
dicmon	Dicranum montanum	EF	C	S
dicpol	Dicranum polysetum	T	C	S
dictau	Dicranum tauricum	EF	R	S
dicsco	Dicranum scoparium	O	C	G
dipfol	Diphyscium foliosum	MS	R	S
ditpal	Ditrichum pallidum	MS	C	S
eurang	Eurhynchium angustirete	T	C	G
eurhia	Eurhynchium hians	O	R	G
eursch	Eurhynchium schleicheri	T	R	G
fisbry	Fissidens bryoides	MS	R	S
fistax	Fissidens taxifolius	MS	C	S
frudil	Frullania dilatata	EF	R	S
hersel	Herzogiella seligeri	EX	C	S
homtri	Homalia trichomanoides	EF	R	S
hylspl	Hylocomium splendens	T	C	S
hycup	Hypnum cupressiforme	W	C	G
isoalo	Isoetecium alopecuroides	EF	R	S
leprep	Lepidozia reptans	W	R	S
leugla	Leucobryum glaucum	T	C	S
lophet	Lophocolea heterophylla	EX	C	G
metfur	Metzgeria furcata	EF	R	S
nowcur	Nowellia curvifolia	EX	R	S
ortaff	Orthotrichum affine	EF	R	S
ortpal	Orthotrichum pallens	EF	R	S
ortspe	Orthotrichum speciosum	EF	R	S
ortstr	Orthotrichum stramineum	EF	R	S

parlon	Paraleucobryum longifolium	EF	R	S
plaaff	Plagiomnium affine	T	C	G
placav	Plagiothecium cavifolium	T	C	G
placus	Plagiomnium cuspidatum	W	C	G
pladen	Plagiothecium denticulatum	W	C	G
plalae	Plagiothecium laetum	W	C	G
planem	Plagiothecium nemorale	W	C	G
plarep	Platygyrium repens	W	C	G
plasuc	Plagiothecium succulentum	W	C	G
plaund	Plagiomnium undulatum	T	R	G
plesch	Pleurozium schreberi	T	C	S
plesub	Pleuridium subulatum	MS	R	S
pohnut	Pohlia nutans	MS	C	S
polfor	Polytrichum formosum	T	C	G
poljun	Polytrichum juniperinum	MS	C	S
ptipul	Ptilidium pulcherrimum	EF	R	S
pypol	Pylaisia polyantha	EF	R	S
radcom	Radula complanata	EF	C	S
rihpun	Rhizomnium punctatum	EX	C	S
rhysqu	Rhytidiadelphus squarrosus	T	R	S
rhytri	Rhytidiadelphus triquetrus	T	R	G
scanem	Scapania nemorea	MS	R	S
sclpur	Scleropodium purum	T	C	G
tetpel	Tetraphis pellucida	EX	R	S
thudel	Thuidium delicatulum	T	R	G
thutam	Thuidium tamariscinum	T	R	G
ulocri	Ulotia crispa	EF	R	S
weibra	Weissia brachycarpa	MS	R	S
weirut	Weissia rutilans	MS	R	S

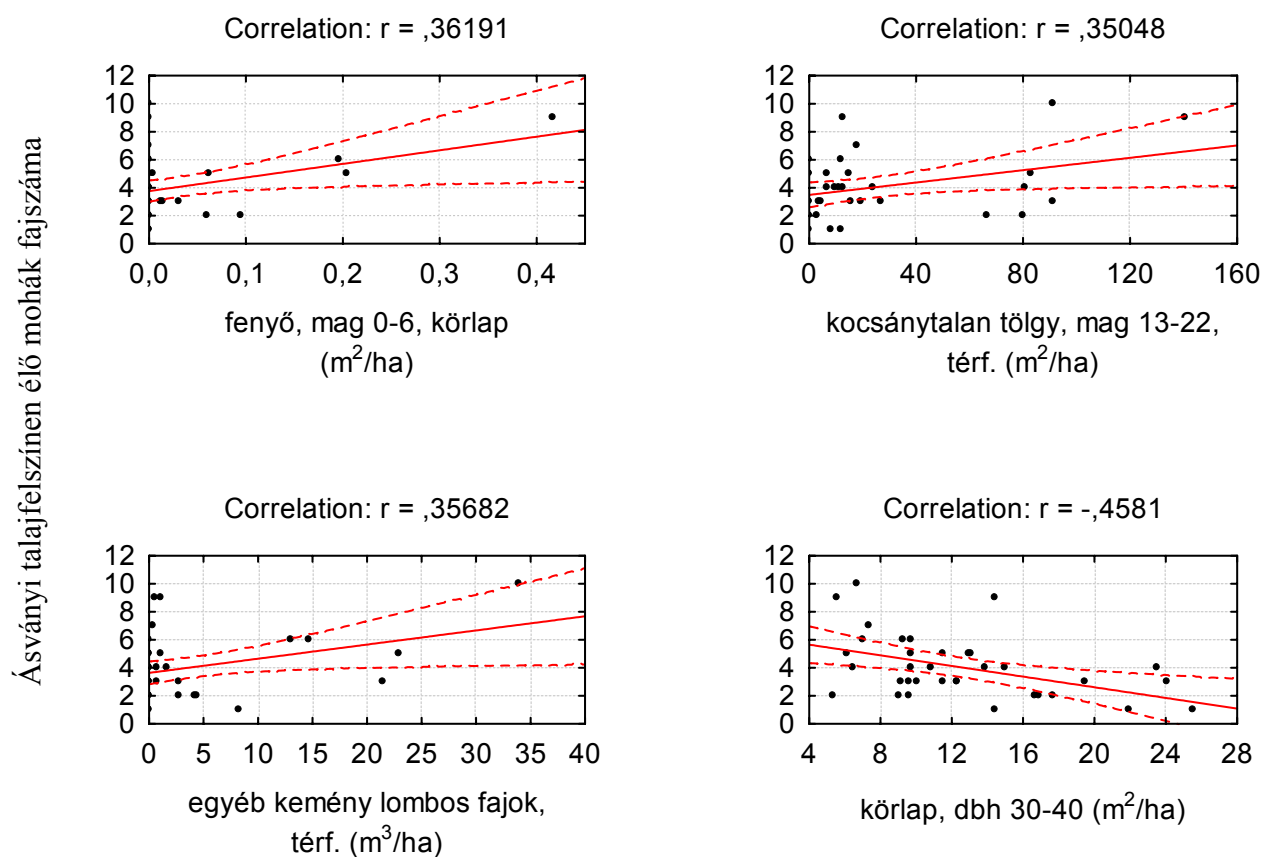
1. függelék: az elemzésben szereplő mohafajok hatbetűs kódjai és csoportosításuk eredménye.
Aljzattípusok: EX – epixyl, EF – epifiton, W – fán élő (kérgen és faanyagon egyaránt), MS – ásványi talajon megjelenő, T – talajlakó, O – opportunist; gyakoriság: C – gyakori, R – ritka; Specialista/Generalista.



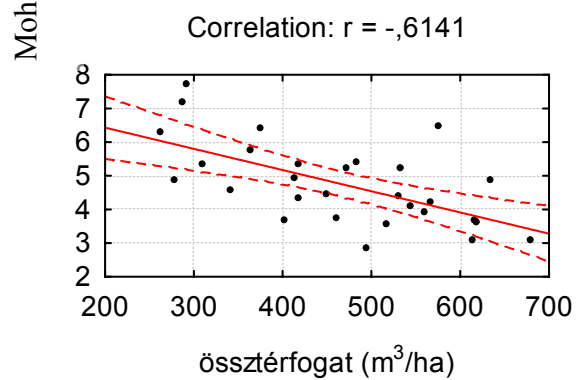
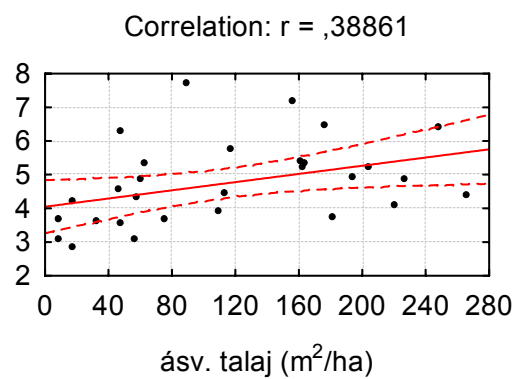
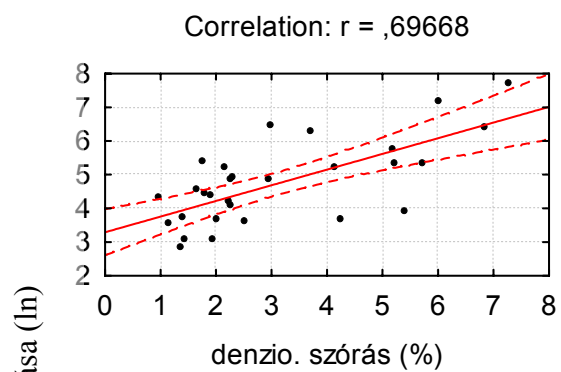
2.a függelék: a mohák fajszámának összefüggései a modellben megjelenő változókkal.



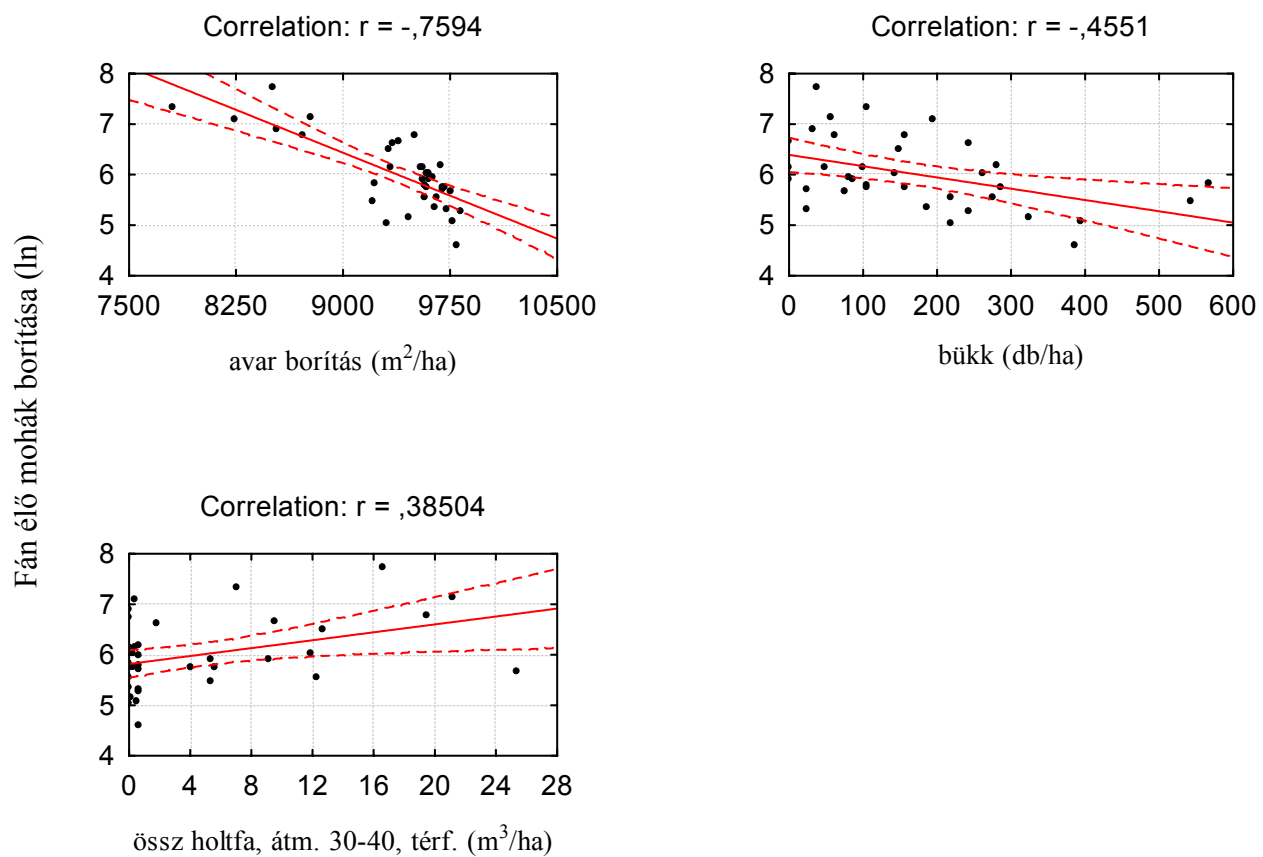
2.b függelék: a specialista epifiton és epixyl mohák fajszámának összefüggései a modellben megjelenő változókkal.



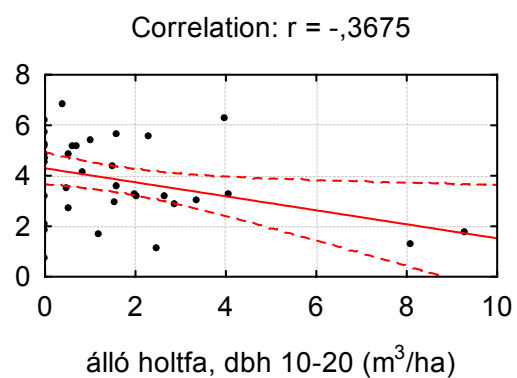
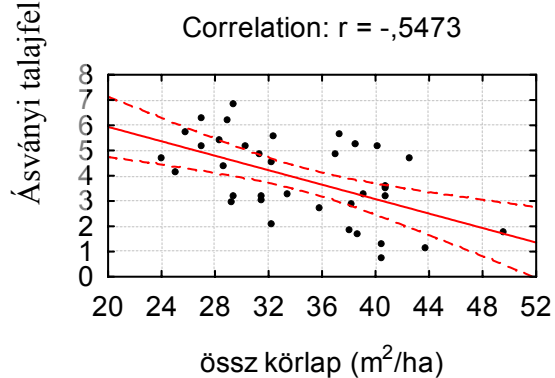
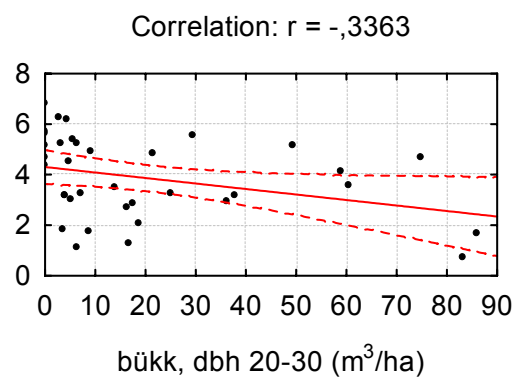
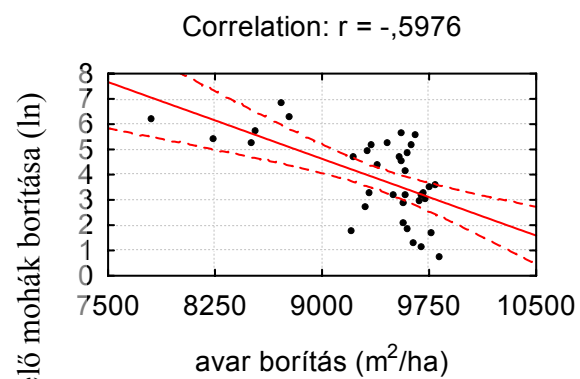
2.c függelék: az ásványi talajfelszínen élő mohák fajszámának összefüggései a modellben megjelenő változókkal.



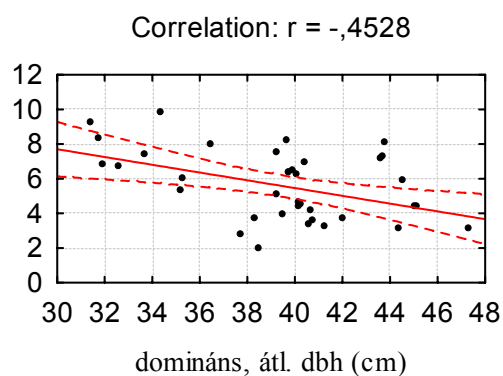
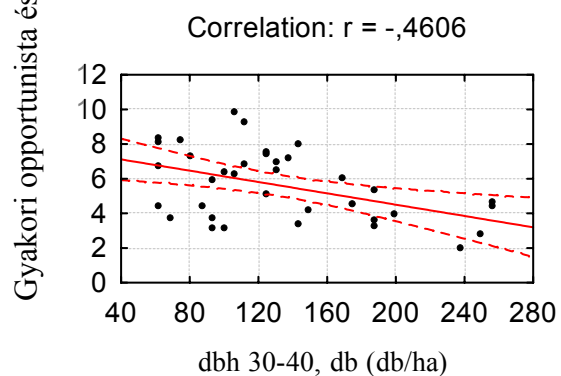
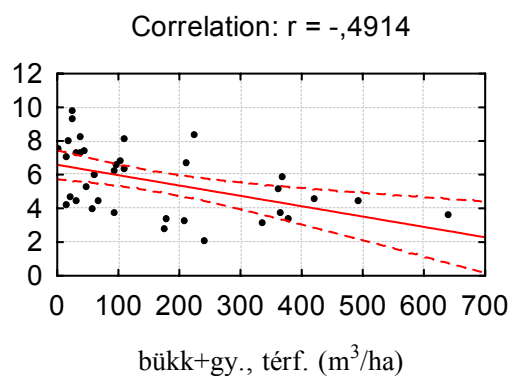
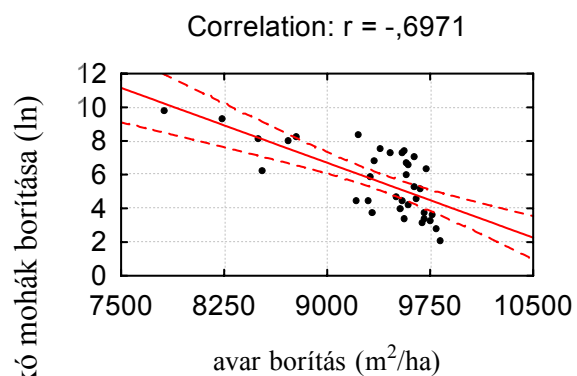
2.d függelék: a mohák borításának összefüggései a modellben megjelenő változókkal.



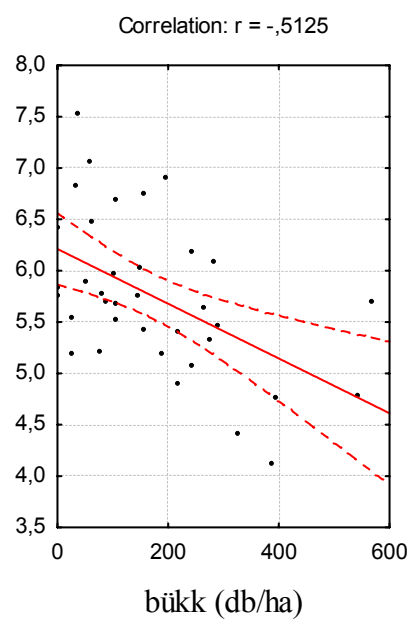
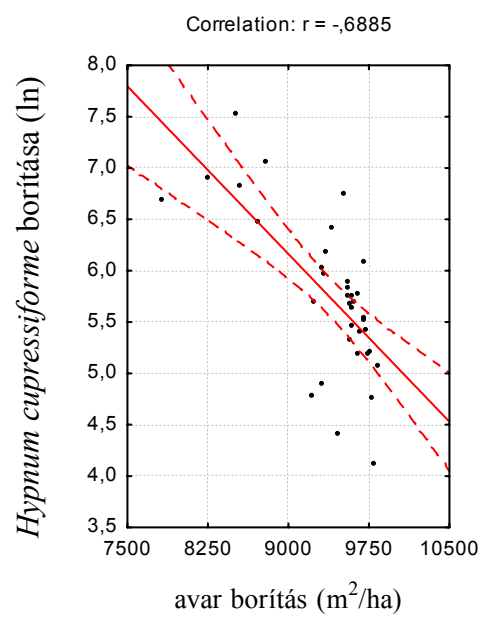
2.e függelék: a fán élő mohák borításának összefüggései a modellben megjelenő változókkal.



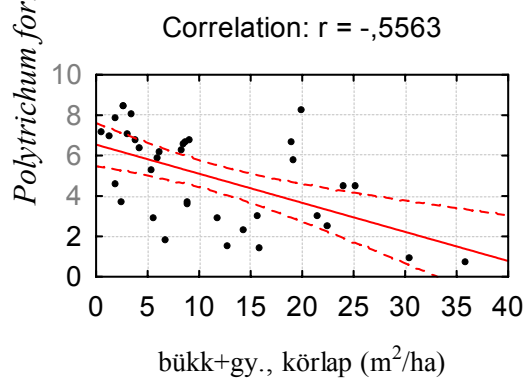
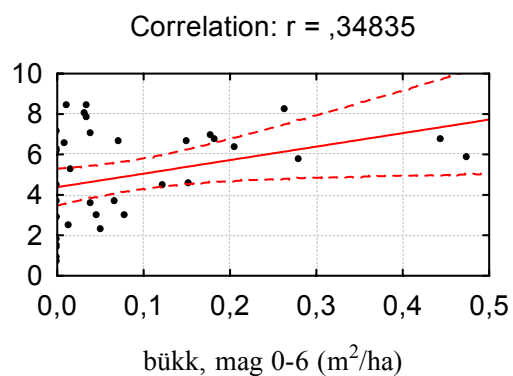
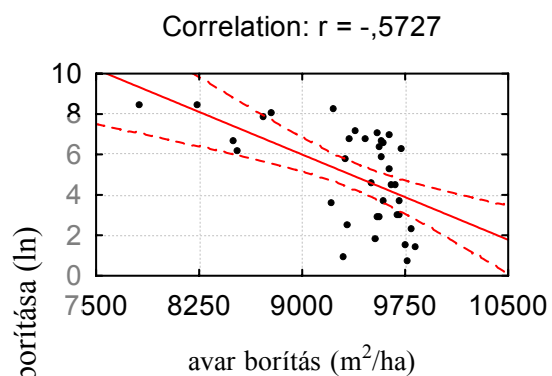
2.f függelék: az ásványi talajfelszínen élő mohák borításának összefüggései a modellben megjelenő változókkal.



2.g függelék: a gyakori opportunisták és talajlakó mohák borításának összefüggései a modellben megjelenő változókkal.

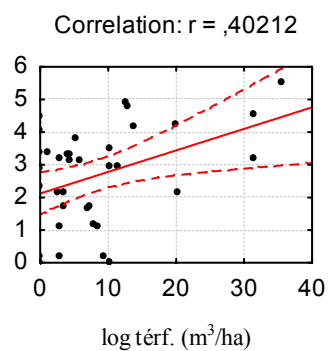
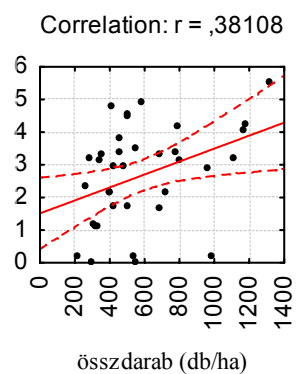
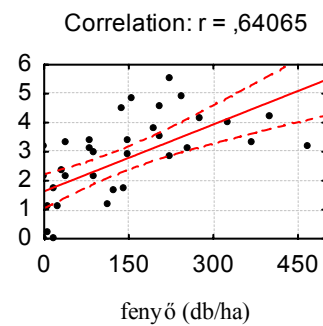
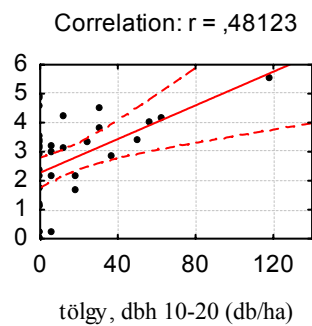
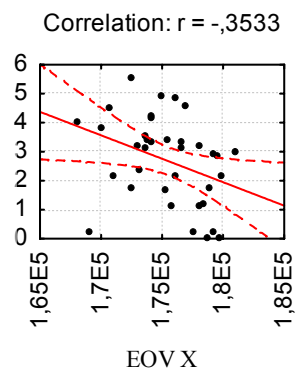


2.h függelék: a *Hypnum cupressiforme* borításának összefüggései a modellben megjelenő változókkal

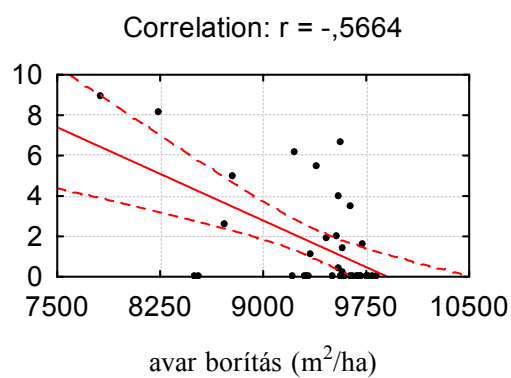
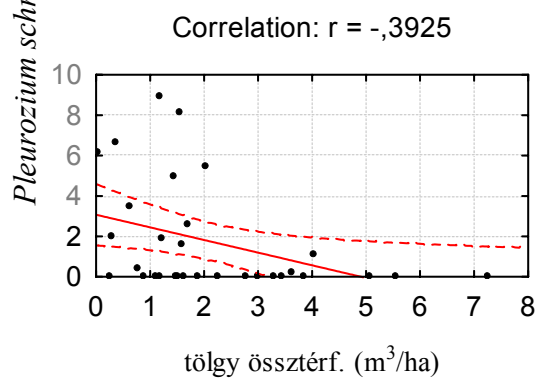
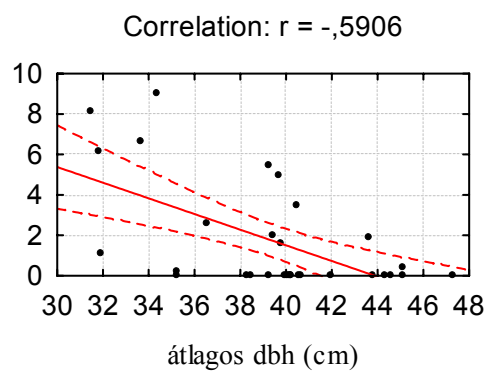
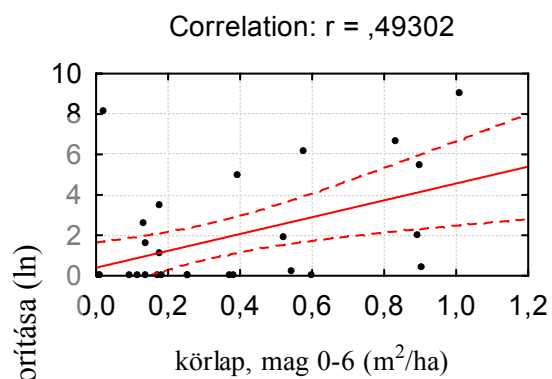


2.i függelék: a *Polytrichum formosum* borításának összefüggései a modellben megjelenő változókkal

Lophocolea heterophylla borítása (ln)



2.j függelék: a *Lophocolea heterophylla* borításának összefüggései a modellben megjelenő változókkal



2.k függelék: a *Pleurozium schreberi* borításának összefüggései a modellben megjelenő változókkal

		fajszám	Fánélő fajszám	Ásványi talajon élő fajszám	Fánélő borítás	Ásványi talajon élő borítás
terep	átlag	18,40	4,20	4,00	5,46	3,42
	szórás	5,03	0,84	2,12	0,62	1,11
predikció	átlag	18,68	3,17	3,02	5,51	2,83
	szórás	8,37	1,33	1,50	0,28	1,25
p		0,92	0,26	0,45	0,78	0,13

		Gyakori, opportunistá, talajlakó	<i>Hypnum cupressiforme</i>	<i>Polytrichum formosum</i>	<i>Lophocolea heterophylla</i>	<i>Pleurozium schreberi</i>
terep	átlag	4,69	5,14	3,91	2,65	1,08
	szórás	2,08	0,70	2,77	0,67	1,72
predikció	átlag	4,26	5,33	3,28	2,36	0,89
	szórás	1,95	0,36	1,38	0,39	1,08
p		0,41	0,34	0,44	0,38	0,72

3. függelék: a terepi és a modellek által becsült értékek átlaga, szórása és a párosított t-próba eredménye (szignifikancia)