

MTA Doktora Pályázat

Doktori Értekezés

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

Ódor Péter

MTA Ökológiai Kutatóközpont Ökológiai és Botanikai Intézet

Vácrátót

2016

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	3
2. A dolgozat szerkezete és célkitűzései	8
3. Anyag és módszer	13
3.1. A terület bemutatása	13
3.2. Az adatgyűjtés módszerei	17
3.3. Az adatfeldolgozás módszerei	24
4. Eredmények és megvitatás	26
4.1. A faállomány és a mikroklíma összefüggései	26
4.2. A faállomány és a talaj-avar változók összefüggései	33
4.3. Lágyszárúak	37
4.4. Újulat	38
4.5. Talajszint mohaközössége	42
4.6. Kéreglakó mohák és zuzmók	46
4.7. Nagygombák	57
4.8. Pókok	66
4.9. Futóbogarak	69
4.10. Szaproxyl bogárközösség	70
4.11. Madarak	76
4.12. A vizsgát élőlénycsoportok közötti összefüggések	79
5. Gyakorlati vonatkozások	83
6. A dolgozat új eredményeinek összefoglalása	87
7. Köszönetnyilvánítás	88
8. Irodalomjegyzék	90
9. Mellékletek	104

1. Bevezetés

Az erdőökológiai kutatások egyik alapkérdése, hogy az erdei biodiverzitást (az életközösségek fajgazdagságát, faji- és funkcionális összetételét) milyen tényezők határozzák meg. Évente több ezer tudományos publikáció bontja fel ezt az alapkérdést konkrét kérdésekre, illetve hipotézisekre attól függően, hogy milyen élőhelyen, milyen élőlénycsoportot, milyen tér- és időléptékben és milyen módszertani megközelítéssel (megfigyelés, kísérlet, modellezés) vizsgálják. Azonban ez nemcsak az erdőökológia és a természetvédelmi biológia, hanem a természetvédelem és az erdőgazdálkodás alapkérdése is, hiszen minden olyan erdőkezelés ökológiai alapját teremti meg, amely a gyakorlati beavatkozások során figyelembe veszi az erdei biodiverzitás fenntartását, növelését is.

Az erdőkben a biodiverzitást meghatározó tényezők közül kiemelt jelentőséggel bír a faállomány. Számos élőlénycsoport közvetlen trofikus összefüggésben áll a faállománnyal. Egyesek az erdő fáinak különböző részeit fogyasztják (ilyenek a lombfogyasztó ízeltlábúcsoportok, a fák kérgét, illetve osztódó szöveteit fogyasztó rovarok, vagy a rügyekkel, levelekkel táplálkozó nagyvadfajok), míg mások gazda – parazita viszonyban (pl. a fatestben fejlődő, patogén gombák), vagy szimbióta kapcsolatban (pl. a fákkal mikorrhizát képező gombák) élnek a fákkal (Thomas and Packham 2007). A kéreglakó zuzmóknak és moháknak a faállomány biztosítja az aljzatot, életteret (Barkman 1958, Ellis 2012). A rágcsáló kisemlősök és számos madárfaj esetében a fásszárúak termései, magjai képezik a fő táplálékforrást. Több élőlénycsoport számára a faállomány jelenti az elsődleges bújó és szaporodó helyet: az erdei madarak legnagyobb része vagy a fába vájt odúkban költ, vagy a faállomány biztosítja számukra a fészkelőhelyet, és szintén a fákból megjelenő odúkhöz kötődnek az erdei denevérek is (Frank 2000). A faállomány részének tekinthető az erdőben felhalmozódó korhadó faanyag is, amely változatos formában (élő fák korhadt részei, fekvő törzsek, ágak, gallyak, álló elhalt fák és facsonkok), méret és korhadási állapot szerinti összetételben lehet jelen (Harmon et al. 1986, Bobiec et al. 2005, Csóka és Lakatos 2014). Az utóbbi években kezdték felismerni a holtfa óriási jelentőségét az erdei biodiverzitásban. Nem is gondolnánk, hogy az erdőben megjelenő fajok több mint a fele kötődik a holtfához obligát módon, vagy részlegesen (Stokland et al. 2012). Ez különösen akkor megdöbbentő, ha belegondolunk, hogy a holtfát sokszor nélkülöző gazdasági erdőkből ez az élővilág gyakorlatilag hiányzik.

A faállomány termőhelyre (mikroklíma, fény- és talajviszonyok) gyakorolt közvetett hatásai szinte valamennyi erdei élőlénycsoportra kihatnak, de különösen fontosnak bizonyultak a fásszárú újulat, a cserjeszint és az erdei lágyszárúak a mennyiségi és minőségi jellemzőiben (Whigham 2004, Hart and Chen 2006.). Az erdőben kirándulók számára is egyértelműen tapasztalható, hogy az állományok alatt, a nyílt, fátlan térszínektől jelentősen eltérő, speciális mikroklíma alakul ki (Geiger et al. 1995). Az erdőkre jellemző állományklímát (Szász és Tőkei 1997) számos faállomány-szerkezeti, termőhelyi, illetve táji változó komplex kölcsönhatásrendszere alakítja ki (Aussenac 2000). A mikroklímát meghatározó tényezők zárt erdők esetében hierarchikus viszonyrendszerbe foglalhatók (Aussenac 2000, Weng et al. 2007): a regionális klíma és a domborzati viszonyok tekinthetők magasabb rendű háttérváltozóknak, amelyek meghatározzák a (potenciális) klimatikus talajtípust és vegetációt. Ezek hatásait módosítják a talaj- és faállomány-jellemzők, mint például a humusztartalom, a faj- és korösszetétel vagy a vertikális szerkezet (Oke 1987, Geiger et al. 1995). A nyílt területekkel összehasonlítva, az erdők állományklímáját az egyes változók kiegyenlítetttsége és a szélsőértékek kisebb bekövetkezési valószínűsége és értéke jellemzi: alacsonyabb maximális és átlaghőmérséklet, kisebb szélsébség, magasabb minimumhőmérséklet és páratartalom (Geiger et al. 1995, Morecroft et al. 1998, Chen et al. 1999). Ez az erdőkre jellemző kiegyenlítő hatás már mozaikos tájban, kis kiterjedésű erdőfolt esetén is kimutatható (Hesslerová et al. 2013). Az erdei mikroklímára irányuló kutatások fókuszában rendszerint a természetes bolygatások, illetve különböző intenzitású erdészeti beavatkozások okozta lombkorona-záródásihiány (Heithecker and Halpern 2006, Abd Latif and Blackburn 2010) vagy a szegélyhatás (Wright et al. 2010) mikroklíma változókra gyakorolt hatásai állnak. Kevés olyan tanulmány készült, amely az idősebb (lábás) erdőállományokban foglalkozik az egyes faállomány-szerkezeti elemek és a mikroklíma-változók közötti összefüggésekkel (Matlack 1993, Heithecker and Halpern 2006). A faállomány jellemzői (megléte, minősége, vagy hiánya) meghatározó az erdőtalajban zajló talajképződési és talajdegradációs folyamatokban is (Stefanovits et al. 1999). Az avarprodukció mennyisége és minősége szintén elsősorban a faállománytól függ, így annak közvetett hatása van a talajlakó életközösségek jellemzőinek kialakításában, valamint a talaj tápanyagforgalmában (Thomas and Packham 2007).

Európa jelenlegi erdőterülete esetében, a faállomány, mint az erdei biodiverzitást meghatározó tényező, elválaszthatatlan az emberi hatásoktól (Peterken 1996). Az erdőben ma is változó intenzitású erdőgazdálkodás, erdőhasználat zajlik, és a jelenleg közvetlen hasznosítás alól kivont erdőterületek többségét is érték a múltban emberi hatások. Még a

közvetlen emberi hatásokat elkerülő őserdő maradványok is ki vannak téve az ember tájátalakító hatásainak, az özönfajok inváziójának, vagy olyan térbelileg durva léptékben érvényesülő hatásoknak, mint a például a légszennyezés. Ha az erdő faállományát a természetes folyamatok alakítják ki, akkor annak fajösszetételét és szerkezetét elsősorban a termőhely, a fafajok elérhető propagulum készlete, valamint a faállományra ható bolygatási rezsim határozza meg (Frelich 2002). Például a boreális erdők egy jelentős részében viszonylag nagy kiterjedésű és a fafajok életciklusával összemérhető gyakoriságú tüzesetek érik a faállományt, ezért sok erdőben a természetes folyamatok mellett egykorú faállomány figyelhető meg viszonylag nagy területen (Heinselman 1981). Ezzel szemben a mérsékelt övi lombos erdők esetében a nagy kiterjedésű katasztrófák ritkák, állomány léptékben kis kiterjedésű bolygatási események jellemzők, ezért a természetes folyamatoknak kitett erdők faállományában zömében 50-500 m² kiterjedésű lécek és felújulási foltok figyelhetők meg, ami az erdő finom térléptékben heterogén kor és méret szerinti összetételét eredményezi (Standovár and Kenderes 2003, Král et al. 2014).

A legtöbb élőlénycsoport biodiverzitása szempontjából nem elég a faállományra csak lokálisan (1 – 100 ha közötti állomány léptékében) tekinteni, hanem alapvetően az erdős táj állapota a meghatározó (Lindenmayer and Franklin 2002). A nagyobb testű herbivórok és ragadozók (madarak, emlősök) tevékenysége hatalmas (több száz, vagy több ezer hektáros) területen zajlik. Az erdős táj egyes elemeinek megléte az élettevékenységüket kisebb területen folytató állatok, valamint a helyt ülő növények és gombák számára is fontosak, meghatározva terjedési és kolonizációs folyamataikat. A táji környezet befolyásolja az élőlénycsoportok populációinak méretét meghatározó predációs és kompetíciós viszonyokat is, vagy bizonyos fajok invázióját is elősegítheti. A természetes folyamatok által kialakított erdős táj is különböző élőhelyfoltok mozaikjából állt, amelyeket elsősorban a heterogén termőhelyi viszonyok, illetve a térben és időben elkülönülten ható bolygatási események hoztak létre. Ezt a táji heterogenitást nyilván másképp képezték le az eltérő területhasználattal és élőhelyi igényekkel rendelkező populációk (pl. egy nagytestű ragadozó madár, vagy egy szécinege). Az emberi tevékenység során az erdőbelsőhöz adaptálódott populációk túlélését biztosító élőhelyek a tájban jelentős mértékben fragmentálódtak, továbbá nagy arányban jelentek meg olyan táji elemek, amelyek a populációk hosszú távú túlélésére nem alkalmasak (Standovár és Primack 2001). Egyértelműen ilyenek az intenzív használatnak kitett belterületek és a szántóföldek, de sok erdei faj számára átjárhatatlan élőhelynek bizonyulnak a vágásterületek, zárt fiatalos állományok, sőt az irtásrétek is. A kedvező élőhely foltok közötti átjárhatóságot a vonalas emberi létesítmények is akadályozzák, mint az utak, vasutak, kerítések.

Az egy-egy erdőállományban megfigyelhető biodiverzitást a jelenlegi lokális és táji tényezők, illetve az adott erdőállomány és az erdős táj múltbeli állapotai (az egykori tájhasználat) együttesen határozzák meg. A múltbeli és jelenlegi táji biodiverzitást feltáró 42 vizsgálatból 38 esetben kimutatható volt az úgynevezett késleltetett kihalás jelensége (Kuussaari et al. 2009). Ez azt jelenti, hogy táj múltban történt degradációjának (élőhelyek megszűnésének, kedvező élőhelyek fragmentációjának) hatása nem azonnal jelentkezik, az átalakított táj fragmentumai még sokáig őrzik az egykori biodiverzitás elemeit. De ez egy átmeneti állapot, a fajok lokális kihalása a megmaradt fragmentumokban csak idő kérdése. Ezt főleg specialista, hosszú generációs idejű és rosszul terjedő fajcsoportoknál mutatták ki, például az erdei lágyszárúaknál, az epifiton makrozuzmóknál és a szaproxyl gombáknál (Kuussaari et al. 2009).

A legtöbb vizsgálat, amely az erdei biodiverzitást meghatározó legfontosabb tényezőket próbálja feltárni egy-egy régióban többnyire egy élőlénycsoportra (annak fajgazdagságára, fajösszetételére) koncentrál. Ennek módszertani, finanszírozási és kutatói érdeklődésből adódó okai vannak, hiszen a sok élőlénycsoportra kiterjedő kutatás több kutató összehangolt munkáját igényli, annak szervezési, módszertani és pénzügyi korlátaival együtt. Területkezelői szempontból viszont nagy szükség van a sok élőlénycsoportra kiterjedő vizsgálatokra, hiszen ezek ismeretében lehet olyan fenntartási, kezelési terveket kidolgozni, amely több élőlénycsoport igényét egyszerre veszi figyelembe. A természetvédelmi biológia egyik alapproblémája, hogy olyan könnyen mérhető indikátorokat találjon, amelyek utalnak a biodiverzitás, illetve a természetesség állapotára. Ezek között megkülönböztetjük a fajösszetétel, fajok, vagy fajcsoportok meglétén illetve hiányán alapuló (kompozicionális), az élőhelyek szerkezeti jellemzőire vonatkozó (strukturális), és az ökoszisztémák működését jellemző (funkcionális) indikátorokat (Noss 1990). Elég sok kritika érte azt a koncepciót, amikor kiválasztott fajokat használnak a biodiverzitás indikációjára, illetve azok védelme során igyekeznek megvédeni a biodiverzitás és az ökoszisztéma minél nagyobb részét (Simberloff 1998). Az indikátor-, zászlóshajó-, esernyő- és kulcsfajok jelentőségét részletesen tárgyalja Standovár és Primack (2001) tankönyve. Ha nem egy (vagy néhány) fajt, hanem közösségi jellemzőket próbálunk használni a biodiverzitás indikációjára, akkor fontos elvi (és gyakorlati) kérdés, hogy egy adott élőlénycsoport biodiverzitása, mennyire indikálja más élőlénycsoportok biodiverzitását. Ezt a koncepciót gyakran használják durva földrajzi léptékben a védett területek hálózatának tervezésekor (és felülvizsgálatakor), hiszen ez esetben néhány (jól feltárt) fajcsoport adatainak használatával kell (költség-haszon alapján) minél hatékonyabb hálózatot kialakítani a védett területeknek (Standovár és Primack 2001,

14. fejezet). Általánosan elmondható, hogy kontinentális léptékben viszonylag jól használhatók a különböző élőlénycsoportok közösségi jellemzői egymás indikációjára, azaz a különböző élőlénycsoportok jellemzői viszonylag erős korrelációt mutatnak (Lewandowski et al. 2010). Azonban azok a vizsgálatok, amelyek egy-egy kisebb területre vonatkozóan próbálták feltárni a különböző élőlénycsoportok biodiverzitása közötti összefüggéseket, általában gyenge kapcsolatokat találtak az élőlénycsoportok között, vagyis egymás indikációjára csak igen korlátozottan voltak használhatók (Sabatini et al. 2016). Erdők esetében az az általánosítás tehető, hogy a különböző szerkezeti jellemzők és egy-egy élőlénycsoport biodiverzitása között sokkal erősebb összefüggések mutathatók ki, mint az élőlénycsoportok között (Jonsson és Jonsell 1999, Berglund and Jonsson 2001, Blasi et al. 2010, Irwin et al. 2014). Tehát az erdők szerkezeti jellemzői, állomány és táji léptékű attribútumokat alkalmazva egyaránt az erdei biodiverzitás jó indikátorainak tekinthetők. Mivel ezek közül sok viszonylag könnyen mérhető változó, számos gyakorlatban használható rendszer született az erdők természetességi állapotának szerkezeti jellemzőkön alapuló értékelésére (Bartha et al. 2007, Geburek et al. 2010). Azonban ahhoz, hogy a szerkezeti indikátorokat ne csak tapasztalati alapon használjuk, nagy szükség van az élőlénycsoportok és a szerkezeti jellemzők kvantitatív feltárására. Mivel a különböző élőlénycsoportok más szerkezeti jellemzőkre érzékenyek, ahhoz, hogy megtaláljuk az erdei biodiverzitás fenntartásához (növeléséhez) szükséges legfontosabb szerkezeti indikátorokat, több élőlénycsoportra vonatkozó kutatások szükségesek (de Groot et al. 2016). Ráadásul sok esetben ezek az összefüggések regionálisan eltérhetnek. Vagyis egy védett természeti terület kezelése szempontjából az a legideálisabb, ha az adott régióra vonatkozóan rendelkezik a kezelő, sok élőlénycsoport szempontjából fontos szerkezeti indikátorokkal. E dolgozat ennek a gyakorlati kihívásnak próbál megfelelni.

2. A dolgozat szerkezete és célkitűzései

Minden kutató életében megfigyelhetők fordulópontok, amik a kutatási irányokban, területeken kisebb-nagyobb változással járnak, kutatási kérdések zárulnak le és újak vetődnek fel. Ezek a változások sok esetben a kutató karrier állomásaihoz kötődnek, szakdolgozat, PhD téma, posztdoktori időszak, csoport alapítás stb. A dolgozat a posztdoktori időszakom fő kutatási projektjének eredményeit foglalja össze, amely 2004-2014 között zajlott, beleértve a kutatás tervezési és publikálási időszakait is. Korábbi PhD kutatásom elsősorban a korhadó faanyagban élő mohaközösséget meghatározó tényezőkre irányult. Ennek során volt szerencsém gombászokkal közösen dolgozni, és nagyon érdekesnek találtam azokat az eredményeket, amelyek megmutatták, hogy két élőlénycsoport mennyire másképp tud reagálni ugyanazokra a környezeti tényezőkre (korhadó fák jellemzői, táji környezet stb.). Ennek hatására döntöttem el, hogy posztdoktori időszakomban olyan témába szeretnék belevágni, amely valamilyen szempontból egyszerre vizsgál több élőlénycsoportot egy életközösségen (ökoszisztémán) belül. Mivel továbbra is az erdőökológia, az erdei biodiverzitás érdekelt, azt szerettem volna vizsgálni, hogy mely háttérváltozók a legfontosabbak a különböző erdei élőlénycsoportok esetében. A háttérváltozók közül kiemelt jelentőséget tulajdonítottam a faállomány jellemzőinek, mivel ezek közvetve illetve közvetlenül nagymértékben befolyásolják az erdő termőhelyi viszonyait és az erdei életközösséget, valamint az erdőgazdálkodási tevékenység alapvetően erre irányul. Ezáltal a faállomány és az erdei biodiverzitás összefüggéseinek feltárásával közvetlen ajánlások tehetők az erdők kezelőinek, hogy az erdők védelmi, faanyagtermelési és rekreációs funkciói minél harmonikusabban valósulhassanak meg. A vizsgálatot olyan tájban szerettem volna végezni, ahol az erdők faállományában (fafajösszetételében és szerkezetében) jelentős eltéréseket találunk, viszont a termőhelyi viszonyok (domborzat, talaj) viszonylag homogének. Erre a célra ideálisnak bizonyult az Őrség, ahol hasonló termőhelyi viszonyok mellett, nagyon eltérő erdőket találunk (a középhegységeinkhez képest). Nagy szerencsém volt abban, hogy egyetemi oktatóként a kutatás kezdetekor lelkes és szorgalmas hallgatók csatlakoztak a projekthez, akikkel igazi csapatmunkában tudunk dolgozni, és akik közül sokan később ehhez a kutatáshoz kapcsolódóan szereztek (Tinya Flóra, Király Ildikó) vagy remélhetőleg fogják megszerezni (Kovács Bence, Kutszegi Gergely, Mag Zsuzsa, Márialigeti Sára) doktori fokozatukat. Részben ez az oka annak, hogy a kutatás irányítójaként, a dolgozat alapjait képező publikációkban elsősorban utolsó szerzőként szerepelek, amelyek az első

helyen szereplő Phd hallgatók első nemzetközi publikációi. Emellett a sok élőlény- és változócsoporthból adódóan több senior kutatóval dolgoztam együtt a projekt keretében (Bidló András, Lakatos Ferenc, Juri Nascimbene, Siller Irén), a velük közös publikációkban is utolsó szerző vagyok. Az összes publikáció esetében, a projekt szakmai vezetőjeként, aktív részt vállaltam a terepmunkában, adatfeldolgozásban és a szövegek megírásában egyaránt. A kutatás elsősorban támogatási okok miatt két fázisban zajlott. A 2005-2007 időszakban elsősorban a komolyabb anyagi beruházást nem igénylő vizsgálatokat valósítottuk meg, majd 2009-2011 között került sor a forrásigényesebb terepmunkákra (pl. termőhelyi mérések, egyes állatcsoportok vizsgálata). Mivel a kutatás csapatmunkában zajlott, a dolgozat folyamán az eredményeket többes szám harmadik személyben tárgyalom.

Az őrségi idős fenyőelegyes lomberdőkre vonatkozóan próbáltuk feltárni, hogy sok élőlénycsoport biodiverzitása szempontjából, melyek a legfontosabb háttérváltozók. Az élőlénycsoportokat úgy igyekeztünk megválasztani, hogy az erdei ökoszisztémában betöltött funkció, méret és mobilitás szempontjából eltérő közösségeket reprezentáljanak, feltételezve azt is, hogy emiatt eltérő háttérváltozókra lesznek érzékenyek. Emellett természetesen praktikus (vizsgálhatóság, megfelelő szakember megléte) szempontokat is figyelembe vettünk a kiválasztás során. A fotoszintetizáló organizmusok közül belekerült a vizsgálatba a növényi biodiverzitás jelentős részét adó, természetvédelmi szempontból kiemelt jelentőségű lágyszárú aljnövényzet, az erdők természetes regenerációjában kulcsszerepet betöltő újulat- és cserjeszint, az Őrségben funkcionális szempontból jelentős talajszínt (a talajon és a fekvő faanyagon egyaránt) megjelenő mohaközösség, valamint a fák törzsét benépesítő kéreglakó moha- és -zuzmóközösség. A gombák esetében külön élőlénycsoportként kezeltük a talajlakó szaprotróf, a szintén talajlakó, de mikorrhizaképző, valamint (együtt tárgyalva a parazita és a szaprotróf fajokat) a fán élő nagygombák közösségeit. Az állatcsoportok közül bekerültek a vizsgálatba a talajszíntben változatos funkciót betöltő futóbogarak, a ragadozó pókok, a faállományhoz kötődő szaproxyl bogarak és a teljes faállományt életterükként használó madarak. A vizsgálatba bevont háttérváltozókat is úgy választottuk meg, hogy lefedjék a különböző élőlénycsoportok szempontjából potenciálisan meghatározó tényezőket. Állomány léptékben vizsgáltuk az erdők fafajösszetételét, a faállomány méret (átmérő, magasság) szerinti megoszlását, az alsóbb szintek (cserjeszint, gyepszint, mohaszint) tömegességét (ezek az élőlénycsoportok között is megjelennek, de más élőlénycsoportoknál, mint háttérváltozók is használhatók) és a holtfát. A termőhelyi jellemzők közül mértük az erdők fény- és záródásviszonyait, a mikroklímát, az avar és a feltalaj fizikai-kémiai jellemzőit. Vizsgáltuk az

állományokat körülvevő táji elemek eloszlását a jelenben és a múltban (feltárva az állományok tájhasználati viszonyait).

A vizsgálat egyik célja az volt, hogy élőlénycsoportonként feltárjuk a közösség biodiverzitása szempontjából legfontosabb háttérváltozókat, és az élőlénycsoport jellemzői, valamint a háttérváltozók közötti összefüggéseket függvénykapcsolatok (modellek) formájában leírjuk. Minden élőlénycsoport esetében vizsgáltuk a fajszámot, és a fajösszetételt. Sok élőlénycsoport esetében feltárva a legfontosabb háttérváltozókat, megtalálhatjuk azokat az elemeket, amelyek regionálisan a legfontosabbak az erdei biodiverzitás fenntartása szempontjából (sok élőlénycsoport biodiverzitásában meghatározók). Ennek nagy jelentősége lehet a régió erdőkezelésének tervezésénél. A kapott modellek segítségével elvben az élőlénycsoportok változói predikálhatók (jósolhatók) is lehetnek a kapott háttérváltozók alapján. Vizsgáltuk továbbá az élőlénycsoportok kiemelt közösségi jellemzői közötti összefüggéseket. Ezek megmutatják, hogy milyen mértékben tekinthetők egymás indikátorainak a különböző élőlénycsoportok, illetve hogy melyek mutatnak összefüggést a legtöbb másikkal.

Az élőlénycsoportokat meghatározó tényezők mellett fontos kérdés, hogy milyen összefüggések vannak a vizsgált potenciális háttérváltozók között. E tekintetben vizsgáltuk, hogy a faállomány és a táj jellemzői közül melyek határozzák meg az erdei mikroklímát (hőmérséklet-, páratartalom- és fényviszonyokat), illetve hogyan befolyásolják a talaj- és az avar jellemzőit. A mikroklíma esetében vizsgáltuk, hogy a léghőmérséklet, a relatív páratartalom és a relatív diffúz fény milyen térbeli variációt mutat a vegetációs periódus különböző időszakaiban, mennyire függ össze ez a három változó, valamint milyen faállomány és táji változókkal mutatnak összefüggést. A vegetáció elemzése során a talaj tulajdonságaira elsősorban, mint a vegetáció szerkezetét és összetételét jelentős mértékben meghatározó háttérváltozókra tekintünk (Thomas and Packham 2007). Azonban erdőállomány és a feltalaj sajátságai esetében felmerül egy ellentétes irányú meghatározottság is: a faállomány talajváltozókra gyakorolt hatása. A fafajösszetétel és a faállomány-szerkezet elsősorban a különböző mértékű és jellegű avarprodukciónak révén, de akár az eltérő árnyalásból, csapadék visszatartásból eredő hatásai miatt befolyásolja a talajt, elsősorban a talaj felső rétegének időben viszonylag gyorsan változó jellemzőit (pl. humusztartalom, tápelemtartalom, kémhatás). A vizsgált területen a faállomány sokkal nagyobb változatosságot mutat, mint az erdők fő genetikai talajtípusa (amely zömében pseudoglejes, vagy agyagbemosódásos barna erdőtalaj), ezért jelen tanulmányban elsősorban azt vizsgáltuk, hogy a faállomány (mint háttérváltozó), hogyan befolyásolja a feltalaj és az avar jellemzőit.

A dolgozat szövegszerűen is jelentős átfedést mutat kettő, a közelmúltban megjelent, áttekintő magyar nyelvű tanulmánnyal (Ódor 2015, 2016):

Ódor, P. (szerk.). 2015. A biodiverzitást meghatározó környezeti változók vizsgálata az őrségi erdőkben. MTA Ökológiai Kutatóközpont Tanulmányai 2. MTA Ökológiai Kutatóközpont, Tihany. 67 pp.

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

A dolgozatban bemutatott eredmények már megjelent nemzetközi publikációkon alapulnak a lágyszárúak (Márialigeti et al. 2016), talajszint mohái (Márialigeti et al. 2009, Kövendi-Jakó et al. 2016), a kéreglakó mohák és zuzmók (Király and Ódor 2010, Nascimbene et al. 2012, Király et al. 2013, Ódor et al. 2013), a nagygombák (Siller et al. 2013, Kutszegi et al. 2015), a pókók (Samu et al. 2014), a szaproxyl bogarak (Lakatos et al. 2014), a madarak (Mag and Ódor 2015), valamint a háttérváltozókra vonatkozóan a fényviszonyok (Tinya et al. 2009a,b, Tinya and Ódor 2016) és a mikroklíma (Kovács et al. in press.) tekintetében. A dolgozatban az alábbi 15 már megjelent (vagy megjelenés alatt álló) publikáció szerepel:

Tinya, F., **Ódor, P.** 2016. Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in a temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management* 381: 84-92, IF (2015): 2,826

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

Kövendi-Jakó, A., Márialigeti, S., Bidló, A., **Ódor, P.** 2016. Environmental drivers of the bryophyte propagule bank and its comparison with forest-floor assemblage in Central European temperate mixed forests. *Journal of Bryology* 38(2): 118-126, IF (2015): 1,325

Márialigeti, S., Tinya, F., Bidló, A., **Ódor, P.** 2016. Environmental drivers of the composition and diversity of the herb layer in mixed temperate forests in Hungary. *Plant Ecology* 217: 549-563. IF (2015): 1,490

Mag, Zs., **Ódor, P.** 2015. The effect of stand-level habitat characteristics on breeding bird assemblages in Hungarian temperate mixed forests. *Community Ecology* 16: 156-166. IF: 1,019.

- Kutszegi, G., Siller, I., Dima, B., Takács, K., Merényi, Zs., Varga, T., Turcsányi, G., Bidló, A., **Ódor, P.** 2015. Drivers of macrofungal species composition in temperate forests, West Hungary: functional groups compared. *Fungal Ecology* 17: 69-83. IF: 2,631
- Samu, F., Lengyel, G., Szita, É., Bidló, A., **Ódor, P.** 2014. The effect of forest stand characteristics on spider diversity and species composition in deciduous-coniferous mixed forests. *The Journal of Arachnology* 42: 135-141. IF: 0,624.
- Ódor, P.**, Király, I., Tinya, F., Bortignon, F., Nascimbene, J. 2013. Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *Forest Ecology and Management* 306: 256-265. IF: 2,667.
- Király, I., Nascimbene, J., Tinya, F., **Ódor, P.** 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 22(1): 209-223, IF: 2,065.
- Siller, I., Kutszegi, G., Takács, K., Varga, T., Merényi, Zs., Turcsányi, G., **Ódor, P.** and Dima, B. 2013. Sixty-one macrofungi species new to Hungary in Órség National Park. *Mycosphere* 4 (5): 871-924. IF: -.
- Nascimbene, J., Marini, L., **Ódor, P.** 2012. Drivers of lichen species richness at multiple spatial scales in temperate forests. *Plant Ecology & Diversity* 5(3): 355-363, IF: 0,924.
- Király, I., **Ódor, P.** 2010. The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous– coniferous forests of Western Hungary. *Biological Conservation* 143(9): 2063-2069. IF: 3,498.
- Tinya, F., Márialigeti, S., Király, I., Németh, B. and **Ódor, P.** 2009a. The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Órség, Western Hungary. *Plant Ecology* 204: 69-81. IF: 1,567
- Tinya, F., Mihók, B., Márialigeti, S., Mag, Zs., **Ódor, P.** 2009b. A comparison of three indirect methods for estimating understory light at different spatial scales in temperate mixed forests. *Community Ecology* 10: 81-90. IF: 0,792
- Márialigeti, S., Németh, B., Tinya, F. and **Ódor, P.** 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodiversity and Conservation* 18: 2223-2241. IF: 2,066

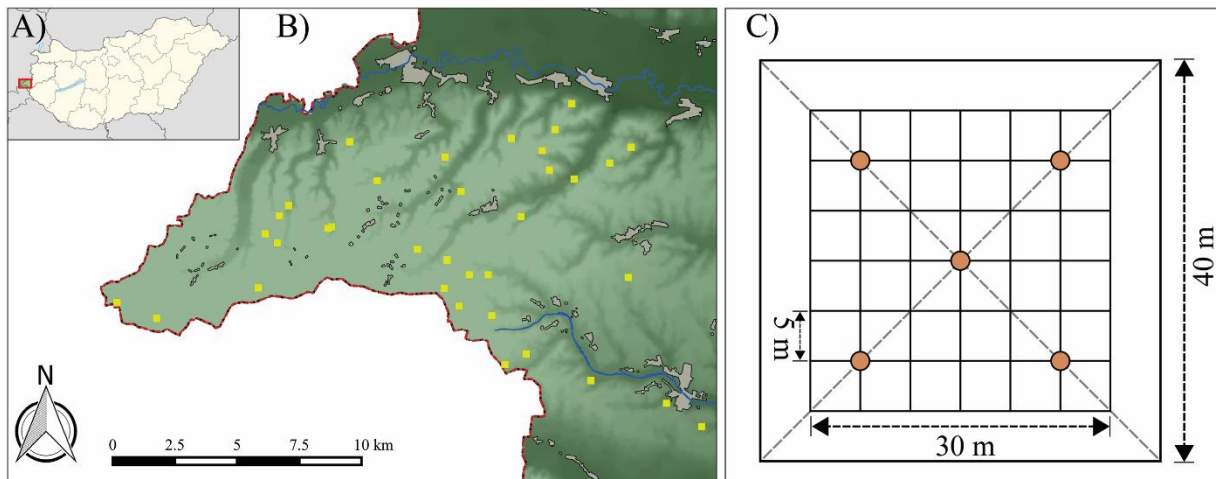
A publikációknak nem az összes eredménye jelenik meg a dolgozatban, egy-egy cikk főleg módszertani szempontból speciális részét elhagytuk, elsősorban a dolgozat módszertani koherenciájának biztosítása miatt. Több élőlénycsoport esetében az eredmények a tudományos publikációk különböző fázisaiban (előkészítés alatt, bírálat alatt, revízió alatt)

vannak, vagyis a dolgozat tartalmaz még publikálatlan részeket is (pl. a vizsgált élőlénycsoportok közötti összefüggések esetében). A nemzetközi publikációk mellett a kutatás eredményei számos konferencia prezentációban, illetve magyar nyelvű ismeretterjesztő cikkben is megjelentek, ezek részletes bibliográfiáját a kutatás hónapja tartalmazza (<http://orserdo.okologia.mta.hu/>), ahol a legtöbb esetben a publikációk teljes szövegű verziói is letölthetők. Mivel a kutatás (és a megjelent publikációk) módszertani szempontból egységesek (azonos mintavételi elrendezés jellemzi a teljes kutatást és a feldolgozás módszerei is hasonlóak), ezért a dolgozatban egységesen tárgyaljuk a mintaterületek bemutatását, az adatgyűjtés és az adatfeldolgozás módszereit. Az eredmények ismertetésére és azok szakirodalmi megvitatására élőlénycsoportonként (változó csoportonként) kerül sor. Mivel a vizsgálatnak az alapkutatói kérdések mellett gyakorlati (természetvédelmi, erdőgazdálkodási) jelentősége is van, az eredmények gyakorlati vonatkozásait külön fejezetben tárgyaljuk. A dolgozat részét képezik az élőlénycsoportokra vonatkozó mellékletek, amelyek a mintába került fajok listáját és gyakoriságát tartalmazzák.

3. Anyag és módszer

3.1. A terület bemutatása

A vizsgálati terület Magyarország nyugati részén, a Vendvidéken és az Őrségben helyezkedik el, északról a Rába, nyugatról és délről az országhatár, keletről az Óriszentpéter-Rábagyarmat vonal határolja, területe hozzávetőlegesen $13 \text{ km} \times 24 \text{ km}$ (1. ábra, É $46^{\circ}51' - 55'$, NY $16^{\circ}07' - 23'$). Földrajzi besorolás szerint a Nyugat-magyarországi peremvidék nagytájba, ezen belül a Vasi-hegyhát és a Felső-Zala völgy kistájakba tartozik (Dövényi 2010). A terület dombvidék, tengerszint feletti magassága 250 és 350 m közötti, nyugati részén a dombokat vízmosások, szűk völgyek tagolják, kelet felé a dombok egyre inkább ellaposodnak, közöttük a patak völgyek szélesebbek.



1. ábra. A vizsgálati terület földrajzi elhelyezkedése (A), a mintaterületek térképi pozíciói a régióban (B), a terepi mintavétel vázlatos rajza egy mintaterületen (C). A faállomány felvételezése 40 m × 40 m-es területen zajlott, a különböző élőlénycsoportok vizsgálatát ezen belül egy 30 × 30 m-es területen végeztük, egyes élőlénycsoportok felvételezése 5 m × 5 m-es rácshálóban történt. A barna pontok a talajcsapdák, és a talaj mintavételi pontok pozícióját jelölik.

Az alapkőzetet üledékes kőzetek alkotják, elsősorban agyagos kavics, de előfordul agyag és homok is (Tímár 2002). A terület az ország legcsapadékosabb, szubalpin klímájú régiói közé tartozik, az átlagos éves csapadékmennyiség 750-800 mm, a tenyészidőszakra eső csapadék 490-510 mm körüli, az évi középhőmérséklet 9-9,5 °C közötti (Dövényi 2010). A nyugati Vendvidéken erőteljesebb a szubalpin klímahatás, ez a régió hűvösebb, párásabb és csapadékosabb a keletebbre fekvő Órségnél.

A régió talajainak kialakulását jelentős mértékben meghatározza a csapadékos klíma, valamint a gyakran rossz vízvezető-képességű, agyagosodott alapkőzet. A talajok alapvetően savanyú kémhatásúak (felső 10 cm pH-ja 4,0-4,8 közötti) és erősen tápanyagszegények. A leggyakoribb típus a dombháton a pszeudoglejes barna erdőtalaj, de kisebb területeken megjelenik az agyagbemosódásos barna erdőtalaj, vagy az erősen savanyú barna erdőtalaj is. A völgyekben nem karbonátos lejtőhordalék talajokkal, lejtőhordalék erdőtalajokkal, illetve különböző lápi és réti talajtípusokkal találkozhatunk (Tímár 2002).

A dombháton savanyú talajú, illetve mezofil lombdöket találunk, amelyekben változatos elegyarányal jelenik meg a kocsányos (*Quercus robur*) és a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*), a bükk (*Fagus sylvatica*), a gyertyán (*Carpinus betulus*) és az erdeifenyő (*Pinus sylvestris*). Az elegyfajok száma és aránya (a magyarországi viszonyokhoz képest) magas. A főbb elegyfajok a rezgőnyár (*Populus tremula*), a közönséges (bibircses) nyír (*Betula pendula*), a madárcseresznye (*Prunus avium*), a szelídgesztenye (*Castanea sativa*) és a luc (*Picea abies*). A cserjeszint aránya az erdőkben változatos, elsősorban a lombos fajok (főleg a gyertyán és bükk) újulata alkotja. Az erdők aljnövényzetének borítása többnyire gyér, keverednek benne az üde lombdökök (*Oxalis acetosella*, *Ajuga reptans*, *Galium odoratum*) és a savanyú talajú erdők (*Galium rotundifolium*, *Luzula luzuloides*, *Carex pilulifera*) fajai. Az erdők nagy része a bükkösök (K5), gyertyános-kocsánytalan tölgyesek (K2), mészkerülő bükkösök (K7a) és gyertyános-tölgyesek (K7b), és mészkerülő erdeifenyvesek (N13) élőhely kategóriákba tartozik a fajok elegyarányától, termőhelytől és aljnövényzettől függően (Bölöni et al. 2011). Az erdők részletes leírása Tímár et al. (2002) munkájában olvasható. A mohaszint a lombos fák uralta állományokban gyér, elsősorban korhadó faanyagokon (*Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium velutinum*), és nyílt talajfelszíneken (*Atrichum undulatum*) jelenik meg, de jelentősebb fenyő elegyarány esetén folytonos mohatarakó is kialakulhat a talajszinten (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum formosum* dominanciával, Ódor et al. 2002). A völgyekben elsősorban kaszálással kezelt réteket találunk, amelyek főbb típusai a lápi zombékosok (B4), nem zombékoló magassásrétek (B5), kékperjés rétek (D2), mocsárrétek (D34), franciaperjés (E1) és veres csenkeszes rétek (E2). A vízfolyások mentén égerligeteket

(J5), fűzlápokat (J1a) és magaskórósokat (D5) találunk (Bölöni et al. 2011). A terület erdősültsége magas (80%), a rétek (9%) és a szántók (7%) aránya alacsony, ezeket elsősorban a dombháton és lejtőkön alakították ki (Dövényi 2010).

A táj vegetációját (mind a megjelenő vegetáció típusokat, mind azok összetételét és szerkezetét) nagymértékben meghatározza a területen évszázadok óta jelen lévő emberi tájhasználat. A régió tájhasználat történetéről részletesen olvashatunk Vörös (1970), Bartha (1998), Pethő (1998), Tímár (2002), Tímár et al. (2002) és Gyöngyössi (2008) tanulmányaiban. Az intenzív emberi használat előtti idők vegetációjáról meglehetősen keveset tudunk, erre nehéz a jelenlegi vegetáció alapján következtetni. Ma is vita tárgya, hogy az erdeifenyő és az erdei fenyvesek nagy területi borítása mennyiben tekinthető a korábbi fenyőnyír kor reliktumának (Pócs 1968), vagy az intenzív emberi használat hatására terjedt el az irtásgazdálkodás időszakában (Tímár 2002). A 11-18. század között a lakott területek környékén intenzíven használt rétek és trágyázott szántók helyezkedtek el, míg a nagy kiterjedésű külső területeken irtásgazdálkodást folytattak. Ennek során az erdőket kivágták, felégették, rajtuk néhány évig extenzív szántókat alakítottak ki, majd a szántókat felhagyták. A felhagyást követően kb. 20 év múlva a felverődött erdőt újra felégették és ismét szántóként hasznosították néhány évig. Ebben az időszakban a területek művelési állapotai (erdő, szántó, kaszáló, legelő) folyamatosan változtak. Ez a gazdálkodásmód jelentős bolygatással, folyamatos tápanyag elvonással és erózióval járt, ami kedvezett a tápanyagszegény viszonyokat jól tűrő és pionír jellegű fajoknak, pl. erdeifenyő, csarab, sok acidofrekvens lágyszárú. Ezt fokozta a szántókon a bakhátak kialakítása, amely tovább növelte az eróziót, az erdőkben pedig a rendszeres alomszedés.

A 19. században az irtásgazdálkodás megszűnt, a tájhasználati módok stabilizálódtak. A települések körül állandósultak az intenzíven használt szántók, a rétek, kaszálók, és az erdők, amelyeket alapvetően kisparaszti szálalással kezeltek. Ez az erdő bölcs, de kvantitatív tervezés nélküli hasznosítását jelentette, amelynek során megtartották a folyamatos erdőborítást, ugyanakkor a faanyagtermelés kiszolgálta a mindenkori paraszti igényeket (tűzelő, időnként épületfa), biztosítva az erdő értékének megtartását a család későbbi generációinak számára. Emellett az alomszedés és egyéb másodlagos erdőkielések (pl. gyantagyűjtés) még sokáig fennmaradtak.

A második világháború után a kisparaszti szálaló gazdálkodást egyre inkább a nagyüzemi, tervszerű erdőgazdálkodás váltotta fel, amelyre a vágásos gazdálkodás a jellemző. Lombos fafajok uralta állományokban fokozatos felújító vágásokkal, tűlevelű fajok esetében főleg tarvágással találkozunk. Ebben az időszakban az alomszedés, sarjztatás, egyéb erdőkielések

megszűntek illetve visszaszorultak. Napjainkban e változások hatására nő az erdőkben a lombos fafajok elegyaránya, és szorulnak vissza az aljnövényzetben az acidofrekvens növények.

3.2 Az adatgyűjtés módszerei

A vizsgálat során igyekeztünk lehatárolni azokat az erdőállományokat (alapsokaságot), amelyekre a feltett kérdések vonatkoznak. Ennek a vizsgált régió idős, felszíni víz által nem befolyásolt termőhelyen kialakult erdeit tekintettük. A vágásos üzemben kezelt erdők esetében az erdei biodiverzitás szempontjából rendkívül fontos tényező a faállomány kora. Mivel a fiatal és középkorú vágásos erdők nehezen vethetők össze a régióban még mindig jelen levő kisparaszti szálaló erdőkkel, csak az idős állományokat vontuk be a vizsgálatba. A felszíni víz által befolyásolt erdőket azért hagytuk ki a vizsgálatból, mert azok élővilága termőhelyi okokból tér el jelentős mértékben az üde és savanyú talajú erdőkétől. A vizsgálat célja az volt, hogy az élővilág szempontjából legfontosabb faállomány jellemzőket (illetve a hozzájuk kapcsolódó termőhelyi változókat) tárja fel, ezért kor és termőhely szempontjából igyekeztünk hasonló állományokat bevonni a vizsgálatba. Az Országos Erdészeti Adattár 2000. évi adatbázisa alapján lehatároltuk a terület (1) felszíni víz által nem befolyásolt talajú, (2) 70 évnél idősebb faállományú, (3) plakor illetve enyhe lejtőkön megtalálható erdőrészeit. Az viszont célja volt a vizsgálatnak, hogy a régió különböző fafajösszetételű erdeit reprezentálja (lefedve a területre jellemző főbb fafaj kombinációkat). Emiatt az erdőrészeket csoportosítottuk a 3 legfontosabb fafaj: tölgy (kocsánytalan és kocsányos tölgy), bükk és erdeifenyő elegyaránya alapján, monodomináns és kevert állomány kombinációkat hozva létre. Az így kialakított csoportokból választottunk ki random módon 35 erdőállományt, vagyis rétegzett random mintavételt hajtottunk végre. A kiválasztott erdőrészek legalább 500 m-re helyezkedtek el egymástól, a térbeli autokorreláció lehetőség szerinti csökkentése érdekében (1B. ábra).

Minden kiválasztott erdőrészletben egy 40 m × 40 m-es mintaterületet jelöltünk ki, amely jól reprezentálta az erdőrészlet faállomány és termőhelyi viszonyait, az erdőbelsőben helyezkedik el, nem tartalmaz közelmúltbeli emberi létesítményeket (út, tűzrakóhely stb.). A faállományra vonatkozó felmérések ezen a területen zajlottak (1C. ábra). Ennek közepén lehatároltunk egy 30 m × 30 m-es mintaterületet, ahol a különböző élőlénycsoportok mintavételei történtek. Több élőlénycsoport és háttérváltozó felvételezése során a 30 m × 30 m-es területet felosztottuk 36 db érintkező 5 m × 5 m-es kvadrátra, és ehhez igazodott a terepi mintavétel. A

potenciális háttérváltozókat az alábbi szempontok szerint csoportosítottuk: fafajösszetétel, faállomány-szerkezet, aljzatviszonyok, fényviszonyok, táji változók, történeti változók, talaj és avar változók, mikroklíma (1. táblázat).

A faállomány felvételezése során minden 5 cm-es mellmagassági átmérő (DBH) feletti faegyed térképezésre került a mintaterületen belül. Megmértük az egyedek mellmagassági átmérőjét, magasságát (Vertex III ultrahangos famagasságmérő segítségével) és meghatároztuk fafajukat. Fafaj specifikus függvényeket használva megállapítottuk a faegyedek törzstérfogatát (Sopp és Kolozs 2000). A felmért adatok alapján kiszámoltuk a faegyedek denzitását, a fajok elegyarányait (térfogat alapján), a fajszámot, valamint a fajdiverzitást a térfogatarányok alapján számolt Shannon-diverzitás segítségével (1. táblázat). A DBH adatok alapján megadtuk az állomány átlagos DBH-ját, valamint annak variációs koefficiensét (szórás és átlag hányadosa), a nagy fák (DBH>50cm) denzitását és a körlopösszeget. Az álló holtfa egyedek az élő faállománnyal együtt kerületek felvételezésre, facsonkok és tuskók esetén térfogatukat henger illetve csonka kúp alapján határoztuk meg (átmérő és magasság mérések segítségével). A fekvő holtfa esetében az 5 cm-nél vastagabb és 0,5 m-nél hosszabb darabok kerültek felvételezésre a 30 m × 30 m-es mintaterületeken, a darabok térfogatát átmérő és hossz mérések alapján számoltuk ki. A holtfa adatok alapján megadtuk a fekvő és az álló holtfa egységnyi területre vonatkoztatott térfogatát (1. táblázat). A cserjeszint elemeinek az 5 cm DBH-t el nem érő, de a 0,5 m-es magasságot meghaladó fásszárú egyedeket (fa- és cserjefajokat) tekintettük. A 40 × 40 m-es mintaterületre vonatkozóan számolással állapítottuk meg a cserjeszint egyedszámát, ami alapján megadtuk a cserjeszint denzitását (1. táblázat). A faállomány és a cserjeszint felvételezése 2005-2006-ban történt.

1. táblázat. A modellek során használt környezeti változók. DBH: mellmagassági átmérő; Transzf.: a változó esetében alkalmazott „ln” transzformáció.

Környezeti változó	Egység	Átlag (tartomány)	Transzf.
FÁFAJ-ÖSSZETÉTEL			
Fafajszám	–	5,63 (2–10)	ln
Fafaj diverzitás (Shannon)	–	0,847 (0,097–1,802)	ln
Bükk elegyarány	%	27,9 (0,0–94,4)	ln
Gyertyán elegyarány	%	3,9 (0,0–21,8)	ln
Tölgy elegyarány	%	36,4 (1,1–98,0)	ln
Erdeifenyő elegyarány	%	26,2 (0,0–76,9)	ln
Elegyfajok elegyaránya	%	0,02 (0,00–0,17)	ln
FAÁLLOMÁNY-SZERKEZET			
Fák denzitása	db/ha	593,39 (217,75–1392,75)	–
Nagy fák denzitása (DBH > 50 cm)	db/ha	17,14 (0,00–56,25)	ln
Cserjeszint denzitása (DBH = 0–5 cm)	db/ha	952,14 (0,00–4706,25)	ln
Körlepösszeg	m ² /ha	32,87 (21,49–42,26)	–
Fák átlagos DBH-ja	cm	26,65 (13,70–40,75)	–
Fák DBH-jának variációs koefficiense	–	0,480 (0,172–0,983)	–
DBH osztályok diverzitása (Shannon)	–	1,257(0,975–1,513)	–
Álló holtfa térfogat	m ³ /ha	8,99 (0,90–65,02)	ln
Fekvő holtfa térfogat	m ³ /ha	10,51 (0,17–59,48)	ln
Holtfa térfogat	m ³ /ha	19,50 (1,93–73,37)	ln
ALJZATVISZONYOK	%	54,86 (8,25–98,61)	–
Holtfa borítás	m ² /ha	261,57 (79,44–729,99)	ln
Gyepszint borítás	m ² /ha	740,80 (19,19–4829,30)	ln
Moha borítás	m ² /ha	247,37 (16,57–2201,59)	ln
Nyílt talaj borítás	m ² /ha	146,75 (8,56–472,22)	–
Avar borítás	m ² /ha	9367 (7815–9834)	–
FÉNYVISZONYOK			
Relatív diffúz fény átlaga	%	2,93 (0,62–10,36)	ln
Relatív diffúz fény variációs koefficiense	%	0,51 (0,12–1,23)	ln
TÁJI VÁLTOZÓK			
Erdők aránya	%	89,80 (56,92–100,00)	–
Vágásterületek aránya	%	5,73 (0,00–23,03)	ln
Nyílt területek aránya	%	4,72 (0,00–45,25)	–
Táji elemek diverzitása (Shannon)	–	1,114 (0,108–1,858)	–

1. táblázat folytatása.

Környezeti változó	Egység	Átlag (tartomány)	Transzf.
TÖRTÉNETI VÁLTOZÓK (1853)			
Erdők múltbeli aránya	%	76,58 (24,03–100,00)	–
Rétek múltbeli aránya	%	7,26 (0,00–40,73)	–
Szántók múltbeli aránya	%	16,16 (0,00–61,27)	–
Mintaterület erdő	bináris	0,800 (0–1)	–
TALAJ ÉS AVAR VÁLTOZÓK			
Avar pH	–	5,29 (4,86–5,68)	–
Talaj pH	–	4,33 (3,96–4,84)	–
Avar tömeg	g/900 cm ²	147,66 (105,41–243,08)	–
Lombavar arány	%	14,71 (2,54–32,80)	–
Korhadat avar arány	%	67,71 (51,58–84,16)	–
Talaj hidrolitikus aciditás	–	30,21 (20,68–45,22)	–
Talaj kicserélődési aciditás	–	15,27 (3,94–30,47)	–
Talaj agyag és iszap frakciójának aránya	%	51,95 (27,60–68,60)	–
Avar C tartalom	%	65,69 (42,87–78,09)	–
Talaj C tartalom	%	6,45 (3,30–11,54)	–
Avar N tartalom	%	1,28 (0,83–1,84)	–
Talaj N tartalom	%	0,22 (0,11–0,34)	–
Talaj AL-oldható P tartalom	mg P ₂ O ₅ /100 g	4,29 (1,96–9,35)	–
Talaj AL-oldható K tartalom	mg K ₂ O/100 g	7,74 (4,00–13,10)	–
MIKROKLÍMA			
Napi átlagos hőmérséklet eltérés	°C	-0,10 (-0,93–0,73)	–
Napi hőingás eltérés	°C	0,94 (-0,42–2,49)	–
Napi átlagos páratartalom eltérés	%	0,84 (-1,83–3,32)	–
Napi páratartalom ingadozás eltérés	%	1,89 (-2,27–6,58)	–

A fényviszonyok jellemzésére az 1,3 m magasságban, LAI-2000 Plant Canopy Analyzer műszerrel mértük a relatív diffúz fényt. Ez a lombkorona feletti és a lombkorona alatti diffúz fény arányát (a lombkorona által kiszűrt diffúz fény arányát) fejezi ki százalékos értékben (Tinya et al. 2009a,b). A mérések a 30 m × 30 m-es mintanegyzetben belül a 36 db kvadrátban zajlottak, így meg tudtuk adni a fény mintaterületen belüli átlagos értékét és variációs koefficiensét (1. táblázat). A lombkorona feletti fényviszonyok megállapításához időben szinkronizált méréseket végeztünk az állományhoz közeli nyílt területen. A fényviszonyok mérését 2006 és 2007 során végeztük. A fent említett módszer mellett egy másik módszert is alkalmaztunk, amely a faegyedek koronáinak részletes mérésén alapult, majd ezeket az adatokat felhasználva egy térben explicit faállomány modellt hoztunk létre a tRAYci szoftver segítségével (Brunner 2004). Ennek révén az állományon belül a tér bármely pontjára predikálni tudtuk a fény relatív mennyiségét. A modellt parametrizáló terepi felmérés és a feldolgozás módszertana részletesen megtalálható Tinya et al. (2009a,b) és Tinya (2011) publikációiban. A tRAYci modell segítségével kapott relatív fényértékeket egyedül az epifiton mohák és zuzmók esetében használtuk, ahol a vizsgált faegyedek fényviszonyait jellemeztük vele.

A táji változók rögzítése során a mintaterületek 300 m-es körzetében térképeztük a főbb tájhasználat típusokat légifotók és térképek segítségével. A feldolgozás és összevonások során az alábbi tájhasználat típusokat használtuk az elemzésekhez: erdők (faállomány idősebb, mint 20 év), nyílt vágásterületek és fiatalosok (faállomány fiatalabb, mint 20 év), nyílt területek (gyepek, rétek, emberi létesítmények összevonva, 1. táblázat). A táji elemek diverzitását Shannon-diverzitással fejeztük ki, a táji elemek területarányával számolva. A múltbeli tájhasználati viszonyok feltárásához az 1853-as 2. katonai felmérés térképszelvényeit használtuk (Arcanum 2006). Ez alapján a mintaterületek 300 m-es körzetében megállapítottuk az erdők, szántók és rétek arányát, valamint, hogy az adott mintaterület erdő volt -e a vizsgált időszakban, vagy nem (1. táblázat).

A talaj és avar jellemzőit mintaterületenként 5 db, szisztematikusan elhelyezett mintapont alapján vizsgáltuk. A minták feldolgozása során megállapítottuk az egységnyi felületre jutó avertömeget, a lombavar arányát, a pH-t (vízben), az avar szén és nitrogén tartalmát. Ugyanezek a pontokon a feltalaj 0-10 cm-es rétegéből vettünk talajmintát. A talajminták esetében a pH, hidrolitos és kicserélődési aciditás, az agyag és iszapfrakció aránya, a szerves szén, nitrogén, ammónium-laktát (AL)-oldható foszfor és kálium tartalmat határoztuk meg (1. táblázat). Az 5 mintaponton mért adatokat mintaterületenként átlagoltuk. A pH vizes

szuszpenzióból potenciometrikus pH mérővel, a hidrolitos és kicserélődési aciditást titrálásos módszerrel (Bellér 1997), az agyag-iszap frakció arányát ülepitéses módszerrel (Cools and De Vos 2010), a szerves szén és nitrogén mennyiséget száraz égetéses elemanalízis során Elementar Vario EL III CNS készülékkel, az ammónium-laktát-oldható foszfortartalmat kolorimetriás módszerrel, a káliumtartalmat emissziós lángfotometriával állapítottuk meg (Bellér 1997). A talaj terepi mintavételezése 2009-ben történt.

A mikroklíma változók közül a léghőmérsékletet és a relatív páratartalmat 1,3 m magasságban mértük a mintaterületeken Voltcraft DL-120 TH mérő és adatrögzítő eszközökkel (Kovács et al. in press). Egy mintaterületen egy alkalommal 24 órán át végeztünk méréseket 5 perces rögzítési gyakorisággal. Öt napon belül mértük a mikroklímát minden mintaterületen, ezalatt két mintaterületen folyamatos, időben szinkronizált referenciamezést végeztünk. A mintaterületeken mért adatokat mindig a szinkronban működő referencia pontokhoz viszonyítottuk. A mikroklíma mérést összesen nyolcszor végeztük el három vegetációs időszak alatt (2009. június, október; 2010. június, augusztus, szeptember, október; 2011. március, május). A feldolgozás során a léghőmérséklet és a légnedvesség átlagának és tartományának referenciától való eltérését használtuk (1. táblázat).

A gyepszint és a mohaszint felvételezése a 30 × 30 m-es mintaterületen történt 2006 június-júliusában. A gyepszintbe belekerültek a lágyszárúak és a 0,5 m-es magasságot el nem érő fűszárúak (fa és cserjefajok, továbbiakban újulat). A felvételezés során a 30 m × 30 m-es területet felosztottuk 36 db érintkező 5 m × 5 m-es négyzetre, ezekben történt a fajok borításának rögzítése. Külön adatmátrixot készítettünk a lágyszárúak és az újulat esetében, rögzítve a fajok mintaterületenkénti borítását, amelyeket külön elemeztünk. A mohaszint esetében a talajon és fekvő holtfán megjelenő mohákat felvételeztük, a lágyszárúakhoz hasonlóan az 5 m × 5 m-es négyzetekben állapítottuk meg a fajok borítását (Márialigeti et al. 2009). A gyepszint és a mohaszint borítását több élőlénycsoport (pl. állatcsoportok) esetében háttérváltozóként is felhasználtuk (1. táblázat).

A mohaszint esetében külön vizsgáltuk a talaj moha propagulum bankját (a talajban levő életképes szaporító képletek összessége, Kövendi-Jakó et al. 2016). Mintaterületenként 3 talajmintát vettünk szisztematikus elrendezésben a talaj felső 5 cm-es rétegéből 2009 novemberében. A mintákat 10 cm átmérőjű műanyag edényekben csíráztattuk nedves perliten, amire 1 cm vastagságban rétegeztünk talajt. A csíráztatás 2009 novembere és 2010 januárja között növénynevelő házban zajlott, 18-21 °C-os hőmérsékleten, 8-16 óra között napfény, 16-18 óra között mesterséges fény biztosítása mellett. A kicsírázott mohaegyedeket az edényekre helyeztünk 7 x 7 cm-es, 1 cm beosztású rácsháló segítségével mintavételeztük. A fajok

tömegességét az edényekre vonatkoztatott lokális frekvenciával állapítottuk meg (maximális frekvencia edényenként 49, mintaterületenként 147).

A fán élő mohák és zuzmók felvételezéséhez külön módszert alkalmaztunk. A 30×30 m-es mintaterületen előforduló, 20 cm DBH-nál vastagabb faegyedek esetében becsültük a moha és zuzmófajok abszolút borítását a fatörzsek 1,5 m-es magasságáig. A felmért faegyedeken becsült fajonkénti borításértékeket mintaterületenként összevontuk. Az életközösség és a háttérváltozók közötti összefüggések feltárását elvégeztük úgy is, hogy a faegyedeket, és úgy is, hogy ezeket összevonva, a mintaterületeket tekintettük mintavételi egységeknek (Király and Ódor 2010, Király et al. 2013, Nascimbene et al. 2012, Ódor et al. 2013).

A nagygombák esetében mintaterületenként 36 db szisztematikusan kihelyezett, $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ -es kvadrátban rögzítettük a fajok termőtesteinek jelenlétét. A mintavételt háromszor végeztük el: egyszer 2009 augusztusában, 2010 májusában, valamint a 2010 szeptembere és novembere közé eső időszakban. A kvadrátokban történt észlelésük alapján lokális frekvenciaértékekkel fejeztük ki a fajok tömegességi viszonyait a mintaterületeken. Egy gombafaj maximális lokális frekvenciája maximum 108 lehetett ($3 \text{ mintavétel} \times 36 \text{ kvadrát}$). A fajokat három fő funkcionális csoportba soroltuk (talajlakó szaprotrófok, fánélők és ektomikorrhizaképzők), amelyeket külön-külön elemeztünk (Kutszegi et al. 2015).

A pókok mintavételezésére két módszert alkalmaztunk, talajcsapdás, és kézi motoros rovarszippantóval történő gyűjtést. Mindkét mintavételt elvégeztük 2009. júniusában, októberében, 2010. novemberében, továbbá a talajcsapdás gyűjtést megismételtük 2012 májusában is. A talajcsapdák esetében szisztematikusan elrendezésben, mintaterületenként 5 ponton helyeztünk ki gyűjtőedényt, a gyűjtés 27-31 napig tartott. A rovarszippantó esetében mintaterületenként első alkalommal 3, másodikban 5, harmadikban 8 részmintát gyűjtöttünk. Mindkét módszer részmintái esetében meghatároztuk a fogott pókok faját. A kétféle módszer különböző időpontokban gyűjtött részmintáinak adatait összegezve, mintaterületenként megállapítottuk a fogott pókfajok egyedszámát, és ezt az adatmátrixot használtuk a további elemzések során (Samu et al. 2014).

A futóbogarakat a pókoknál ismertetett talajcsapdákkal gyűjtöttük, a példányok határozása után mintaterületenként összevonva a részmintákat és a gyűjtési időpontokat, szintén egyedszám adatokat elemeztünk.

A szaproxyl bogarak vizsgálata során fogófás mintavételt alkalmaztunk. Minden mintaterületre egy-egy darab erdeifenyő, kocsánytalan tölgy és bükk fogófát helyeztünk ki 2010 februárjában. A fogófák a kihelyezés előtt frissen kerültek kivágásra, hosszuk 80 cm, átmérőjük 20-30 cm volt. A fogófákat 2010 májusában (erdeifenyő) illetve júniusában (bükk,

tölgy) szedtük be, majd a mesterséges eklektorokban keltettük ki és gyűjtöttük be a fogófákból kirepülő bogarakat. A keltetés 12 hónapig, 2011 májusáig tartott, ezalatt a kikelt bogarakat rendszeresen begyűjtöttük, meghatároztuk, keltetés után a fogófákat szétbontottuk (Lakatos et al. 2014). A három fogófából kikelt bogárfajok egyedszámait mintaterületenként összevontuk, ezt az adatmátrixot használtuk az elemzés során.

A madarak mintavételezése 2006 költési időszakában pontszámlálással történt. Hajnalban a mintaterületek közepén végzett 10 perces megfigyelés alatt feljegyeztük a mintaterület 100 m-es körzetében észlelt (hallott vagy látott) madárfajok egyedszámát. Minden mintaterületen a felvételezést kétszer végeztük el a költési időszakban (április 10 – május 10 és május 11 – június 10 között). A két észlelés közül mindig a nagyobb egyedszám értéket használtuk fel a madárfajok mintaterület szintű adatmátrixában, amelyet az elemzés során használtunk (Mag and Ódor 2015.).

3.3. Az adatfeldolgozás módszerei

Minden vizsgált élőlénycsoport esetében feltártuk, hogy mely háttérváltozók bizonyultak a legfontosabbnak a mintaterületre vonatkoztatott fajszám és a fajösszetétel esetében. A vizsgálat során használt háttérváltozókat az 1. táblázat tartalmazza.

A fajszámok és a háttérváltozók közötti összefüggések megállapításhoz általános lineáris regressziós modelleket alkalmaztunk (Faraway 2005). Feltártuk a modellezés során a fajszám háttérváltozókkal lefedett varianciáját (determinációs koefficiens, amely a modellek magyarázó erejét mutatja), a modellekbe került háttérváltozók súlyát (azaz a lefedett varianciát), és irányát (fajszámot növelik, vagy csökkentik). A modellek építése előtt elvégeztük a fajszám adatok természetes alapú logaritmus transzformációját (nagyombák esetében négyzetgyök transzformációt alkalmaztunk), a háttérváltozókat pedig standardizáltuk. Egyes háttérváltozók esetében a normalitás és a linearitás biztosítása miatt „ln” transzformációt is alkalmaztunk. A statisztikai úton történő modellszelekció előtt a háttérváltozókat előválogattuk a fajszámokkal és egymással mutatott korrelációik, illetve pontdiagramjaik alapján. Azok a háttérváltozók kerültek be a modellszelekcióba, amelyek a fajszámokkal szignifikáns korrelációt, és kiegyenlített pontdiagram eloszlást mutattak. A modellen belüli kollinearitás csökkentése miatt az egymással abszolút értékben 0,5 feletti korrelációs koefficiens mutató háttérváltozók közül, csak egy került be a modellszelekcióba. A modellszelekció részben a háttérváltozók manuális kiléptetésével történt, deviancia elemzést és F-tesztet alkalmazva, részben automatizált kiléptető és beléptető algoritmusokat

használó log-likelihood módszerrel, Akaike-féle információs kritérium alapján (ennek során az R programcsomag „step” függvényét alkalmaztuk). Bár fajszámok esetében gyakran alkalmazzák a Poisson-eloszlást feltételező regressziós modelleket, a mi esetünkben a fajszámok „ln” transzformációja után alkalmazott normál eloszlású hibtagot feltételező modellek mind a diagnosztikájuk alapján, mind variancia magyarázó erejük alapján jobbnak bizonyultak. A gombák esetében a harmadik (2010 szeptember-november közötti) mintavétel időpontja befolyásolhatta az észlelt fajok számát, ezért ennek hatását kiiktattuk mind a függő, mind magyarázó változók esetében, parciális lineáris regressziót alkalmazva a modellépítés előtt (Legendre and Legendre 1998).

Minden élőlénycsoport esetében a fajösszetételt meghatározó háttérváltozók feltárásához direkt ordinációs módszert, a redundancia analízist (RDA) alkalmaztuk (Podani 1997). Ennek során megállapítottuk a modellekbe kerülő háttérváltozók variancia lefedését (a változók fontosságát). Minden élőlénycsoport esetében az elemzéshez a mintaterület \times faj mátrixot használtuk, a fajok tömegességének megadása élőlénycsoportonként eltért (borítás, egyedszám, lokális frekvencia). A tömegesség adatokat elemzés előtt „ $\ln(x+1)$ ” transzformáltuk. Azokat a fajokat, amelyek kevesebb, mint 4 mintaterületen fordultak elő kihagytuk az elemzésből. Az RDA során ugyanazokat a háttérváltozókat használtuk fel, mint a fajszám modellek esetében (1. táblázat). Az ordinációs modellek esetében a háttérváltozók szelekciója egyenkénti beléptetéssel történt a háttérváltozókra jutó lefedett variancia alapján. A modell szelekció során a háttérváltozókra jutó variancia lefedés szignifikanciáját Monte-Carlo szimulációval teszteltük, 500 permutációt és F-tesztet alkalmazva. Ha a modellszelekció során a földrajzi koordináták szignifikánsnak bizonyultak, kiiktatva hatásukat a modellből, kovariánsként alkalmaztuk őket. A gombák esetében hasonlóan jártunk el a harmadik mintavétel időpontjának hatásával.

A fenti, minden élőlénycsoport esetében alkalmazott elemzés mellett, egyes élőlénycsoportoknál további elemzéseket végeztünk. A fán élő mohák és zuzmók vizsgálatakor a faegyedek szintjén is elemeztük a fajszámot és a fajösszetételt. Ennek során a fajszámok vizsgálatához lineáris kevert modelleket alkalmaztunk random változóként tekintve a mintaterületeket (Faraway 2006). Az RDA során szintén random faktorként kezeltük a mintaterületeket. A talajszint moháit vizsgálva összevetettük a felszíni mohavegetáció és a moha propagulum bank fajösszetételét és fajgazdagságát. A szaproxyl bogarak esetében összevetettük a három fogófa (tölgy, bükk, erdeifenyő) fajösszetételét.

A mikroklíma adatok feldolgozása során a hőmérsékletre, a relatív páratartalomra és a fényre vonatkozó változók közötti összefüggések feltárását korrelációelemzéssel végeztük el minden

mintavételi időszak esetében. A hőmérséklet és páratartalom változók szoros korrelációja lehetővé tette – az összes mintavételi időszakot felhasználva – az egységes és független származtatott mikroklíma változók kialakítását, amelyeket indirekt ordinációval (standardizált főkomponens analízissel, PCA) hoztunk létre (Podani 1997). A főkomponens elemzés során kapott mikroklíma változók, valamint a relatív diffúz fény átlagának, illetve variációs koefficiensének és az egyes potenciális faállomány és táji változók összefüggéseit általános lineáris modellekkel vizsgáltuk, az élőlénycsoportok fajszámainál bemutatott eljárást követve. A talaj-avar és a faállomány változók közötti összefüggések feltárásához az RDA direkt ordinációs módszerét alkalmaztuk.

Vizsgáltuk az élőlénycsoportok közötti összefüggéseket mind a fajszámok, mind a fajösszetétel esetében. A fajszámok esetében ez korreláció elemzéssel történt Holm korrekciót alkalmazva (Zar 1999, Reiczigel et al. 2007). A fajösszetétel esetében pedig euklidészi távolságmátrixok korreláció elemzését és Mantel-tesztet alkalmaztunk (Podani 1997). Összehasonlítottuk az élőlénycsoportok fajszámait a teljes minta és a mintaterület szintjén is, valamint a kettő hányadosával közelítettük az élőlénycsoport béta diverzitását (Magurran 2004)

A fajszám modelleket és a Mantel-tesztet R statisztikai környezetben hajtottuk végre a „vegan” programcsomagot használva (The R Development Core Team 2012, Oksanen et al. 2011), az ordinációkhoz Canoco for Windows 4.5 programcsomagot használtunk (ter Braak and Smilauer 2002).

4. Eredmények és megvitatás

4.1. A faállomány és a mikroklíma összefüggései

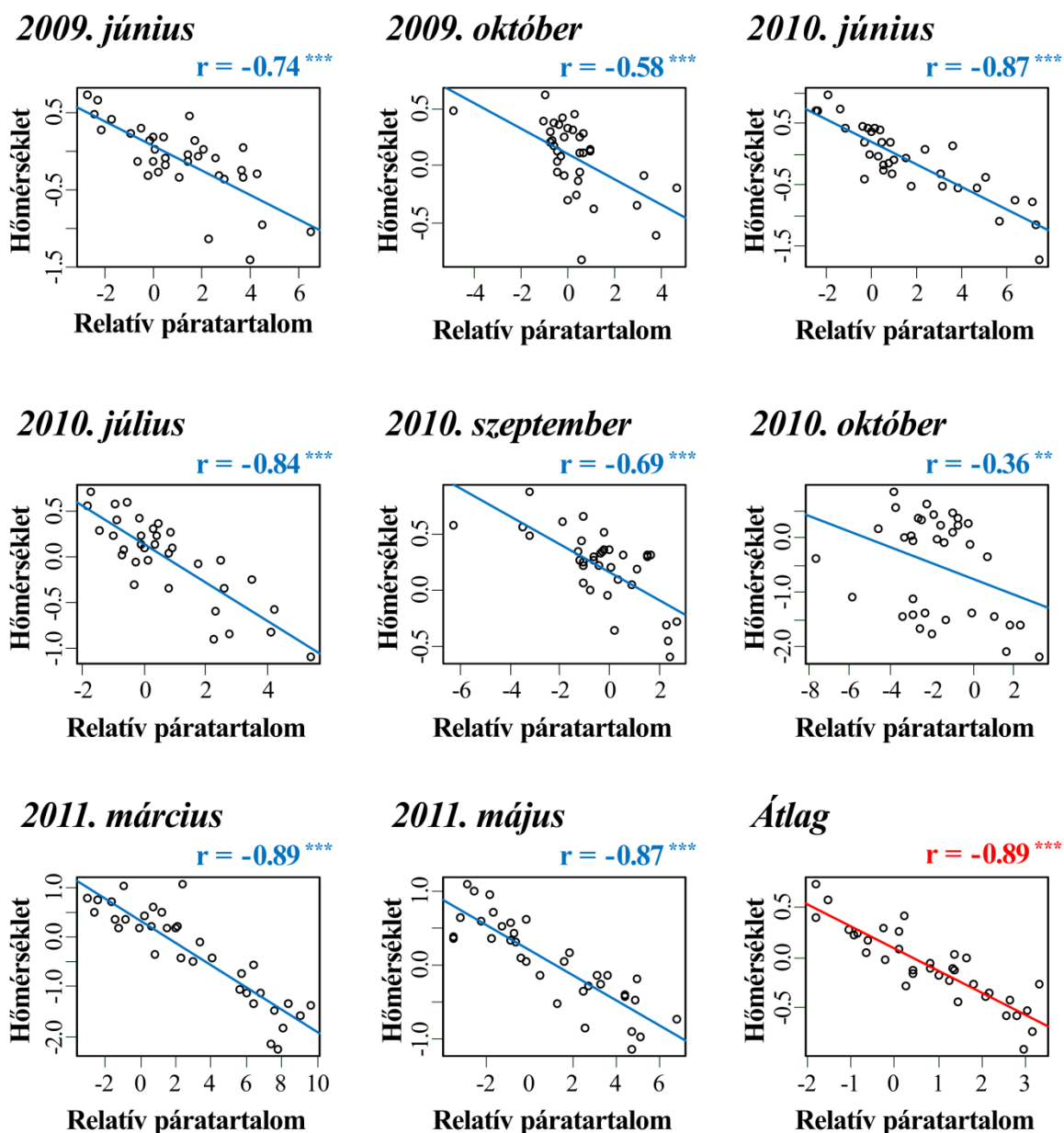
A faállomány és a mikroklíma összefüggéseit Kovács et al. (in press.) tanulmányában közzöltük. Az Órség területe a mérsékelt nedves-mérsékelt hűvös klímazónába sorolható (Dövényi 2010), amelyet eredményeink is tükröznek. A nyolc mérési időszak 24 órás hőmérséklet és relatív páratartalom adatai a 2. táblázatban olvashatók.

2. táblázat. A 2009 és 2011 közötti mérési időszakok hőmérséklet (T) és relatív páratartalom (RH) adatai. átl – napi átlag, min – napi minimum, max – napi maximum, tart – napi ingadozás.

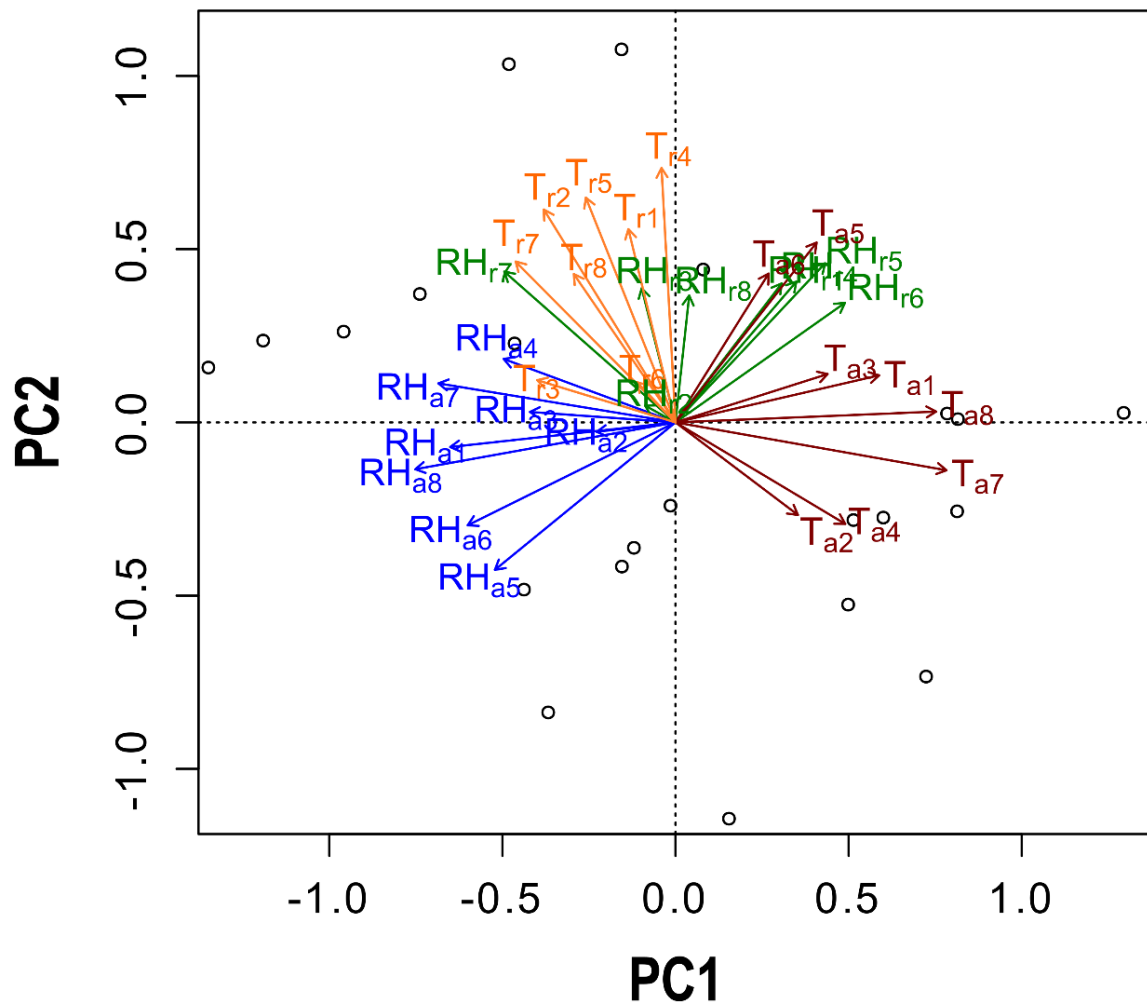
Mintavételi időszak	RH _{átl} (%)	RH _{min} (%)	RH _{max} (%)	RH _{tart} (%)	T _{átl} (°C)	T _{min} (°C)	T _{max} (°C)	T _{tart} (°C)
1. 2009. június	79,86	41,47	97,07	55,6	15,8	6,46	26,15	19,7
2. 2009. október	90,6	55,63	97	41,37	9,47	3,08	15,94	12,86
3. 2010. június	73,27	43,84	95,08	51,24	21,38	13,24	31,15	17,91
4. 2010. július	87,9	50,16	96,63	46,47	17,54	12,37	28,25	15,88
5. 2010. szeptember	87,77	50,86	97,03	46,17	12,56	6,75	19,02	12,27
6. 2010. október	88,37	62,15	95,59	33,44	11,07	6,46	16,74	10,29
7. 2011. március	60,18	22,44	94,19	71,75	9,34	-4,35	22,33	26,68
8. 2011. május	72,91	41,1	92,85	51,74	15,64	5,95	25,64	19,69

A mikroklíma változók közötti összefüggések feltárását az átlagaik korrelációelemzésével végeztük. Feltételezéseinkkel és számos vizsgálat eredményeivel (pl. Matlack 1993, Heithecker and Halpern 2006) szemben, a diffúz fény mennyisége sem a hőmérséklettel ($r=-0.17$; $p=0.353$), sem a relatív páratartalommal ($r=0.21$; $p=0.236$) nem korrelált. Kimutattuk azonban, hogy a hőmérséklet és a relatív páratartalom között konzisztens és erősen negatív összefüggés állt fenn: a korrelációs együttható -0.36 ($p=0.032$) és -0.89 ($p<0.001$) között változott (2. ábra). Ez az összefüggés széles körben ismert (Ahrens and Henson 2015), erdei mikroklíma vizsgálata során is kimutatták (Baker et al. 2014), azonban kevés vizsgálat számszerűsítette a kapcsolat erősségét. Hasonló eredményekre jutottak például von Arx et al. (2012), több különböző állománytípus és mintavételi időpont elemzésekor, illetve Eskelson et al. (2013) patakmenti ligeterdőkben végzett munkájukban.

A mikroklíma-változók szoros korrelációja lehetővé tette, hogy a főkomponens analízis variancia sűrítését felhasználva az eredeti hőmérséklet és páratartalom adatokból származtatott mikroklíma változókat hozzunk létre. Az első PCA-tengely az összvariancia 27.25%-át fedte le és alapvetően egy hőmérséklet – páratartalom gradiens eredményezett, amelynek negatív oldalán a magas páratartalommal és alacsonyabb átlaghőmérséklettel jellemezhető mintaterületek, míg a pozitívon a melegebb, de szárazabb állományok helyezkedtek el (3. ábra). A második PCA-tengely (17.69%) a mintaterjedelem gradiensét adta meg: pozitív irányba nőtt a hőmérséklet és a páratartalom napi ingadozása. Így tehát az ordinációval lehetőségünk nyílt egy „átlagos mikroklíma” (első PCA tengely) és egy „napi ingadozás” (második PCA tengely) változókat definiálni.



2. ábra. A nyolc mérési időszak hőmérséklet (dT) és relatív páratartalmának (dRH) referencia loggerek átlagától vett eltéréseinek korrelációelemzése. Az ábrán feltüntettük a Pearson-féle korrelációs együtthatókat, valamint jelöltük annak szignifikancia szintjét (***: $p < 0,001$, **: $p < 0,01$).



3. ábra. A mikroklíma változók (színes nyilak és feliratok) és a mintaterületek (üres körök) elhelyezkedése a standardizált főkomponens analízis első két tengelye mentén. Az első két tengely variancia lefedése 44,95 % (első tengely, PC1: 27,3%, második tengely, PC2: 17,7%). A változók kódjai: T – hőmérséklet eltérés, RH – páratartalom eltérés, az alsó indexben megjelenített „a” az átlagot, „r” a tartományt jelenti, a számok a 8 mintavételi időszakra vonatkoznak a 2. táblázatnak megfelelő sorrendben.

Az első PCA tengely regressziós modellje alapján a zárt erdők hűvösebb és párásabb mikroklímáját elsődlegesen a gyertyán elegyaránya, illetve a cserjedenzitás határozta meg, míg az idős lombos erdők aránya, valamint a tölgyfajok relatív elegyaránya a melegebb és szárazabb mikroklímát eredményezett (3. táblázat). A modell varianciafedése 65.6%. A mikroklíma-változók napi ingadozását az avar borítása, az idős erdők aránya és az átmérőosztályok Shannon-diverzitása csökkentette. Ez a modell az előzőhöz képest kisebb magyarázó erejűnek bizonyult (28.9%-os lefedés). A hűvös és párás mikroklíma fenntartásában tehát a gyertyán elegyarány, általánosítva az alsó lombkoronaszint tekinthető kulcsfontosságúnak, aminek hatását a jól fejlett cserjeszint tovább erősíti. A sűrű lombzat, a jól fejlett lombkorona-szerkezet és dús cserjeszint elsődlegesen az evapotranspiráció lassításával, az árnyékolás növelésével valamint a szél általi átkeveredés csökkentésével növeli a páratartalmat az egyes állományokban (Geiger et al. 1995, Clinton 2003, Williams and Ward 2010). Az idős lombos erdők aránya, illetve a tölgyfajok relatív elegyaránya a kevésbé tömött lombzat, a kisebb összes levélfelület (Bequet et al. 2011), a csökkenő fotoszintetikus aktivitás (Ryan et al. 1997), a lombkoronában található nagyobb holtfa-mennyiség (Fuller et al. 2012), valamint ezen állományok és fajok fokozottabb erdészeti hasznosítása révén növeli a hőmérsékletet. A zárt erdőkben a mikroklíma napi ingadozását csökkentette az avar borítása (3. táblázat). Az avartakaró egy olyan porózus réteget képez a talajfelszínen, ami a talaj nedvességtartalmát és benne lévő vizet fokozatosan párologtatja el, jelentős a vízmegtartó képessége, ezáltal fontos szerepet játszik a talaj és a lombkorona közötti víz- és energiaáramlásban (Ogée and Brunet 2002, Matthews 2005). Az laza, levegőben gazdag avartakarónak jelentős szigetelő hatása is van, így csökkenti a talaj felmelegedését, illetve lehűlését. Matlack (1993) munkájához hasonlóan, ezt a hatást 1,3 méteren is ki tudtuk mutatni. Más vizsgálatok esetében is növelte az állományok az erdei mikroklíma stabilitását (pl. Baker et al. 2014), amit elemzésünkkel szintén meg tudunk erősíteni.

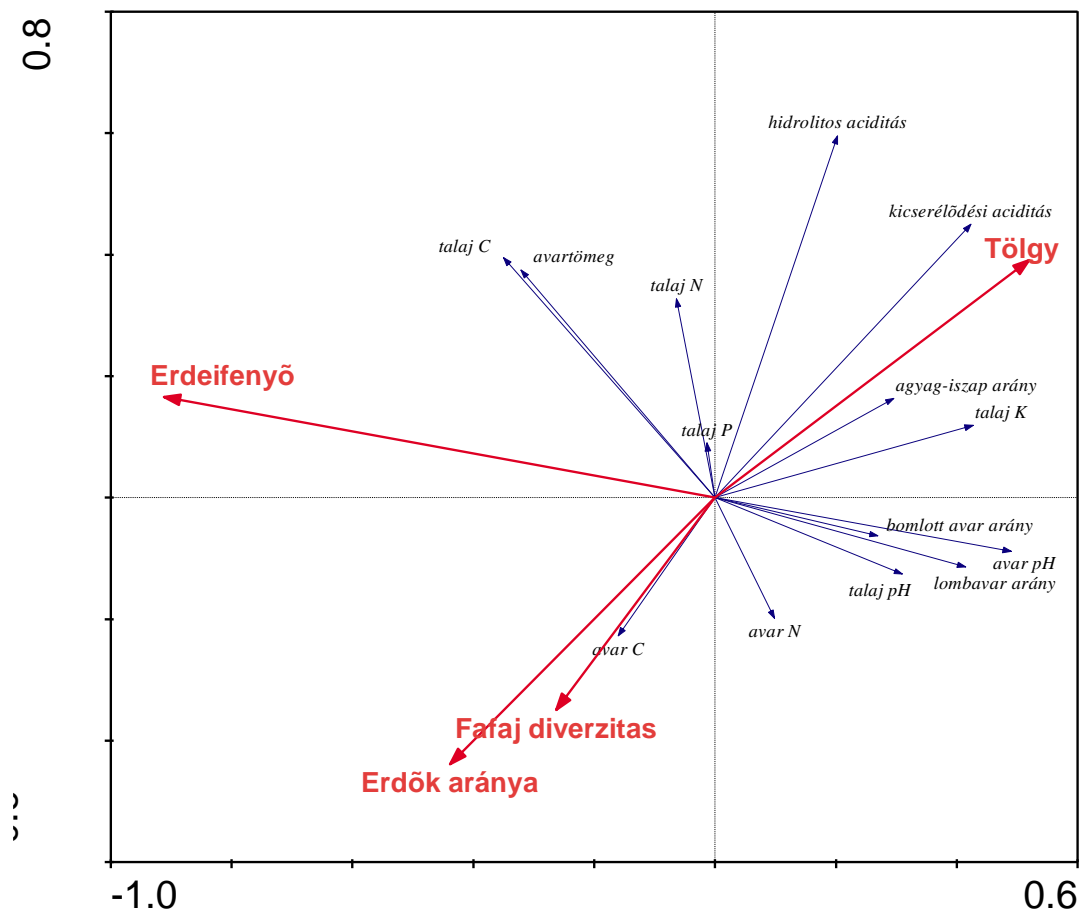
3. táblázat. A mikroklíma változók regressziós modelljeiben a háttérváltozók variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. Az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját.

Magyarázó változó	Irány	Varianca %	F-érték	p-érték
1. PCA-tengely (meleg és száraz mikroklíma irányába nő) $R^2=0,61$; $F=14,30$; $p<0,001$				
Gyertyán elegyarány	-	33,31	29,04	<0,001
Cserjeszint denzitása	-	14,05	12,25	0,002
Erdők aránya	+	11,62	10,14	0,003
Tölgy elegyarány	+	6,62	7,76	0,023
2. PCA-tengely (mikroklíma ingadozás nő) $R^2=0,22$; $F=4,19$; $p=0,013$				
Avarborítás	-	11,09	4,8308	0,036
Erdők aránya	-	9,74	4,2433	0,048
DBH osztályok diverzitása (Shannon)	-	8,02	3,4949	0,071
A relatív diffúz fény átlaga $R^2=0,65$; $F=21,64$; $p<0,001$				
Körlapösszeg	-	37,06	35,553	<0,001
DBH osztályok diverzitása (Shannon)	-	19,67	18,87	<0,001
Tölgy elegyarány	+	10,95	10,502	0,003
A relatív diffúz fény variációs koefficense $R^2=0,49$; $F=11,94$; $p<0,001$				
Fák átlagos DBH-ja	-	35,56	23,763	<0,001
Körlapösszeg	-	13,48	9,006	0,005
Bükk elegyarány	-	4,56	3,049	0,091

A diffúz fény átlagos mennyiségét leíró modell a variancia 67.7%-át fedte le (4. táblázat). A szignifikáns háttérváltozók közül a körlapösszeg és az átmérőosztályok diverzitása csökkentette, míg a tölgyek elegyaránya növelte az átlagos fény mennyiséget. A fény variációs koefficiense a zárt erdők állományterében mérhető fényellátottság térbeli változékonyságát fejezi ki. A modellbe (56.6%) bekerült változók – az átlagos átmérő, a körlapösszeg és a bükk relatív elegyaránya – egyaránt csökkentették a heterogenitást, azaz kiegyenlítettébb fényklimát idéztek elő. Az élőfakészlet számos vizsgálatban megjelenik, mint az állományterbe jutó fény mennyiségét alapvetően meghatározó háttérváltozó (pl. Heithecker and Halpern 2006), ami gyakran összefügg a lombkorona zártságának mértékével. Az átmérőosztályok diverzitása fák méret szerinti megoszlásának egyenletességét fejezi ki, növekedése az állomány összetettségének és szintezettségének növekedését mutatja. Értéke összefügg a lombkorona szintezettségével is, nagyobb átmérő diverzitás esetében levél felület index és a beérkező sugárzás elnyelésének mértéke is nő (pl. Beuadet et al. 2004, Aubin et al. 2009).

4.2. A faállomány és a talaj-avar változók összefüggései

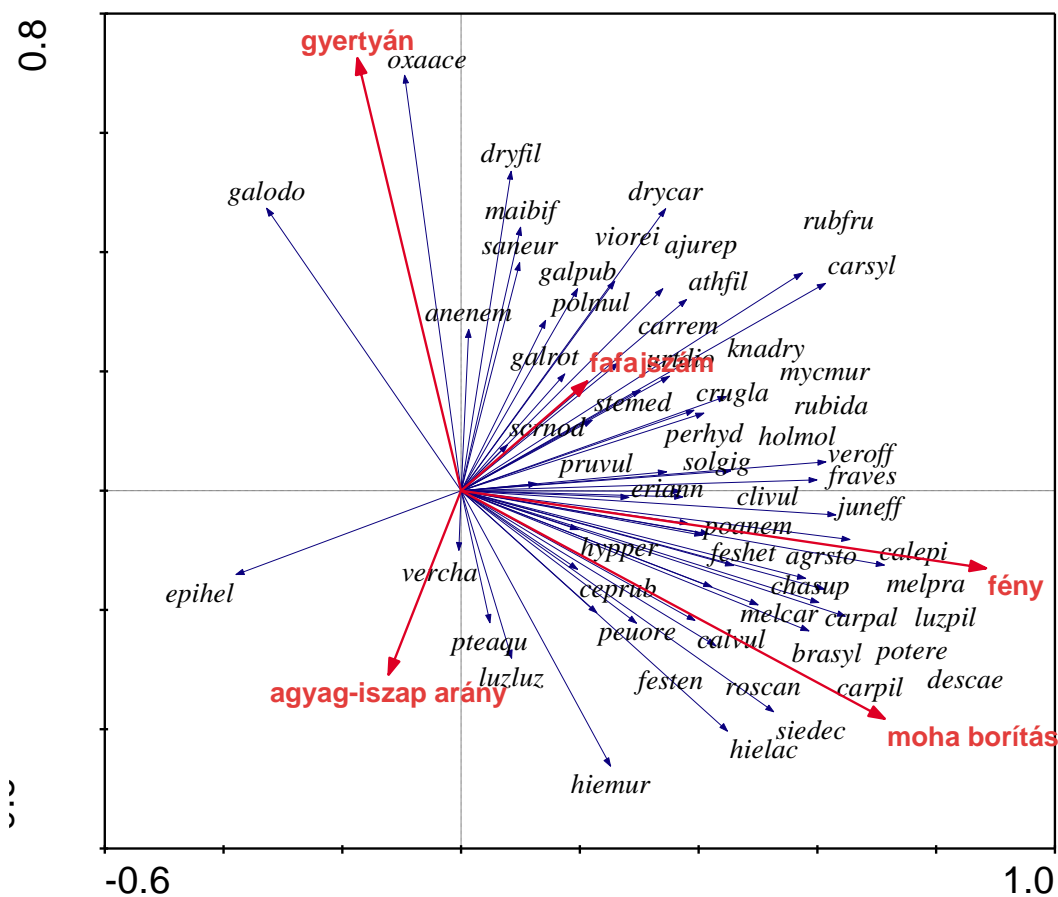
A talaj és avar változók elemzése során háttérváltozóként az 1. táblázat faállomány-összetétel és faállomány-szerkezet változóin kívül a gyepszint és a mohaszint borítását is figyelembe vettük (mint az erdő fontos szerkezeti jellemzőjét). Az RDA elemzés során a talaj-avar változókat tekintettük függő változónak, a faállomány jellemzőket magyarázó változóknak, a földrajzi koordinátákat pedig kovariánsként kezeltük. Az RDA modellben négy kanonikus változó bizonyult szignifikánsnak, amelyek közül három a fafajösszetételt jellemzi (4. ábra). A modell determinációs koefficiense 0,29 ($F=2,9$; $p=0,001$), az első tengely a függő változók varianciájának 10,7%-át, a második 9,1%-át magyarázza. A modellben a legnagyobb variancia lefedést az erdeifenyő elegyarány mutatta (9,3%), amellyel negatív összefüggést mutatott a talaj és az avar kémhatása, a lombavar és a bomlott avar tömegaránya, valamint kisebb mértékben az agyag-iszap frakció aránya és a talaj oldható káliumtartalma. Az erdeifenyő elegyarányal gyenge pozitív összefüggést mutatott az avertömeg és a talaj széntartalma, amelyet az erdeifenyő nehezebben bomló avarja magyaráz. A talaj-avar változókat meghatározó másik háttérváltozó gradienst a tölgy elegyarány (variancia lefedés 5,1%) és az ezzel ellentétes irányba mutató fafaj diverzitás (variancia lefedés 5,8%), valamint az idős erdők aránya (variancia lefedés 6%) alkotta, ezek részesedése a két RDA tengelyen hasonló. A tölgy elegyarányal pozitív összefüggést mutat a hidrolitos és kicserélődési aciditás, valamint az agyag-iszap frakció és a talaj káliumtartalma. A tölgy elegyarányal negatív, az idős erdőkkel és a fafaj diverzitással pozitív összefüggést mutatott az avar széntartalma. Az avar és a talaj nitrogén tartalma, valamint a talaj AL-oldható foszfor tartalma nehezen hozható összefüggésbe a modellbe került háttérváltozókkal. A feltalaj és avar fizikai – kémiai változóit elsősorban a fafajösszetétel befolyásolta, amire elsősorban a talaj kémhatás és aciditás viszonyai bizonyultak érzékenyek. Az avar mennyiségét és minőségi összetételét elsősorban a lombos és a tűlevelű fák elegyaránya határozta meg. Az elemtartalmak közül a szén- és káliumtartalom viszonylag érzékeny a faállomány összetételére, ezzel szemben a nitrogén- és foszfortartalom kevésbé. Az idős erdők táji szerepe nehezen értelmezhető, aciditást csökkentő hatásuk valószínűleg a közelmúlt talán kevésbé intenzív gazdálkodásával, a kisebb erózióval függ össze.



4. ábra. A talaj-avar változók (mint függő változók) és a faállomány összetétele és szerkezete (mint magyarázó változók) közötti redundancia elemzés diagramja. A változók magyarázata az 1. táblázatban található.

4. táblázat. A lágyszárúak esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: $^{\circ}$ $<0,1$; * $<0,05$; ** $<0,01$; *** $<0,001$.

Változók	Irány	Variancia %	F-érték
Fajszám modell; $R^2=0,45$; $F=9,88$; $p<0,001$			
Relatív diffúz fény átlaga	+	21,7	12,94**
Fafajszám	+	21,3	12,70**
Táji elemek diverzitása	+	6,7	4,00 $^{\circ}$
Redundancia analízis; $R^2=0,37$; $F=3,67$; $p<0,002$; 1. tengely 18,2%; 2. tengely 10,7%			
Relatív diffúz fény átlaga		15	5,98**
Fafajszám		7	3,13**
Gyertyán elegyarány		6	2,47*
Talaj agyag és iszap frakciójának aránya		4	2,08*
Moha borítás		4	2,03*



5. ábra. A lágyszárúak fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (1. melléklet).

4.3. Lágyszárúak

A lágyszárúak és a vizsgált háttérváltozók közötti összefüggések feltárását Márialigeti et al. (2016) tanulmánya mutatja be. Ezen kívül külön vizsgáltuk a fény és a lágyszárúak összefüggéseit az állományok között (Tinya et al. 2009a), valamint a fény és egyes lágyszárú fajok mintázatának illeszkedését a Szalafői Őserdő felhagyott állományán belül (Tinya and Ódor 2016). A teljes mintában 134 lágyszárú faj fordult elő, a mintaterületenkénti átlagos fajszám 21,1 volt (1. melléklet). A lágyszárúak fajszámát elsősorban a fény mennyisége és a fafajszám növelte, kisebb pozitív hatása volt a táji elemek diverzitásának is (4. táblázat). A fajösszetétel esetében szintén a fény és a fafajszám bizonyult a legfontosabb tényezőnek (5. táblázat). Az ordinációs ábrán jól látható, hogy a legtöbb faj az 1. tengely mentén pozitív összefüggést mutatott a fénnel, a mohaborítással és a fafajszámmal (5. ábra). A fajok második tengely mentén történő eloszlása alapján azonban látható, hogy a fénnel és a mohaborítással a legszorosabb összefüggést elsősorban a savanyú erdei fajok, illetve a nem erdei fajok (réti, vágásterületi elemek és gyomok) mutatták. Az üde, zárt erdők növényei elsősorban a fafajszámmal, gyertyán elegyaránnyal mutattak pozitív, míg a talaj finom fizikai frakciójával negatív összefüggést. Általánosan elmondható, hogy a zárt lombos erdők zónájában a fény mennyisége és mintázata tekinthető a lágyszárú közösséget meghatározó legfontosabb tényezőnek (Hardtle et al. 2003, Plue et al. 2013). Azonban az általunk vizsgált régióban megfigyelhető, hogy a fény bizonyos mennyiségének növekedése felett (nagyértékben bontott, kiligetesedő állományok) már nem az erdei elemek tömegessége és fajgazdagsága nő, hanem egyre nagyobb arányban jelennek meg a nem erdei fajok (gyomok, vágásterületek és rétek növényei). Ezzel szemben, ha a lombkoronát kisebb záródáshiányok (lékek, fellazult foltok) törlik meg, arra alapvetően a zárterdei vegetáció reagál nagyobb tömegességgel és fajgazdagsággal (Tinya et al. 2009a). Egy felhagyott, heterogén szerkezetű állományban (Szalafői Őserdő) külön vizsgáltuk a fény és az aljnövényzet mintázatát (Tinya and Ódor 2016). A lágyszárúak borításának és a fénynek a mintázata szoros illeszkedést mutatott a 10 × 10 m foltok léptékében. A fény mintázatával szoros összefüggést mutatott a *Fragaria vesca*, *Poa nemoralis*, *Festuca heterophylla*, míg a fénytől függetlennek bizonyult a térbeli mintázata az *Ajuga reptans*, *Mycelis muralis*, *Rubus fruticosus*, *Viola reichenbachiana* fajoknak, valamint a páfrányoknak (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*).

A fafajszám pozitív hatása a lágyszárú diverzitásra nem ennyire közvetlen. A nagyobb fafajgazdagság eredményezheti a fényviszonyok, valamint az avarprodukción keresztül az avar- és talajviszonyok nagyobb heterogenitását, ami növelheti állományon belül a lágyszárú

közösség sokféleségét. Bár a fafajgazdagság és a lágyszárú szint diverzitása közötti pozitív összefüggés magyarázatait nehéz megadni (és ez regionálisan eltér), a jelenséget számos tanulmány kimutatta (Macdonald and Fenniak 2007, Vockenhuber et al. 2011). A fajszámot növelő tényezőnek bizonyult még a táji elemek diverzitása, amely feltehetően kedvez a nem erdei elemek zárt állományokban történő könnyebb megjelenésének. Érdekes eredmény, hogy a múltbeli tájhasználatot jellemző változók nem bizonyultak meghatározónak a jelenlegi fajgazdagság és összetétel szempontjából, pedig ennek hatását sok tanulmány kimutatta (Verheyen et al. 2003, Hermy and Verheyen 2007, Kelemen et al. 2014). Ennek egyik magyarázata az lehet, hogy a régióban az erdős tájat átalakító fragmentációs hatások olyan régóta érvényesülnek, hogy már nem figyelhető meg a késleltetett kihálás jelensége. A vizsgálat módszertani korlátai szintén okozhatták a történeti összefüggések elmaradását, mivel a kora tavaszi geofitonok kimaradtak a vizsgálatból, valamint a múltbeli tájhasználat feltárása is elnagyoltabb volt a célzottan ezt a kérdést vizsgáló kutatásokhoz képest. A fajösszetételben fontos tényező még a gyertyán elegyarány, amivel elsősorban zárt és üde lomberdei fajok korreláltak pozitívan. Ez feltehetőleg nem közvetlenül a fafajhoz, hanem egy árnyaló, második lombkoronaszint meglétéhez köthető jelenség. A talaj magasabb agyag és iszap aránya sok lágyszárú faj megjelenésére negatívan hatott, ami feltehetőleg az e jelenséggel összefüggő rosszabb vízgazdálkodással és pszeudoglejesedéssel magyarázható. A moha borítás szintén mutatott összefüggést a lágyszárúak fajösszetételével, a nagyobb moha borítású állományokban nagy fajgazdagságban és tömegességgel jelentek meg a savanyú erdei fajok. Alapvetően pozitív összefüggés figyelhető meg az őrségi erdőkben a mohaszint és a gypszint borítása és fajgazdagsága között (Márialigeti et al. 2009), ami azért is érdekes, mert nem erdős élőhelyeken egyértelműen, de erdőkben is sok esetben negatív összefüggéseket kaptak a két szint között (Bergamini et al. 2001, Turkington et al. 1998). Ez a negatív kapcsolat az edényesek jobb forráshasznosításával és az ezáltal kompetíciós kizorításával magyarázható, aminek viszont tápanyaglimitált, savanyú élőhelyeken – mint az őrségi erdők többsége – kisebb a jelentősége. Ezzel szemben a mohaszint elősegítheti egy párásabb, hűvösebb mikroklíma kialakulását, valamint csökkentheti a feltalaj kiszáradását, ami szintén kedvező lehet az edényes fajoknak.

4.4. Újulat

Az újulatot (0,5 m alatti fásszárúak) 40 faj alkotta a teljes mintában, a mintaterületek átlagos fajszáma 9,8 volt (2. melléklet). Hasonlóan a lágyszárúakhoz, a fény mennyisége és a

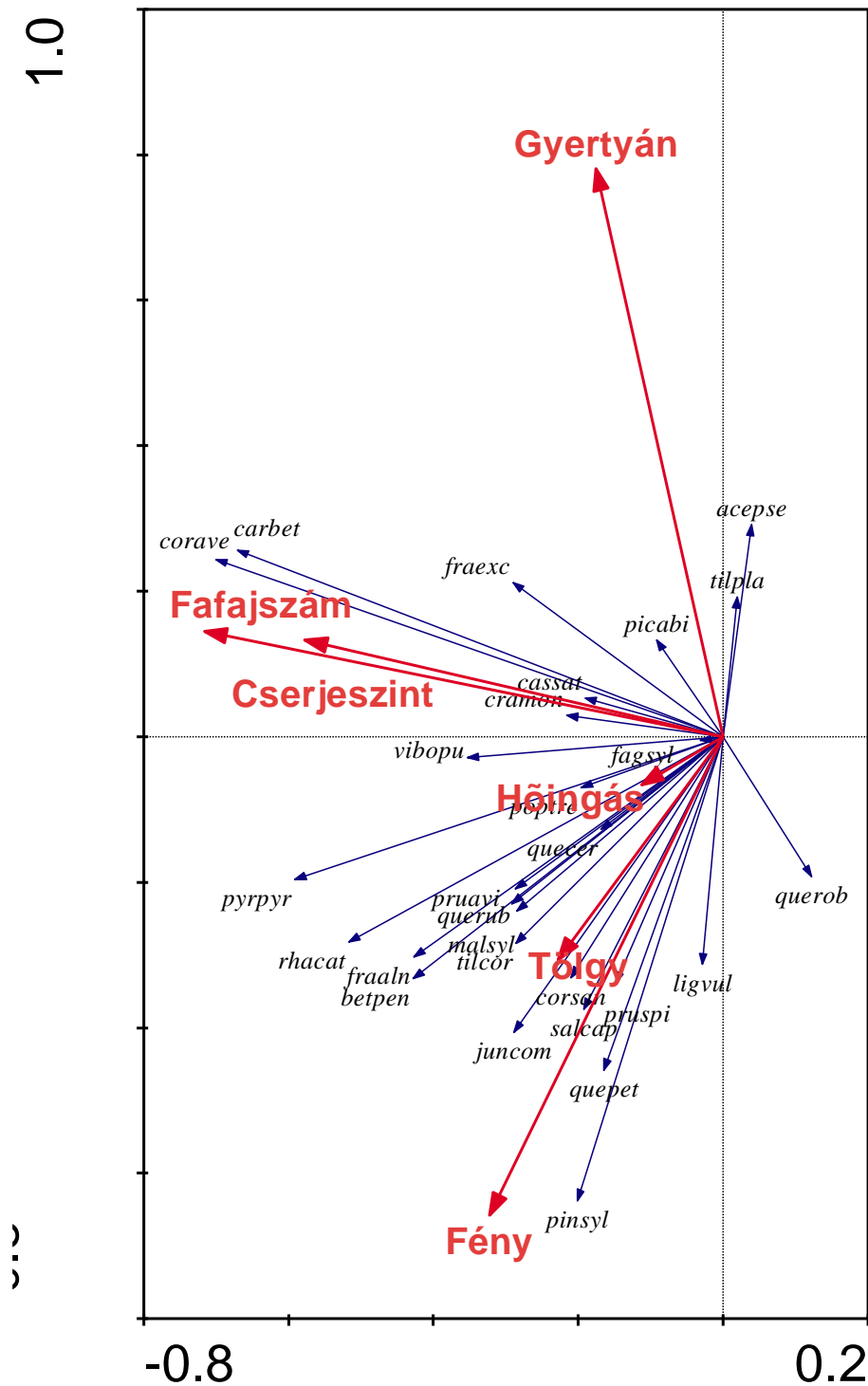
fafajsza szám bizonyult a legfontosabb pozitív tényezőnek az újulat fajszáma szempontjából (5. táblázat). A fajösszetételt már jóval több tényező befolyásolta, hat háttérváltozó bizonyult szignifikánsnak az RDA modellben (5. táblázat, 6. ábra). A két legfontosabb tényező a fajszám modellben már megjelenő fafajsza szám és fény volt, emellett bekerült a modellbe a gyertyán és tölgy elegyarány, a napi hőingás és a cserjeszint denzitása is. A legnagyobb variancia lefedést mutató első tengely mentén elsősorban a fafajsza szám és a cserjeszint hatása érvényesült, e két változóval elsősorban az árnyéktűrő fásszáruak mutattak pozitív összefüggést (pl. *Carpinus betulus*, *Coryllus avellana*). A legtöbb újulati faj elsősorban a második tengellyel szorosabb összefüggést mutató fényvel és tölgy elegyarányal mutatott pozitív kapcsolatot, itt találjuk a fényigényesebb cserjefajokat, valamint kocsánytalan tölgy és az erdeifenyő újulatát is.

5. táblázat. Az újulat (50 cm alatti fásszáru fajok) esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: $^{\circ} < 0,1$; $* < 0,05$; $** < 0,01$; $*** < 0,001$.

Változók	Irány	Variancia %	F-érték
Fajszám modell; $R^2=0,40$; $F=12,51$; $p<0,001$			
Relatív diffúz fény átlaga	+	26,48	15,10***
Fafajsza szám	+	17,38	9,91**
Redundancia analízis; $R^2=0,41$; $F=3,08$; $p=0,002$; 1. tengely 18,1%; 2. tengely 8,5%			
Fafajsza szám		9,46	4,04**
Relatív diffúz fény átlaga		7,70	3,60**
Gyertyán elegyarány		5,41	2,64*
Tölgy elegyarány		4,87	2,50**
Napi hőingás eltérés		3,31	1,75*
Cserjeszint denzitása		3,28	1,73*

Tinya et al. (2009a) az őrési adatok feldolgozása során szoros pozitív korrelációt állapítottak meg a fény és több fásszárú faj (*Quercus petraea*, *Pinus sylvestris*, *Pyrus pyraeaster*, *Frangula alnus*, *Rhamnus catharticus*) újulata között. Egy állományon belül több fásszárú faj (*Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Quercus petraea*, *Pinus sylvestris*) újulatának mintázata illeszkedett a fény mintázatához, azonban az aggregáltság durvább léptékben (25 × 25 m-es foltok) jelentkezett, mint a lágyszárúaknál (10 × 10 m-es foltok, Tinya and Ódor 2016).

A második tengely mentén megfigyelhető gradiens másik irányában alapvetően a gyertyán elegyaránya nő, a fény mennyisége csökken. Ezek a viszonyok a kevésbé fényigényes fajoknak kedvezőek, mint az *Acer pseudoplatanus*, *Tilia platyphyllos*, *Picea abies*. Az újulat fajösszetételét és fajgazdagságát alapvetően meghatározza a faállomány fajösszetétele és fajgazdagsága, hiszen az újulatot alkotó egyedek nagy része közvetlenül az állományban keletkező propagulumokból származik, még a viszonylag jól terjedő fajok esetében is (Helliwell 1978, Barbier et al. 2008). Hazai hegyvidéki tölgyesek esetében szintén szoros összefüggést találtak a faállomány és az újulat fajösszetétele és diverzitása között (Ádám et al. 2013). Különösen a kocsánytalan tölgy esetében mutatkozott erős összefüggés a felső lombszintben betöltött elegyarány és az újulatban megjelenő dominancia között, ami a mi vizsgálatunkban is megfigyelhető. A fafajösszetétel mellett az újulat fajgazdagságára és összetételére legnagyobb hatással a fényviszonyok voltak, számos faj újulata a fényben gazdag állományokhoz kötődött. A fény meghatározó szerepét számos tanulmány támasztja alá, amely különösen savanyú talajú erdőkben jelentős (Hardtle et al. 2003, Barbier et al. 2008).



6. ábra. Az újulat (50 cm magasság alatti fásszárúak) fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (2. melléklet).

4.5. Talajszint mohaközössége

A talajszint mohaközösségét meghatározó háttérváltozókat Márialigeti et al. (2009) publikációjában közzétették, míg a moha propagulum bank és a felszíni mohavegetáció összehasonlítása Kövendi-Jakó et al. (2016) tanulmányában olvasható. A talajszinten összesen 79 mohafaj előfordulását rögzítettük, a mintaterületenkénti átlagos fajszám 19,2 volt (3. melléklet). Ezzel szemben a propagulum bank diverzitása jóval alacsonyabbnak bizonyult, a teljes minta 13 fajt tartalmazott, a mintaterületek átlagos fajszáma 5,8 volt (4. melléklet). A két közösség fajösszetétele jelentős mértékben eltért. Egyedül az *Atrichum undulatum*, *Dicranella heteromalla* és *Pohlia nutans* fajok tekinthetők gyakorinak mindkét közösségben. A propagulum bank domináns fajai (*Bryum rubens*, *Ditrichum spp.*) a felszíni vegetációban ritkák, csak a propagulum bankban fordult elő a *Dicranella rufescens*, *Philonotis arnellii*, *Physcomitrium pyriforme*, *Sphagnum spp.* és *Trichostomum brachydontium*. Ezzel szemben a talajszinten megjelenő domináns mohafajok közül sok nem jelenik meg a propagulum bankban, mint a talajlakó *Brachythecium rutabulum*, *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum formosum* fajok, vagy az élő és elhalt fákon megjelenő *Dicranum montanum*, *Frullania dilatata*, *Lophocolea heterophylla*, *Platygyrium repens*, *Plagiothecium spp.*, *Radula complanata*. Összességében elmondható, hogy a moha propagulum bankot elsősorban rövid életű, csúcsotermő, kolonista illetve rövidéletű visszatérő stratégiát mutató mohák alkották, míg a felszíni mohavegetáció domináns évelő fajai gyakorlatilag hiányoztak. A két közösség fajkészletének eltérését, valamint a rövid életű fajok túlsúlyát számos összehasonlító vizsgálat igazolta (van Tooren et al. 1990, Jonsson 1993, Lloret 1994, During 1997, Hock et al. 2006, Caners et al. 2009). Azonban a legtöbb vizsgálat esetében a propagulum bank fajgazdagsága hasonló (vagy nagyobb) volt, mint a felszíni mohavegetációé (Jonsson 1993, Hock et al. 2006), az őrségi eredményekhez hasonlóan fajszegény propagulum bankot inkább trópusi erdőkben találtak (Maciel-Silva et al. 2012). Számos vegetáció típusban (sziklagyepesek, boreális erdők) a propagulum bank fontos szerepet játszik a bolygatások utáni regenerációban, valamint a fajok túlélésének biztosításában (van Tooren et al. 1990, Jonsson 1993, Lloret 1994, During 1997, Hock et al. 2006; Caners et al. 2009). Ezzel szemben az őrségi erdőkre vonatkozóan megállapítható, hogy a propagulum bank szerepe a mohaközösség regenerációjában (mind a talajlakó domináns fajok, mind a fekvő faanyagokon megjelenő fajok esetében) csekély, ebben sokkal nagyobb jelentősége van a túlélő felszíni gyepeseknek és a propagulumok levegőn keresztüli transzportjának.

6. táblázat. A talajszinten megjelenő mohák esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: $^{\circ} < 0,1$; $* < 0,05$; $** < 0,01$; $*** < 0,001$.

Változók	Hatás	Variancia %	F-érték
Fajszámmodell; $R^2=0,53$; $F=13,77$; $p<0,001$			
Avar borítás	-	19,97	14,44***
Cserjeszint denzitása	+	19,90	14,39***
Fafajszám	+	17,26	12,48**
Redundanciaanalízis; $R^2=0,54$; $F=5,38$; $p=0,002$; 1. tengely 34,4%; 2. tengely 7,3%			
Avarborítás		22,59	9,63**
Cserjeszint denzitása		10,29	4,90**
Talaj kicserélődési aciditása		7,06	3,93**
Nagy fák denzitása (DBH > 50 cm)		6,17	3,14**
Erdeifenyő elegyaránya		4,11	2,39**
Relatív diffúz fény átlaga		3,35	2,02*

növelte a fajszámot (6. táblázat). A mohaszint fajösszetételében a fajszám modellhez hasonlóan az avarborítás és a cserjeszint volt a legfontosabb tényező (6. táblázat, 7. ábra). A fafajszám helyett azonban olyan más háttérváltozók jelentek meg, mint például a talaj aciditása, a nagy fák denzitása, az erdeifenyő elegyaránya és a fény. Az RDA legnagyobb súlyú első tengelyének alacsony értékeit a nagyobb avarborítás, magasabb értékeit a nagyobb erdeifenyő elegyarány és fény jellemezte. Az avarborítás negatív hatása elsősorban a talajlakó, savanyú erdőkre jellemző mohákra hatott (*Scleropodium purum*, *Polyrichum formosum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*), amelyek inkább a fényben gazdag, savanyú talajú erdeifenyő uralta állományokra jellemzők. A második tengely mentén, a cserje denzitással és a nagy fák denzitásával pozitív, az aciditással negatív összefüggést mutatva főleg fán élő és korhadékon élő fajok különültek el (*Isothecium alopecuroides*, *Herzogiella seligeri*, *Lophocolea heterophylla*, *Hypnum cupressiforme*). A lombos erdőkben a felhalmozódó lombavar az egyik legfőbb gátja a mohaszint kialakulásának, ezekben az erdőkben mohák a talajszintben csak a nyílt ásványi talajfelszíneken és a különböző szilárd aljzatokon (fekvő holtfa, sziklakibukkanások) tudnak megjelenni. Vagyis a mohaközösséget alapvetően az aljzatviszonyok határozzák meg (Dzwonko and Gawronski 2002, Legare et al. 2005, Startsev et al. 2008). A cserjeszint és a fafajszám pozitív hatása a fajgazdagságra már kevésbé egyértelmű. A cserjeszint jelentős mértékben tudja növelni az állományok páratartalmát a talajszintben, ami a mohavegetációnak kedvező lehet, főleg a kiszáradásra érzékeny fakérgen és korhadékon megjelenő fajok esetében (Gustafsson and Eriksson 1995, Thomas et al. 2001, Ranius et al. 2008). Ugyanakkor a jelenséget egy közvetett hatás is magyarázhatja. Az egykori magas mohaszintű, zömében fenyő uralta erdők napjainkban sűrűbb cserjeszintet mutatnak, mint a lombos állományok a kedvezőbb fényviszonyok miatt, vagyis az erdeifenyvesek ellombosodása figyelhető meg (Tímár et al. 2002). A fafajszám a légyszárúakhoz hasonlóan szintén a változatos fény és aljzatviszonyok megteremtése miatt lehet kedvező a mohák fajszámára. A fényvel alapvetően a talajlakó mohák mutattak pozitív korrelációt, míg a kéreg és korhadéklakó fajok nem (Tinya et al. 2009a). A Szalafői Őserdőben készült mintázatelemzés során a talajszint mohaborítása és a fény mintázatának szoros illeszkedését mutattuk ki a 10 × 10 m-es léptékben (Tinya and Ódor 2016). A nagy fák denzitása szintén a fán élő fajok esetében jelentős, amit a kéreglakó mohák elkülönített vizsgálata is igazolt (Király et al. 2013), illetve a nagyméretű fák jelentősége a kéreglakó mohák szempontjából általános érvényűnek tekinthető (Aude and Poulsen 2000, McGee and Kimmerer 2002, Bardat and Aubert 2007).

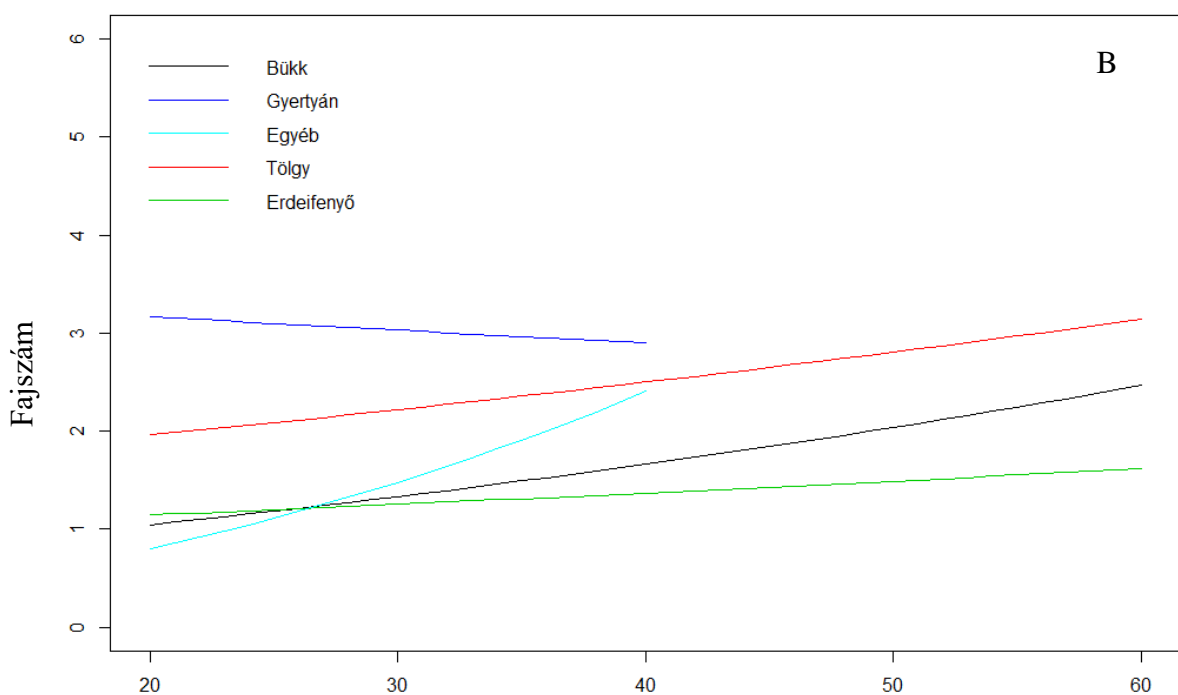
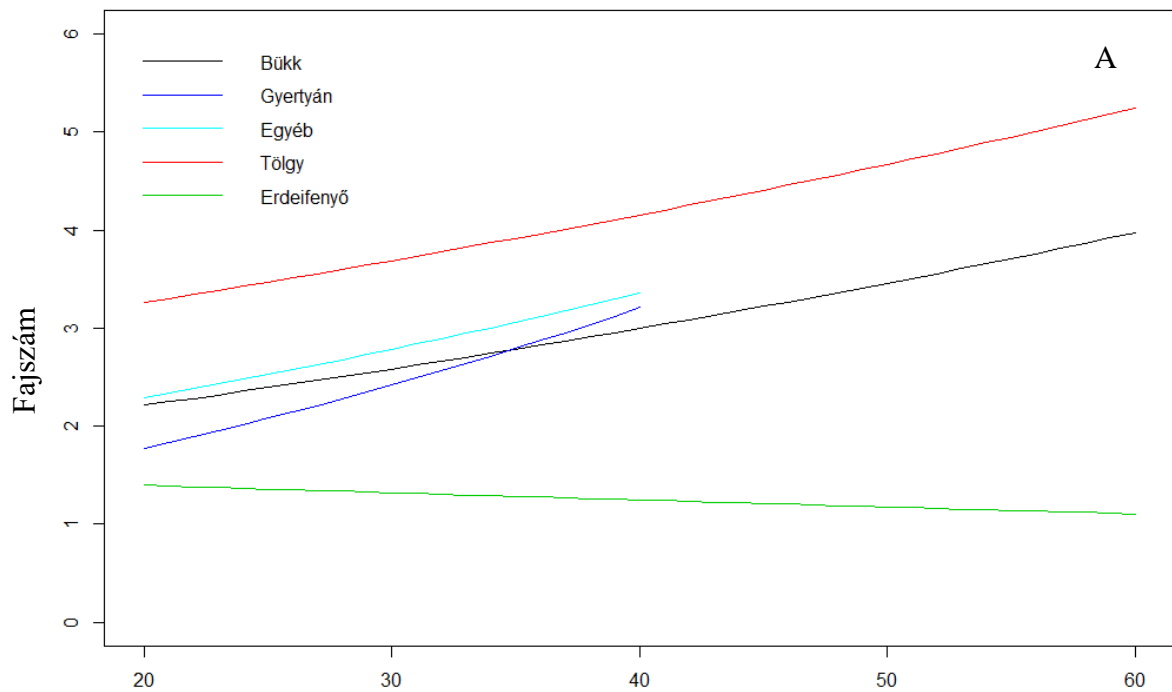
4.6. Kéreglakó mohák és zuzmók

A kéreglakó mohákat és zuzmókat, mivel gyakorlatilag térben együtt megjelenő közösséget alkotnak, együtt értékeljük, bár külön elemeztük a fajgazdagságukat és fajösszetételüket meghatározó tényezőket. Külön-külön is publikáltuk a mohákra (Király and Ódor 2010) és a zuzmókra (Nascimbene et al. 2012) vonatkozó eredményeket, majd két cikkben összehasonlítottuk a két közösség fajgazdagságát (Király et al. 2013) és fajösszetételét (Ódor et al. 2013) meghatározó tényezőket.

61 mohafajt regisztráltunk a kéreglakó mohák mintavétele során, a mintaterületek átlagos fajszáma 19,2-nek bizonyult egy faegyed átlagos fajszáma 2,9 volt (5. melléklet). A kéreglakó mohák fajszámát mintaterület szinten a cserjeszint denzitása, a fafaj diverzitás és a fák mérete növelte, a fák denzitása csökkentette (7. táblázat). Faegyed szinten (amikor csak a fafajok, az átmérő és a fény hatását teszteltük), a fajszámot alapvetően a fafajok határozták meg. Az erdeifenyőn 1-2 faj kivételével nem éltek mohák, legfajgazdagabbnak a tölgyek bizonyultak, a bükkön és egyéb lombos fafajokon közepes fajgazdagságot találtunk (8A. ábra). A fák mérete (az erdeifenyő kivételével) növelte a fajszámot. A fajösszetételt mintaterület szinten elsősorban a fafaj összetétel határozta meg (tölgy és erdeifenyő elegendő arány került bele a modellbe), de fontosnak bizonyult a mikroklíma, a fák mérete, az erdők táji aránya és a cserjeszint denzitása is (7. táblázat, 9. ábra). Az első tengely mentén alapvetően egy fafajösszetétel (erdeifenyő-tölgy gradiens) jelenik meg. A legtöbb specialista epifiton mohafaj (*Isothecium alopecuroides*, *Radula complanata*, *Frullania dilatata*, *Dicranum montanum*, *Platygyrium repens*) a tölgyet preferálta, ami magyarázza a tölgyek magas fajgazdagságát is.

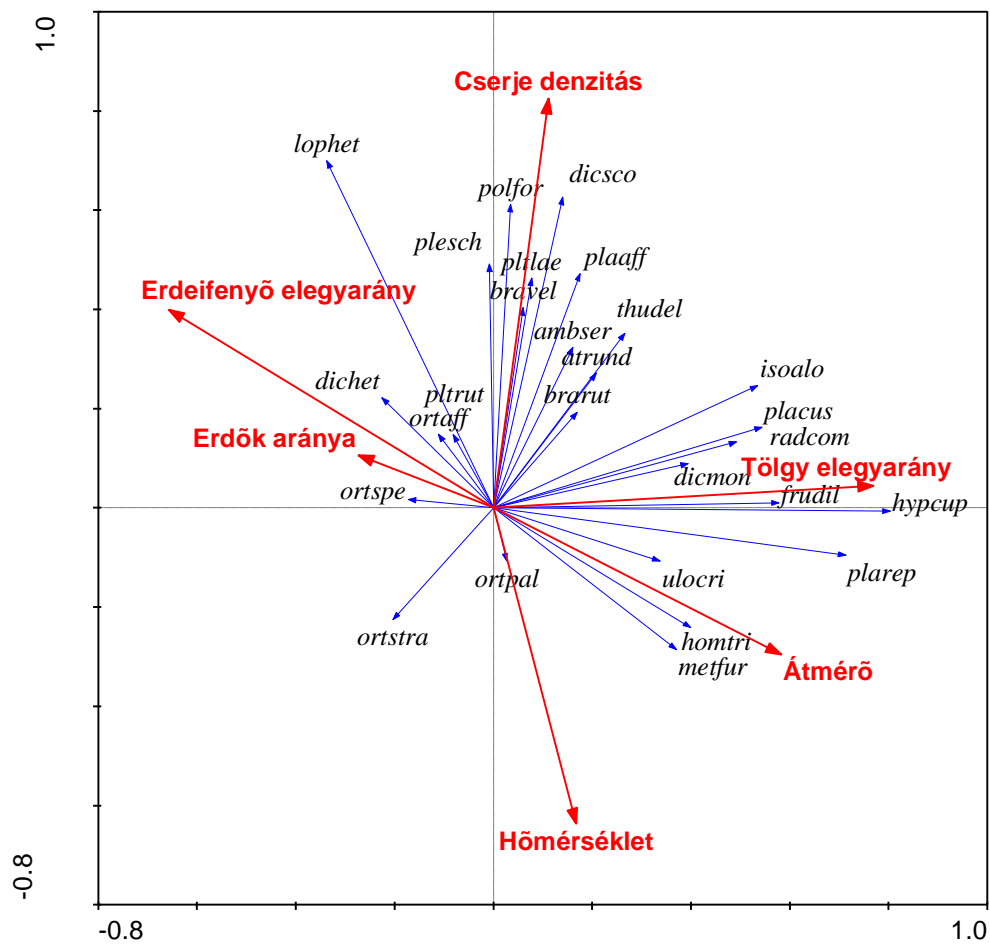
7. táblázat. A kéreglakó mohák mintaterület szintű fajszám modellje, mintaterület szintű redundancia analízis modellje, faegyed szintű fajszám modellje és faegyed szintű kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) modellje. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R²), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia és korrespondencia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. A faegyed szintű fajszám esetében kevert modellt és log-likelihood statisztikát alkalmaztunk, ezért ez esetben a variancia magyarázat csak a változók egymáshoz viszonyított fontosságát mutatja, a statisztika pedig Chi²-érték. A fajszám modellek esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal, ez faktor esetén nem értelmezhető. Szignifikancia szintek: ° < 0,1; * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001.

Változók	Irány	Variancia %	F/Chi ² érték
Mintaterület fajszám modell; R ² =0,54; F=10,81; p<0,001			
Cserjeszint denzitása	+	23,43	17,16***
Fafaj diverzitás	+	18,35	13,44***
Fák denzitása	-	10,52	7,71**
Nagy fák denzitása (DBH > 50 cm)	+	6,74	4,94*
Redundancia analízis; R ² =0,44; F=3,65; p=0,002; 1. tengely 20,3%; 2. tengely 10,1%			
Tölgy elegyarány		13,7	5,53**
Hőmérséklet		7,6	3,20**
Fák átlagos DBH-ja		7,5	3,42**
Erdeifenyő elegyarány		5,1	2,560**
Erdők aránya		4,8	2,490*
Cserjeszint denzitása		3,7	1,95*
Faegyed szintű fajszám modell			
Fafaj	faktor	81,2	295,94***
Átmérő	+	6,3	22,86***
Fény	+	1,4	5,19*
Fafaj - Átmérő interakció	faktor	4,1	14,84**
Fafaj - Fény interakció	faktor	3,5	12,60*
Faegyed szintű CCA; R ² =0,08; F=6,69; p=0,002; 1. tengely 4,0%; 2. tengely 2,2%			
Fafaj		7,2	16,7**
Átmérő		0,6	2,8*
Fény		0,4	2,0*

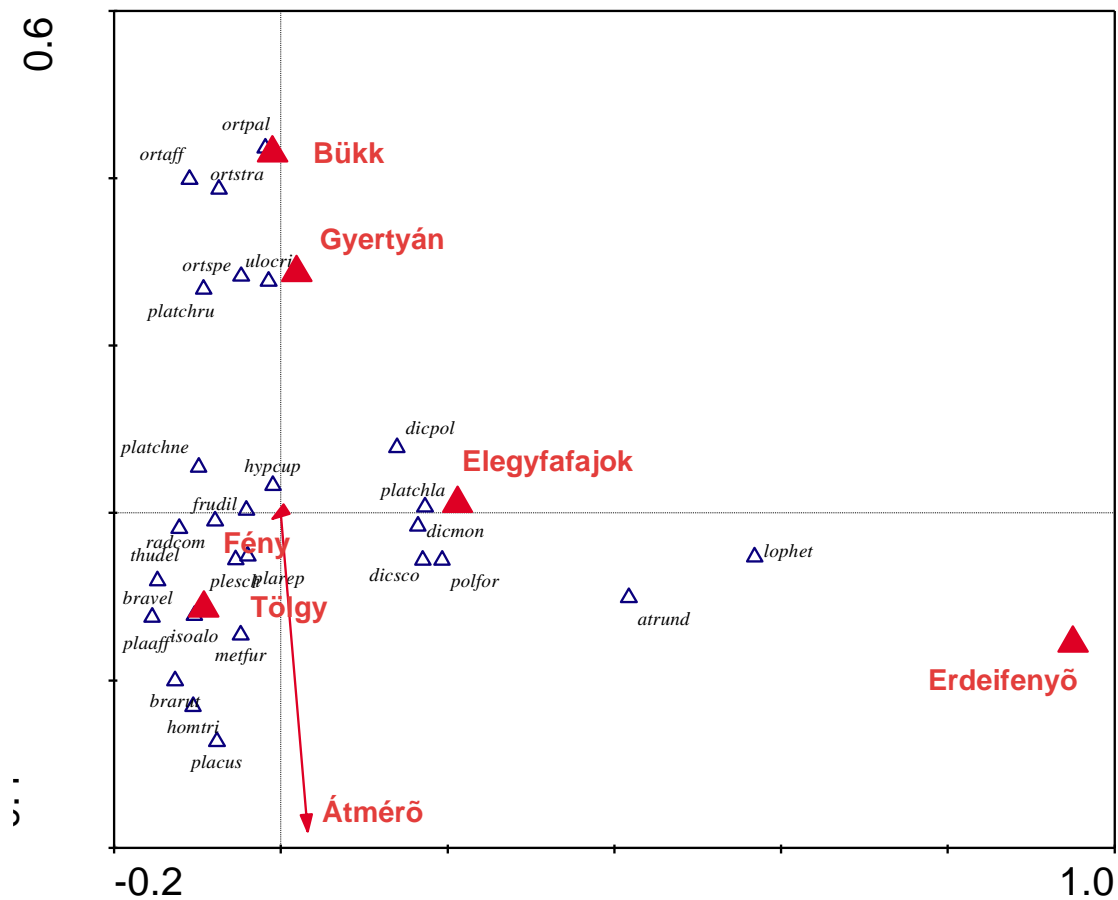


Mellmagassági átmérő (cm)

8. ábra. A kéreglakó mohák (A) és zuzmók (B) regressziós modell által predikált faegyed szintű fajszám értékei az átmérő függvényében, különböző fafajok esetén.



9. ábra. A kéreglakó mohák mintaterületre vonatkozó fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (5. melléklet).



10. ábra. A kéreglakó mohák faegyed szintű fajösszetétele és a háttérváltozók (fafajok, átmérő, fény) közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (5. melléklet).

E fajok közül több a tölgy preferencia mellett érzékeny a fák méretére is (*Homalia trichomanoides*, *Metzgeria furcata*, *Ulotia crispera*). A második tengely mentén inkább egy szerkezeti-mikroklíma gradiens figyelhető meg, a magasabb értékek mentén hűvösebb viszonyok és sűrűbb cserjeszint jellemző. Ezeket a körülményeket elsősorban olyan mohák részesítették előnyben, amelyek sokszor talajon vagy korhadó faanyagban fordulnak elő, a fákon inkább csak törzs alsó részén, mint fakultatív epifitonok jelennek meg (*Dicranum scoparium*, *Brachythecium* fajok, *Lophocolea heterophylla*, *Plagiomnium affine*). Az egyes fákon a mohák fajösszetételét alapvetően a fafajok határozták meg (10. ábra). A legtöbb moha, főleg a specialista epifiton fajok (ahogy az a mintaterület szintű elemzések alapján várható volt) a tölgyeket preferálta. Azonban volt néhány specialista mohafaj, amely nagyobb gyakorisággal fordult elő a bükkön, illetve a gyertyánon (*Orthotrichum* fajok illetve *Ulotia crispera*). Az erdeifenyőhöz nem kötődtek mohafajok, egyedül a *Lophocolea heterophylla* mutatott irányába némi preferenciát.

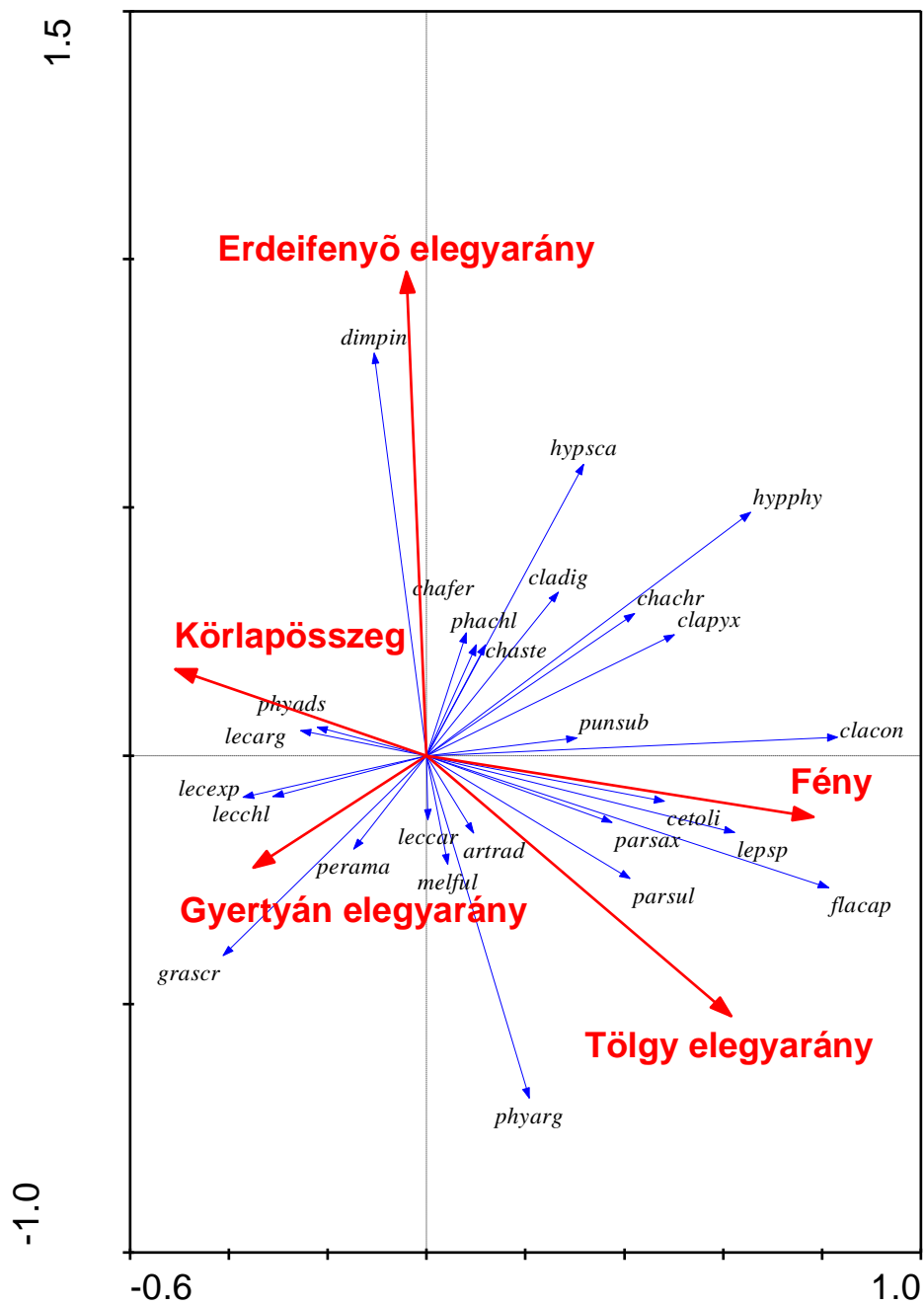
A fafajok és a rajtuk megjelenő kéreglakó mohaközösség szoros kapcsolata igen jól feltárt az irodalomban, sok publikáció bizonyítja, hogy egy állományon belül a különböző fafajokon más közösségek alakulnak ki (Berg et al. 2002, McGee and Kimmerer 2002, Mezaka et al. 2012). Ezt alapvetően a fák kérgének eltérő fizikai és kémiai tulajdonságai határozzák meg, amelyek más fajoknak képesek optimális aljzatot biztosítani (Barkman 1958, Bates and Brown 1981, Gustafsson and Eriksson 1995). Érdekes azonban, hogy ez a jelenség regionális, illetve kontinentális léptékben már nem érvényesül, vagyis nem lehet fafajokhoz általánosan érvényes kéreglakó mohaközösségeket rendelni (Frisvoll and Presto 1997, Bates et al. 2004). Magyarországon belül is az állomány illetve régió szintű vizsgálatok kimutatták a mohák fafaj preferenciáját (e vizsgálaton kívül lásd pl. Felföldy 1943, Szövényi et al. 2004 publikációit), azonban általános érvényű fafaj-mohafaj összefüggéseket országos léptékben már nem lehet megfogalmazni. A fafajokhoz kapcsolódó eltérő epifiton fajösszetételből következik az a jelenség, hogy fafajokban gazdagabb erdők állomány szinten fajgazdagabb epifiton közösség kialakulását teszik lehetővé. Az Őrségben a legfajgazdagabb epifiton közösség a tölgyeken alakult ki, amelynek a kérge vízgazdálkodás, megtelepedés és tápanyaggazdálkodás szempontjából egyaránt kedvező, így sok mohafaj preferálta. A bükk és a gyertyán a tölgyhöz képest fajszegényebb, ugyanakkor több specialista kéreglakó mohafaj (*Orthotrichum* és *Ulotia* fajok) kötődött hozzá. A lombos fákkal szemben az erdeifenyő az epifiton mohák szempontjából sivatagnak tekinthető, kevés mohafajnak tud életteret nyújtani. Kérge rendkívül száraz, pikkelyesen leváló és tápanyagszegény, amelyen mind a kolonizáció, mind a túlélés korlátozott (Barkman 1958). Egy másik fontos tényező a fák mérete, általános

jelenség, hogy nagyobb (és emellett sokszor idősebb) fákon fajgazdagabb mohaközösségek alakulnak ki, mint a vékonyakon (McGee and Kimmerer 2002, Fritz et al. 2008). Ez alapvetően három tényezővel magyarázható (Ódor and van Hees 2004). Egyrészt itt is érvényesül a fajszám – terület összefüggés, vagyis a nagyobb törzsfelület, több faj megtelepedését biztosítja. A másik tényező a törzsek eltérő habitat diverzitásával függ össze, nagyobb (és öregebb) fák kérge strukturáltabb, repedezettebb, többféle mikrohabitatot hoz létre, amely több faj számára biztosít életteret. A harmadik tényező nem a fák méretétől, hanem azok korától függ. Az idősebb fák esetében a fajoknak több idejük van a kolonizációra és növekedésre, ezáltal nagyobb a valószínűsége, hogy ritkább, valamint rosszabbul terjedő fajok is kolonizálják a fát. Ezt a jelenséget bizonyítja, hogy azokban az erdőkben ahol a fák mérete és kora nem mutatott összefüggést, a kor mérettől független diverzitásnövelő szerepe bizonyítható volt (Fritz et al. 2008). A cserjeszint epifiton közösségre gyakorolt pozitív hatása elsősorban annak párásabb mikroklímát kialakító tulajdonságával magyarázható. A relatív páratartalom és a cserjeszint között szoros összefüggést kaptunk a vizsgálat során (Kovács et al. in press). Sok epifiton mohafaj (főleg az opportunisták, holtfán is megjelenő fajok), igen érzékenyek a kiszáradásra, amelyet a cserjeszint igen hatékonyan képes lassítani, különösen az általunk vizsgált 0-1,5 m magasságig terjedő régióban.

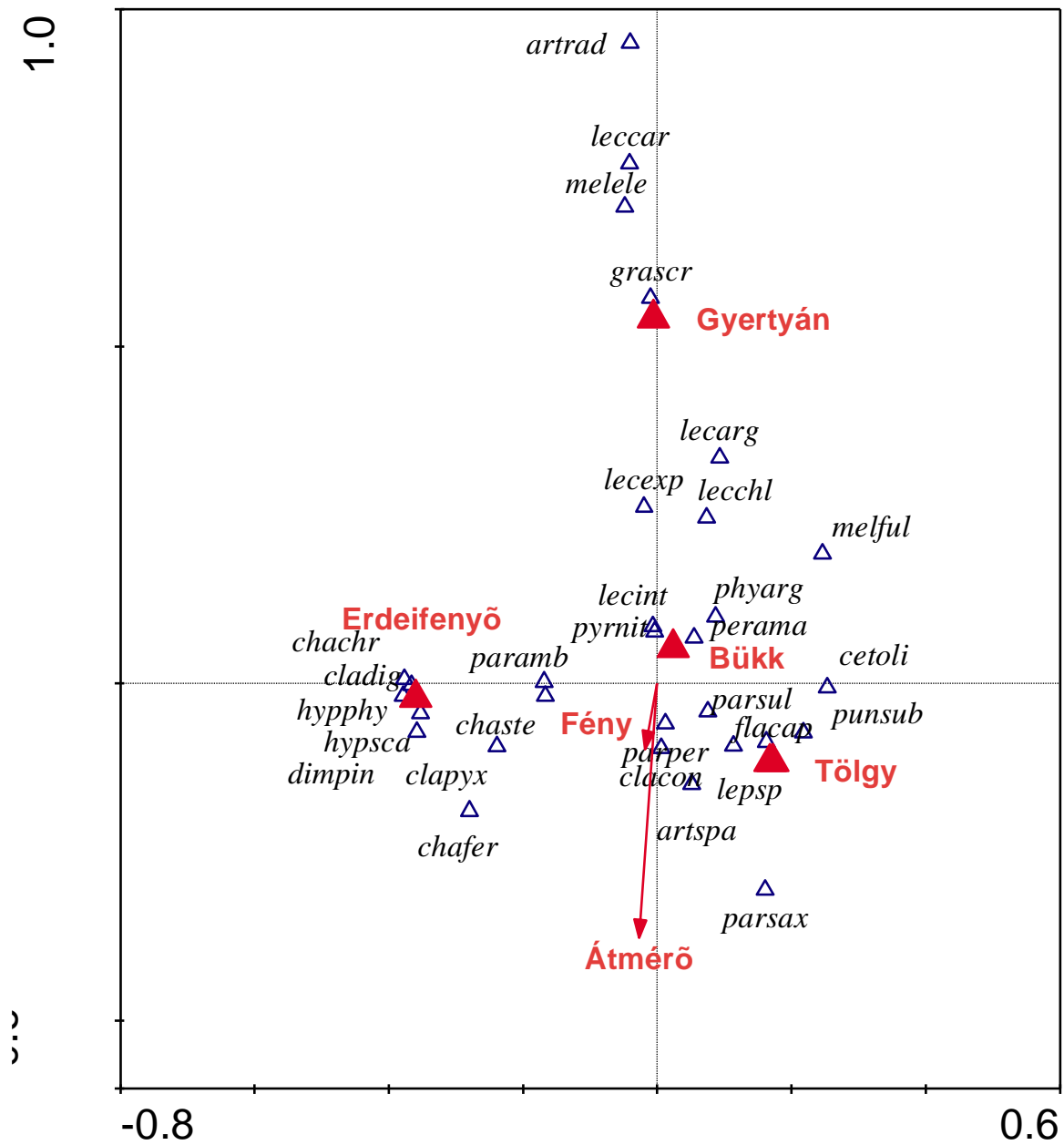
44 kéreglakó zuzmót regisztráltunk a mintavétel során, a mintaterületek esetében az átlagos fajszám 9,9-nek bizonyult (6. melléklet). Mintaterület szintű fajgazdagságukat a modell alapján a tölgy elegyarány, a cserje denzitás, a hőingás és a fény növelte (8. táblázat). Érdekes, hogy míg a moháknál a hűvösebb, árnyasabb mikroklíma bizonyult optimálisnak, addig a zuzmóknál a hőingás és a fény fajszám növelő hatása egyértelműen a nyíltabb állományok kedvezőbb hatását mutatta. Ugyanakkor a cserjeszint pozitív hatása, a mohákhoz hasonlóan, a páratartalommal magyarázható. A tölgy és a cserje denzitás interakciójának negatív hatása úgy értelmezhető, hogy a tölgy uralta állományokban a cserjeszint kedvező hatása kevésbé érvényesült. A faegyed szintű fajszám esetében a mohákhoz képest kisebb súlya volt a fajoknak, ezzel szemben nagyobbak bizonyult a fák átmérőjének és különösen a fénynek a fajszámot növelő hatása. A modell predikciója alapján készített grafikonon jól látszik, hogy a gyertyán zuzmó fajszáma magas, viszont az átmérő növekedésével (a többi fafajjal ellentétben) fajgazdagsága nem nő (8B. ábra).

8. táblázat. A kéreglakó zuzmók mintaterület szintű fajszám modellje, mintaterület szintű redundancia analízis modellje, faegyed szintű fajszám modellje és faegyed szintű kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) modellje. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia és korrespondencia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. A faegyed szintű fajszám esetében kevert modellt és log-likelihood statisztikát alkalmaztunk, ezért ez esetben a variancia magyarázat csak a változók egymáshoz viszonyított fontosságát mutatja, a statisztika pedig χ^2 -érték. A fajszám modellek esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal, ez faktor esetén nem értelmezhető. Szignifikancia szintek: $^{\circ} < 0,1$; $* < 0,05$; $** < 0,01$; $*** < 0,001$.

Változók	Irány	Variancia %	F-érték
Fajszám modell; $R^2=0,68$; $F=13,06$; $p<0,001$			
Tölgy elegyarány	+	20,05	21,32***
Cserje denzitás	+	19,98	21,25***
Hőingás	+	13,10	17,66***
Tölgy - Cserje interakció	-	10,99	11,69***
Relatív diffúz fény variációs koefficiense	+	6,95	7,39*
Relatív diffúz fény átlaga	+	4,76	5,06*
Redundancia analízis; $R^2=0,59$; $F=8,00$; $p=0,002$; 1. tengely 31,2%; 2. tengely 20,7%			
Relatív diffúz fény átlaga		21,9	9,52**
Erdeifenyő elegyarány		19,5	11,26**
Tölgy elegyarány		7,4	4,74**
Gyertyán elegyarány		4,5	2,83**
Körlapösszeg		3,2	2,36**
Faegyed szintű fajszám modell			
Fafaj	faktor	63,9	169,18***
Átmérő	+	17,9	47,37***
Fény	+	23,0	60,96***
Fafaj - Átmérő interakció	faktor	4,7	12,39*
Fafaj - Fény interakció	faktor	3,5	9,15 ^{n.s.}
Faegyed szintű CCA; $R^2=0,14$; $F=8,19$; $p=0,002$; 1. tengely 5,6%; 2. tengely 5,2%			
Fafaj		12,6	18,2**
Átmérő		0,5	1,9*
Fény		0,5	1,7*



11. ábra. A kéreglakó zuzmók mintaterületre vonatkozó fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetséges fajnevek első három betűiből képeztük (6. melléklet).



12. ábra. A kéreglakó zuzmók faegyed szintű fajösszetétele és a háttérváltozók (fafajok, átmérő, fény) közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (6. melléklet).

Ez azt mutatja, hogy a gyertyánhoz több specialista faj kötődött, azonban ezek már a kisebb egyedeken is megjelentek, igazán nagy gyertyánok (ahol a kéreg megváltozása miatt várható lenne a hirtelen fajszám növekedés) pedig nincsenek a területen. A tölgy fajgazdagsága közepes (gyertyánál alacsonyabb, a bükkénél és a többi fafajénál magasabb), vastagabb egyedeknél elérte a gyertyánét. Az erdeifenyő fajszegényebb volt, de nem olyan kiugróan, mint a mohák esetében. A mintaterület szintű fajösszetételben a fénynek és a fafajoknak volt meghatározó szerepe (8. táblázat, 11. ábra). Az első tengely mentén pozitív irányba a fény mennyisége és a tölgy elegyaránya nőtt, ezzel szemben a körlapösszeg és a gyertyán elegyaránya csökkent. A második tengelyt alapvetően az erdeifenyő elegyarány határozta meg. A fenyő elegyarányal pozitív összefüggést mutató fajok (*Dimerella pineti*, *Chaenotheca ferruginea*, *Hypocenomyce scalaris*) alapvetően tűlevelű fákhöz kötődő, acidofrekvens zuzmók. A gyertyán elegyarányal (és a körlapösszeggel) pozitív összefüggést a sima kérgű fákhöz kötődő, kéregzuzmó fajok mutattak (pl. *Graphis scripta*, *Lecanora expallens*). A tölgy elegyarányához és a kedvezőbb fényviszonyokhoz a nagyobb méretű, lombos zuzmók asszociálódtak (pl. *Parmelia sulcata*, *Flavoparmelia caperata*). A többi fajtól elkülönülő *Phlyctis argena* egy igen gyakori korai kolonizálója több lombos fafajnak, gyertyánon, bükkön és tölgyön egyaránt előfordult. A faegyed szintű fajösszetétel esetében a mohákhoz képest még nagyobbak bizonyult a fafajok szerepe (8. táblázat, 12. ábra). A mintaterület szintű eredményekhez hasonlóan az erdeifenyőhöz elsősorban acidofrekvens fajok kötődtek (*Hypocenomyce scalaris*, *Hypogymnia physodes*). A tölgyön előforduló fajok főleg közepesen savanyú kérget kedvelő, nagytermetű lombos zuzmók (pl. *Flavoparmelia caperata* és *Parmelia sulcata*), számos természetvédelmi szempontból jelentős faj is megtalálható közöttük, mint pl. a *Cetrelia olivetorum*, *Parmotrema perlatum*. A második tengely mentén elsősorban a gyertyánhoz kötődő közösség különült el (negatív összefüggést mutatva a fényel és az átmérővel). Ezek az árnyas körülményeket jól viselő, a sima kérgű fák viszonyaihoz jól alkalmazkodó kéregzuzmó fajok, mint pl. a *Graphis scripta*, *Plyctis argena*, és a *Pyrenula nitida*.

A kéreglakó zuzmók esetében szintén (sőt a moháknál talán jobban) érvényesül a fafajok közösség alakító szerepe, amit jól mutat, hogy e közösség fajösszetételét alapvetően a fafajok elegyarányai határozzák meg (Barkman 1958, Nascimbene et al. 2009a). A zuzmók esetében ez funkcionális eltérést is mutat, a kedvezőbb viszonyokat biztosító tölgyön inkább nagyobb termetű lombos zuzmókat, míg gyertyánon főként kéregzuzmókat találunk. Fajgazdagság szempontjából kiemelt jelentősége van a tölgy mellett a gyertyánnak, amit korábbi

vizsgálatok is igazoltak (Hauck et al. 2012). A főleg gyertyánhoz kötődő lassú növekedésű stressztoleráns kéregzuzmók jól alkalmazkodnak a sima kérgű fák kedvezőtlen víz és tápanyag viszonyaihoz, viszont kedvezőbb feltételek esetén (pl. tölgyön) a gyorsabb növekedésű lombos zuzmók és a mohák kiszorítják őket (John and Dale 1995, Ranius et al. 2008, Aptroot 2012). A faméret és kor pozitív hatása hasonlóan nyilvánul meg, mint a moháknál (Fritz et al. 2008, Nascimbene et al. 2009b). Amiben eltérés mutatkozik a kéreglakó moha- és zuzmóközösség között az a fény szerepe. A zuzmók esetében a fény limitáló tényezőnek bizonyult, mind a fajszám, mind a fajösszetétel szempontjából. A zuzmók jóval fényigényesebbek, esetükben rendkívül fontos, hogy az erdőkben legyenek záródáshiányok, fellazuló foltok (Norden et al. 2012, Nascimbene et al. 2013), a mohák egy sokkal árnyéktűrőbb közösséget alkotnak. A cserjeszint (és a páratartalom) a zuzmók esetében is fontos, de kevésbé meghatározó, mint a moháknál.

4.7. Nagygombák

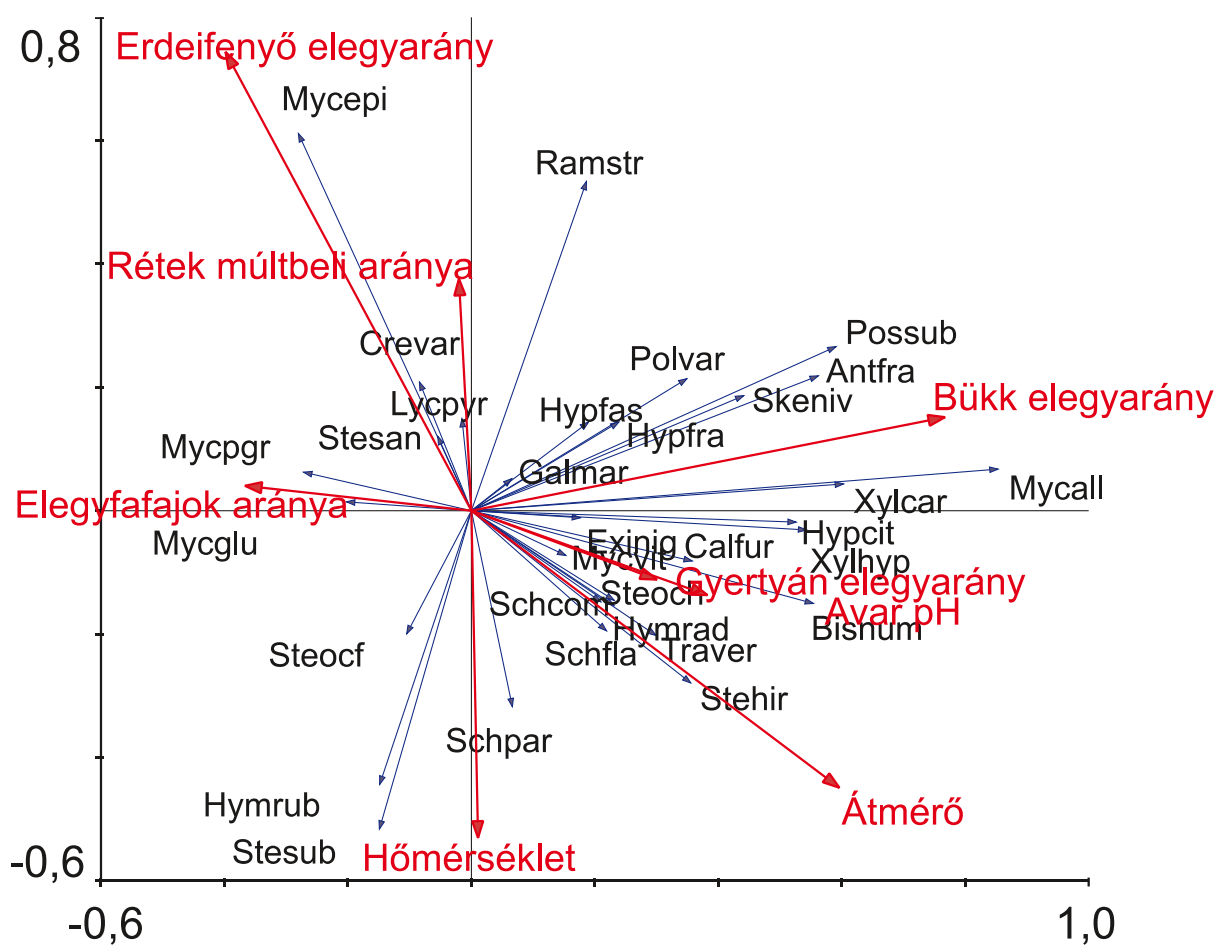
A nagygombák a felvételezés során hatalmas fajkészlettel jelentek meg a többi élőlénycsoporthoz képest. A mintába került nagygombák listája Siller et al. (2013) és Kutszegi et al. (2015) publikációjában található, a dolgozathoz (terjedelmi okok miatt) nem mellékeljük. Összesen 726 faj (és fajkomplexum) termőtesteit regisztráltuk, melyek közül 61 faj bizonyult újnak a hazai funga szempontjából. Utóbbiak közül két tudományra nézve új fajt is leírtunk (Dima et al. 2014). A gombák extrém gyakorisági viszonyait jól mutatja, hogy a fajok 36%-a csak egyetlen termőtesttel képviseltette magát a mintában. A teljes regisztrált gombaközösség magas fajszámából adódóan az ezen belül egyértelműen elkülöníthető, de az elemzésekhez még mindig kellően magas fajszámot biztosító funkcionális csoportokat (a fán élőket, a talajlakó szaprotrófokat és az ektomikorrhizaképzőket) külön értékelhettük. A három gombaközösség és a háttérváltozók összefüggéseit önálló publikációban közöltük (Kutszegi et al. 2015).

A fán élő gombák esetében 245 faj fordult elő a mintában, az átlagos fajszám mintaterületenként 40,1 volt. Ezen közösség fajszámának alakulását tekintve a legfontosabb pozitív tényezőnek az avar kémhatása, a mintaterületeken található holtfa mennyiség, valamint a bükk elegyaránya bizonyult. A modellben kisebb súllyal ugyan, de a fajszámot csökkentő tényezőként jelent meg a mohaborítás (9. táblázat). A fán élő gombák fajösszetételét alapvetően az élő fák fajösszetétele határozta meg. Szinte az összes főbb fafaj (bükk, erdeifenyő, gyertyán és elegyfajok) elegyaránya bekerült az ordinációs modellbe.

9. táblázat. A fán élő gombák esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R²), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, míg a redundanciaanalízis esetében a tengelyek varianciafedéseit is.

Szignifikanciaszintek: ° < 0,1; * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001.

Változók	Hatás	Variancia %	F-érték
Fajszámmodell; R ² =0,57; F=12,14; p<0,001			
Avar pH	+	24,78	19,47***
Holtfa borítás	+	21,28	16,71***
Bükk elegyarány	+	10,33	8,11**
Mohaborítás	-	5,43	4,27*
Redundanciaanalízis; R ² =0,37; F=2,28; p=0,001; 1. tengely 11,3%; 2. tengely 7,0%			
Bükk elegyarány		9,6	3,86***
Erdeifenyő elegyarány		6,3	2,68***
Hőmérséklet		5,0	2,19**
Gyertyán elegyarány		3,8	1,71**
Elegyfajok elegyaránya		3,4	1,56**
Fák átlagos DBH-ja		3,3	1,57*
Avar pH		3,0	1,46*
Rétek múltbeli aránya		3,0	1,45*



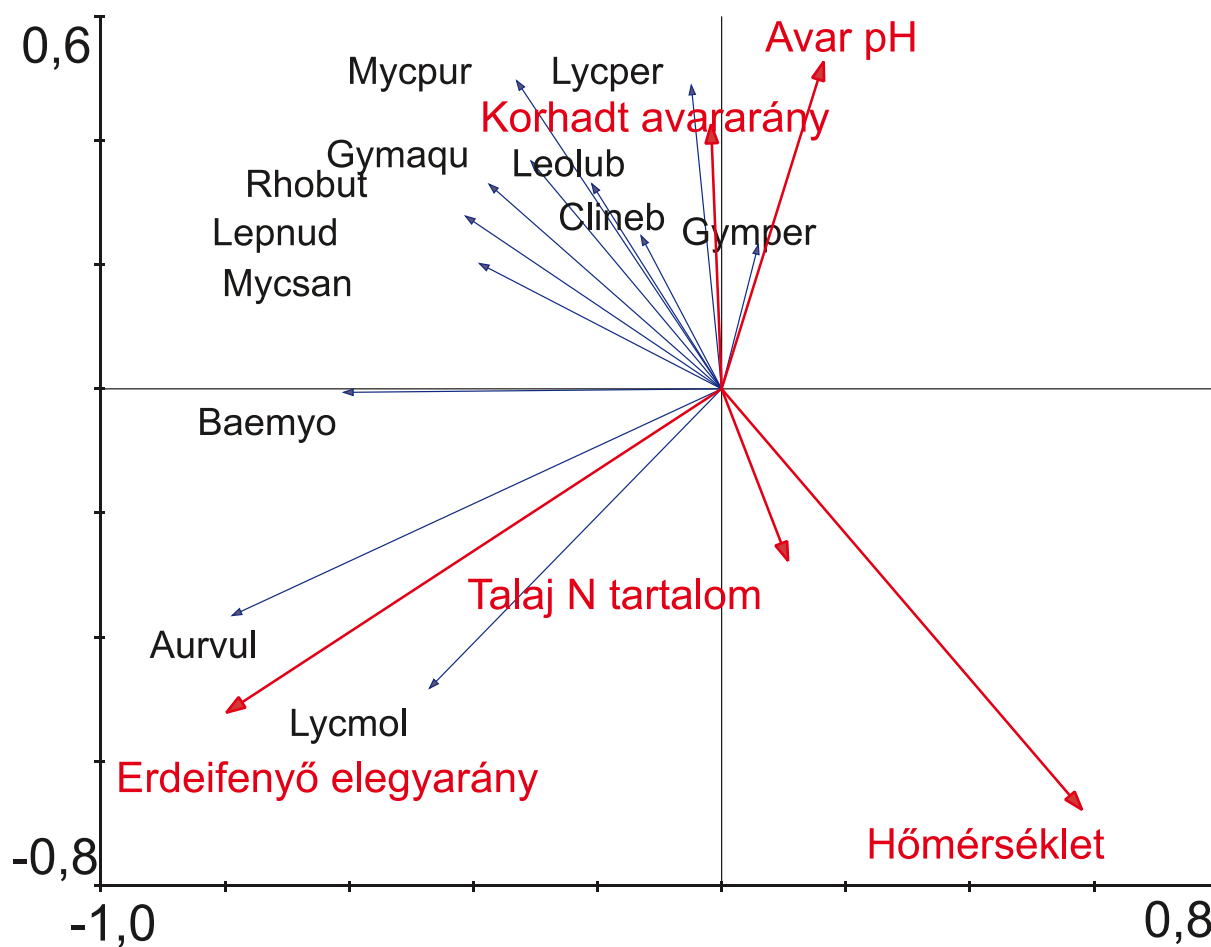
13. ábra. A fán élő nagyombák faji összetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. Az ábrán csak a 32 leggyakoribb (a 14-nél több mintaterületen megtalált) faj helyzetét ábráztuk. A fajok kódját a latin nemzetségi- és fajnevek első három betűiből képeztük.

A gombafajok eloszlását a modellen belül alapvetően a faállomány tűlevelű–lombos dominanciája határozta meg (13. ábra).

A legtöbb megjelenített faj pozitív összefüggést mutatott a lombos fafajok (a bükk és a gyertyán) elegyarányával. Elsősorban az *Antrodiella fragrans*, *Biscogniauxia nummularia*, *Mycetinis alliaceus*, *Postia subcaesia*, *Skeletocutis nivea*, *Xylaria carpophila* és *X. hypoxylon* fajok mutattak szoros, pozitív kapcsolatot a bükkal. A melegebb mikroklímájú mintaterületeken (amelyekben főleg tölgyek voltak az uralkodók) nagyobb gyakorisággal jelent meg a *Hymenochaete rubiginosa*, a *Schizopora paradoxa* s.l., a *Stereum ochraceoflavum* és a *S. subtomentosum* taxon. Elsősorban erdeifenyvesekben fordult elő a *Mycena epipterygia*, a *Crepidotus variabilis* és a *Stereum sanguinolentum*. A fán élő gombák fajszerkezetét tekintve számos tanulmány hangsúlyozza a fafajok alapvető jelentőségét (Heilmann-Clausen et al. 2005, Sippola et al. 2005, Boddy and Heilmann-Clausen 2008). Saját eredményeinkben azonban a fán élő gombák fajszerkezetét az avar pH-értékének pozitív hatása dominálta (9. táblázat). Ezen összefüggés mögött inkább a lombos fák nagyobb elegyarányának közvetett hatása állhat. Fajszerkezetük alakulásában várható volt a holtfa mennyiségének jelentősége, azonban lényeges, hogy nem a holtfa térfogata, hanem annak borítása került be a modellbe. Míg a holtfa térfogatát elsősorban a nagyméretű álló és fekvő törzsek határozzák meg, addig a holtfa borításának nagy részét a vékonyabb ágak adják. Ez a szubsztrátum nagyon sok fán élő gombának biztosít élőhelyet. A vékonyabb gallyak jelentősége alacsony holtfamennyiség esetén egészen kiemelkedő is lehet a gombadiverzitásban a gazdálkodással érintett erdőkben ritkábban fellelhető, vastag törzsekéhez képest. Ez nem csökkenti a vastag holtfa igen nagy jelentőségét az erdei biodiverzitásban, pusztán arra utal, hogy a fán élő gombák esetében sok faj találja meg a vékony faanyagban is az életfeltételeit (Küffer et al. 2008). Számos fán élő gombafaj azonban a vastagabb törzseket igényli, ezért jelenhetett meg az átmérő is az RDA-modellben. Hozzá kell tennünk, hogy más holtfához kötődő élőlénycsoportok (pl. a mohák, a madarak és a bogarak) sokkal érzékenyebbek a nagyméretű holtfa jelenlétére (Csóka és Lakatos 2014). Az RDA-modellben negatív tényezőként jelent meg a hőmérséklet, ami arra utal, hogy a régióban a párásabb, hűvösebb állományokban gazdagabb a fán élő gombák közössége. Pontosabban a fán élő gombák a párásabb területeken nagyobb termőtest-termelést hoznak, amelynek következtében észlelhetővé is válnak. A hőmérséklet negatív hatását fán élő gombák esetében a faanyagban belül (Boddy 2001), az erdőállomány szintjén (Renvall 1995) és kontinens méretű (Heilmann-Clausen et al. 2014) térléptékben egyaránt igazolták.

10. táblázat. A talajlakó szaprotróf gombák esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: ° <0,1; * <0,05; ** <0,01; *** <0,001.

Változók	Irány	Variancia %	F-érték
Fajszám modell; $R^2=0,52$; $F=13,20$; $p<0,001$			
Hőmérséklet	-	36,69	25,90***
Avar tömeg	+	9,77	6,89*
Körlapösszeg	+	9,64	6,81*
Redundancia analízis; $R^2=0,37$; $F=3,31$; $p=0,001$; 1. tengely 16,3%; 2. tengely 9,9%			
Erdeifenyő elegyarány		11,7	5,11***
Hőmérséklet		9,1	4,37***
Avar pH		3,6	1,84**
Korhadat avar arány		3,6	1,77*
Talaj N tartalom		3,5	1,86**



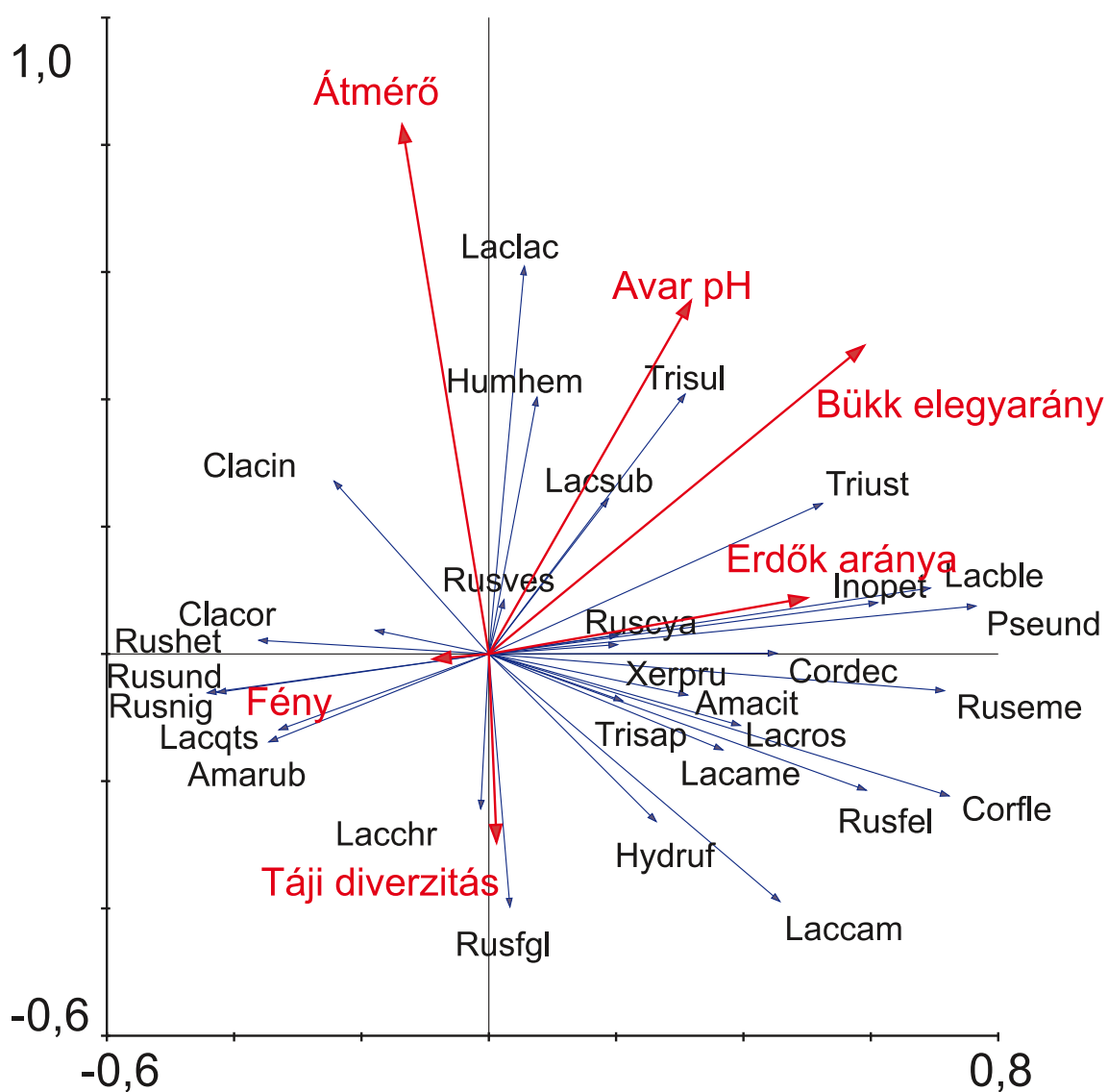
14. ábra. A talajlakó szaprotróf nagyombák fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. Az ábrán csak a 12 leggyakoribb (a 14-nél több mintaterületen detektált) faj helyzetét ábrázoltuk. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük.

Összesen 127 talajlakó szaprotróf nagyomba került a mintába; a mintaterületek átlagos fajszáma 18,3 volt. A hűvösebb mikroklíma, az avar mennyisége, az avar kémhatása és a fák körlepösszege növelték a közösség fajszámát (10. táblázat). A fajösszetétel esetében az erdeifenyő elegyaránya, a hőmérséklet, az avarváltozók (avarkémhatás és a korhadt avar aránya) és a talaj nitrogén tartalma bizonyultak meghatározóknak (10. táblázat, 14. ábra). A legtöbb faj (pl. *Clitocybe nebularis*, *Gymnopus aquosus*, *Leotia lubrica*, *Lepista nuda*, *Mycena pura*, *M. sanguinolenta*, *Rhodocollybia butyracea*, *Lycoperdon perlatum*, *Gymnopus peronatus*) negatív összefüggést mutatott a hőmérséklettel, vagyis hűvösebb mikroklímájú területeket preferált. Ugyanez a fajcsoport a talaj nitrogén tartalmával is erős, negatív összefüggést mutatott. Ezek közül a *Lycoperdon perlatum* és a *Gymnopus peronatus* faj a magasabb pH-értékű, bomlott avart nagyobb arányban tartalmazó, alapvetően lombos dominanciájú állományokhoz kötődött. Az *Auriscalpium vulgare* és a *Baeospora myosura* faj az erdeifenyő által uralt állományokban fordult elő. A talajlakó szaprotróf gombák cellulóz- és ligninbontó enzimeinek aktivitása jelentősen függ a hőmérséklettől. A lombos erdők zónájában a zártabb, hűvösebb állományok hőmérséklet viszonyai voltak kedvezőbbek számukra (Berg and McClaugherty 2014). A közösség fajösszetételét alapvetően egy avar pH – erdeifenyő elegyarány gradiens határozta meg. Az avarviszonyok meghatározó szerepét a talajlakó szaprotróf közösségben más régiókból is kimutatták (pl. Ferris et al. 2000, Talbot et al. 2013).

Összesen 290 mikorrhizaképző nagyomba fordult elő a mintában; a mintaterületek átlagos fajszáma 41,2 volt. Fajszám modelljük varianciafedése jóval gyengébb volt, mint a másik két gombacsoport esetében, vagyis e közösség fajgazdagságát a vizsgálatba bevont háttérváltozókkal csak kevésbé tudtuk magyarázni (11. táblázat). Fajszámuk a legerősebb (negatív) összefüggést a talaj N-tartalmával adta. Ez jól magyarázható azzal, hogy nitrogénben (és egyéb tápanyagokban) limitált környezetben jelentősebb a növények mikorrhiza kapcsolatokon keresztüli tápanyagfelvétele, ami közvetlenül, szorosan összefügg a mikorrhizaképző gombák nagyobb termőtest-produkciójával (pl. Tarvainen et al. 2003, Buée et al. 2011). A csoport fajösszetételében a bükk elegyaránya és a fák törzsátmérője bizonyultak a legfontosabb változóknak. Kisebb súllyal ugyan, de megjelentek táji változók (az erdők aránya, illetve a táji elemek diverzitása), valamint a fény és az avar pH-értéke is (11. táblázat, 15. ábra).

11. táblázat. Az ektomikorrhizas gombák esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: $^{\circ} < 0,1$; $* < 0,05$; $** < 0,01$; $*** < 0,001$.

Változók	Hatás	Variancia %	F-érték
Fajszámmodell; $R^2=0,27$; $F=5,29$; $p=0.005$			
Talaj N tartalom	-	19,67	9,22**
Avar pH	+	8,68	4,07 $^{\circ}$
Fafajszám	+	5,53	2,59 $^{\circ}$
Redundancia analízis; $R^2=0,38$; $F=2,65$; $p=0,001$; 1. tengely 16,7%; 2. tengely 6,4%			
Bükk elegyarány		8,8	3,32**
Fák átlagos DBH-ja		6,6	2,65**
Erdők aránya		5,6	2,33**
Relatív diffúz fény átlaga		4,9	2,24*
Avar pH		4,9	2,13**
Táji elemek diverzitása		3,5	1,63*



15. ábra. A mikorrhizaképző nagyombák fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. Az ábrán csak a 30 leggyakoribb (a 14-nél több mintaterületen megtalált) faj helyzetét ábrázoltuk. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük.

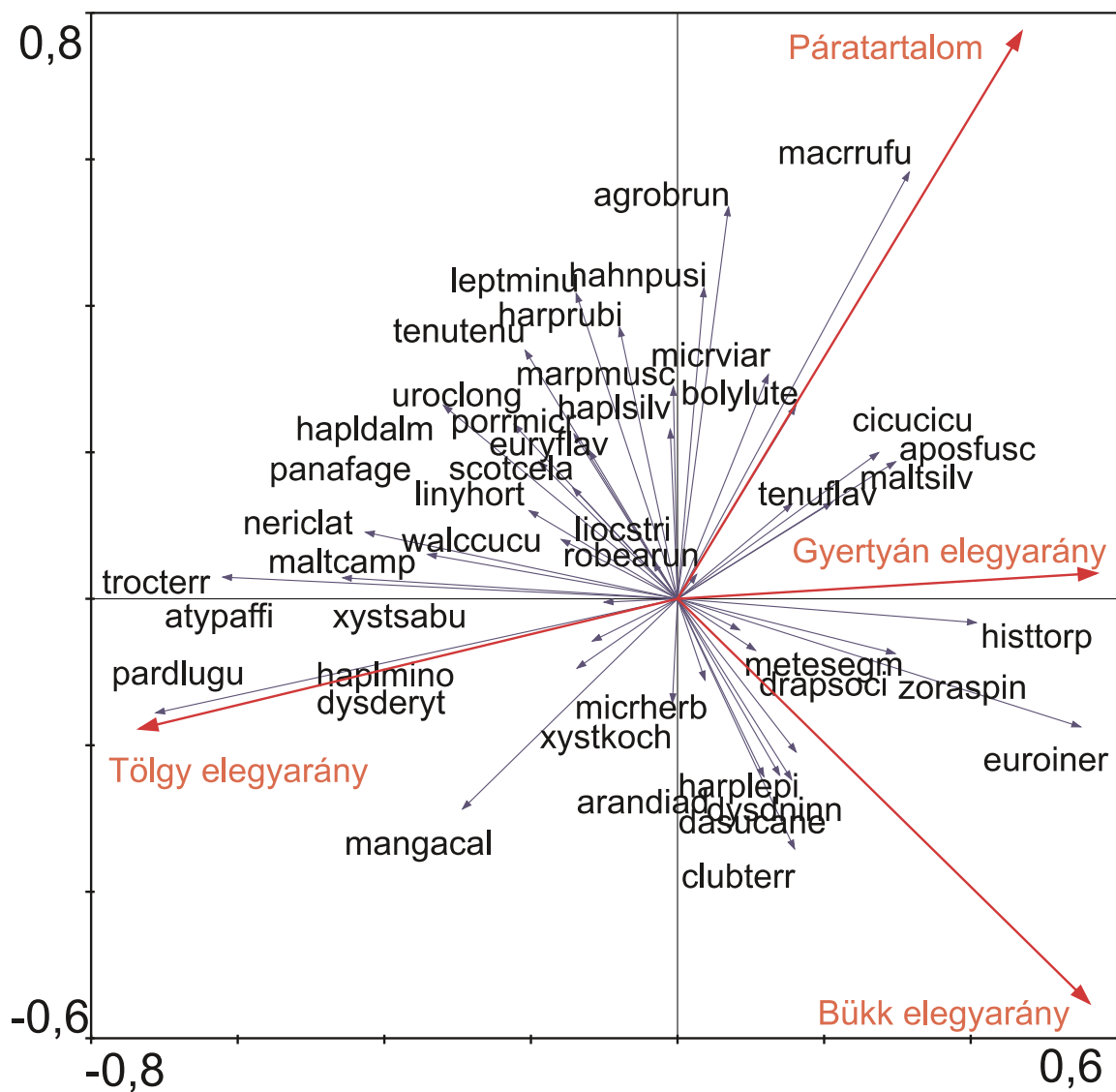
Számos tanulmány hangsúlyozza a mikorrhizaképző gombák közösségének fafajokhoz való kötődését (pl. Ferris et al. 2000, Kernaghan et al. 2003), bár e kérdés még napjainkban is erősen vitatott, sokan inkább a talajváltozók fontosságát emelik ki (pl. Talbot et al. 2013). Az RDA modellben az első tengely jelentősége a többinél jóval nagyobb. Ezt elsősorban a bükk elegyaránya, az erdőszűrség, az avar pH-értéke, valamint (negatív irányban) a fény határozták meg. Több gombafaj mutatott pozitív összefüggést a bükk elegyarányával és a neutrálisabb avarviszonyokkal (pl. *Inocybe petiginosa*, *Lactarius blennius*, *L. subdulcis*, *Pseudocraterellus undulatus*, *Tricholoma sulphureum*, *T. ustale*). A *Clavulina cinerea*, a *Humaria hemisphaerica* és a *Laccaria laccata* faj elsősorban a nagyobb átlagos törzsátmérőjű állományokban fordultak elő, míg a *Russula fragilis* és a *Lactarius chrysorrheus* fajok inkább a kisebb faátmérőt mutató állományokat preferálták. Fiatalabb és az idősebb faegyedek közös jelenléte elősegíti a mikorrhizza kapcsolatok sokféleségét, és ezzel megalapozza a mikorrhizaképző gombák termőtestképzését (Simard et al. 2012). Saját munkánkban nyíltabb állományok mikorrhizaképző gombáinak bizonyult az *Amanita rubescens*, a *Lactarius quietus*, a *Russula heterophylla*, a *R. nigricans* és a *R. undulata* faj.

4.8. Pókok

A pókok esetében 91 faj került a mintába, a mintaterületek átlagos fajszáma 17,6 volt (7. melléklet). A pók közösség fajszámát és fajösszetételét Samu et al. (2014) publikációjában közzétettük. A közösség fajszámát a fafajszám és a cserjeszint denzitása növelte, míg a faji összetételt elsősorban a fafajösszetétel (tölgy, bükk, gyertyán elegyarány) határozta meg, ezen felül a relatív páratartalomnak volt némi szerepe (12. táblázat, 16. ábra). Az RDA elemzés jelentős variancia lefedést mutató első tengelye alapvetően egy tölgy – gyertyán (bükk) gradienst reprezentált. E mentén több farkaspók faj (*Pardosa lugubris*, *Trochosa terricola*, *Lycosidae*) a tölgy uralta állományokhoz asszociálódott, míg a tölcsérhálós fajok (*Ageleneidae*) a gyertyánhoz. Más fajok a gyertyán elegyarány mellett, a párásabb mikroklímához is kötődnek (*Cicurina cicur*, *Dysdera ninnii*), ezek közül az utóbbi párás környezetben előfordulása magyarázható az ászkákat preferáló táplálékválasztásával. A bükköt elsősorban az avarszinten háló nélkül vadászó fajok (*Harpactea lepida*, *Dysdera ninnii*, *Clubiona terrestris*), illetve speciálisan a bükk kérgén vékony hálót szövő vitorlaspók faj (*Drapetisca socialis*, *Linyphiidae*) preferálták.

12. táblázat. A pókok esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R²), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: ° < 0,1; * <0,05; ** < 0,01; *** < 0,001.

Változók	Irány	Variancia %	F-érték
Fajszám modell; R ² =0,48; F=16,67; p<0,001			
Fafajszám	+	43,29	29,29***
Cserje denzitás	+	7,73	5,05*
Redundancia analízis; R ² =0,31; F=3,18; p=0,002; 1. tengely 18,2%; 2. tengely 7,1%			
Tölgy elegyarány		9,7	4,29**
Bükk elegyarány		5,6	2,59**
Gyertyán elegyarány		5,4	2,64**
Páratartalom		4,3	2,17*



16. ábra. A pókok fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első négy betűiből képeztük (7. melléklet).

Az egyéb hálószővő fajok alulreprezentáltsága magyarázható a bükkösben uralkodó fényszegény viszonyokkal és a hálóépítésre kevésbé alkalmas szegényes, vagy hiányzó aljnövényzettel. Az *Eurocoelotes inermis* eretnekpók (*Amaurobidae*) a gyertyán alsószintes, bükk dominálta állományokhoz kötődött. A második tengely alapvetően egy mikroklíma gradienst reprezentált, humidabb állományokhoz kötődött a *Macrargus rufus* vitorlaspók (*Linyphiidae*), míg szárazabb, fénygazdagabb erdőkhöz a réti keresztespók (*Mangora acalypha*, *Araneidae*).

A fafaj-gazdagság szerepét erdei pók közösségekben más vizsgálatok is hangsúlyozták (Pearce et al. 2004, Ziesche and Roth 2008), annak ellenére, hogy a fajok a pókközösségre közvetetten (avar, aljzat, fény és mikroklíma viszonyokon, illetve a prédaközösségen keresztül) hatnak. Bár e potenciálisan közvetlenül ható háttérváltozók jó részét bevontuk a vizsgálatba, mégis ezeknél a több hatást magába foglaló, komplexebb fajok diverzitás jobb indikátornak bizonyult a pókközösség fajgazdagsága esetében. A pók fajszám és fajok gazdagság pozitív összefüggése összhangban van azzal, hogy a pókközösséget elsősorban a fajok összetétel határozta meg, így a kevert fajok erdők fajgazdagabbnak bizonyultak. A fajok és a pókközösség összefüggéseit több vizsgálat is alátámasztja, különösen a lombos és tűlevelű állományok közösségei tértek el nagyon egymástól (Korenko et al. 2011). A cserjeszint fajszám növelő hatása, valamint a relatív páratartalom fajösszetételre gyakorolt hatása azt mutatja, hogy a párás, zárt erdei mikroklíma (amiben nagy jelentősége van a cserjeszintnek) a pókközösség esetében is meghatározó.

4.9. Futóbogarak

34 futóbogár faj került bele a mintába, a mintaterületek átlagos fajszám 8,2-nek bizonyult (8. melléklet). A mintaterületek fajszámát két szerkezeti jellemző, a cserje denzitás és a holtfa borítás növelte kb. hasonló fontossággal (13. táblázat). Ugyanakkor hozzá kell tenni, hogy a többi élőlénycsoportéhoz képest a modell variancia lefedése alacsony. A relatív páratartalom szintén erős pozitív korrelációt mutatott a futóbogár fajszámmal, azonban a páratartalom és a cserjeszint szoros összefüggése miatt a modellbe végül a cserjeszint denzitása került bele. A fajösszetételt elsősorban a fajok összetétel (tölgy és erdeifenyő elegyarány) és a mikroklíma (relatív páratartalom) határozta meg (13. táblázat, 17. ábra), a fajok alapvetően egy erdeifenyő-tölgy elegyarány gradiens mentén helyezkedtek el. Az erdei fenyő elegyarány és a magas páratartalommal pozitív összefüggést mutatott a *Carabus arvensis* (ami a fenyvesek tipikus faja), *Pterostichus oblongopunctatus*, *Abax parallelus*, *Carabus glabratus*,

Carabus hortensis, *Carabus nemoralis*. Negatív összefüggés figyelhető meg a *Platynus assimilis*, *Nebria brevicollis* fajok esetében. A tölgy elegyaránnyal pozitív összefüggést mutatott a *Calosoma inquisitor*, amelynek jelentős táplálékbázisát adják a tölgyfogyasztó lepkehernyók, és a *Carabus coriaceus*, amely változatos élőhelyeken megjelenő generalista ragadozó. A tölgy elegyaránnyal negatív kapcsolat figyelhető meg a *Molops piceus*, *Cychrus attenuatus*, *Abax carinatus*, és *Abax parallelepipedus* fajok esetében.

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

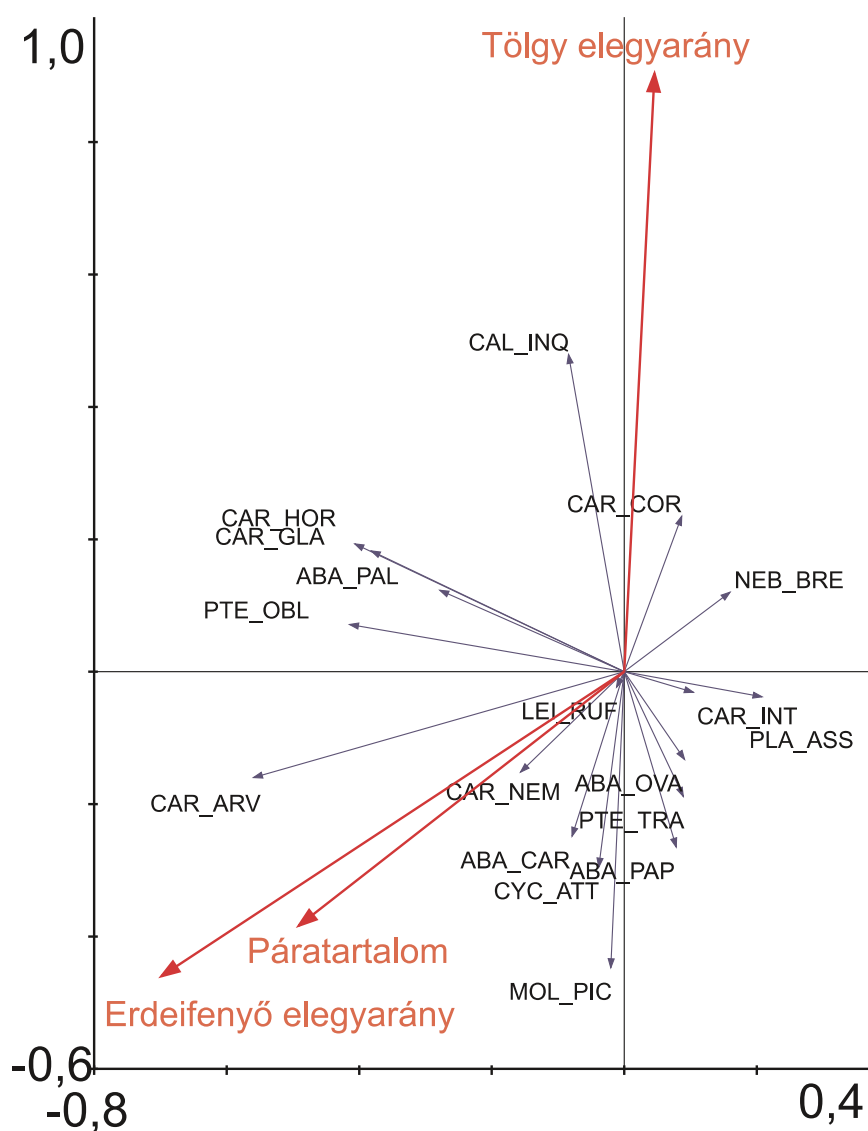
4.10. Szaproxyl bogárközösség

A szaproxyl bogarak esetében 21 faj fordult elő a mintában, a mintaterületek átlagos fajszáma 4,8 volt. A három fogófa esetében nagyon eltérő fajkészletet tapasztaltunk (14. táblázat). Az erdeifenyő fajkészlete teljesen eltért a két lombos fafajétól, míg a bükk fajkészlete két faj (*Taphrorychus bicolor*, *Agrilus viridis*) kivételével a jóval fajgazdagabb kocsánytalan tölgy részhalmazának tekinthető (eltérő gyakoriság viszonyokkal). Fontos megjegyezni, hogy a többi élőlénycsoporttal szemben a szaproxyl bogarak fogófás mintavétele nem az aktuálisan jelenlevő fajkészletet mintázta meg, hanem a fogófát kolonizáló bogarak utódait. Ezért a kapott fajkészletet jelentősen befolyásolhatják a kikelés körülményei (pl. milyen mértékben fejlődtek ki ragadozó bogarak a fogófákban). A frissen kirakott fogófák csak a friss elhalt faanyagot preferáló fajokat mutatják meg, a későbbi korhadási fázisokhoz kötődő bogarakat nem.

13. táblázat. A futóbogarak esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését.

Szignifikancia szintek: $^{\circ} < 0,1$; $* < 0,05$; $** < 0,01$; $*** < 0,001$.

Változók	Irány	Variancia %	F-érték
Fajszám modell; $R^2=0,19$; $F=5,02$; $p<0,013$			
Cserjeszint denzitása	+	12,8	5,39*
Holtfa borítás	+	11,1	4,65*
Redundancia analízis; $R^2=0,21$; $F=2,54$; $p=0,001$; 1. tengely 12,3%; 2. tengely 5,1%			
Erdeifenyő elegyarány		8,6	2,95**
Tölgy elegyarány		6,7	2,33**
Páratartalom		5,4	1,97*



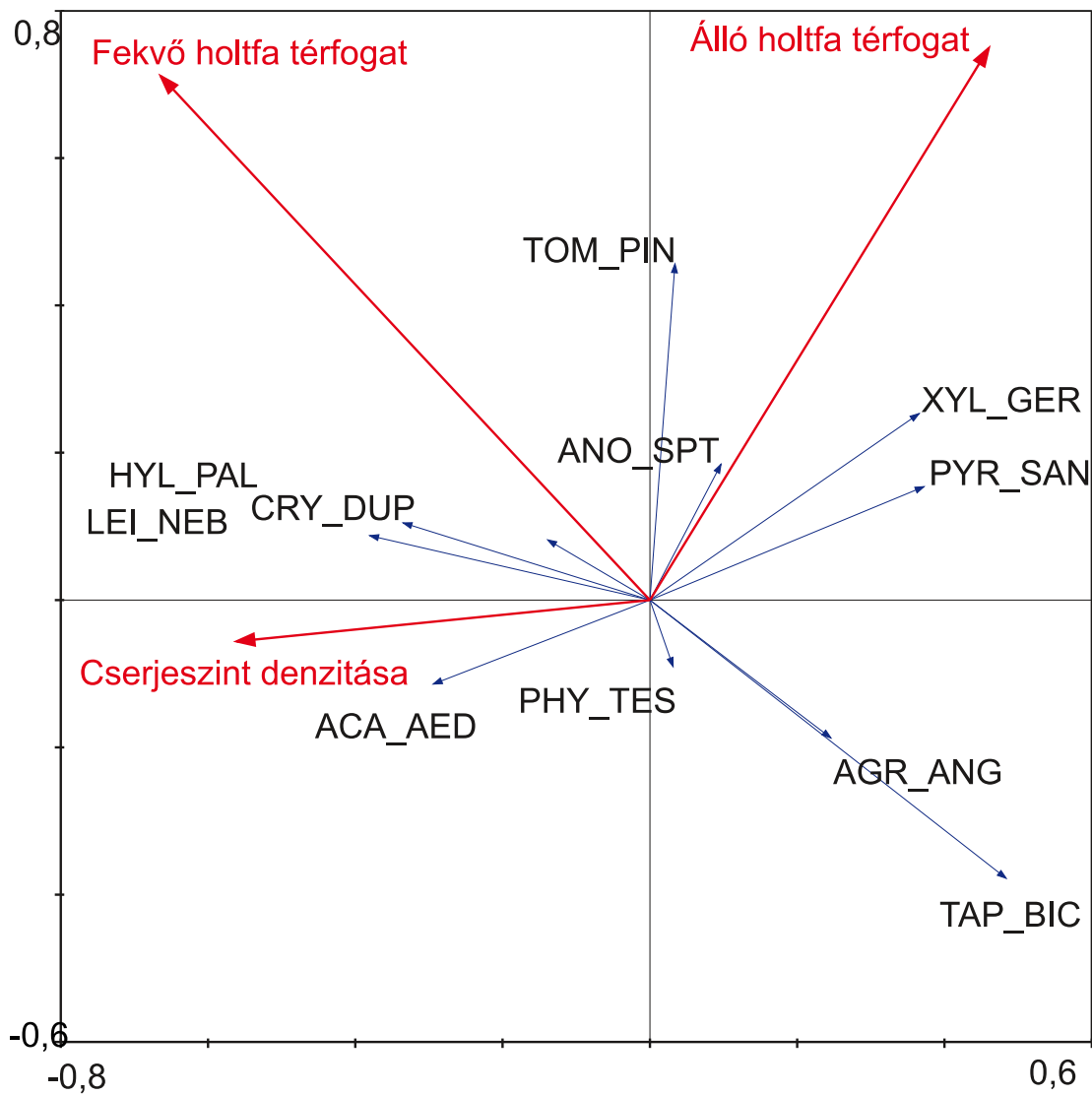
17. ábra. A futóbogarak fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (8. melléklet).

14. táblázat. A különböző fogófákban előforduló szaproxyl fajok és gyakoriságuk (maximális gyakoriság 35).

Erdeifenyő		Kocsánytalan tölgy		Bükk	
Fajok	Gyak.	Fajok	Gyak.	Fajok	Gyak.
Thanasimus formicarius	27	Cryptolestes duplicatus	30	Taphrorychus bicolor	30
Tomicus piniperda	23	Phymatodes testaceus	17	Xylosandrus germanus	12
Hylurgops palliatus	11	Pyrrhidium sanguineum	7	Agrilus viridis	3
Acanthocinus aedilis	4	Leiopus nebulosus	5	Nemosoma elongatum	2
Rhagium inquisitor	4	Agrilus angustulus	4	Pyrrhidium sanguineum	1
		Xylosandrus			
Hylastes attenuatus	3	monographus	3	Thanasimus formicarius	1
Crypturgus spp.	3	Scolytus intricatus	2		
Hylastes opacus	1	Nemosoma elongatum	2		
Pissodes pini	1	Thanasimus formicarius	2		
		Xyleborus saxeseni	1		
		Xylosandrus germanus	1		

15. táblázat. A szaproxyl bogarak esetében a fajsám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajsám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R^2), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését. Szignifikancia szintek: $^{\circ} < 0,1$; $* < 0,05$; $** < 0,01$; $*** < 0,001$.

Változók	Irány	Variancia %	F-érték
Fajsám modell; $R^2=0,27$; $F=5,20$; $p=0,005$			
Mintaterület erdő (1853)	+	14,1	6,59*
Cserjeszint denzitás	-	10,9	5,10*
Gyertyán elegyarány	+	8,40	3,90 $^{\circ}$
Redundancia analízis; $R^2=0,18$; $F=2,22$; $p=0,001$; 1. tengely 8,1%; 2. tengely 5,5%			
Fekvő holtfa térfogat		6,6	2,32*
Álló holtfa térfogat		5,9	2,15*
Cserjeszint denzitása		5,2	1,96*



18. ábra. A szaproxyl bogarak fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (14. táblázat).

A csoport mind rendszertanilag, mind funkcionálisan heterogén (pl. cincérek, díszbogarak, kopogóbogarak, ormányosok), valamint sok fajuk tömeges szaporodásra hajlamos. A fenti okok miatt kiértékelésük a többi élőlénycsoportéhoz képest több nehézséggel járt.

A fajszámot az állomány múltbeli erdőszülsége (erdő volt -e a XIX. sz. közepén), valamint a gyertyán elegyarány növelte, míg a cserjeszint csökkentette (15. táblázat). Úgy tűnik, hogy több faj érzékenynek bizonyult az erdő kontinuitására, ami a potenciális élőhely (vagyis a frissen elhalt fák) folyamatos jelenlétével, illetve a fajok korlátozott terjedésével lehet összefüggésben. Számos rosszul terjedő, veszélyeztetett faj esetében igazolták, hogy preferálják az elsődleges erdőket, mivel terjedési korlátaik miatt nehézséget okoz számukra az újonnan megjelenő mikrohabitatok kolonizációja (Brunet and Isacson 2009, Sverdrup-Thygeson et al. 2014, Bouget et al. 2015). A cserjeszint az összes élőlénycsoport esetében (ahol fontosnak bizonyult) növelte a fajgazdagságot. A szaproxyl bogarak esetében tapasztalt negatív hatása esetleg a mintavétellel függhet össze. A zárt cserjeszint csökkenthette a fogófák megtalálását a peterakó bogarak számára, valamint elképzelhető, hogy a fajok kolonizációja szempontjából a cserjék alatti párás-nedves mikroklíma kevésbé kedvező, mint a kitett nyílt területeké az erdőn belül. A gyertyán elegyarány fajszámot növelő hatása inkább a második lombkoronaszint meglétével és kevésbé magával a fafajjal lehet összefüggésben. A második lombkorona szintet képező fák között viszonylag sok az elhalt, illetve elhalt részeket tartalmazó egyed, ami igen kedvező a szaproxyl bogaraknak, különösen a friss elhalt faanyaghoz kötődő fajok esetében (Müller et al. 2007).

A fajösszetétel esetében a holtfa bizonyult a legfontosabb tényezőnek: a holtfában gazdag, illetve az abban szegény állományok esetében a kimutatott szaproxyl bogarak összetétele eltért (15. táblázat, 18. ábra). A holtfa jelentőségét a szaproxyl fajok összetételében és diverzitásában számos tanulmány igazolta (Csóka 2000, Siitonen 2001, Paillet et al. 2010, Stokland et al. 2012, Csóka és Lakatos 2014). Feltűnő azonban, hogy a holtfa két fő komponense, a fekvő és az álló holtfa szerepe elkülönül a szaproxyl bogarak faji összetételében. Egyes nedvesebb faanyagot (pl. *Hylurgops palliatus*), illetve detrituszt fogyasztó (pl. *Cryptolestes duplicatus*) fajok inkább a humidabb viszonyokat biztosító, fekvő faanyagot preferálták, míg más fajok (pl. *Tomicus piniperda*, *Xylosandrus germanus*) számára inkább a szárazabb viszonyokat kialakító álló holtfa volt a megfelelő élőhely. A szűbogarak esetén ezek az összefüggések magyarázhatók a társult ('kékülést okozó') gombafajok (például *Ophisostoma* és *Ceratocystis* fajok) környezeti preferenciájával, bár ez utóbbiról még elég korlátozott ismerettel rendelkezünk a területen talált fajok vonatkozásában. Azok a fajok, amelyek inkább a még élő, illetve egészen frissen elhalt faanyagba képesek csak kolonizálni

(*Taphrorychus bicolor*), a holtfában szegényebb állományokban is meg tudnak jelenni. A cserjeszint hatása jelentős a fajok első tengely menti elkülönülésében. A cserjeszintet preferáló fajok elsősorban tölgy (pl. *Leiopus nebulosus*) és erdeifenyő (pl. *Hylurgops palliatus* és *Acanthocinus aedilis*) fogófákban fejlődtek, míg a cserjeszinttel negatív összefüggést mutatók inkább bükkben (pl. *Xylosandrus germanus*, *Taphrorychus bicolor*), ami összefügghet a tölgy és erdeifenyő uralta állományok tömegesebb illetve a bükkösök gyéresebb cserjeszintjével. Ugyanakkor érdekes, hogy míg a fogófák faja abszolút meghatározta a benne fejlődő bogarak fajösszetételét, az összevont minták esetében az erdőállományok fajösszetétele kevésbé bizonyult fontosnak, mint a szerkezeti jellemzők (holtfa, cserjeszint).

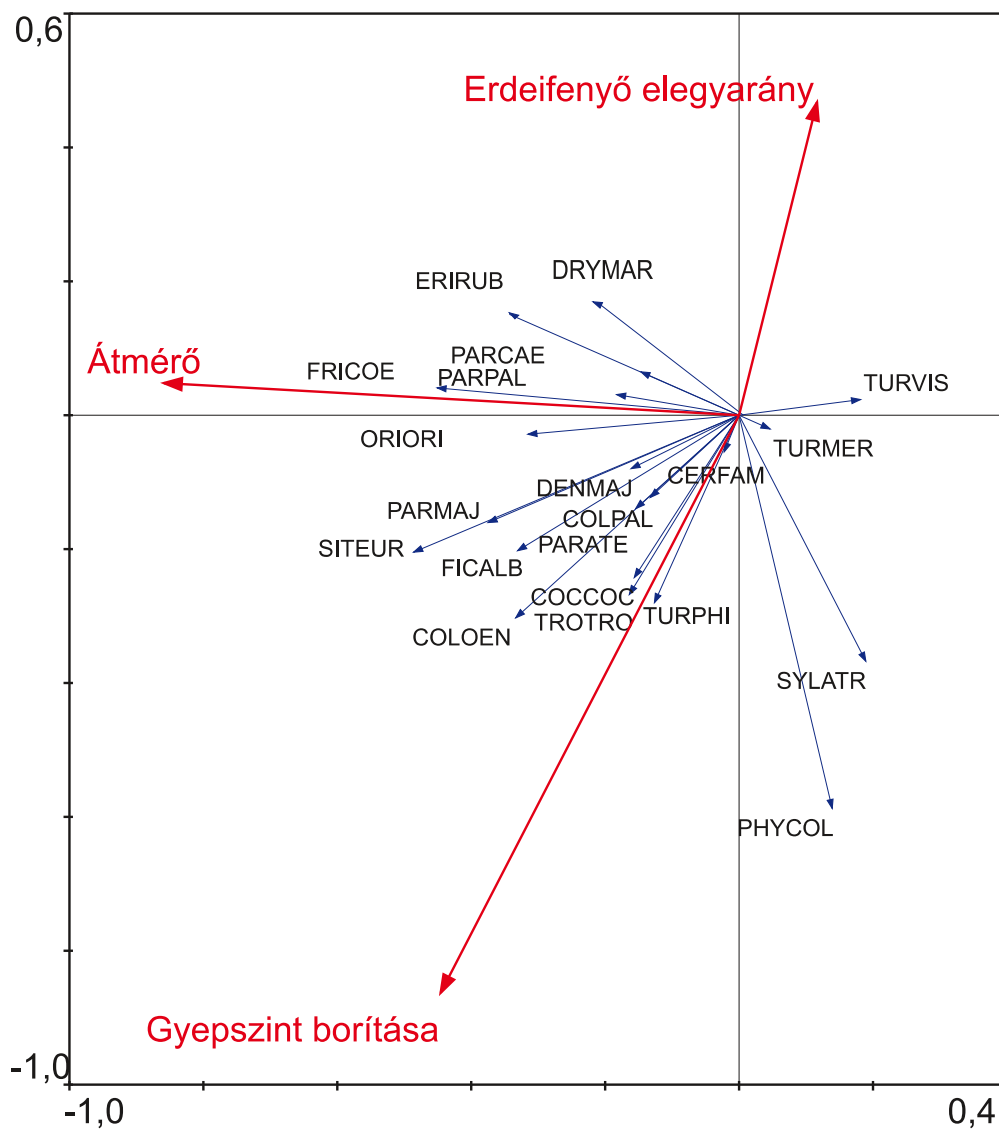
4.11. Madarak

37 madárfaj fordult elő a felvételezés során, egy mintaterületen átlagosan 9,4 fajt regisztráltunk (9. melléklet). A madárközösség fajszámát és fajösszetételét meghatározó tényezőket Mag and Ódor (2015) publikációjában közöltük. A madarak esetében szinte ugyanazok a háttérváltozók jelentek meg a fajszám modellben és a fajösszetétel RDA elemzésében (16. táblázat, 19. ábra), mindkét esetben a fák mérete és a gyepszint borítása bizonyult a legfontosabb (fajszámot növelő) tényezőnek. Ezen kívül növelte a fajszámot a holtfa térfogata, míg a fajösszetételben az erdeifenyő elegyarányának volt jelentősége. Az ordinációs ábra alapján a fák mérete elsősorban az odúlakó madarak esetében bizonyult meghatározónak, pozitív összefüggést mutattak vele a harkályok (*Dendrocopos major*, *Dryocopus martius*), cinegék (*Parus ater*, *Parus major*, *Parus palustris*, *Cyanistes caeruleus*), örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) és a csuszka (*Sitta europaea*). A gyepszint borításával főleg a talajon, illetve a cserjeszintben fészkelő madarak mutattak pozitív összefüggést, mint a például a csilpcsalp fűzike (*Phylloscopus collybita*), barátposzáta (*Sylvia atricapilla*) és több rigó faj (*Turdus merula*, *Turdus viscivorus*). Az erdeifenyő elegyarány a legtöbb madárfajjal negatív összefüggést mutatott.

16. táblázat. A madarak esetében a fajszám modell, illetve a redundancia analízis modell háttérváltozóinak variancia magyarázata, az F-statisztika értéke és szignifikanciája. A fajszám modell esetében az irány a pozitív, illetve negatív irányú hatásra (meredekség előjele) utal. A modellek esetében megadtuk a determinációs koefficiens (R²), a modell F-statisztikáját és szignifikanciáját, a redundancia analízis esetében a tengelyek variancia lefedését.

Szignifikancia szintek: ° < 0,1; * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001.

Változók	Irány	Variancia %	F-érték
Fajszám modell; R ² =0,40; F=6,81; p=0,001			
Fák átlagos DBH-ja	+	19,5	10,03**
Gyepszint borítása	+	13,7	7,06*
Holtfa térfogat	+	6,5	3,34°
Redundancia analízis; R ² =0,16; F=1,88; p=0,001; 1. tengely 8,1%; 2. tengely 5,1%			
Fák átlagos DBH-ja		6,3	2,30**
Gyepszint borítása		4,7	1,74*
Erdeifenyő elegyarány		3,9	1,47°



19. ábra. A madarak fajösszetétele és a háttérváltozók közötti összefüggéseket feltáró redundancia analízis fajokat és környezeti változókat egyaránt feltüntető ábrája. A fajok kódját a latin nemzetség- és fajnevek első három betűiből képeztük (9. melléklet).

A fák méretének a fontosságát számos tanulmány hangsúlyozza (Angelstam and Mikusinski 1994, Hewson et al. 2011), mivel a nagyobb fák mind a fészkelés (több és nagyobb méretű odú), mind táplálékszerzés szempontjából kedvezőbb feltételeket nyújtanak (Lencinas et al. 2008, Bereczki et al. 2014). A gyepszint borításának fontossága annyiban meglepő, hogy jóval több vizsgálat igazolta a cserjeszint fontosságát (Moskát and Fuisz 1992, Wilson et al. 2006), bár a gyepszint jelentőségét is támasztották alá kutatások (Donald et al. 1998, Hewson et al. 2011). Feltételezhető, hogy a gyepszint a közvetlen hatásokon kívül jó indikátora a heterogén záródás viszonyoknak, ami szintén jelentős hatással lehet a madarakra. A holtfa jelentősége az odúlakó madarak (elsősorban az elsődleges odúlakó harkályok) esetében jól feltárt ismeret (Fuller 1995, Rosenvald et al. 2011), amelyet ez a vizsgálat is igazolt.

4.12. A vizsgált élőlénycsoportok közötti összefüggések

Fajsza-mokat tekintve az élőlénycsoportok közül kiemelkedik a fán élő és az ektomikorrhizás nagy-gombák diverzítása, a teljes fajsza-mot, egy mintaterület fajsza-mát, illetve a béta diverzítást tekintve egyaránt (17. táblázat). Teljes fajkészleteiket tekintve (100 taxon körüli érték) vagy egy mintaterületre vonatkozóan (20 körüli érték) közepes fajsza-mot mutattak a lágyszárúak, a talajlakó szaprotróf gombák és a pókok (az első két csoportnál a béta diverzítás kifejezetten magas volt). A többi élőlénycsoport esetében a fajsza-mok alacsonyabbak voltak. Természetesen a különböző élőlénycsoportok fajsza-m adatai csak tájékoztató jellegűek, azok nem vethetők össze az eltérő mintavételi módok és intenzitások miatt. A vizsgált élőlénycsoportok fajsza-mai közötti korrelációkat, valamint a fajösszetételen alapuló távolságmátrix-korrelációkat mutatja a 18. táblázat és a 20. ábra. Az élőlénycsoportok fajsza-mai és a háttérváltozók közötti összefüggéseket a 21. ábra foglalja össze. Ez a vizsgálat is igazolja a korábbi több élőlénycsoportra vonatkozó tanulmányok eredményét, hogy egy szűkebb régió esetében az egyes élőlénycsoportok közösségi jellemzői között viszonylag kevés erős kapcsolatot találni, az élőlénycsoportok jobban indikálhatók környezeti (főleg faállományra vonatkozó) háttérváltozókkal, mint más élőlénycsoportokkal (Jonsson és Jonsell 1999, Berglund and Jonsson 2001, Blasi et al. 2010, Irwin et al. 2014, de Groot et al. 2016). Viszont azoknál a csoportoknál ahol találtunk szorosabb összefüggést, ott ez mind a fajsza-m, mind a fajösszetétel esetében megnyilvánult. Ilyen csoportot alkotnak a talajszint növényei: a lágyszárúak, az újulat és a mohák. Ez összefügg azzal, hogy nagyon hasonló háttérváltozók bizonyultak fontosnak esetükben, elsősorban a fény és a fafajgazdagság.

17. táblázat. A vizsgált élőlénycsoportok fajszámai a teljes mintában, egy mintaterület átlagos fajszáma, valamint az élőlénycsoport béta diverzitása (teljes fajszám/mintaterület fajszám).

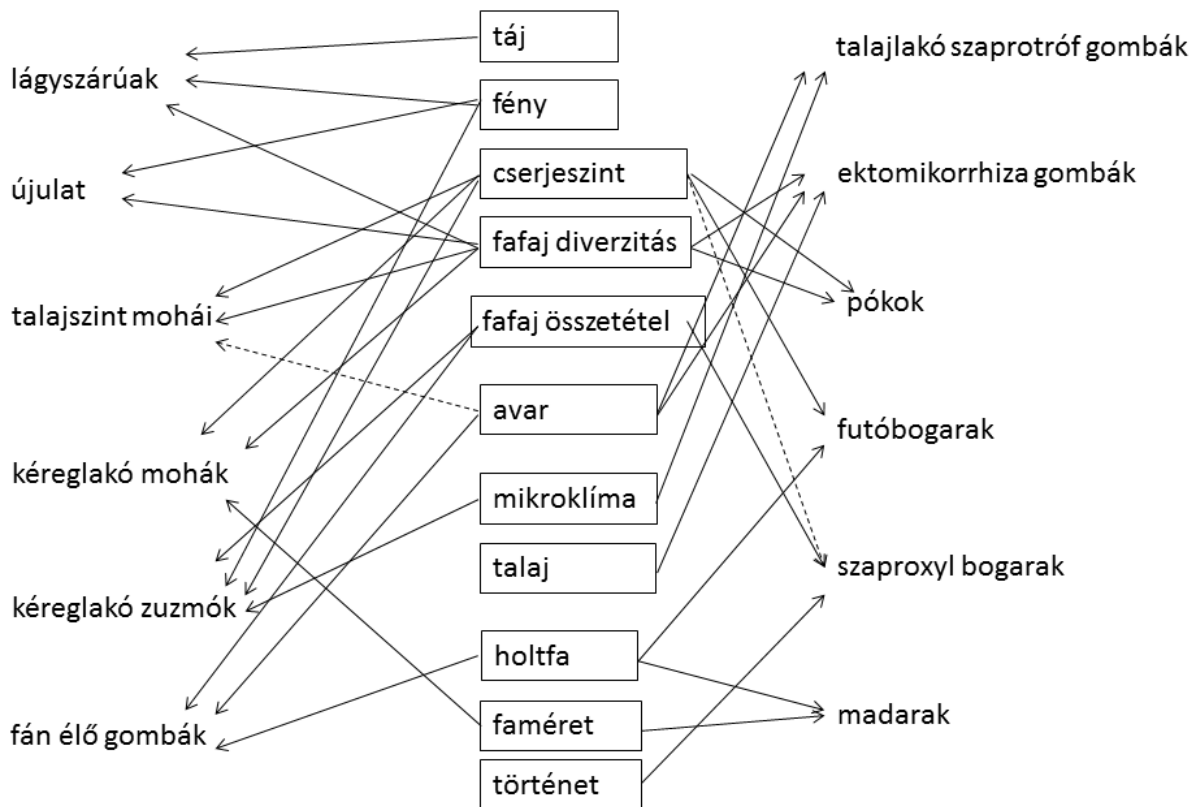
Élőlénycsoport	Teljes fajszám	Mintaterület fajszám	Béta diverzitás
Lágyszárúak	134	21,1	6,35
Újulat	40	9,8	4,08
Talajszint mohái	79	19,2	4,11
Kéreglakó mohák	61	14	4,36
Kéreglakó zuzmók	44	9,9	4,44
Fánélő gombák	245	40,1	6,11
Talajlakó szaprotróf gombák	127	18,3	6,94
Ektomikorhizas gombák	290	41,2	7,04
Pókok	91	17,6	5,17
Futóbogarak	34	8,2	4,15
Szaproxyl bogarak	21	4,8	4,38
Madarak	37	9,4	3,94



20. ábra Az élőlénycsoportok mintaterületenkénti fajszámai közötti szignifikáns pozitív korrelációk.

18. táblázat. A vizsgált élőlénycsoportok fajszámai közötti korrelációs együtthatók (felső félmátrix) és a fajösszetétel hasonlóságán alapuló távolság mátrix korrelációs együtthatók (alsó félmátrix). A Holm-korrekciónak után is szignifikáns összefüggéseket vastagon szedett betűk jelölik.

	Lágy szárúak	Újulat	Talajszint mohái	Kéreglakó mohák	Kéreglakó zuzmók	Fánélő gombák	Talajlakó szaprotróf gombák	Ektomikorrhizás gombák	Pókok	Futóbogarak	Szaproxyl bogarak	Madarak
Lágy szárúak	-	0,79	0,67	0,28	0,57	0,15	0,49	0,36	0,29	0,33	0,03	0,38
Újulat	0,60	-	0,62	0,14	0,31	0,06	0,33	0,51	0,53	0,42	-0,15	0,18
Talajszint mohái	0,54	0,53	-	0,27	0,34	0,15	0,49	0,41	0,42	0,33	-0,14	0,36
Kéreglakó mohák	0,13	0,11	0,20	-	0,35	0,17	0,22	0,20	0,23	0,18	-0,22	0,23
Kéreglakó zuzmók	0,38	0,27	0,48	0,35	-	-0,01	0,30	0,05	0,05	0,13	0,01	0,30
Fánélő gombák	0,14	0,15	0,06	0,24	0,08	-	0,56	0,38	0,09	0,21	-0,04	0,58
Talajlakó szaprotróf gombák	0,39	0,31	0,27	0,22	0,20	0,53	-	0,39	0,26	0,43	0,02	0,46
Ektomikorrhizás gombák	0,19	0,19	0,20	0,09	0,08	0,30	0,53	-	0,58	0,19	-0,09	0,05
Pókok	0,22	0,36	0,22	0,09	0,29	0,13	0,14	0,21	-	0,46	-0,18	0,02
Futóbogarak	0,22	0,27	0,01	0,06	0,05	0,27	0,34	0,10	0,12	-	-0,22	0,30
Szaproxyl bogarak	0,10	0,18	0,19	0,06	0,06	-0,16	-0,02	-0,03	0,11	0,13	-	0,04
Madarak	0,34	0,19	0,11	0,07	0,11	0,24	0,27	0,14	0,12	0,24	-0,05	-



21. ábra. Az élőlénycsoportok fajszaai és a háttéráltozók közötti összefüggések összefoglalása. A kitöltött nyilak a modellek alapján kapott pozitív, még a szagatott nyilak a negatív összefüggéseket mutatják.

19. táblázat. A környezeti változók (változócsoportok) megjelenésének száma az élőlénycsoportok fajszaam és fajösszetétel (redundancia analízis) modelljeiben.

Változó csoport	Fajszaam modellek	Redundancia analízis	Összes
Fafaj elegyarány	4	21	25
Fafaj diverzitás	5	2	7
Cserjeszint	5	4	9
Faméret	2	4	6
Holtfa	3	1	4
Fény	3	5	8
Táji változók	1	3	4
Történeti változók	1	1	2
Mikroklíma	4	6	10
Avar	3	5	8
Talaj	2	3	5

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

5. Gyakorlati vonatkozások

Gyakorlati szakemberek (például az erdő kezelését meghatározó erdész és természetvédő szakemberek) számára hasznos lehet, ha a fenti, élőlénycsoportok szerinti tárgyalás után a környezeti változók szempontjából is áttekintjük az eredményeket. Az élőlénycsoportok fajszámát és fajösszetételét meghatározó főbb háttérváltozókat és azok fontosságát a regressziós modellek és az RDA alapján a 19. táblázat foglalja össze. Ez alapján látható, hogy a különböző élőlénycsoportok fajösszetételét elsősorban a fafajösszetétel határozta meg, szinte minden RDA modellben megjelentek (többnyire jelentős súllyal) a különböző fafajok elegyarányai. Ezzel szorosan összefügg, hogy amennyiben a fafajok nagymértékben meghatározzák az élőlénycsoportok fajösszetételét, akkor a fafajgazdagság nagymértékben növeli az élőlénycsoportok állomány szintű diverzitását. Ez bizonyult az egyik legfontosabb változónak a fajszám modellekben (21. ábra). Tehát eredményeinket úgy is általánosíthatjuk, hogy az Őrség erdeinek biodiverzitása szempontjából kulcsszerepe van az erdők elegyességének. Ebbe beletartozik a főbb állományalkotó fafajok (bükk, tölgyek, erdeifenyő) kevert előfordulása, a gyertyán megjelenése a második lombkoronaszinten, és az elegyfaajok minél nagyobb fafajszámú és elegyarányú megjelenése. Különösen nagy hatása van az élővilágra a lombos és tűlevelű (erdeifenyő, luc) fafajok egymás melletti változatos előfordulásának. Természetvédelmi szempontból azonban kívánatosabb, ha az erdők többsége lombos dominanciájú, amelybe elegyednek a fenti tűlevelű fajok, de kis mennyiségben ezek domináns állományai is előfordulhatnak. Szerencsére a régióban az elegyes erdők kialakítása a gazdálkodás során viszonylag könnyű, ugyanis a természetes folyamatok alapvetően ebbe az irányba hatnak, inkább a monodomináns állományok kialakítása kíván jelentős emberi energia befektetést. Alapvetően minél inkább a természetes erdődinamikai folyamatokra

alapozzák az erdőgazdálkodást, az elegyesség annál könnyebben (gyakorlatilag önmagától) fenntartható.

Meglepő módon nagy jelentőségűnek bizonyult a cserjeszint denzitása, főleg a fajszám modellekben, nagyon eltérő élőlénycsoportoknál (mohák, zuzmók, pókok, futóbogarak) bizonyult fajgazdagságot növelő tényezőnek (21. ábra). A cserjeszint nagy szerepet játszik az erdei mikroklíma, főleg a magasabb páratartalom megtartásában, szerepe e tekintetben nagyobb is lehet, mint az uralkodó szint fajösszetétele. A régióban a cserjeszintet elsősorban nem cserjék, hanem fafajok alkotják, vagyis megjelenése, megtartása biztosítja az erdők természetes felújulását. Uralkodó benne a gyertyán, a bükk, sok az elegyfafaj, de hazai viszonyokhoz képest a tölgyek is gyakorinak mondhatók benne. A cserjeszint fenntartása tehát szintén kulcsfontosságúnak bizonyult az erdei biodiverzitás szempontjából, amit talán kevesebbet hangsúlyoz a szakirodalom. Megkímélése igen fontos lenne a fahasználatok során, amelytől sajnos sok esetben eltér a jelenlegi gyakorlat.

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

Nagyon fontos tényező a fény, különösen a növények és a zuzmók esetében (21. ábra). Ezeknél az élőlénycsoportoknál a szinte teljes záródású erdők fényviszonyai (főleg ha jelentős bennük a bükk és a gyertyán elegyaránya) korlátozzák a fajok megtelepedését és növekedését. Ugyanakkor sok élőlénycsoport szempontjából kulcsfontosságú a zárterdei viszonyok biztosítása. A fényklíma kialakításában az élőfakészlet, valamint a változatos méret- és korszerkezet segíti elő a zárterdei fényklíma kialakítását és stabilitását. E tekintetben az ideális köztes megoldást a kis kiterjedésű fahasználatok, a lécek, a szálalás során kialakított egyedi záródáshiányok, illetve a térben elnyújtott alakú felújítások jelentik. Ezek a kezelési módok leginkább szálaló és átalakító üzemmódban valósíthatók meg. A vágásos üzemmód során sok más fontos erdőszerkezeti elem biztosítható, ha a kezelő figyelembe veszi a természetvédelmi szempontokat és a természetes folyamatokat. Azonban éppen a fény és

mikroklíma viszonyok tekintetében elkerülhetetlen két természetvédelmi szempontból kedvezőtlen állapot kialakítása, a vágásterületé (nem erdei fény és mikroklíma viszonyok) és a zárt fiatalosoké (maximálisan fényhiányos állapot).

Az avar és talaj kémiai és fizikai viszonyai elsősorban a nagygombák esetében voltak fontosak: a neutrálisabb viszonyok inkább a fánélő és talajlakó szaprotróf gombáknak kedveztek, a tápanyagszegényebb, savanyúbb viszonyok pedig az ektomikorrhizásaknak. Érdekes, hogy a lágyszárúak esetében e változók szerepe kisebb volt a fényhez képest, bár általános jelenség, hogy tápanyagszegény, savanyú talajú erdőtípusokban inkább a fény a limitáló tényező. Az általános aljzatviszonyok (avar, nyílt talajfelszín, holtfa borítás) gyakorlatilag az összes talajszinten megjelenő élőlénycsoport esetében fontosak. E tekintetben a leglényegesebb szempont a változatos aljzatviszonyok biztosítása, valamint a különböző mikrohabitatok megkímélése a talajszinten. Ezt részben biztosítja a változatos fafajösszetétel, a finom léptékű bolygatások megjelenése, valamint a talajszinten felhalmozódó holtfa részleges visszahagyása.

A holtfa jelentősége elsősorban a hozzá közvetlenül kapcsolódó élőlénycsoportoknál (madaraknál, szaprotyl bogaraknál és fán élő gombáknál) mutatható ki (21. ábra). Ezeknél a csoportoknál a holtfa eltérő (álló, fekvő, vastag, vagy vékony) formáinak egyaránt nagy szerepe volt. Napjainkra mind a természetvédelem, mind az erdőgazdálkodás felismerte a holtfa rendkívüli fontosságát az erdei biodiverzitás és erdővédelem tekintetében egyaránt, aminek hatására a holtfa mennyisége nagyobb a gazdálkodás alatt álló erdeinkben, mint 20-30 évvel ezelőtt. Az Őrség esetében azonban a holtfa viszonyok kedvezőtlenebbek, mint a középhegységeinkben (Ódor publikálatlan adatok). A holtfa változatos formáinak és folyamatos jelenlétének biztosítása tudatos szemléletet (odafigyelést) igényel a gazdálkodás során, ugyanakkor bármilyen üzemmódban megvalósítható, és jelentős mennyiségű holtfa visszahagyható különböző gazdálkodási szituációkban gyakorlatilag a gazdasági szempontok sérülése nélkül.

A fák méretének a hatása viszonylag kevés élőlénycsoportnál (mohák, madarak) jelent meg, bár ott nagy jelentőségű volt (21. ábra). Ez a vártnál kisebb hatás volt, ami részben azzal magyarázható, hogy a fiatalabb állományokra nem terjedt ki a mintavétel. További magyarázat, hogy az Őrségben az igazán nagy fák sajnos az idős állományokból is hiányzanak (illetve annyira ritkák, hogy az alkalmazott intenzitású, e tekintetben nem célzott mintavételbe nem kerültek bele). Ez elsősorban az évszázadok alatt jelen lévő emberi használattal magyarázható, aminek a kisparaszti szálalás sem kedvezett. Jelentős kihívása a régió erdőgazdálkodásának a nagyméretű fák denzitásának növelése, amit természetesen csak

évtizedek alatt lehet elérni. Ezt a vágásos gazdálkodás során hagyásfák, hagyásfacsoportok visszahagyásával, a szálalás esetében pedig nagyméretű egyedek tudatos megkímélésével lehet elérni. Feltételezhető, hogy ha több lenne a nagy fa a régióban, akkor a biodiverzitásban betöltött szerepük is jobban érvényesülne, vagyis a jelenlegi vizsgálatban a vártnál kisebb hatásuk elsősorban hiányuknak tulajdonítható.

Szintén érdekes eredmény, hogy a táji és történeti változók szerepe a vártnál kisebb volt, a legtöbb élőlénycsoport esetében a jelenlegi állomány léptékű környezeti változók fontosabbnak bizonyultak a közösségi jellemzőkben. A történeti változók esetében elképzelhető, hogy a táj évszázados intenzív használata miatt a fragmentációra, illetve az erdők átalakítására érzékeny fajok már eltűntek a fajkészletből (vagy annyira megritkultak, hogy nem kerültek a vizsgálatba). Viszont mivel a jelenlegi erdősültség magas (a mintában 90%, regionálisan 80%), a jelenlegi erdei fajkészletet, a fragmentáció kevésbé korlátozza.

Eddig elsősorban környezeti változókról, faállomány-szerkezetéről, fafajösszetételről írtunk, azonban nem megkerülhető, hogy az ezeket kialakító fahasználatokat, üzemmódokat is értékeljük. A legtöbb biodiverzitás szempontjából meghatározó változó elsősorban a folyamatos erdőborítást fenntartó erdőgazdálkodás (örökerdő gazdálkodás) mellett biztosítható a gazdálkodás alatt álló erdőkben. Vannak olyan fontos tényezők (például a heterogén fényviszonyok és az erdei mikroklíma fenntartása), amelyek a vágásos üzemmód esetében mindenképpen sérülnek. Ugyanakkor számos fontos tényező (például fafaj diverzitás, nagy fák visszahagyása, holtfa biztosítása, cserjeszint kímélése) vágásos üzemmód mellett is biztosítható (bár jelentős odafigyelést igényel). Vágásos üzemmódban az erdei specialista élőlénycsoportok számára fontos a felújítási időszak elnyújtása, a természetes felújítás biztosítása, a cserjeszint kímélése, hagyásfacsoportok a jelenleginél nagyobb arányú visszahagyása, valamint holtfa visszatartása (pl. természetesen keletkező holtfa állományban hagyása, fahasználatoknál holtfa visszahagyása). Azt gondolom, hogy a szálaló üzemmódnak a jelenleginél nagyobb aránya lenne kedvező természetvédelmi szempontból, azonban a vágásos gazdálkodásnak (a két üzemmód párhuzamos jelenlétének) védett területeken is helye van, ez a táji szintű diverzitás szempontjából még kedvező is. Nagy jelentősége van a régióban a gazdálkodás alól kivont erdőterületek biztosításának (jelenlegi arányuk megtartásának, sőt növelésének). Ezek egy részében természetvédelmi célú erdőkezelést érdemes folytatni, a fontos szerkezeti elemek gyorsabb kialakítása miatt, de fontos olyan állományok biztosítása is (pl. erdőrezervátum magterületek), ahol csak a természetes folyamatok érvényesülnek. Ennek a dolgozatnak a legfontosabb gyakorlati üzenete talán az, hogy a vizsgált élőlénycsoportokat meghatározó legfontosabb tényezők, elsősorban a jelenlegi

erdők faállományához kapcsolódnak, amelyet közvetlenül tud befolyásolni a gazdálkodás. Vagyis természetvédelmi szempontból igen nagy az erdőkezelő felelőssége az erdei élővilág szempontjából kedvező (vagy kedvezőtlen) viszonyok kialakításában.

6. A dolgozat új eredményeinek összefoglalása

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

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

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

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

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

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

A kéreglakó moha- és zuzmóközösség fajösszetételét elsősorban a fafajösszetétel határozta meg, mohák esetében a tölgyek, zuzmók esetében a gyertyán volt kiemelt jelentőségű. Fajgazdagságukat növelte a cserjeszint denzitása és a fák mérete. Zuzmók preferálták a

nyitottabb állományokat, a moháknak az árnyasabb viszonyok voltak kedvezőbbek (Király and Ódor 2010, Nascimbene et al. 2012, Király et al. 2013, Ódor et al. 2013).

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

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

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

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

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

7. Köszönetnyilvánítás

A doktori értekezés, ahogy a munka alapjait képező szacikkek szerzőlistája is mutatja, csapatmunkában készült. Először szeretnék köszönetet mondani a projektben résztvevő munkatársaimnak, akikkel egy igen termékeny, és kutatói fejlődésem szempontjából meghatározó időszakot tölthettem a vizsgálat közel 10 esztendeje alatt. A munkába több senior kutató kapcsolódott be, akiknek tapasztalata és szakértelme elengedhetetlen volt a különböző élőlény- és változó csoportok feldolgozásában: Bidló András (talaj), Lakatos

Ferenc (szaproxyl bogarak), Juri Nascimbene (zuzmók), Samu Ferenc (pókok), Siller Irén (gombák), Szél Győző (futóbogarak). A csapat gerincét azok az induláskor többnyire szakdolgozó, később PhD hallgatók alkották, akik a legtöbb energiát fektették a terepmunkába, adatfeldolgozásba és publikálásba, és akiknek ez a kutatás biztosította a „tanulóéveiket”. Köszönöm nekik munkájukat, sokat tanultam tőlük: Király Ildikó, Kovács Bence, Kövendi-Jakó Anna, Kutszegi Gergely, Mag Zsuzsa, Márialigeti Sára, Tinya Flóra. Szeretném megköszönni azoknak a munkáját, akik a kutatásba akár a terepmunka, akár a feldolgozás terén bekapcsolódtak: Bodonczy László (mikroklíma), Botos Istvánné (pókok), Francesco Bortignon (zuzmók), Juhász Péter (talaj), Lengyel Gábor (pókok, bogarak), Marilena Dalle Vedove (zuzmók), Mazál István (faállomány), Merényi Zsolt (gombák), Németh Balázs (faállomány, aljnövényzet), Pataki Bálint (szaproxyl bogarak), Takács Katalin (gombák), Szűcs Péter (talaj), Turcsányi Gábor (gombák), Varga Torda (gombák), Vörös Mátyás (szaproxyl bogarak).

Hálával tartozom mesteremnek, Standovár Tibornak, aki megszeretette velem az erdőökológiát, és akinek mindig számíthattam tanácsaira, segítségére, amikor önálló utat kezdtem el járni ezen a szakterületen. A kutatás 2004-2011 között az ELTE Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai tanszékén, 2011 után az MTA Ökológiai Kutatóközpont Ökológiai és Botanikai Intézetében zajlott. Mindkét intézménynek és munkatársainak szeretném megköszönni az infrastruktúra és az inspiráló szakmai légkör biztosítását. A kutatás alatt kapott hasznos tanácsokat külön szeretném megköszönni Botta-Dukát Zoltánnak, Kröel-Dulay Györgynek, Podani Jánosnak és Tímár Gábornak. Köszönöm munkahelyi vezetőim (Báldi András, Botta-Dukát Zoltán, Podani János, Török Katalin) támogatását.

Szeretném megköszönni feleségemnek, Szurdoki Erzsébetnek, Nándor és Levenete fiaimnak, szüleimnek és családtagjaimnak, hogy biztosították számomra a munkához szükséges családi háttérrel, a nyugodt, szerető légkört.

A vizsgálat terepi időszaka alatt kutatás forrását az OTKA (D46045, K79158), a Magyar Zoltán Posztdoktori Ösztöndíj, és az Őrségi Nemzeti Park Igazgatóság támogatta, köszönet érte. Köszönöm az MTA Bolyai János Kutatás Ösztöndíjának támogatását. A dolgozat elkészítésének időszakában nagy szerepe volt a TÁMOP-4.2.2.D-15/1/KONV-2015-0023 és a GINOP-2.3.2-15-2016-00019 pályázatoknak.

A kutatás eredményei és publikációi megtalálhatók a <http://orserdo.okologia.mta.hu/honlapon>.

8. Irodalomjegyzék

- Abd Latif, Z., Blackburn, G.A., 2010. The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest. *International Journal of Biometeorology* 54, 119-129.
- Ádám, R., Ódor, P., Bölöni, J., 2013. The effects of stand characteristics on the understory vegetation in *Quercus petraea* and *Q. cerris* dominated forests. *Community Ecology* 14, 101-109.
- Ahrens, C.D., Henson, R., 2015. *Meteorology today*. Cengage Learning.
- Angelstam, P., Mikusinski, G., 1994. Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal Forest - a review. *Annales Zoologici Fennici* 31, 157-172.
- Aptroot, A., 2012. Changes in the epiphytic flora on four *Tilia* trees in Belgium over 59 years. *Herzogia* 25, 39-45.
- Arcanum, 2006. A második magyar katonai felmérés 1806-1869. DVD kiadvány. Arcanum Kft., Budapest.
- Aubin, I., Ouellette, M.H., Legendre, P., Messier, C., Bouchard, A., 2009. Comparison of two plant functional approaches to evaluate natural restoration along an old-field – deciduous forest chronosequence. *Journal of Vegetation Science* 20, 185-198.
- 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.
- Aussenac, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57, 287-301.
- Baker, T.P., Jordan, G.J., Steel, E.A., Fountain-Jones, N.M., Wardlaw, T.J., Baker, S.C., 2014. Microclimate through space and time: Microclimatic variation at the edge of regeneration forests over daily, yearly and decadal time scales. *Forest Ecology and Management* 334, 174-184.
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254, 1-15.
- 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.

- Bartha, D., 1998. Az őrségi erdők elemzése történeti ökológiai alapon. In: Víg, K. (szerk.), Hús éves az Őrségi Tájvédelmi Körzet. Fertő-Hanság Nemzeti Park Igazgatóság, Sarród, pp. 59-68.
- Bartha, D., Gálhidy, L., Aszalós, R., Bodonczai, L., Bölöni, J., Kenderes, K., Ódor, P., Standovár, T., Szmorad, F., Tímár, G., 2007. A magyarországi erdők természetessége. In: Bartha, D., Gálhidy, L. (szerk.). WWF Magyarország, Budapest, p. 44.
- 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.
- Beaudet, M., Messier, C., Leduc, A., 2004. Understorey light profiles in temperate deciduous forests: recovery process following selection cutting. *Journal of Ecology* 92, 328-338.
- Beller, P., 1997. Talajvizsgáló módszerek. Soproni Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Sopron.
- Bequet, R., Campioli, M., Kint, V., Vansteenkiste, D., Muys, B., Ceulemans, R., 2011. Leaf area index development in temperate oak and beech forests is driven by stand characteristics and weather conditions. *Trees* 25, 935-946.
- Berczki, K., Ódor, P., Csóka, G., Mag, Zs., Báldi, A., 2014. Effects of forest heterogeneity on the efficiency of caterpillar control service provided by birds in temperate oak forests. *Forest Ecology and Management* 327, 96-105.
- Berg, 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. *Biodiversity and Conservation* 11, 1479-1503.
- Berg, B., McClaugherty, C., 2014. Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration. Springer Verlag, Berlin.
- Bergamini, A., Pauli, D., Peintinger, M., Schmid, B., 2001. Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants. *Journal of Ecology* 89, 920-929.
- Berglund, H., Jonsson, B.G., 2001. Predictability of plant and fungus species richness of old-growth boreal forest islands. *Journal of Vegetation Science* 12, 857-866.
- Blasi, C., Marchetti, M., Chiavetta, U., Aleffi, M., Audisio, P., Azzella, M.M., Brunialti, G., Capotorti, G., Del Vico, E., Lattanzi, E., Persiani, A.M., Ravera, S., Tilia, A., Burrascano, S., 2010. Multi-taxon and forest structure sampling for identification of indicators and monitoring of old-growth forest. *Plant Biosystems* 144, 160-170.

- Bobiec, A., Gutowski, J.M., Zub, K., Pawlaczyk, K., Laudenslayer, W.F., 2005. The afterlife of a tree. WWF Poland, Warszawa.
- Boddy, L., 2001. Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of course woody debris. *Ecological Bulletins* 49, 43-56.
- Boddy, L., Heilmann-Clausen, J., 2008. Basidiomycete community development in temperate angiosperm wood. In: Boddy, L., Frankland, J.C., West, P. (eds.), *Ecology of saprotrophic basidiomycetes*. The British Mycological Society, Academic Press, London, pp. 211-237.
- Bouget, C., Brin, A., Tellez, D., Archaux, F., 2015. Intraspecific variations in dispersal ability of saproxylic beetles in fragmented forest patches. *Oecologia* 177, 911-920.
- Bölöni, J., Molnár, Z., Kun, A., 2011. Magyarország élőhelyei. Vegetáció típusok leírása és határozója. ÁNER 2011. MTA ÖBKI, Vácrátót.
- Brunet, J., Isacson, G., 2009. Restoration of beech forest for saproxylic beetles – effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation* 18, 2387-2404.
- Brunner, A., 2004. tRAYci - A light calculation program for spatially explicit forest stand models. User's Manual, Danish Centre for Forest, Landscape and Planning, KLV, Hørsholm, Denmark.
- Buée, M., Maurice, J.P., Zeller, B., Andrianarisoa, S., Ranger, J., Courtecuisse, R., Marcais, B., Le Tacon, F., 2011. Influence of tree species on richness and diversity of epigeous fungal communities in a French temperate forest stand. *Fungal Ecology* 4, 22-31.
- Caners, R.T., Macdonald, S.E., Belland, R.J., 2009. Recolonization potential of bryophyte diaspore banks in harvested boreal mixed-wood forests. *Plant Ecology* 204, 55-68.
- Chen, J., Saunders, S.C., Crow, T.R., Naiman, R.J., Brosofske, K.D., Mroz, G.D., Brookshire, B.L., Franklin, J.F., 1999. Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience* 49, 288-297.
- Clinton, B.D., 2003. Light, temperature, and soil moisture responses to elevation, evergreen understory, and small, canopy gaps in the southern Appalachians. *Forest Ecology Management* 186, 243-255.
- Cools, N., De Vos, B., 2010. Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Sampling and analysis of soil. Manual Part X. UNECE, ICP Forests, Hamburg.

- Csóka, G., 2000. Az elpusztult, korhadó fa szerepe az erdei biodiverzitás fenntartásában. In: Frank, T. (szerk.), Természet - erdő - gazdálkodás. MME, Pro Silva Hungaria, Eger, pp. 85-98.
- Csóka, Gy, Lakatos, F. (szerk.), 2014. A holtfa. *Silva Naturalis* 5, Nyugat-magyarországi Egyetem, Sopron.
- da Silva, P.M., Berg, M.P., da Silva, A.A., Dias, S., Leito, P.J., Chamberlain, D., Niemela, J., Serrano, A.R.M., Sousa, J.P., 2015. Soil fauna through the landscape window: factors shaping surface-and soil-dwelling communities across spatial scales in cork-oak mosaics. *Landscape Ecology* 30, 1511-1526.
- de Groot, M., Eler, K., Flajsmann, K., Grebenc, T., Marinsek, A., Kutnar, L., 2016. Differential short-term response of functional groups to a change in forest management in a temperate forest. *Forest Ecology and Management* 376, 256-264.
- Dima, B., Liimatainen, K., Niskanen, T., Kytovuori, I., Bojantchev, D., 2014. Two new species of *Cortinarius*, subgenus *Telamonia*, sections *Colymbadini* and *Uracei*, from Europe. *Mycological Progress* 13, 867-879.
- Donald, P.F., Fuller, R.J., Evans, A.D., Gough, S.J., 1998. Effects of forest management and grazing on breeding bird communities in plantations of broadleaved and coniferous trees in western England. *Biological Conservation* 85, 183-197.
- Dövényi, Z. (szerk.), 2010. Magyarország kistájainak katasztere. MTA Földrajztudományi Kutatóintézet, Budapest.
- During, H.J., 1997. Bryophyte diaspore banks. *Advances in Bryology* 6, 103-134.
- Dzwonko, Z., Gawronski, S., 2002. Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. *Biological Conservation* 106, 389-398.
- Ellis, C.J., 2012. Lichen epiphyte diversity: A species, community and trait based review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14, 131-152.
- Erzberger, P., Papp, B., 2004. Annotated checklist of Hungarian bryophytes. *Studia Botanica Hungarica* 35, 91-149.
- Eskelson, B.N.I., Anderson, P.D., Temesgen, H., 2013. Modeling relative humidity in headwater forests using correlation with air temperature. *Northwest Science* 87, 40-58.
- 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.
- Felföldy, L., 1943. Szociológiai vizsgálatok az Ohat-erdő epiphyton vegetációján. *Magyar Biológiai Kutatóintézet Munkái* 15, 3-17.

- Ferris, R., Peace, A.J., Newton, A.C., 2000. Macrofungal communities of lowland Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten.) plantations in England: relationships with site factors and stand structure. *Forest Ecology Management* 131, 255-267.
- Frank, T. (szerk.), 2000. Természet - Erdő - Gazdálkodás. MME, Pro Silva Hungaria, Eger.
- Frelich, L.E., 2002. Forest dynamics and disturbance regimes. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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., Gustafsson, L., Larsson, K., 2008. Does forest continuity matter in conservation? - A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biological Conservation* 141, 655-668.
- Fuller, R.J., 1995. Bird life of woodland and forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fuller, R.J., Smith, K.W., Hinsley, S.A., 2012. Temperate western European woodland as a dynamic environment for birds: a resource-based view. In: Fuller, R.J. (ed.), *Birds and habitat: relationships in changing landscapes*. Cambridge University Press, pp. 352-380.
- Geburek, T., Milasowszky, N., Frank, G., Konrad, H., Schadauer, K., 2010. The Austrian forest biodiversity index: all in one. *Ecological Indicators* 10, 753-761.
- Geiger, R., Aron, R.H., Todhunter, P., 1995. The climate near the ground. Vieweg, Braunschweig.
- 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.
- Gyöngyössy, P., 2008. Gyántásország. Történeti adatok az őrségi erdők erdészeti és természetvédelmi értékeléséhez. Kerekerdő Alapítvány, Szombathely.
- Hagemeier, E.J.M. and Blair, M.J. (eds.), 1997. The EBCC atlas of European breeding birds: their distribution and abundance. T. and A.D. Poyser, London.
- Hardtle, W., von Oheimb, G., Westphal, C., 2003. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *Forest Ecology and Management* 182, 327-338.
- 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.

- Hart, S.A., Chen, H.Y.H., 2006. Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Review of Plant Sciences* 25, 381-397.
- Hauck, M., Javkhlan, S., Lkhagvadorj, D., Bayartogtokh, B., Dulamsuren, C., Leuschner, C., 2012. Edge and land-use effects on epiphytic lichen diversity in the forest-steppe ecotone of the Mongolian Altai. *Flora* 207, 450-458.
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E., Christensen, M., 2005. Cryptogam communities on decaying deciduous wood – does tree species diversity matter? *Biodiversity Conservation* 14, 2061-2078.
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E., van Dort, K.W., Christensen, M., Piltaver, A., Veerkamp, M.T., Walley, R., Siller, I., Standovár, T., Ódor, P., 2014. Communities of wood-inhabiting bryophytes and fungi on dead beech logs in Europe – reflecting substrate quality or shaped by climate and forest conditions? *Journal of Biogeography* 41, 2269-2282.
- Heinselman, M.L., 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. In: West, D.C., Shugart, H.H., Botkin, D.B. (eds.), *Forest succession*. Springer Verlag, New York, pp. 374-405.
- Heithecker, T.D., Halpern, C.B., 2006. Variation in microclimate associated with dispersed-retention harvests in coniferous forests of western Washington. *Forest Ecology and Management* 226, 60-71.
- Helliwell, D.R., 1978. Floristic diversity in some Central Swedish forests. *Forestry* 51, 151-161.
- Hermý, M., Verheyen, K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Restoration* 22, 361-371.
- Hesslerová, P., Pokorný, J., Bromb, J., Rejsková-Procházková, A., 2013. Daily dynamics of radiation surface temperature of different land cover types in a temperate cultural landscape: consequences for the local climate. *Ecological Engineering* 54, 145-154.
- Hewson, C.M., Austin, G.E., Gough, S.J., Fuller, R.J., 2011. Species-specific responses of woodland birds to stand-level habitat characteristics: the dual importance of forest structure and floristics. *Forest Ecology and Management* 261, 1224-1240.
- Hock, Z., Szövényi, P., Tóth, Z., 2006. Seasonal variation in the spore bank of ferns in grasslands on dolomite rock. *Plant Ecology* 187, 289-296.
- Irwin, S., Pedley, S.M., Coote, L., Dietzsch, A.C., Wilson, M.W., Oxbrough, A., Sweeney, O., Moore, K.M., Martin, R., Kelly, D.L., Mitchell, F.J.G., Kelly, T.C., O'Halloran, J.,

2014. The value of plantation forests for plant, invertebrate and bird diversity and the potential for cross-taxon surrogacy. *Biodiversity and Conservation* 23, 697-714.
- John, E., Dale, M.B., 1995. Neighbour relations within the community of epiphytic lichens and bryophytes. *The Bryologist* 98, 29-37.
- Jonsson, B.G., 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 4, 819-826.
- Jonsson, B.G., Jonsell, M., 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 8, 1417-1433.
- Kelemen, K., Kriván, A., Standovár, T., 2014. Effects of land-use history and current management on ancient woodland herbs in Western Hungary. *Journal Vegetation Science* 25, 172-183.
- Kernaghan, G., Widden, P., Bergeron, Y., Legare, S., Pare, D., 2003. Biotic and abiotic factors affecting ectomycorrhizal diversity in boreal mixed-woods. *Oikos* 102, 497-504.
- 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 Conservation* 22, 209-223.
- 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.
- Korenko, S., Kula, E., Simon, V., Michalkova, V., Pekar, S., 2011. Are arboreal spiders associated with particular tree canopies? *North-West Journal of Zoology* 7, 261-269.
- Kovács, B., Tinya, F., Ódor, P. in press. Stand structural drivers of microclimate in mature temperate mixed forests. *Agriculture and Forest Meteorology*, in press.
- Kövendi-Jakó, A., Márialigeti, S., Bidló, A., Ódor, P., 2016. Environmental drivers of the bryophyte propagule bank and its comparison with forest-floor assemblage in Central European temperate mixed forests. *Journal of Bryology* 38: 118-126.
- Küffer, N., Gillet, F., Senn-Irlet, B., Aragno, M., Job, D., 2008. Ecological determinants of fungal diversity on deadwood in European forests. *Fungal Diversity* 30, 83-95.
- Král, K., McMahon, S.M., Janik, D., Adam, D., Vrska, T., 2014. Patch mosaic of developmental stages in central European natural forests along vegetation gradient. *Forest Ecology and Management* 330, 17-28.
- Kutszegi, G., Siller, I., Dima, B., Takács, K., Merényi, Z., Varga, T., Turcsányi, G., Bidló, A., Ódor, P., 2015. Drivers of macrofungal species composition in temperate forests, West Hungary: functional groups compared. *Fungal Ecology* 17, 69-83.

- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Ockinger, E., Partel, M., Pino, J., Roda, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology Evolution* 24, 564-571.
- Lakatos, F., Vörös, M., Pataki, B., 2014. Adatok az őrség és a szalafői őserdő erdőrezervátum (ER-53) xylofág bogárfaunájához. In: Bartha, D., Horváth, J. (szerk.), *A Szalafői Őserdő*. Nyugat-magyarországi Egyetem, Sopron, pp. 157-172.
- Lange, M., Turke, M., Pasalic, E., Boch, S., Hessenmoller, D., Muller, J., Prati, D., Socher, S.A., Fischer, M., Weisser, W.W., Gossner, M.M., 2014. Effects of forest management on ground-dwelling beetles (Coleoptera; Carabidae, Staphylinidae) in Central Europe are mainly mediated by changes in forest structure. *Forest Ecology and Management* 329, 166-176.
- Legare, S., Pare, D., Bergeron, Y., 2005. Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands. *Plant and Soil* 275, 207-220.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lencinas, M.V., Pastur, G.M., Anderson, C.B., Busso, C., 2008. The value of timber quality forests for insect conservation on Tierra del Fuego Island compared to associated non-timber quality stands. *Journal Insect Conservation* 12, 461-475.
- Lewandowski, A.S., Noss, R.F., Parsons, D.R., 2010. The effectiveness of surrogate taxa for the representation of biodiversity. *Conservation Biology* 24, 1367-1377.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., 2002. *Conserving forest biodiversity*. Island Press, Washington.
- Lloret, F., 1994. Gap colonization by mosses on a forest floor: an experimental approach. *Lindbergia* 19, 122-128.
- Macdonald, S.E., Fenniak, T.E., 2007. Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecology and Management* 242, 34-48.
- Maciel-Silva, A.S., Valio, I.F.M., Rydin, H., 2012. Diaspore bank of bryophytes in tropical rain forests: the importance of breeding system, phylum and microhabitat. *Oecologia* 168, 321-333.
- Mag, Zs., Ódor, P., 2015. The effect of stand-level habitat characteristics on breeding bird assemblages in Hungarian temperate mixed forests. *Community Ecology* 16, 156-166.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.

- 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.
- Márialigeti, S., Tinya, F., Bidló, A., Ódor, P. 2016. Environmental drivers of the composition and diversity of the herb layer in mixed temperate forests in Hungary. *Plant Ecology* 217, 549-563.
- Matlack, G.R., 1993. Microenvironment Variation within and among forest edge sites in the Eastern United-States. *Biological Conservation* 66, 185-194.
- Matthews, S., 2005. The water vapour conductance of *Eucalyptus* litter layers. *Agricultural and Forest Meteorology* 135, 73-81.
- 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.
- 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. *Biodiversity and Conservation* 21, 3221-3241.
- Morecroft, M.D., Taylor, M.E., Oliver, H.R., 1998. Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agricultural and Forest Meteorology* 90, 141-156.
- Moskát, C., Fuisz, T., 1992. Forest management and bird communities in the beech and oak forests of the Hungarian mountains. In: Hagemeijer, E.J.M., Verstrael, T.J. (eds.), 12th International Conference of IBCC and EOAC. Statistics Netherlands, Voorburg/Heerlen and SOVON, Beek-Ubbergen, Noordwijkerhout, The Netherlands.
- Müller, J., Hothorn, T., Pretzsch, H., 2007. Long-term effects of logging intensity on structures, birds, saproxylic beetles and wood-inhabiting fungi in stands of European beech *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management* 242, 297-305.
- Nascimbene, J., Marini, L., Nimis, P.L., 2009a. Influence of tree species on epiphytic macrolichens in temperate mixed forests of northern Italy. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 785-791.
- Nascimbene, J., Marini, L., Motta, R., Nimis, P.L., 2009b. Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodiversity Conservation* 18, 1509-1522.
- Nascimbene, J., Marini, L., Ódor, P., 2012. Drivers of lichen species richness at multiple spatial scales in temperate forests. *Plant Ecology and Diversity* 5, 355-363.

- Nascimbene, J., Thor, G., Nimis, P.L., 2013. Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe – a review. *Forest Ecology and Management* 298, 27-38.
- Nimis, P.L., Martellos, S., 2008. ITALIC — The Information System on Italian Lichens. Version 4.0, University of Trieste, Dept. of Biology, <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. *Forest Ecology and Management* 270, 35-44.
- Noss, R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity - a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4, 355-364.
- Ódor, P., Szurdoki, E., Tóth, Z., 2002. Az Órségi Tájvédelmi Körzet főbb élőhelyeinek mohavegetációja. *Kanitzia* 10, 15-60.
- Ódor, P., van Hees, A.F.M., 2004. Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *Journal of Bryology* 26, 79-95.
- Ódor, P., Király, I., Tinya, F., Bortignon, F., Nascimbene, J., 2013. Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *Forest Ecology and Management* 306, 256-265.
- Ódor, P. (szerk.). 2015. A biodiverzitást meghatározó környezeti változók vizsgálata az órségi erdőkben. MTA Ökológiai Kutatóközpont Tanulmányai 2. MTA Ökológiai Kutatóközpont, Tihany. 67 pp.
- Ódor, P. 2016. Az erdei biodiverzitást meghatározó tényezők az Órségi Nemzeti Parkban. Természetvédelmi biológiai esettanulmány sok élőlénycsoport figyelembe vételével. In: Korda, M. (szerk.), Az erdőgazdálkodás hatása az erdők biológiai sokféleségére, Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest, pp. 603-624.
- Ogée, J., Brunet, Y., 2002. A forest floor model for heat and moisture including a litter layer. *Journal of Hydrology* 255, 212-233.
- Oke, T.R., 1987. *Boundary layer climates*. Routledge.
- 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., Berges, L., et al., 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology* 24, 101-112.
- Pearce, J.L., Venier, L.A., Eccles, G., Pedlar, J., McKenney, D., 2004. Influence of habitat and microhabitat on epigeal spider (Araneae) assemblages in four stand types. *Biodiversity and Conservation* 13, 1305-1334.

- Peterken, G.F., 1996. Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pethő, J., 1998. Erdőgazdálkodás az Őrségben. In: Víg, K. (szerk.), Húsz éves az Őrségi Tájvédelmi Körzet. Konferenciakötet. Őrségi Tájvédelmi Körzet, Szombathely, Szentgotthárd, pp. 69-74.
- Plue, J., Van Gils, B., De Schrijver, A., Peppeler-Lisbach, C., Verheyen, K., Hermy, M., 2013. Forest herb layer response to long-term light deficit along a forest developmental series. *Acta Oecologia* 53, 63-72.
- Pócs, T., 1968. A magyarországi tűlevelű erdők cönológiai és ökológiai viszonyai. Kandidátusi Értekezés, Eger, p. 186.
- Podani, J., 1997. Bevezetés a többváltozós adatfeltárás rejtelmeibe. Scientia Kiadó, Budapest.
- Ranius, T., Johansson, P., Niclas, B., Niklasson, M., 2008. The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *Journal of Vegetation Science* 19, 653-662.
- Reiczigel, J., Harnos, A., Solymosi, N., 2007. Biostatisztika nem statisztikusoknak. Pars Kft., Nagykovácsi.
- Renvall, P., 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35, 1-51.
- Rosenvald, R., Lohmus, A., Kraut, A., Remm, L., 2011. Bird communities in hemiboreal old-growth forests: the roles of food supply, stand structure, and site type. *Forest Ecology and Management* 262, 1541-1550.
- Ryan, M.G., Binkley, D., Fownes, J.H., 1997. Age-related decline in forest productivity: pattern and process. *Advances in Ecological Research*, 27, 213-262.
- Sabatini, F.M., Burrascano, S., Azzella, M.M., Barbati, A., De Paulis, S., Di Santo, D., Facioni, L., Giuliarelli, D., Lombardi, F., Maggi, O., Mattioli, W., Parisi, F., Persiani, A., Ravera, S., Blasi, C., 2016. One taxon does not fit all: Herb-layer diversity and stand structural complexity are weak predictors of biodiversity in *Fagus sylvatica* forests. *Ecological Indicators* 69, 126-137.
- Samu, F., Lengyel, G., Szita, E., Bidló, A., Ódor, P., 2014. The effect of forest stand characteristics on spider diversity and species composition in deciduous-coniferous mixed forests. *Journal of Arachnology* 42, 135-141.
- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49, 11-42.

- Siller, I.K., G.; Takács, K.; Varga, T.; Merényi, Zs.; Turcsányi, G.; Ódor, P.; Dima, B., 2013. Sixty-one macrofungi species new to Hungary in Őrség National Park. *Mycosphere* 4, 871-924.
- Simard, S.W., Beiler, K.J., Bingham, M.A., Deslippe, J.R., Philip, L.J., Teste, F.P., 2012. Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biology Reviews* 26, 39-60.
- Simberloff, D., 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single species management passe in the landscape era? *Biological Conservation* 83, 247-257.
- Sippola, A.L., Monkkonen, M., Renvall, P., 2005. Polypore diversity in the herb-rich woodland key habitats of Koli National Park in eastern Finland. *Biological Conservation* 126, 260-269.
- Skłodowski, J., 2014. Consequence of the transformation of a primeval forest into a managed forest for carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) - a case study from Białowieża (Poland). *European Journal of Entomology* 111, 639-648.
- Sopp, L., Kolozs, L., 2000. *Fatömegszámítási táblázatok*. Állami Erdészeti Szolgálat, Budapest.
- Standovár, T., Kenderes, K., 2003. A review of information on natural stand dynamics in European beech forests. *Applied Ecology and Environmental Research* 1, 19-46.
- Standovár, T., Primack, R.P., 2001. *A természetvédelmi biológia alapjai*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.
- Startsev, N., Lieffers, V.J., Landhausser, S.M., 2008. Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: implication for forest floor development. *Journal Vegetation Science* 19, 253-260.
- Stefanovits, P., Filep, Gy., Füleki, Gy., 1999. *Talajtan*. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G., 2012. *Biodiversity in dead wood*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sverdrup-Thygeson, A., Gustafsson, L., Kouki, J., 2014. Spatial and temporal scales relevant for conservation of dead-wood associated species: current status and perspectives. *Biodiversity Conservation* 23, 513-535.
- Szász, G., Tókei, L. (szerk.), 1997. *Meteorológia mezőgazdáknek, kertészeknek, erdészeknek*. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- 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.

- Talbot, J.M., Bruns, T.D., Smith, D.P., Branco, S., Glassman, S.I., Erlandson, S., Vilgalys, R., Peay, K.G., 2013. Independent roles of ectomycorrhizal and saprotrophic communities in soil organic matter decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 57, 282-291.
- Tarvainen, O., Markkola, A.M., Strommer, R., 2003. Diversity of macrofungi and plants in Scots pine forests along an urban pollution gradient. *Basic and Applied Ecology* 4, 547-556.
- ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 2002. *Canoco 4.5*. Biometris, Wageningen and Ceske Budejovice.
- The R Development Core Team, 2012. R. 2.15.2. A language and environment for statistical computing. www.r-project.org.
- Thomas, P.A., Packham, J.R., 2007. *Ecology of woodlands and forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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. *Canadian Journal of Botany* 79, 886-896.
- Tímár, G., 2002. A Vendvidék erdeinek értékelése új nézőpontok alapján. PhD értekezés, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Sopron.
- Tímár, G., Ódor, P., Bodoncz, L., 2002. Az Őrségi Tájvédelmi Körzet erdeinek jellemzése. *Kanitzia* 10, 109-136.
- 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 Ecology* 204, 69-81.
- Tinya, F., Mihók, B., Márialigeti, S., Mag, Z., Ódor, P., 2009b. A comparison of three indirect methods for estimating understory light at different spatial scales in temperate mixed forests. *Community Ecology* 10, 81-90.
- Tinya, F., 2011. Fényviszonyok és az aljnövényzet közötti összefüggés vizsgálata Őrségi erdőkben. PhD értekezés, Eötvös Loránd Tudományegyetem, Budapest.
- Tinya, F., Ódor, P. 2016. Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in a temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management* 381, 84-92.
- Turkington, R., John, E., Krebs, C.J., Dale, M.R.T., Nams, V.O., Boonstra, R., Boutin, S., Martin, K., Sinclair, A.R.E., Smith, J.N.M., 1998. The effects of NPK fertilization for nine years on boreal forest vegetation in northwestern Canada. *Journal of Vegetation Science* 9, 333-346.
- Tutin, T.G., et al. (eds.), 1964-1993. *Flora Europaea*. Cambridge University Press, Cambridge

- van Tooren, B.F., Odé, B., During, H.J., Bobbink, R., 1990. Regeneration of species richness in the bryophyte layer of Dutch chalk grasslands. *Lindbergia* 16, 153-160.
- Verheyen, K., Guntenspergen, G.R., Biesbrouck, B., Hermy, M., 2003. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *Journal of Ecology* 91, 731-742.
- Vockenhuber, E.A., Scherber, C., Langenbruch, C., Meissner, M., Seidel, D., Tschardtke, T., 2011. Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's largest connected deciduous forest. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13, 111-119.
- von Arx, G., Dobbertin, M., Rebetez, M., 2012. Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology* 166, 144-155.
- Vörös, A., 1970. Az Órségi gazdálkodás az úrbérrendezéstől a XX. század elejéig. Vas megye múltjából III., Levéltári évkönyv, pp. 217-235.
- Weng, S.H., Kuo, S.R., Guan, B.T., Chang, T.Y., Hsu, H.W., Shen, C.W., 2007. Microclimatic responses to different thinning intensities in a Japanese cedar plantation of northern Taiwan. *Forest Ecology and Management* 241, 91-100.
- Whigham, D.F., 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35, 583-621.
- Williams, S.C., Ward, J.S., 2010. Effects of Japanese barberry (*Ranunculales: Berberidaceae*) removal and resulting microclimatic changes on *Ixodes scapularis* (*Acari: Ixodidae*) abundances in connecticut, USA. *Environmental Entomology* 39, 1911-1921.
- Wilson, M.W., Pithon, J., Gittings, T., Kelly, T.C., Giller, P.S., O'Halloran, J., 2006. Effects of growth stage and tree species composition on breeding bird assemblages of plantation forests. *Bird Study* 53, 225-236.
- Wright, T.E., Kasel, S., Tausz, M., Bennett, L.T., 2010. Edge microclimate of temperate woodlands as affected by adjoining land use. *Agricultural and Forest Meteorology* 150, 1138-1146.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.
- Ziesche, T.M., Roth, M., 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: What makes the difference, tree species or microhabitat? *Forest Ecology and Management* 255, 738-752.

9. Mellékletek

1. melléklet. A mintavétel során regisztrált lágyszárú növényfajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyak., maximális érték 35). A fajlista Tutin et al. (1964–1993) nevezéktanát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyakoriság	Fajkód	Fajnév	Gyak.
actspi	<i>Actea spicata</i>	2	corcav	<i>Corydalis cava</i>	1
agrcap	<i>Agrostis capillaris</i>	1	crugla	<i>Cruciata glabra</i>	5
agrsto	<i>Agrostis stolonifera</i>	7	cycpur	<i>Cyclamen purpurascens</i>	1
ajurep	<i>Ajuga reptans</i>	25	dacpol	<i>Dactylis polygama</i>	1
				<i>Daphne cneorum</i> ssp.	
anenem	<i>Anemona nemorosa</i>	7	dapcne	<i>arbusculoides</i>	1
athfil	<i>Athyrium filix-femina</i>	15	dapmez	<i>Daphne mezereum</i>	2
avefle	<i>Avenella flexuosa</i>	2	descae	<i>Deschampsia caespitosa</i>	9
betoff	<i>Betonica officinalis</i>	1	drycar	<i>Dryopteris carthusiana</i>	15
bidfro	<i>Bidens frondosus</i>	1	dryfil	<i>Dryopteris filix-mas</i>	11
blespi	<i>Blechnum spicant</i>	1	epihel	<i>Epipactis helleborine</i>	5
	<i>Brachypodium</i>				
brasyl	<i>sylvaticum</i>	14	epimon	<i>Epilobium montanum</i>	2
calepi	<i>Calamagrostis epigeios</i>	12	eriann	<i>Erigeron annuus</i>	9
calvul	<i>Calluna vulgaris</i>	5	eupamy	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1
campat	<i>Campanula patula</i>	3	eupcyp	<i>Euphorbia cyparissias</i>	2
camper	<i>Campanula persicifolia</i>	1	fesgig	<i>Festuca gigantea</i>	1
	<i>Campanula</i>				
camrap	<i>rapunculoides</i>	1	feshet	<i>Festuca heterophylla</i>	4
cardig	<i>Carex digitata</i>	3	festen	<i>Festuca tenuifolia</i>	7
careri	<i>Carex ericetorum</i>	1	fraves	<i>Fragaria vesca</i>	15
carhir	<i>Carex hirta</i>	1	galapa	<i>Galium aparine</i>	1
carlep	<i>Carex leporina</i>	2	galmol	<i>Galium mollugo</i>	2
carpal	<i>Carex pallescens</i>	9	galodo	<i>Galium odoratum</i>	7
carpil	<i>Carex pilulifera</i>	23	galpub	<i>Galeopsis pubescens</i>	17
carrem	<i>Carex remota</i>	5	galrot	<i>Galium rotundifolium</i>	18
carsyl	<i>Carex sylvatica</i>	25	galsyl	<i>Galium sylvaticum</i>	1
ceprub	<i>Cephalanthera rubra</i>	4	genasc	<i>Gentiana asclepiadea</i>	1
chasup	<i>Chamaecytisus supinus</i>	4	genova	<i>Genista ovata</i> ssp. <i>nervata</i>	3
chatem	<i>Chaerophyllum temulum</i>	1	genpne	<i>Gentiana pneumonanthe</i>	1
chiumb	<i>Chimaphila umbellata</i>	1	gerrob	<i>Geranium robertianum</i>	2
cirarv	<i>Cirsium arvense</i>	2	geurb	<i>Geum urbanum</i>	3
				<i>Glechoma hederacea</i> and <i>G.</i>	
cirlu	<i>Circea lutetiana</i>	2	glehed	<i>hirsuta</i>	2
clivul	<i>Clinopodium vulgare</i>	7	hedhel	<i>Hedera helix</i>	4
conmaj	<i>Convallaria majalis</i>	2	hiebau	<i>Hieracium bauhini</i>	1

1. melléklet folytatás.

Fajkód	Fajnév	Gyakoriság	Fajkód	Fajnév	Gyak.
	Hieracium lachenalii and				
hielac	H. umbellatum	20	plalan	Plantago lanceolata	1
hiemur	Hieracium murorum	23	poanem	Poa nemoralis	7
	Holcus mollis and H.				
holmol	lanatus	4	polmul	Polygonatum multiflorum	14
hyphum	Hypericum humifusum	2	potere	Potentilla erecta	5
hypper	Hypericum perforatum	5	pruvul	Prunella vulgaris	5
impnol	Impatiens noli-tangere	1	pteaqu	Pteridium aquilinum	10
imppar	Impatiens parviflora	1	puloff	Pulmonaria officinalis	1
juneff	Juncus effusus	11	pyrchl	Pyrola chlorantha	1
junten	Juncus tenuis	2	pyrmin	Pyrola minor	2
knadry	Knautia drymeia	4	pyrrot	Pyrola rotundifolia	1
lammac	Lamium maculatum	3	ranacr	Ranunculus acris	1
lapcom	Lapsana communis	1	ribrub	Ribes rubrum	1
lemnig	Lembotropis nigricans	1	roscan	Rosa canina	17
leohis	Leontodon hispidus	2	rubfru	Rubus fruticosus	32
luzluz	Luzula luzuloides	14	rubida	Rubus idaeus	7
luzmul	Luzula multiflora	3	samnig	Sambucus nigra	3
luzpil	Luzula pilosa	25	saneur	Sanicula europaea	13
lyceur	Lycopus europaeus	1	scrnod	Scrophularia nodosa	9
lyspun	Lysimachia punctata	1	selcar	Selinum carvifolia	1
maibif	Maianthemum bifolium	11	senher	Senecio hercynicus	1
melcar	Melittis carpatica	8	siedec	Sieglingia decumbens	10
melnut	Melica nutans	2	solgig	Solidago gigantea	8
melpra	Melampyrum pratense	10	solnig	Solanum nigrum	1
meluni	Melica uniflora	2	solvir	Solidago virga-aurea	2
menpul	Mentha pulegium	2	stehol	Stellaria holostea	2
molaru	Molinia arundinacea	3	stemed	Stellaria media	11
monhyp	Monotropa hypopitys	3	symtub	Symphytum tuberosum	1
mycmur	Mycellis muralis	21	tancor	Tanacetum corymbosum	2
neonid	Neottia nidus-avis	2	trirep	Trifolium repens	1
orelim	Oreopteris limbosperma	1	urtdio	Urtica dioica	10
oxaace	Oxalis acetosella	9	vacmyr	Vaccinium myrtillus	4
oxadil	Oxalis dillenii	1	vercha	Veronica chamaedrys	4
perhyd	Persicaria hydropiper	4	veroff	Veronica officinalis	22
pethyb	Petasites hybridus	1	vinmin	Vinca minor	1
peuore	Peucedanum oreoselinum	4	viorei	Viola reichenbachiana	25

2. melléklet. A mintavétel során az újulati szintben (0,5 m-nél alacsonyabb fásszárú fajok egyedei) regisztrált növényfajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyak., maximális érték 35). A fajlista Tutin et al. (1964-1993) nevezéktanát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyak.	Fajkód	Fajnév	Gyak.
abialb	<i>Abies alba</i>	1	pinsyl	<i>Pinus sylvestris</i>	14
acecam	<i>Acer campestre</i>	2	popcan	<i>Populus canescens</i>	2
acepla	<i>Acer platanooides</i>	1	poptre	<i>Populus tremula</i>	8
acepse	<i>Acer pseudolatanus</i>	8	pruavi	<i>Prunus avium</i>	27
betpen	<i>Betula pendula</i>	5	pruspi	<i>Prunus spinosa</i>	8
carbet	<i>Carpinus betulus</i>	35	pyrpyr	<i>Pyrus pyraeaster</i>	19
cassat	<i>Castanea sativa</i>	8	quecer	<i>Quercus cerris</i>	4
corave	<i>Corylus avellana</i>	20	quepet	<i>Quercus petraea</i>	35
corsan	<i>Cornus sanguinea</i>	6	querob	<i>Quercus robur</i>	6
cramon	<i>Crataegus monogyna</i>	15	querub	<i>Quercus rubra</i>	8
euoeur	<i>Euonymus europaeus</i>	2	rhacat	<i>Rhamnus catharticus</i>	10
fagsyl	<i>Fagus sylvatica</i>	34	robpse	<i>Robinia pseudoacacia</i>	2
fraaln	<i>Frangula alnus</i>	15	salcap	<i>Salix caprea</i>	6
fraexc	<i>Fraxinus excelsior</i>	3	sorauc	<i>Sorbus aucuparia</i>	1
jugreg	<i>Juglans regia</i>	1	sortor	<i>Sorbus torminalis</i>	1
juncom	<i>Juniperus communis</i>	3	taxbac	<i>Taxus baccata</i>	1
lardec	<i>Larix decidua</i>	1	tilcor	<i>Tilia cordata</i>	5
ligvul	<i>Ligustrum vulgare</i>	4	tilpla	<i>Tilia platyphyllos</i>	6
malsyl	<i>Malus sylvestris</i>	4	ulmgla	<i>Ulmus glabra</i>	1
picabi	<i>Picea abies</i>	29	vibopu	<i>Viburnum opulus</i>	8

3. melléklet. A talajszint moháinak mintavétele során regisztrált fajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyak., maximális érték 35). A fajlista Erzberger and Papp (2004) nevezékτανát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyak.	Fajkód	Fajnév	Gyak.
ambser	Amblystegium serpens	4	metfur	Metzgeria furcata	4
ambsub	Amblystegium subtile	1	nowcur	Nowellia curvifolia	3
anoatt	Anomodon attenuatus	2	ortaff	Orthotrichum affine	5
atrund	Atrichum undulatum	29	ortpal	Orthotrichum pallens	1
brapop	Brachytecium populeum	4	ortspe	Ortotrichum speciosum	4
brarut	Brachytecium rutabulum	22	ortstr	Orthotrichum stramineum	4
brasal	Brachytecium salebrosum	16	oxyhia	Eurhynchium hians	3
bravel	Brachytecium velutinum	34	oxysch	Oxyrrhynchium schleicheri	1
brycap	Bryum capillare	4	parlon	Paraleucobryum longifolium	2
bryrub	Bryum rubens	6	plaaff	Plagiomnium affine	17
bryrud	Bryum rudelare	5	placav	Plagiothecium cavifolium	3
buxaph	Buxbaumia aphylla	1	placus	Plagiomnium cuspidatum	9
calazu	Calypogeia azurea	1	pladen	Plagiothecium denticulatum	11
calfis	Calypogeia fissa	3	plalae	Plagiothecium laetum	16
calmue	Calypogeia muellerana	1	planem	Plagiothecium nemorale	4
cepbic	Cephalozia bicuspidata	1	plarep	Platygyrium repens	33
cerpur	Ceratodon purpureus	1	plasuc	Plagiothecium succulentum	2
dichet	Dicranella heteromalla	35	plaund	Plagiomnium undulatum	1
dicmon	Dicranum montanum	33	plesch	Pleurozium schreberi	16
dicpol	Dicranum polysetum	7	plesub	Pleuridium subulatum	3
dictau	Dicranum tauricum	1	pohnut	Pohlia nutans	19
dicsco	Dicranum scoparium	27	polfor	Polytrichum formosum	35
dipfol	Diphyscium foliosum	1	poljun	Polytrichum juniperinum	2
ditpal	Ditrichum pallidum	10	psepur	Scleropodium purum	15
eurang	Eurhynchium angustirete	7	ptipul	Ptilidium pulcherrimum	5
fisbry	Fissidens bryoides	5	pylpol	Pylaisia polyantha	1
fistax	Fissidens taxifolius	11	radcom	Radula complanata	14
frudil	Frullania dilatata	5	rhipun	Rhizomnium punctatum	4
hersel	Herzogiella seligeri	27	rhysqu	Rhytidiadelphus squarrosus	1
homtri	Homalia trichomanoides	3	rhytri	Rhytidiadelphus triquetrus	1
hylspl	Hylocomium splendens	10	scanem	Scapania nemorea	3
hypcup	Hypnum cupressiforme	35	tetpel	Tetraphis pellucida	7
isoalo	Isothecium alopecuroides	7	thudel	Thuidium delicatulum	3
leprep	Lepidozia reptans	2	thutam	Thuidium tamariscinum	1
leprrip	Leptodictyum riparium	1	ulocri	Ulota crispa	9
leugla	Leucobryum glaucum	13	weibra	Weissia brachycarpa	1
lophet	Lophocolea heterophylla	33	weirut	Weissia rutilans	1

4. melléklet. A moha propagulum bank mintavétele során regisztrált fajok listája (Fajnév), kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyakoriság, maximális érték 35). A fajlista Erzberger and Papp (2004) nevezéktanát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyak.
atrund	<i>Atrichum undulatum</i>	30
bravel	<i>Brachytecium velutinum</i>	1
bryrub	<i>Bryum rubens</i>	32
dichet	<i>Dicranella heteromalla</i>	28
dicruf	<i>Dicranella rufescens</i>	13
ditpus	<i>Ditrichum pusillum</i>	33
hersel	<i>Herzogiella seligeri</i>	2
phiarn	<i>Philonotis arnelli</i>	3
phypyr	<i>Physcomitrium pyriforme</i>	2
pohnut	<i>Pohlia nutans</i>	31
rhipun	<i>Rhizomnium punctatum</i>	1
sphspp	<i>Sphagnum</i> spp.	2
tribra	<i>Trichostomum brachydontium</i>	4

5. melléklet. A kéreglakó mohák mintavétele során regisztrált fajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyakoriság, maximális érték 35). A fajlista Erzberger and Papp (2004) nevezékτανát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyak.	Fajkód	Fajnév	Gyak.
ambser	Amblystegium serpens	5	necbes	Homalia besseri	3
ambsub	Amblystegium subtile	2	ortaff	Orthotrichum affine	5
anoatt	Anomodon attenuatus	1	ortdia	Orthotrichum diaphanum	1
atrang	Atrichum angustatum	2	ortlye	Orthotrichum lyelli	2
atrund	Atrichum undulatum	4	ortpal	Orthotrichum pallens	10
brarut	Brachythecium rutabulum	11	ortspe	Orthotrichum speciosum	9
brasal	Brachythecium salebrosum	1	ortstra	Orthotrichum stramineum	17
bravel	Brachythecium velutinum	33	ortstri	Orthotrichum striatum	2
brymor	Bryum laevifillum	3	plaaft	Plagiomnium affine	11
ctemol	Ctenidium molluscum	1	placav	Plagiothecium cavifolium	3
dichet	Dicranella heteromalla	4	placus	Plagiomnium cuspidatum	7
dicmon	Dicranum montanum	35	pladen	Plagiothecium denticulatum	1
dicpol	Dicranum polysetum	3	plalae	Plagiothecium laetum	18
dictau	Dicranum tauricum	1	planem	Plagiothecium nemorale	3
dicsco	Dicranum scoparium	15	plarep	Platygyrium repens	26
eurang	Eurhynchium angustirete	1	plarut	Plagiothecium ruthei	5
fistax	Fissidens taxifolius	1	plasuc	Plagiothecium succulentum	1
frudil	Frullania dilatata	28	plesch	Pleurozium schreberi	5
hersel	Herzogiella seligeri	1	pohnut	Pohlia nutans	2
homser	Homalothecium sericeum	1	polfor	Polytrichum formosum	14
homtri	Homalia trichomanoides	10	porpla	Porella platyphylla	1
hylspl	Hylocomium splendens	1	ptefil	Pterigynandrum filiforme	1
hycup	Hypnum cupressiforme	35	ptipul	Ptilidium pulcherrimum	3
isoalo	Isothecium alopecuroides	21	pylpol	Pylaisia polyantha	1
lejcav	Lejeunea cavifolia	1	radcom	Radula complanata	34
lespol	Leskea polycarpa	2	rhytri	Rhytidiadelphus triquetrus	1
leujun	Leucobryum juniperoideum	1	thudel	Thuidium delicatulum	6
leusci	Leucodon sciuroides	1	thurec	Thuidium recognitum	1
lophet	Lophocolea heterophylla	29	thutam	Thuidium tamariscinum	1
metfur	Metzgeria furcata	22	ulocri	Ulota crispa	32

6. melléklet. A kéreglakó zuzmók mintavétele során regisztrált fajok (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyak., maximális érték 35). A fajlista Nimis and Martenlos (2008) nevezékτανát követi.

Fajkód	Fajnév	Gyak.	Fajkód	Fajnév	Gyak.
anibif	Anisomeridium biforme	1	leccar	Lecanora carpinea	6
artrad	Arthonia radiata	7	lecchl	Lecanora chlarotera	4
artspa	Arthonia spadicea	1	lecexp	Lecanora expallens	15
canref	Candelariella reflexa	1	lecint	Lecanora intumescens	1
cetoli	Cetrelia olivetorum	5	leplob	Lepraria lobificans	35
chachr	Chaenotheca chrysocephala	6	melele	Melanohalea elegantula	2
chafer	Chaenotheca ferruginea	11	melful	Melanelixia fuliginosa	17
chaste	Chaenotheca stemonea	5	norpul	Normandina pulchella	2
chatri	Chaenotheca trichialis	1	paramb	Parmeliopsis ambigua	3
chrca	Chrysothrix candelaris	1	parper	Parmotrema perlatum	2
clacon	Cladonia coniocraea	28	parsax	Parmelia saxatilis	8
cladig	Cladonia digitata	4	parsul	Parmelia sulcata	9
clafim	Cladonia fimbriata	2	perama	Pertusaria amara	8
clapyx	Cladonia pyxidata	9	phachl	Phaeophyscia chloantha	4
dimpin	Dimerella pineti	24	phlarg	Phlyctis argena	34
evepru	Evernia prunastri	1	phyads	Physcia adscendens	4
flacap	Flavoparmelia caperata	18	phyten	Physcia tenella	1
grascr	Graphis scripta	24	plagla	Platismatia glauca	2
hypphy	Hypogymnia physodes	12	punsub	Punctelia subrudecta	5
hyprev	Hypotrachyna revoluta	1	pyrnit	Pyrenula nitida	2
hypsca	Hypocenomyce scalaris	15	ramfar	Ramalina farinacea	1
lecarg	Lecanora argentata	4	rampol	Ramalina pollinaria	1

7. melléklet. A pókok mintavétele során regisztrált fajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyak., maximális érték 35).

Fajkód	Fajnév	Gyak.	Fajkód	Fajnév	Gyak.
agrobrun	<i>Agroeca brunnea</i>	22	gnapluci	<i>Gnaphosa lucifuga</i>	2
agrocupr	<i>Agroeca cuprea</i>	1	hahnnava	<i>Hahnia nava</i>	3
amaufene	<i>Amaurobius fenestralis</i>	1	hahnpusi	<i>Hahnia pusilla</i>	5
amaufero	<i>Amaurobius ferox</i>	2	hapldalm	<i>Haplodrassus dalmatensis</i>	7
anypacce	<i>Anyphaena accentuata</i>	2	haplmino	<i>Haplodrassus minor</i>	4
apوسفusc	<i>Apostenus fuscus</i>	17	haplsilv	<i>Haplodrassus silvestris</i>	10
arandiad	<i>Araneus diadematus</i>	4	harplepi	<i>Harpactea lepida</i>	5
arctcine	<i>Arctosa cinerea</i>	1	harprubi	<i>Harpactea rubicunda</i>	8
atypaffi	<i>Atypus affinis</i>	24	historp	<i>Histocona torpida</i>	15
auloalbi	<i>Aulonia albimana</i>	1	leptminu	<i>Lepthyphantes minutus</i>	15
bolylute	<i>Bolyphantes luteolus</i>	11	linyhort	<i>Linyphia hortensis</i>	8
centincu	<i>Centromerus incultus</i>	2	liocstri	<i>Liocranoeca striata</i>	7
cercprom	<i>Cercidia prominens</i>	3	macanidi	<i>Macaroeris nidicolens</i>	1
cicucicu	<i>Cicurina cicur</i>	24	macrrufu	<i>Macrargus rufus</i>	20
clubcaer	<i>Clubiona caerulescens</i>	2	maltcamp	<i>Malthonica campestris</i>	6
clubphra	<i>Clubiona phragmitis</i>	1	maltferr	<i>Malthonica ferruginea</i>	3
clubross	<i>Clubiona rosserae</i>	2	maltsilv	<i>Malthonica silvestris</i>	5
clubterr	<i>Clubiona terrestris</i>	5	mangacal	<i>Mangora acalypha</i>	6
crusgutt	<i>Crustulina guttata</i>	1	marpmusc	<i>Marpissa muscosa</i>	5
dasucane	<i>Dasumia canestrinii</i>	5	mecopeus	<i>Mecopisthes peusi</i>	3
diplconc	<i>Diplostyla concolor</i>	3	meiorure	<i>Meioneta rurestris</i>	2
drapsoci	<i>Drapetisca socialis</i>	4	metemeri	<i>Metellina merianae</i>	1
dysderyt	<i>Dysdera erythrina</i>	16	metesegm	<i>Metellina segmentata</i>	10
dysdlong	<i>Dysdera longirostris</i>	2	micrherb	<i>Micrargus herbigradus</i>	12
dysdninn	<i>Dysdera ninnii</i>	16	micrpusi	<i>Microlinyphia pusilla</i>	1
enopthor	<i>Enoplognatha thoracica</i>	2	micrviar	<i>Microneta viaria</i>	29
epistrun	<i>Episinus truncatus</i>	2	nemepann	<i>Nemesia pannonica</i>	1
erigdent	<i>Erigone dentipalpis</i>	2	nericlat	<i>Neriere clathrata</i>	9
erofurc	<i>Ero furcata</i>	2	oedoapic	<i>Oedothorax apicatus</i>	2
euroiner	<i>Eurocoelotes inermis</i>	19	panafage	<i>Panamomops fagei</i>	14
euryflav	<i>Euryopis flavomaculata</i>	5	pardlugu	<i>Pardosa lugubris</i>	31

7. melléklet. Folytatás.

Fajkód	Fajnév	Gyak.
phrufest	Phrurolithus festivus	3
pisamira	Pisaura mirabilis	2
porrmicr	Porrhomma microphthalmum	9
robearun	Robertus arundineti	8
robelivi	Robertus lividus	1
saltscen	Salticus scenicus	1
scotcela	Scotina celans	10
segebava	Segestria bavarica	2
steabipu	Steatoda bipunctata	1
tapiinse	Tapinocyba insecta	1
tenuflav	Tenuiphantes flavipes	14
tenutene	Tenuiphantes tenebricola	1
tenutenu	Tenuiphantes tenuis	23
tricaffi	Trichoncus affinis	2
trocruri	Trochosa robusta	2
trocterr	Trochosa ruricola	1
trocterri	Trochosa terricola	28
trocspin	Trochosa spinipalpis	1
uroclong	Urocoras longispinus	17
walcalti	Walckenaeria alticeps	1
walcanti	Walckenaeria antica	1
walccucu	Walckenaeria cucullata	6
walcmitr	Walckenaeria mitrata	3
walcsimp	Walckenaeria simplex	2
xystkoch	Xysticus kochi	4
xystsabu	Xysticus sabulosus	9
zeloaeae	Zelotes aeneus	1
zeloelec	Zelotes electus	1
zoraspin	Zora spinimana	7

8. melléklet. A futóbogarak mintavétele során regisztrált fajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyak., maximális érték 35).

Fajkód	Fajnév	Gyak.
ABA_CAR	Abax carinatus	13
ABA_OVA	Abax ovalis	5
ABA_PAL	Abax parallelus	35
ABA_PAP	Abax parallelepipedus	25
AMA_SIM	Amara similata	1
APT_BOM	Aptinus bombardia	3
CAL_INQ	Calosoma inquisitor	9
CAR_ARV	Carabus arvensis	25
CAR_CON	Carabus convexus	1
CAR_COR	Carabus coriaceus	7
CAR_GLA	Carabus glabratus	14
CAR_HOR	Carabus hortensis	10
CAR_INT	Carabus intricatus	14
CAR_NEM	Carabus nemoralis	13
CAR_ULR	Carabus ulrichii	3
CYC_ATT	Cychrus attenuatus	12
HAR_LAT	Harpalus latus	1
LEI_RUF	Leistus rufomarginatus	4
LOR_PIL	Loricera pilicornis	2
MOL_ELA	Molops elatus	2
MOL_PIC	Molops piceus austriacus	22
NEB_BRE	Nebria brevicollis	12
PAT_ATR	Patrobus atrorufus	1
PLA_ASS	Platynus assimilis	6
PLA_SCR	Platynus scrobiculatus	1
POE_CUP	Poecilus cupreus	1
PTE_MEL	Pterostichus melas	2
PTE_NIG	Pterostichus niger	3
PTE_NIR	Pterostichus nigrita	2
PTE_OBL	Pterostichus oblongopunctatus	29
PTE_OVO	Pterostichus ovoideus	3
PTE_RHA	Pterostichus rhaeticus	1
PTE_STR	Pterostichus strenuus	1
PTE_TRA	Pterostichus transversalis	5

9. melléklet. A madarak mintavétele során regisztrált fajok listája (Fajnév), az ordináció során használt kódjaik (Fajkód), és a fajok gyakoriságai (Gyak., maximális érték 35). A fajlista Hagemeyer and Blair (1997) nevezéktanát követi.

Fajkód	Fajnév	Magyar név	Gyak.
COLOEN	<i>Columba oenas</i>	kék galamb	5
COLPAL	<i>Columba palumbus</i>	örvös galamb	13
STRTUR	<i>Streptopelia turtur</i>	vadgerle	4
CUCCAN	<i>Cuculus canorus</i>	kakukk	8
JYNTOR	<i>Jynx torquilla</i>	nyaktekeres	1
PICCAN	<i>Picus canus</i>	hamvas küllő	2
PICVIR	<i>Picus viridis</i>	zöld küllő	2
DRYMAR	<i>Dryocopus martius</i>	fekete harkály	11
DENMAJ	<i>Dendrocopos major</i>	nagy tarkaharkály	19
DENMIN	<i>Dendrocopos minor</i>	kis tarkaharkály	2
TROTRO	<i>Troglodytes troglodytes</i>	ökörzem	7
ERIRUB	<i>Erithacus rubecula</i>	vörösbecgy	33
TURMER	<i>Turdus merula</i>	fekete rigó	15
TURPHI	<i>Turdus philomelos</i>	énekes rigó	33
TURVIS	<i>Turdus viscivorus</i>	léprigó	8
SYLATR	<i>Sylvia atricapilla</i>	barátposzáta	15
PHYCOL	<i>Phylloscopus collybita</i>	csilpcsálpfűzike	19
PHYSIB	<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	sisegő fűzike	1
PHYTRO	<i>Phylloscopus trochilus</i>	fitiszfűzike	2
REGREG	<i>Regulus regulus</i>	sárgafejű királyka	3
REGIGN	<i>Regulus ignicapillus</i>	tüzesfejű királyka	2
MUSSTR	<i>Muscicapa striata</i>	szürke légykapó	1
FICALB	<i>Ficedula albicollis</i>	örvös légykapó	5
AEGCAU	<i>Aegithalos caudatus</i>	őszapó	2
PARPAL	<i>Parus palustris</i>	barátcinege	14
PARCRI	<i>Parus cristatus</i>	búbos cinege	2
PARATE	<i>Parus ater</i>	fenyvescinege	7
PARCAE	<i>Parus caeruleus</i>	kék cinege	22
PARMAJ	<i>Parus major</i>	széncinege	28
SITEUR	<i>Sitta europaea</i>	csuszka	15
CERFAM	<i>Certhia familiaris</i>	hegyi fakusz	18
CERBRA	<i>Certhia brachydactyla</i>	rövidkarmú fakusz	3
ORIORI	<i>Oriolus oriolus</i>	sárgarigó	6
GARGLA	<i>Garrulus glandarius</i>	szajkó	8
STUVUL	<i>Sturnus vulgaris</i>	seregély	2
FRICOE	<i>Fringilla coelebs</i>	erdei pinty	36
COCCOC	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	meggyvágó	11