

Erdőgazdálkodás hatása az erdei mohák- és zuzmóközösség biodiverzitására

Ódor Péter

MTA Ökológiai Kutatóközpont Ökológiai és Botanikai Intézet, 2163 Vácrátót, Alkotmány u. 2–4.
E-mail: odor.peter@okologia.mta.hu

E tanulmány az erdőgazdálkodás mohák- és zuzmóközösségekre gyakorolt hatását tekinti át, elsősorban a mérsékelt övi lomboserdőkre vonatkozóan, kiemelve a magyarországi viszonyokat. A két rendszertanilag távol álló élőlénycsoport közösen tárgyalható hasonló öko-fiziológiai tulajdonságaik, és az ebből adódó hasonló érzékenyséjük alapján. A dolgozat aljzattípusonként tárgyalja a sziklákon, talajon, fakérgen és holtfán megjelenő közösségeket meghatározó faállomány összetételéből és szerkezetéből, valamint az erdős táj felépítéséből adódó meghatározó tényezőket. Kitér azokra a gyakorlati (erdőkezelési) javaslatokra, amelyek révén kedvező feltételek alakíthatók ki e két élőlénycsoport számára. A sziklai mohák- és zuzmóközösség szempontjából e termőhelyek védelme és folyamatos árnyalása kívánatos, amely faanyagtermelést nem szolgáló üzemmóddal érhető el. A talajlakó közösség fennmaradását a finom léptékű talajbolygatások biztosítják, mivel lomboserdőkben a zárt avarszint gátolja a mohaszint kialakulását. A kéreglakó és korhadéklakó közösségek esetében kiemelt jelentősége van az alábbi tényezőknek: (1) elegyesség és fajdiverzitás; (2) nagyméretű és öreg faegyedek jelenléte; (3) cserjeszint aggregált, folyamatos jelenléte; (4) korhadó faanyag folyamatos, változatos állapotú megjelenése; (5) heterogén fényviszonyok és erdei mikroklíma biztosítása; (6) erdei víztestek közelében a faállomány kímélése; (7) erdőfoltok és nagyobb erdőállományok természetvédelmi célú kivonása a gazdálkodás alól a gazdasági erdők mátrixába ágyazva. A fenti viszonyok könnyebben kialakíthatók a folyamatos erdőborítást biztosító szálaló üzemmód mellett, de a vágásos üzemmód keretein belül is több elem biztosítható a természetes felújítás időszakának elnyújtásával, térben heterogén fahasználatok kivitelezésével, végvágás után nagy mennyiségű hagyásfa-csoport visszahagyásával.

Kulcsszavak: mohák, zuzmók, erdőgazdálkodás, fajdiverzitás, faállomány szerkezet, epifiton, epixyl, holtfa, mérsékelt övi lomboserdők

Bevezetés

A mohák és a zuzmók rendszertanilag igen távol állnak egymástól, mivel azonban sok ökofiziológiai és morfológiai hasonlóságot mutatnak, hasonló aljzaton jelennek meg az erdőkben, és az erdőgazdálkodás is hasonlóan hat rájuk, célszerű őket egy fejezetben tárgyalni.

A zuzmók rendszertanilag a gombák birodalmába tartoznak, hivatalos nevük lichenizált gombák, vagyis algákkal tartós szimbiózist képező gombák. Mivel a gombapartner eltérő gombatorzs tagja lehet, a zuzmók nem képeznek önálló rendszertani kategóriát, az egyes zuzmótaxonok rendszertani besorolását a gombapartner határozza meg. A legtöbb zuzmó esetében a gombapartner az aszkuszos gombák (*Ascomycota*) törzsébe tartozik, de a bazídiumos gombák (*Basidiomycota*) is képeznek zuzmókat. A tartós szimbiózis másik elemét képező alga partner kevésbé változatos, főleg a zöldalgák (*Chlorophyta*) és a kékbaktériumok (*Cyanobacteria*) alkotják. A zuzmótelepen belül az algák egy elkülönült rétegben helyezkednek el, körbevéve gombafonalakkal, a telep makroszkópikus struktúráját (növekedési formáját)

a gomba határozza meg. A tartós együttélés során az algák a fotoszintézis során képződő szerves anyagokkal látják el a gombát, míg a gomba biztosítja számukra a szerves tápanyagokat, a vizet, valamint a védelmet. Ivaros szaporodásra egyedül a gomba képes (többnyire az aszkuszos gombáknál megfigyelhető termőtesteket képezve), a gomba és az alga közös terjedése csak vegetatív szaporodással valósul meg (letöredező teleprészletekkel, vagy speciális szaporító képletekkel). A zuzmók növekedési formája alapján megkülönböztetjük az aljzathoz rögzülő kéregzuzmókat, az aljzathoz lazán kapcsolódó, lapos lebenyeket képező leveles zuzmókat, és az aljzattól elálló, változatos felépítésű bokros zuzmókat. A kéreg és lombos forma közötti átmenetként meg szokták különböztetni a pikkelyes telepű zuzmókat, valamint a kéregtelepű zuzmókon belül az aljzattól elálló mikroszkopikus fejecskéket képező tűzuzmókat. A zuzmók mikroszkopikus és makroszkopikus felépítéséről bővebben olvashatunk FARKAS (2007) könyvében.

A mohák (bár sokáig azt hitték) szintén nem képeznek egységes rendszertani csoportot. A zöldalgákból kialakuló eltérő törzsfajlódási útvonalai miatt három törzsré különülnek a növényeken belül, ezek a máj-

mohák (*Marchantiophyta*), becős mohák (*Antocerotophyta*) és lombosmohák (*Bryophyta*). Rendszertani viszonyaik legmodernebb áttekintése PODANI (2015) tankönyvében található, szervezeti felépítésükről részletesen olvashatunk ORBÁN (1999) könyvében. Ökológiai szempontból nagy jelentősége van a növekedési formáiknak (MÄGDEFRAU 1982), szilárd aljzatokon (fakéreg, holtfa, szikla) gyakran képeznek párnákat, alkothatnak az aljzatra rásimuló bevonatot, valamint az aljzattól elálló oldalágak révén speciális növekedési formák is létrejöhetnek, mint a farok, a legyező és a lecsüngő forma. Talajon a leggyakoribb növekedési formáik az aljzathoz lazán kapcsolódó, sokszorosán elágazó szövedék, és felálló hajtásokból álló alacsony és magas gyepek.

A két csoport fontos közös tulajdonsága poikilohidrikus vízháztartásuk (PROCTOR 2009), amely nagymértékben meghatározza funkciójukat az erdei ökoszisztémákban. Ez azt jelenti, hogy a sejtfaluk és kültakarójuk víz által átjárható (hiányzik belőlük az ezt megakadályozó lignin, illetve vízzáró felszíni kutikula), ezáltal vízállapotukat közvetlen környezetük vízviszonyai határozzák meg. Természetesen e tekintetben van különbség a fajok között, de az edényes növényekhez képest minden moha- és zuzmófaj változó vízgazdálkodásúnak tekinthető. A nem páratelített levegő szívóhatására fokozatosan kiszáradnak, anyagcseréjüket lassítják, illetve felfüggesztik. A testüket érő közvetlen víz hatására (amely lehet eső, vagy a levegőből kondenzációval kiváló pára) azonban életműködésük újra beindul, és ez a reverzibilis kiszáradás-revitalizáció ciklus akár naponta többször is lejátszódhat. Ez teszi lehetővé számukra, hogy olyan felszíneken is sikeresek legyenek, ahol a gyökérrel rendelkező edényesek versenyhátrányban vannak, mint a szikla és a fakéreg. Kiszáradás tűrés tekintetében azonban óriási különbség van a fajok között, pl. erdőben a kéreg és sziklalakó mohák ezt sokkal jobban tűrik, mint a talaj és korhadéklakó fajok. Másik fontos tulajdonságuk, hogy az edényesekhez képest anyagcseréjük kevésbé érzékeny az alacsony hőmérsékletre, valamint a gyenge tápanyagellátásra, ezért válnak dominánssá a tundrán és a magashegységek hóhatár alatti régiójában (BATES 2009).

Mivel az erdei ökoszisztémákban a talajon kívül sikeresen tudnak kolonizálni egyéb felszíneket (szikla, fakéreg, korhadó faanyag), ezért közösségük jellemző tulajdonságait (fajgazdagság, fajösszetétel, tömegesség) nagymértékben meghatározzák ezen aljzatok mennyiségi és minőségi viszonyai. Vagyis ha az erdőgazdálkodás hatását vizsgáljuk e közösségekre, akkor alapvető kérdés, hogy az erdőgazdálkodás hogyan befolyásolja a számukra kulcsfontosságú aljzatviszonyokat. Egy másik kulcskérdés számukra az erdőben uralkodó mikroklíma, elsősorban hőmérséklet, páratartalom és fényviszonyok, mivel ezek poikilohidrikus vízháztartásuk miatt sokkal közvetlenebbül hatnak rájuk, mint az edényes növényekre. Mivel a

teljes testfelületükön felvett víz közvetlenül érintkezik a fotoszintetikus apparátusukkal, a vízben oldott szennyező anyagokkal szemben kevésbé ellenállóak, ami pl. a zuzmók légszennyezéssel szembeni nagy érzékenységét is magyarázza (FARKAS 2007).

Jelenleg Európa erdeinek nagy része gazdálkodás alatt áll, valamint a gazdálkodás alól természetvédelmi vagy talajvédelmi okokból kivont állományok többsége is felhagyott gazdasági erdő (PETERKEN 1996). Azok az erdők, amelyeket nem ért közvetlen emberi fahasználat, többnyire kis kiterjedésű, izolált foltokként maradtak meg, de ezek sem mentesek a táji léptékű emberi hatásoktól, mint a táj átalakítása, környezetszennyezés stb. (LINDENMAYER és FRANKLIN 2002, SCHUCK és mtsai 1994). Ennek ellenére Európa moha és zuzmó diverzitásának jelentős része kötődik erdei élőhelyekhez, amelynek megőrzésében, fenntartásában óriási jelentősége van az erdők kezelésének (ECCB 1995). E könyvfejezet célja, hogy áttekinthesse, melyek a meghatározó tényezői az erdei moha- és zuzmóközösségek biodiverzitásának, hogyan tudja ezt befolyásolni az erdők kezelése. A tanulmány elsősorban a mérsékelt övi lomboserdőkre vonatkozik, külön kiemelve a magyarországi viszonyokat és ismereteket. Mivel a vizsgált élőlénycsoportokra vonatkozóan sokkal több erdőökológiai tanulmány született a boreális régióból, amelyek részben a lomboserdők zónájában is relevánsak, a fejezet ezekre is kitér. Mivel az erdőkben más hatásokra érzékenyek a különböző aljzatok közösségei, ezért az aljzatokat követve tárgyalom a meghatározó tényezőket, majd általános kitekintést szeretnék adni a gyakorlati kérdésekre, elsősorban az erdőkezelésre vonatkozóan.

Sziklalakó közösségek

Az erdei sziklalakó közösségeket a faállomány (így az erdőgazdálkodás is) csak közvetve befolyásolja, a közösség fajösszetételét és fajgazdagságát elsősorban a sziklák mennyiségi és minőségi jellemzői határozzák meg. A sziklai moha- és zuzmóvegetáció fajösszetételét elsősorban a sziklák kémiai összetétele határozza meg. A meszes és a vulkanikus kőzeteken teljesen más fajok jelennek meg, a meszes kőzetek közösségei sokkal fajgazdagabbak (HÜBSCHMANN 1986, SMITH 1982). A csupasz sziklafelszíneken először kéregzuzmók jelennek meg, majd alacsony gyepeket képező lombosmohák és csak később kolonizálnak a magasabb párnákat és gyepeket képező *Grimmia* és *Racomitrium* fajok. Ezek nagymértékben hozzájárulnak a sziklákra a humuszképződéshez, amely az edényes vegetáció megtelepedését is lehetővé teszi (SMITH 1982). A közösségek fajgazdagságát nagymértékben meghatározza a sziklák által kialakított mikrodomborzat és a mikroélőhelyek gazdagsága. A csupasz sziklafelszíneken többnyire fajszegény gyepek jönnek létre, míg a mélyedésekben, konkáv felszíneken



1. ábra. Árnyas, nedves sziklákon alkot durva bevonatot a képen látható kúpocskás májmoha (*Conocephalum conicum*). A faj jól felismerhető a telep felszínén megjelenő kiemelkedő légréseiről (fotó: Ódor Péter)

sok faj (köztük sok ritka faj) tud megtelepedni (ALPERT 1985, YARRANTON 1968). A nagyobb sziklák és sziklafalak élőhely diverzitása magasabb, többféle sziklafelszín, mikroélőhely jön rajtuk létre, ezért ezek igen fajgazdagok lehetnek (WEIBULL és RYDIN 2005). Magyarországon számos Európában veszélyeztetett (és hazánkban védett) mohafaj előfordulása a Bükk hegység szurdokvölgyeiben, illetve a Börzsöny és a Mátra sziklasorain megtalálható sziklafalakhoz kötődik. Számos hazánkban ritka, kárpáti elterjedésű májmoha a Zempléni-hegység, illetve az Aggteleki-karszt sziklakibukkanásain képes (a Zempléni-hegységben sajnos, csak volt képes) megjelenni, míg a Villányi-hegység, a Mecsek, a Bakony és a Vértes árnyas sziklafalai szubmediterrán ritka fajoknak nyújtanak élőhelyet (PAPP és mtsai 2010). Az említett fajok árnyas sziklafalak, szurdokerdők kiszáradásra érzékeny mohái, fennmaradásukhoz nélkülözhetetlen, hogy az erdő folyamatos árnyalást biztosítson a sziklafelszínnek közvetlen közelében (1. ábra). E sziklás termőhelyeken megtalálható erdőkre többnyire a faanyagtermelést nem szolgáló üzemmód jellemző, vagy természetvédelmi státuszukból adódóan, vagy védőerdő besorolásuk miatt. A faállomány közvetett hatásai az árnyaláson kívül is befolyásolni tudják e közösségeket. WEIBULL és RYDIN (2005) boreális erdők hasonló megjelenésű gránit szikláin kimutatta, hogy sokkal fajgazdagabb

mohavegetáció alakul ki rajtuk, ha tápanyagban gazdagabb avart biztosító lombos elegyfajok alkotják körülöttük az erdőt, mintha tápanyagszegény avarú luc vagy erdeifenyő. A magyarországi Kékes Erdőrezervátumban mutatták ki, hogy a korhadó faanyag nemcsak önmagában biztosít aljzatot a korhadéklakó moháknak, hanem a sziklai mohavegetáció fajgazdagságát is növeli. A sziklahasadékokban felhalmozódó korhadék számos kiszáradásra érzékeny sziklai moha számára nedves, magas páratartalmú körülményeket hoz létre, valamint sok faj meg tud jelenni korhadékon és sziklahasadékokban egyaránt (ÓDOR 2000, ÓDOR és STANDOVÁR 2002).

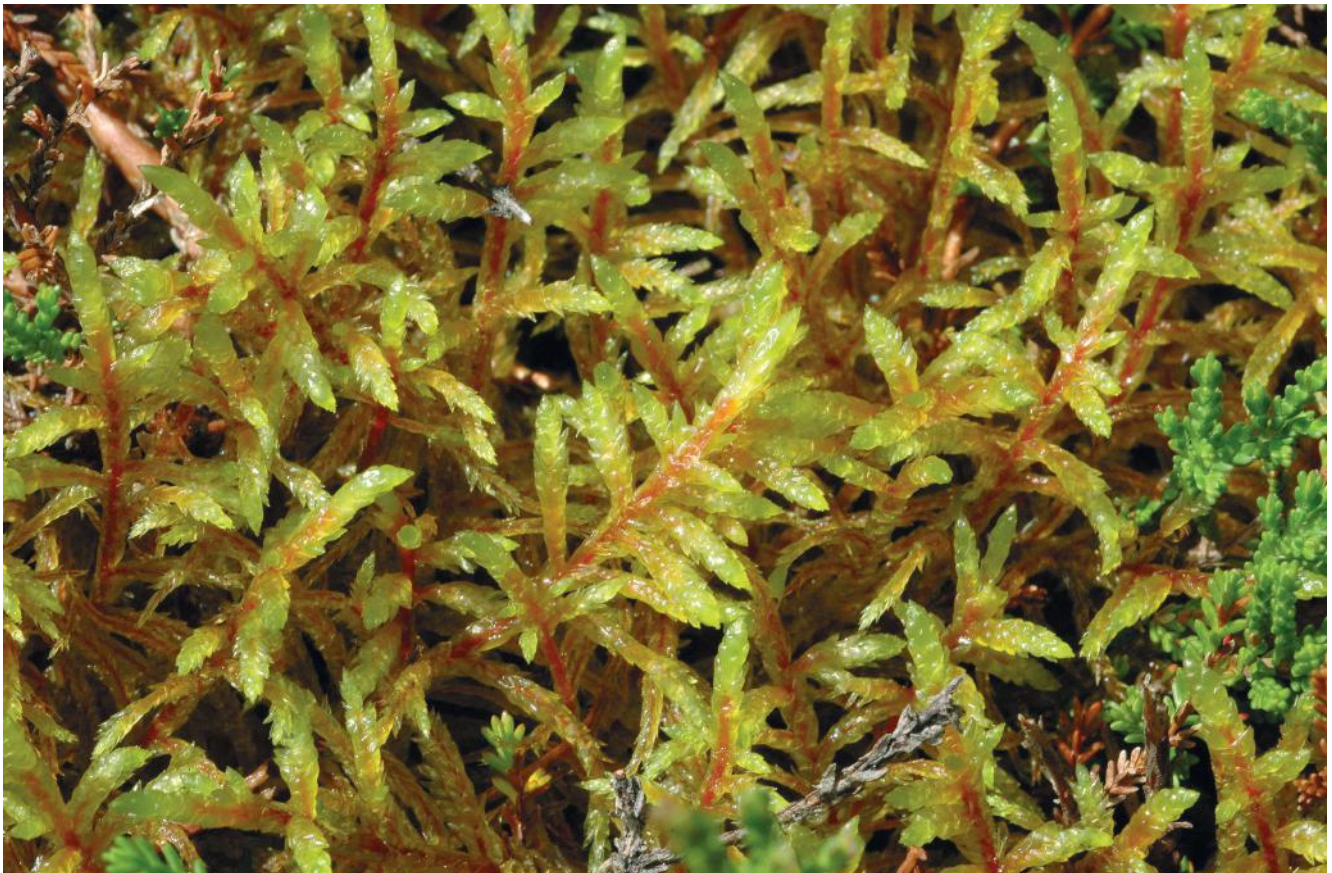
Talajlakó közösségek

A lomboserdők zónájában a talajon nem alakul ki olyan folytonos, és zárt mohaszint, mint a fenyőerdők (pl. boreális, illetve magashegységi lucosok) esetében. Ez elsősorban a lombavar gátló hatásával magyarázható, amely tartósan elzárja a kriptogám réteget a fény elől (LONGTON 1992). Az őrségi tűlevelű és lombos fák alkotta elegyes erdőkben is kimutatták, hogy a talajlakó mohaszint megjelenését (tömegességét és diverzitását egyaránt) elsősorban a lombavar mennyisége határozza meg (MÁRIALIGETI és mtsai 2009). Ha hazánk természetes és természetserű er-

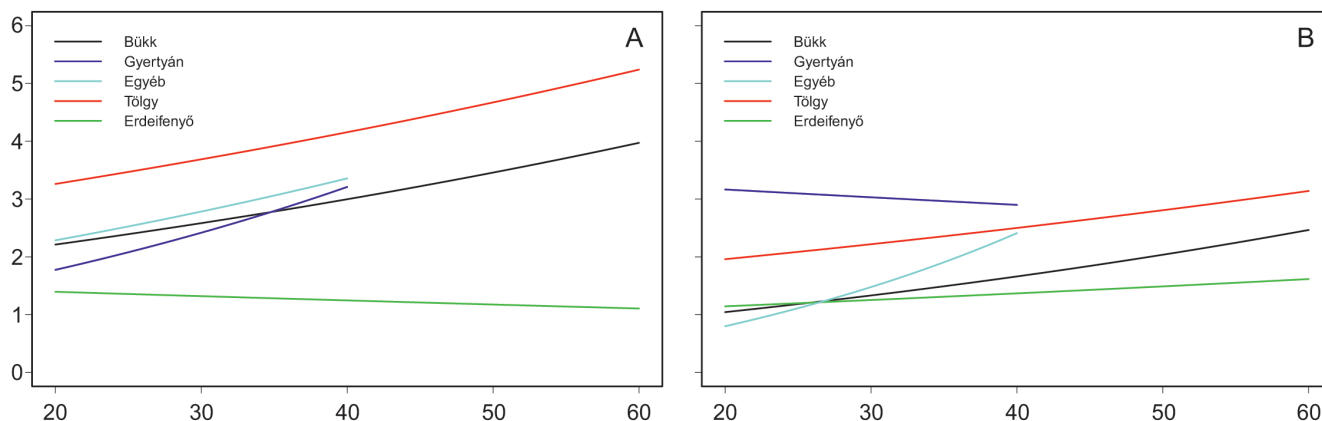
deit tekintjük, akkor összefüggő moha-zuzmó borítás csak ott alakulhat ki, ahol a lombavar produkciója korlátozott, vagyis nagy területen nyílt, vagy tűavarral borított talajfelszíneket találunk. A nyugati határszélen megtalálható fenyőelegyes lomboserdők mellett hegyvidékeinken ilyen erdők lehetnek a meredek lejtőkön, vulkanikus alapkőzeten megjelenő savanyú talajú erdők (mészkerülő bükkösök, mészkerülő gyertyános-kocsánytalan tölgyesek, mészkerülő tölgyesek, BÖLÖNI és mtsai 2011). Ezekben az uralkodó fajok többnyire a magashegységi lucosok gyakori mohái (*Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi* (2. ábra), *Polytrichum formosum*, *Pseudoscleropodium purum*, ÓDOR és mtsai 2002), a zuzmókat pedig elsősorban *Cladonia* fajok alkotják. Ez a mohaszint a hegy- és dombvidékek ültetett fenyveseiben is kialakulhat, jóval fajszegényebb formában. A zárt lomboserdőkben a talajlakó mohák elsősorban a kisebb talajbolygatások után kialakuló ásványi talajfelszín foltokhoz, illetve olyan felszínekhez kötődnek, ahonnan az avar a mikrodomborzatból adódóan elhordódik, és a feltalaj kilúgozódik, pl. a fák gyökfője esetében. Természetes erdőkben ezeket a talajbolygatásokat elsősorban a fák kidőlése során keletkező gyökértányérok, gyökérgödrök és talajhalmok biztosítják (SCHAETZL és mtsai 1989). Azonban ezeken nem elsősorban a lucosok szövedéket, illetve magas gyepet képező évelő mohái jelennek meg, hanem in-

kább kistermetű, sokszor rövidebb életű, kolonista fajok (*Dicranella heteromalla*, *Pohlia nutans*, *Bryum rubens*, *Fissidens taxifolius*). KIMMERER (2005) kimutatta, hogy ezeket a talajfoltokat a regionálisan előforduló fajok közül mindig csak néhány (1–4 faj) kolonizálja, hogy éppen melyik az véletlenszerű (amelyik hamarabb meg tud telepedni), vagyis e közösségek összetételét alapvetően a fajok terjedési korlátai határozzák meg. Boreális lucosok mohaszintjének regenerációjában nagy szerepe van a talajban levő moha propagulum banknak, mivel e kolonista fajok szaporító képletei inaktív formában jelen vannak a talajban, és bolygatás hatására aktiválódnak (JONSSON 1993). A hazai erdei moha propagulum bankra vonatkozó vizsgálatok alapján annak jelentősége az ásványi talajfelszín regenerációjában csekély, a levegő útján történő terjedés meghatározóbb (SZÜCS 2013, KÖVENDI-JAKÓ és mtsai megjelenés alatt). A természetes erdőkben kialakuló gyökértányérokhoz hasonló talajsebzések bőven keletkeznek a gazdasági erdőkben, ilyenek az útrézsűk és a fakitermelésekhez kapcsolódó talajbolygatások. Még nem vizsgálták, hogy a mesterséges talajbolygatásokon és a természetes gyökértányérokon megjelenő kolonista közösségek mennyire hasonlítanak a különböző élőlénycsoportok esetében.

A zárt talajlakó mohaszinttel rendelkező fenyőerdők esetében kimutatták, hogy a fakitermelések után



2. ábra. Savanyú talajú erdők, pl. lombelegyes erdeifenyvesek talaján gyakran találkozunk a pirosszárú mohával (*Pleurozium schreberi*) (fotó: Ódor Péter)



3. ábra. Faegyed szintjén predikált epifiton fajszám a mohák (A) és a zuzmók (B) esetében az őrség régióban a különböző fafajok (eltérő típusú vonalak) és a mellmagassági átmérő függvényében (forrás: KIRÁLY és ÓDOR 2014)

visszamaradó vágásterületeken a talajlakó mohaszint faji-összetétele teljesen megváltozik. Az idősebb erdők nagy borítású élő mohái visszaszorulnak, regenerációjukhoz sokszor évtizedekre van szükség, viszont a korábban ritka kolonista mohák nagy tömegben és fajgazdagsággal jelennek meg a vágásterületeken, majd néhány év múlva a fiatalos záródása és avarprodukciója miatt ezek is visszaszorulnak (FENTON és mtsai 2003). A kolonista mohák nagy töme-

gű, de rövid ideig tartó megjelenése hazai vágásterületeken is kimutatható. A fenti hatások miatt a zárt mohaszinttel rendelkező erdőkben óriási jelentősége van a vágásterületeken visszahagyott hagyásfa-csoportoknak a mohaközösség regenerációjában (FENTON és FREGO 2005).

Kéreglakó (epifiton) közösségek



4. ábra. A fák törzsének felső részén gyakran találkozunk apró, párnát képező fajokkal, mint a szőrös süvegű mohák (*Orthotrichum* és *Ulota* nemzetségek). A képen látható *Orthotrichum lyellii* faj könnyen felismerhető a leveleit borító barna, porszerű vegetatív szaporító képleteiről, tokot ritkán fejleszt (fotó: Ódor Péter)

A hazai lomboserdőkben a moha és zuzmó közösség a fák kérgén jelenik meg a legnagyobb fajgazdagsággal. Ennek egyszerű a magyarázata, ez a szubsztrát minden erdőben jelen van (bár nem mindig alkalmas epifiton közösségek kialakítására), míg a többi potenciális aljzat megjelenése korlátozott, a szikla és nyílt talajfelszín termőhelyi, míg a korhadó faanyag gazdálkodási okokból. Észak-Amerikában és Európában együttesen 1271 zuzmófaj fordul elő fán, ennek 57%-a specialista kéreglakó, 10%-a specialista korhadéklakó, míg 33%-uk opportunistá aljzat szempontjából (kérgen, korhadékon, vagy más aljzaton is előfordul, SPRIBILLE és mtsai 2008). A lombosmohák esetében a specialista fajok aránya kisebb, Európában 176 faj fordul elő fán, ennek 25%-a specialista epifiton, 5%-a specialista korhadéklakó, a többi opportunistá (DIERSSEN 2001). A májmohák között a specialista epixylek (korhadéklakók) aránya magasabb, 81 faj fordul elő fán Európában, ennek 25%-a specialista epixyl, 1%-a specialista epifiton, a többi opportunistá (DIERSSEN 2001).

Szinte a világ bármely részén végeztek erdőállomány léptékű vizsgálatot az epifiton közösség fajösszetételét meghatározó tényezőkre vonatkozóan, kimutatták, hogy a különböző fafajok epifiton közösségei eltérnek, vagyis a legfontosabb tényező a fafajösszetétel (BARKMAN 1958, ELLIS 2012, NASCIMBENE és mtsai 2009a, SLACK 1976, SMITH 1982). Magyarországról SZÖVÉNYI és mtsai (2004) mutatták ki patakmenti égerligetben a gyertyánhoz és az égerhez kötődő különböző mohafajokat. ÓDOR és mtsai (2013) az őrségi erdőkben vizsgálták a kéreg-



5. ábra. A fák alsó részén gyakran nagy termetű, az aljzattól elálló oldalágakat fejlesztő mohák jelennek meg, mint a képen látható mókusfarkmoha (*Leucodon sciuroides*) (fotó: Ódor Péter)

lakó mohák és zuzmók fajösszetételét meghatározó tényezőket, és itt is jelentős különbséget találtak a fafajok között. Ez a fafajok fajgazdagságában is megmutatkozik (3. ábra) (KIRÁLY és mtsai 2013). A tölgyeken nagy kiterjedésű és fajgazdag kéreglakó közösség jelenik meg: a mohák esetében sok fakultatív epifiton faj, illetve nagyobb gyepeket képező moha fordul elő, zuzmók esetében elsősorban nagyobb kiterjedésű, leveles zuzmók jelennek meg (amelyeket nem képesek a mohák kiszorítani). A bükkön és a gyertyánon a mohaközösség fajszegevényebb, viszont sok specialista kéreglakó moha kötődik hozzájuk (főleg a bükkhöz, pl. *Orthotrichum* és *Ulotia* fajok) (4. ábra). Ezzel szemben a zuzmók esetében a gyertyán bizonyult a legfajgazdagabb szubsztrátnak, számos specialista kéregzuzmó jelenik meg rajta, amelyek más fafajokról kiszorulnának részben az eltérő kéreg, részben a mohák kompetíciójának hatására. Érdekes még az erdeifenyő helyzete. Kéreglakó mohák szempontjából gyakorlatilag sivatagnak tekinthető, rendkívül száraz, tápanyagszegény és leváló kérge miatt (egy-két faj kivételével) mohák nem telepednek meg rajta. Zuzmók esetében azonban néhány savanyúság tűrő faj kifejezetten preferálja az erdeifenyőt, ezért fajgazdagsága nem tér el jelentősen pl. a bükkötől. A tűlevelű és a lombos fákhöz kötődő eltérő kéreglakó közösségek miatt van óriási jelentősége biodiverzitás szempontjából a boreális régióban a rezgő nyár egyedek fennmaradásának, mivel számos moha- és zuzmófaj csak ezeken találja meg életfeltételeit (GUSTAFSSON és ERIKSSON 1995, ESSEEN és mtsai 1997). A fafajonként eltérő epifiton közösségek hátterében a fák kérge közötti kémiai (tápanyaggazdagság, savanyúság) és fizikai jellemzők (barázdáltság, stabilitás, vízmegtartó képesség) állnak, de fontos lehet az is, hogy a fa a törzsön (pl. bükk), vagy az ágvégeken (pl. erdeifenyő, bibircses nyír) vezeti le a koronával felfogott csapadékvizet. BARKMAN (1958) e tulajdonságok alapján részletesen osztályozta a fafajokat,

és Európára vonatkozóan megállapította az epifiton közösségekben betöltött szerepüket. Hazánkban epifiton mohák szempontjából igen kedvező feltételeket biztosítanak a tölgyek (kocsányos, kocsánytalan és molyhos tölgy), illetve a magas és a magyar kőris. Zuzmók esetében a tölgyek mellett kiemelt jelentősége van a gyertyánnak.

A fafajok eltérő epifiton közösségei eredményezik, hogy állomány léptékben a kéreglakók biodiverzitását elsősorban a fafaj diverzitás (fafajok száma, elegyfajok aránya, fő fafajok elegyes állományai) határozza meg, az őrségi vizsgálatban is ez bizonyult a legfontosabb tényezőnek mind a mohák, mind a zuzmók esetében (KIRÁLY és mtsai 2013). Ezen kívül mindkét közösség esetében fontosnak bizonyult a cserjeszint denzitása. A cserjeszint a fák törzsének alsó részében jelentősen képes növelni a páratartalmat, viszonylag árnyas, párás körülményeket alakítva ki, amely az epifitonok szempontjából, különösen a mohák esetében limitáló tényező (LESICA és mtsai 1991) (5–6. ábra). Az őrségi vizsgálatban egy lényeges különbséget mutatott a zuzmó- és mohaközösség: a zuzmók szempontjából sokkal nagyobb jelentősége volt a kedvező fényviszonyoknak, előfordulásukat a zárt lombkorona limitálta (KIRÁLY és mtsai 2013, ÓDOR és mtsai 2013). Több tanulmány is igazolta, hogy míg a kéreglakó mohák esetében az árnyas, párás viszonyok a meghatározók (fény nem korlátozza fotoszintézisüket), addig nagyon sok zuzmófaj igényli a fellazuló lombkoronát, a lékeket, erdőszegélyeket a kedvezőbb fényviszonyok miatt (COOTE és mtsai 2007, ELLIS 2012, NORDÉN és mtsai 2012).

Másik meghatározó tényező az epifiton közösségekre nézve a fák mérete. Az őrségi vizsgálat alapján készült 3. ábrán jól látható, hogy a legtöbb fafaj esetében a várható fajszaám nő az átmérővel, a mohák esetében a fajszegevény erdeifenyő, míg a zuzmók esetében a fajgazdag gyertyán kivételével. Ez utóbbi magyarázata, hogy a gyertyánhoz egy specialista zuz-

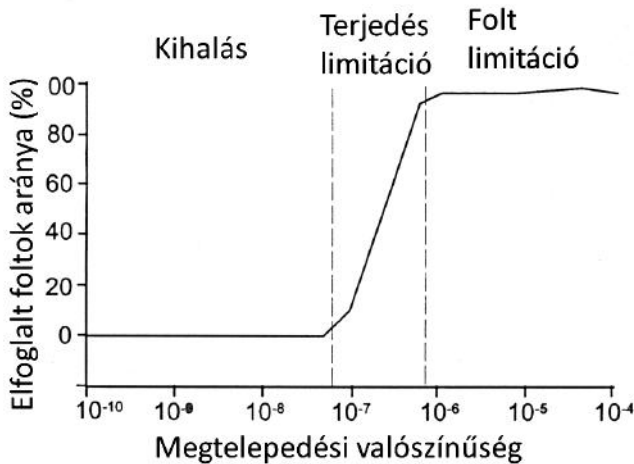
6. ábra. Szurdokerdők, mezofil lomb-erdők fái fordul elő az Európában veszélyeztetett, és hazánkban védett *Dicranum viride* mohafaj. Tokot ritkán fejleszt, leveleinek könnyen letöredező csúcsa biztosítja vegetatív szaporodását (fotó: Ódor Péter)



móközösség kötődik, amely már a vékonyabb fákon megjelenhet. A régióban a gyertyán egyedek nem érik el azt a méretet, ami felett a kéreg szerkezete minőségileg megváltozik, további fajok megtelepedését biztosítva. A fák méretének epifiton fajszámot növelő hatása általános érvényű megállapításnak tekinthető, amelyet számos régióban végzett esettanulmány igazol (MCGEE és KIMMERER 2002, NASCIBENE és mtsai 2009b, RANIUS és mtsai 2008). Ezt több folyamat együttesen magyarázza. Egyrészt ennél a jelenségnél is fennáll az ökológiában általános fajszám-terület összefüggés, vagyis egy nagyobb méretű fa nagyobb törzsfelülete, neutrális folyamatokat feltételezve több fajnak nyújt életteret. Azonban az epifitonok esetében e neutrális folyamatoknál többről van szó. A fák méretével (és korával) változik a kéreg szerkezete, nő a törzs élőhely diverzitása. Mélyebb barázdák keletkeznek, valamint olyan korhadással kapcsolatos mikroélőhelyek (ágcsónok, odúk, tükkörfoltok, korhadt gyökök) jelennek meg, amelyek egyre több specialista fajnak nyújtanak élőhelyet, és a kéreglakó fajok mellett egyre nagyobb mértékben képesek a korhadéklakó és a talajlakó fajok is kolonizálni a törzseket. Az élőhely diverzitás növekedése mellett a harmadik folyamat nem a fák méretével, hanem azok korával függ össze. Számos kéreglakó fajnak a terjedése korlátozott, vagyis a sikeres kolonizációhoz időre van szüksége. Minél tovább van jelen egy élőhelyen a megtelepedésre potenciálisan alkalmas szubsztrát, annál nagyobb a valószínűsége, hogy a rosszul terjedő fajok is (előbb-utóbb) kolonizálják. Ez a korlátozott terjedés adódhat abból, hogy egy faj ritka (távol vannak az aljzattól a forrás populációi), valamint abból, hogy a propagulumai rosszul terjednek (nagy méretű spórákkal, illetve nagyobb vegetatív szaporító képletekkel rendelkeznek). A fák idős korának fajgazdagságot növelő hatása jól kimutatható olyan (természetes) erdőkben, ahol a faméret és a fák

kora nem mutat összefüggést. Ezekben az állományokban a hasonló méretű fákat összehasonlítva az idősebbek fajgazdagabbnak bizonyultak, jobban biztosították a korlátozott terjedésű fajok megtelepedését (FRITZ és mtsai 2008).

Ezzel elérkeztünk a kéreglakó közösség egy újabb, kevésbé nyilvánvaló meghatározó tényezőjéhez, a fragmentáció hatásához. Mennyire képes biztosítani az erdős táj, hogy a potenciális aljzatos kolonizálják a fajok, vagyis megjelenésük aljzat vagy terjedés limitált? A kéreglakó populációk megtelepedési és túlélési viszonyai sok faj esetében jól közelíthetők metapopulációs modellekkel (HANSKI 1999, RYDIN 2009). Képzeljük el, hogy egy faj szempontjából a táj alkalmas foltokból (kolonizációra alkalmas fák) és alkalmatlan mátrixból áll. A kolonizációra alkalmas fák folyamatosan megjelennek, illetve eltűnnek a tájban. Ha a fajnak sikerül kolonizálni egy potenciális foltot, rajta kialakul egy lokális populáció, amely előbb-utóbb szintén eltűnik (vagy megszűnik a szubsztrát, vagy egyéb hatások miatt kipusztul). E lokális populációk együtt metapopulációt alkotnak, amiben a lokális populációk részben eltűnnek, részben keletkeznek. A metapopuláció fennmaradását két tényező határozza meg: egyrészt mennyi a potenciálisan alkalmas folt, másrészt mekkora a valószínűsége, hogy egy alkalmas foltot kolonizál a faj (megtelepedési valószínűség). Populációdinamikai modellek alapján a kolonizált foltok aránya és a megtelepedési valószínűség között egy szigmoid összefüggés áll fenn (7. ábra, HERBEN és SÖDERSTRÖM 1992, SÖDERSTRÖM és HERBEN 1997). Ha a megtelepedési valószínűség alacsony, a faj kipusztul, nem képes a foltokat kolonizálni. Ha a megtelepedési valószínűség elér egy küszöbértéket, akkor a populáció méretét az alkalmas foltok száma határozza meg (nem a terjedés, hanem a szubsztrátum limitál), az összes foltot képes a faj kolonizálni. A megtelepedési valószínűség egy tartományában



7. ábra. Metapopulációs modell alapján a megtelepedési valószínűség és az elfoglalt potenciális foltok aránya közötti összefüggés. A függvény első szakaszában a metapopuláció kihál, harmadik szakaszában a lokális populációk számát a foltok száma korlátozza. A középső szakaszban az elfoglalt foltok arányát a megtelepedési valószínűség határozza meg. Ez függ a faj terjedési képességétől és a potenciális foltok térbeli elhelyezkedésétől és élettartamától (forrás: HERBEN és SÖDERSTRÖM 1992)

a foltok kolonizációját (a populáció méretét) ennek értéke határozza meg, vagyis a kolonizációt a terjedés limitálja. Ennek a terjedés limitált tartománynak a szélessége akkor nő, ha nagy a megtelepedési valószínűség varianciája, vagyis a foltok közötti távolság változatos (a foltok aggregáltak), a foltok élettartama korlátos, fennmaradási idejük változatos, a faj propagulumainak terjedési képessége korlátos, és térben változatos. Több kéreglakó fajnál bizonyították terepi vizsgálatok, hogy érvényesek rájuk a metapopulációs modellek, a potenciális aljzatok kolonizációját a terjedés limitálja, ez határozza meg a regionális populáció (a metapopuláció) túlélését. A *Neckera pennata* epifiton mohafaj megtelepedési valószínűségét egy alkalmas fán elsősorban a táj konnektivitása határozta meg (SNÄLL és mtsai 2004), hasonló eredményeket kaptak több epifiton zuzmófaj és mohafaj esetében, főleg az elsősorban aszexuális propagulumokkal terjedőknél (JOHANSSON és mtsai 2012, LÖBEL és mtsai 2006). A lokális populációk kipusztulása a legtöbb esetben determinisztikusnak bizonyult, vagyis ha egy fát kolonizál egy epifiton faj, az általában túlél rajta amíg a fa (mint aljzat) meg nem szűnik (JOHANSSON és mtsai 2012). Előre mutatva a következő fejezetre, a terjedési korlátozottságot és a metapopulációs modellek érvényességét a korhadéklakó mohák (SÖDERSTRÖM 1989) és zuzmók (CARUSO és mtsai 2010) esetében is igazolták terepi vizsgálatok.

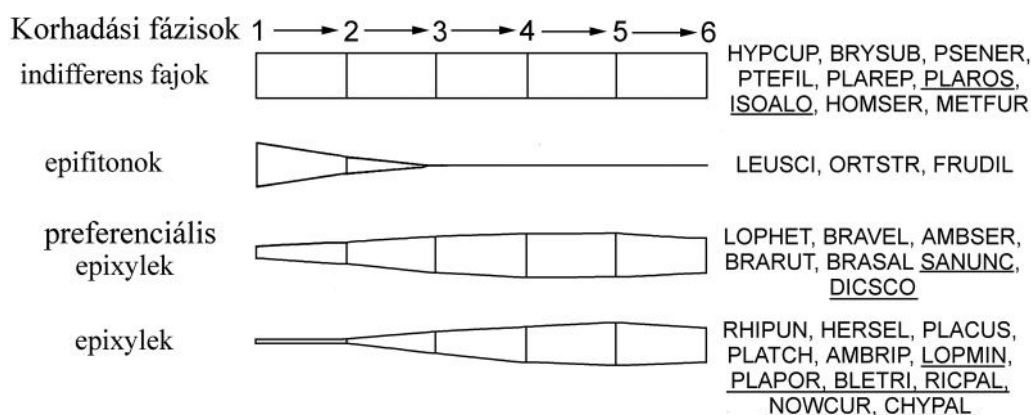
Korhadéklakó közösségek

A természetes erdőknek szerves része a holt faanyag, mennyisége gyakran az élő fatérfogat 15–30%-át is eléri, és változatos formákban (fekvő törzsek, ágak,

álló elhalt fák, élő fák korhadt részei, facsonkok) lehet jelen (CSÓKA és LAKATOS 2014a, CHRISTENSEN és mtsai 2005, BÖLÖNI és ÓDOR 2014). Ezzel szemben a gazdálkodás alatt álló erdőkben ez az aljzat csak igen korlátozottan van jelen, sok esetben hiányzik, ritkán éri el a fatérfogat 5%-át, a természetes viszonyokhoz képest kisebb a fekvő holtfa és a vastag holtfa aránya (BÖLÖNI és ÓDOR 2014). A korhadt faanyag jelentősége igen nagy az erdei biodiverzításban, a leírt eukarióta fajok kb. 10%-a használja valamilyen élelciklusa során a holtfát, amelyek az erdei életközösségekben a fajok harmadát is jelenthetik (STOKLAND és mtsai 2012). Különösen a gombák, rovarok, madarak és denevérek esetében kiemelkedő a korhadt faanyag jelentősége, de a moha- és zuzmóközösség szempontjából is fontos. A közelmúltban jelent meg magyar nyelven egy áttekintő könyv a holtfa biológiai jelentőségéről, valamint a holtfához kötődő élőlénycsoportokról (CSÓKA és LAKATOS 2014b), amelyben jelen fejezet szerzője tárgyalja a holtfa moha- és zuzmóközösségek biodiverzításában betöltött szerepét (ÓDOR 2014). Emiatt e tanulmányban csak röviden mutatom be az ott részletesen tárgyalt összefüggéseket, illetve kiegészítéseket teszek a korábbi tanulmányhoz.

A régóta természetes folyamatoknak kitett, valamint a gazdálkodás alatt álló erdők eltérő holtfa viszonyaiból adódóan, nagyon sok tanulmány igazolta a korhadéklakó moha- és zuzmóközösség elszegényedését gazdasági erdőkben, ami különösen a specialista epixyl májmohák esetében kritikus (LESICA és mtsai 1991, NASCIMBENE és mtsai 2013a, ÓDOR és STANDOVÁR 2001, SÖDERSTRÖM 1988a, STANDOVÁR és mtsai 2006). Számos epixyl mohafaj kihalással veszélyeztetett Európában (ECCB 1995). A korhadéklakó közösségek nem választhatók el élesen a kéreglakó közösségektől, hiszen a korhadás kezdeti szakaszában, amikor még kéreg borítja a korhadt faanyagot, alapvetően a kéreglakó és az opportunisták fajok képeznek rajtuk gyepet. Ennek ellenére a frissen kidőlt fekvő törzseken sok esetben nagyobb borítású mohagyepet találunk, mint az álló fákon, mivel a fekvő faanyag kedvezőbb nedvességszempontokat találunk a talaj közeli helyzet és a vízszintes pozíció miatt. Épp emiatt számos hatás, amit a kéreglakók esetében részletesen tárgyaltam, a korhadéklakó fajokra is igaz, így ezekre csak utalni fogok.

A korhadéklakó moha- és zuzmóközösség összetételét alapvetően meghatározza az aljzat fizikai-kémiai változása, a korhadás folyamata. Ez folyamatos kompozicionális változást (primer szukcessziót) hoz létre a korhadéklakó közösségben, az eltérő igényű fajok irányított változása figyelhető meg, amely finom léptékű eltűnési és megtelepedési események során valósul meg. A frissen kidőlt fákat először kéreglakó fajok kolonizálják, majd a kéreg leesése és a faanyag megpuhulása után jelennek meg a specialista epixyl fajok, amelyet a fa szétesése, talajba süllyedése után a lom-



8. ábra. A korhadó fákon előforduló négy moha fajcsoport általánosított előfordulási valószínűsége a különböző korhadási fázisokban magyarországi természetközeli bükkös erdőrezervátumok esetében. A szalagok vastagsága a valószínűségeknek feleltethető meg. Az ábra baloldalán feltüntettük a csoportokhoz tartozó mohafajok rövidítését, a rövidítések első három betűje a genusz, második három a fajnév eleje, a fajok teljes neve az eredeti forrásban található. Aláhúzással jelöltük a szurdok jellegű élőhelyeket preferáló fajokat (forrás: ÓDOR és VAN HEES 2004)

bos erdőkben edényes növények, a fenyőerdőkben elsősorban talajlakó mohák követnek (KUSHNEVSKAYA és mtsai 2007, McALISTER 1997, MCCOLLOUGH 1948, RASCHENDORFER 1949, SÖDERSTRÖM 1988b). Emellett folyamatosan jelen vannak a korhadási állapot szempontjából indifferens mohafajok, illetve olyan preferenciális epixyl mohák, amelyek kérgen is képesek megjelenni, de nagyobb tömegességgel inkább a korhadékon fordulnak elő. Ezt a szukcessziót Magyarországon először FEHÉR és ORBÁN (1981) írta le a Bükki Óserdőből, a korhadási fázisokhoz mohaközösségeket rendelve, majd ÓDOR és VAN HEES (2004) tanulmányozta, megállapítva különböző mohafajok korhadási fázisokhoz kapcsolódó előfordulási valószínűségeit természetközeli bükkös erdőrezervátumokban. Ennek összefoglalását mutatja a 8. ábra, amely elsősorban a nagyobb fekvő törzsekre érvényes. A zuzmók előnyösebb helyzetben vannak, és többnyire nagyobb tömegességgel jelennek meg az álló korhadó faanyagokon (facsonkokon, tuskókon), mivel a moháknál jobban tudják tolerálni a szárazabb viszonyokat, valamint nagyobb fényigényük is ezt eredményezi (NASCIMBENE és mtsai 2014).

A fák méretének a hatása az epixyl közösségekben hasonlóan jelentkezik, mint az epifiton közösségek esetében, hasonló okokra visszavezethetően (NASCIMBENE és mtsai 2009b, ÓDOR és VAN HEES 2004, ÓDOR és mtsai 2006). Az álló törzsekhez képest a mérethatás sokszor még erőteljesebben jelentkezik, mivel a kisméretű törzsek (ágak) korhadása sok esetben annyira gyors, hogy az aljzat eltűnik, mielőtt mohák (zuzmók) kolonizálhatnák.

A fajok hatása a korhadéklakó közösségekre szintén kimutatható, de jelentősége sokkal kisebb, mint a kéreglakók esetében, vagyis a fajhatás a korhadás előrehaladása során csökken, elsősorban a túlevelű és a lombos fák közötti különbség az, ami folyamatosan megmarad. Túlevelű és lombos fák elegyes állományaiban (pl. jegenyefenyves bükkösökben) kimutat-

ható, hogy a túlevelű fafajon nagyobb arányban találunk specialista epixyl mohákat (főleg májmohákat), míg a lombos fákon több a kéreglakó és az opportunistafaj (főleg lombosmohák, JANSOVA és SOLDAN 2006, TÁBORSKA és mtsai 2015).

A kéreglakó fajok esetében tárgyalt táji léptékben ható jelenség, amely szerint az aljzatok kolonizációját sok esetben a fajok terjedőképessége limitálja a korhadéklakó közösségek esetében még határozottabban érvényesül, mint a kéreglakóknál. Ennek egyik oka, hogy a gazdálkodásból adódóan, a korhadó faanyag (mint aljzat) sokkal diszpergáltabban fordul elő az erdős tájban, mint a megtelepedésre alkalmas élő fatörzsek. A másik ok az aljzat időben korlátozott jelenléte az élő törzsekhez képest. Egy nagyobb bükkötörzs kb. 50 év alatt elkorhad a régiókban (ÓDOR és STANDOVÁR 2003), és ezen az időszakon belül egy-egy mohafaj szempontjából még rövidebb ideig tekinthető a megfelelő fázisban levő kolonizálható aljzatnak. Az epixyl populációk regionális fennmaradásához az aljzat (és ezáltal a lokális populációk) korlátozott élettartama miatt, a holtfa tájszinten folyamatos jelenléte szükséges. Erre világított rá egy európai léptékű vizsgálat, amely különböző régiók természetes bükköseiben vizsgálta a korhadéklakó mohaközösségeket. Azokban a régiókban (pl. Európa atlantikus részén), ahol a holtfa kontinuitás tájszinten megszakadt, a terjedésükben korlátozott, specialista epixyl fajok regionálisan kipusztultak, így jelenleg nem képesek kolonizálni az azóta már rendelkezésükre álló aljzatot, a holtfán elsősorban kéreglakó és opportunistafajokat találunk. Ezzel szemben a holtfa kontinuitást biztosító régiókban (pl. Kárpátok, Dinári-hegység), e közösség sokkal nagyobb diverzitással jelenik meg (HEILMANN-CLAUSEN és mtsai 2014, ÓDOR és mtsai 2006).

A fenti okok miatt a korhadéklakó közösség fennmaradásának biztosításához tájszinten kell gondoskodni a megfelelő aljzatviszonyokról. Ennek egyik ré-

sze, hogy legyenek gazdálkodással nem érintett olyan erdőállományok, amelyekben a holtfa nagy mennyiségű, és változatos formájú megjelenése folyamatosan biztosítható. Emellett azonban fontos, hogy a gazdálkodás alatt álló erdők egy átjárható mátrixot biztosítsanak a korhadéklakó populációknak, vagyis legyen bennük minimális mennyiségű korhadó faanyag. Szerencsére ezek a feltételek hazánk egyes természetvédelmi korlátozások alatt álló területein (pl. az Északi-középhegység egyes tájain) biztosítva vannak, amiben jelentős szerepe vannak az erdőgazdálkodók szemléletében e tekintetben megfigyelhető változásoknak (ÓDOR és BÖLÖNI 2014).

Gyakorlati vonatkozások

Az eddigi fejezetekben külön tárgyaltam a különböző aljzatokon megjelenő erdei moha- és zuzmóközösségeket meghatározó tényezőket. E fejezetben megpróbálom pontokba szedve áttekinteni, hogy ezeket az erdők összetételére, szerkezetére, illetve működésére vonatkozó elemeket hogyan tudja úgy biztosítani az erdőfenntartás (beleértve a természetvédelmi erdőkezelést és a gazdasági rendeltetést kielégítő erdőgazdálkodást egyaránt), hogy növelje e közösségek biodiverzitását. Ennek során kitérek a Magyarországon elterjedt fahasználati módok, illetve az ezeket rendszerbe integráló üzemmódok különböző lehetőségeire. Az epifiton zuzmók esetében NASCIMBENE és mtsai (2013b) kiváló szemléje több olyan gazdálkodási javaslatot is megfogalmazott, amelyek nagymértékben átfednek az általam említett pontokkal, illetve FRANK (2000) és FRANK és SZMORAD (2014) könyvében is nagyon hasonló elvek jelennek meg (más élőlénycsoportok igényeire is alapozva).

1. A fafajdiverzitás, elegyesség biztosítása. Amennyiben az erdőgazdálkodás a természetes felújulásra épít, a fafajdiverzitás, illetve az elegyesség érvényesülését csak „hagyni kell”, megengedve az elegyfafajok nagyobb arányát az idős állományban, a célállomány főfajait támogató szelekció mellett. A célállományt gyakrabban kellene úgy meghatározni, hogy több főfafaj elegyes állományának fenntartása legyen a cél. Hazánkban a bükk és a kocsánytalan tölgy uralta erdők többnyire mesterséges szelekció miatt élesen elkülönülnek, holott a gyertyános-kocsánytalan tölgyesek széles zónájában, a jelenleginél sokkal nagyobb arányban jönnének létre a természetes folyamatokra alapozva e két faj elegyes állományai. Mint a zuzmók esetében kimutattuk, a többnyire második lombkoronaszintet kialakító gyertyán fenntartása is fontos. A fafajdiverzitás biztosítása az erdőben alapvetően a gazdálkodói szemléleten múlik, kevésbé határozza meg az üzemmód, ha a gazdálkodás a természetes felújulási folyamatokra épít, az bármely üzemmódban kialakítható (illetve inkább fenntartható, hiszen kialakítani nem is kell).

2. Nagyméretű faegyedek biztosítása. A nagyméretű, idős (gazdasági vágásérettségi kor feletti) fák hiánya (illetve alacsony denzitása) hazánkban általánosan egy korlátozó tényezője az epifiton diverzitásnak. Ez szálaló üzemmód esetében könnyebben biztosítható, hiszen itt lehetőség van arra, hogy sok faegyed a vágásos üzemmódban alkalmazott véghasználati koránál jóval idősebb korban (pl. 150–200 éves kora között) kerüljön kivágásra, ugyanis ekkor éri el értékesítési csúcspontját. Azonban minden üzemmód esetében megkerülhetetlen e közösség biodiverzitásának fenntartása érdekében, hogy legyenek olyan faegyedek, amelyek sohasem kerülnek kitermelésre. Ez gazdálkodási szempontból minimális bevétel feláldozásával jár csupán, hiszen minden állományban találunk olyan biológiai szempontból fontos, de gazdasági szempontból jelentéktelen egyedeket (pl. az ún. bőhönccöket), amelyek megkímélése gyakorlatilag nem jár gazdasági áldozattal. Vágásos gazdálkodás során a véghasználatok esetében alkalmazott hagyásfák, hagyásfa-csoportok biztosítják a nagyméretű fákat (később a holtfát) a következő generációban, míg szálaló (és átalakító) üzemmódban előre érdemes kiválasztani azokat az egyedeket (vagy területeket) amit nem fog érinteni fahasználat. A hagyásfa-csoportok jelenlegi területi (és fatömeg) arányának növelése lenne a jövőben kívánatos.

3. Cserjeszint biztosítása. A cserjeszint mind az epifiton mind a talajszinten (sziklán, holtfán, talajon) megjelenő moha- és zuzmóközösség esetében kiegyenlített, párás, árnyas erdei mikroklímát biztosít. A cserjeszint kímélésére minden üzemmódban van lehetőség, a felújítás biztosítása mellett. A szálaló és átalakító üzemmódban a térben heterogén, finom léptékű fahasználatok, a cserjeszint és az újulat folyamatos, aggregált jelenlétét biztosítja. Vágásos üzemmód esetében az időben elnyújtott (akár 30–40 évig tartó) felújítási időszak, illetve a térben heterogén módon kivitelezett gyéritések és bontóvágások tudják biztosítani a cserjeszint folyamatos jelenlétét.

4. Korhadó faanyag biztosítása. A korhadó faanyag folyamatos, változatos méretű és korhadási állapotú jelenléte esszenciális az epixyl közösségek fennmaradása szempontjából, de a sziklai mohavegetáció esetében is jelentős hatású. A gazdálkodás alatt álló erdők esetében a fahasználatokon kívüli időszakokban keletkező holtfát érdemes bent hagyni az állományban, hiszen kiszállításuk a legtöbb esetben nem gazdaságos. A már előrehaladottabb korhadási stádiumban levő faanyagot szintén érdemes az állományban hagyni (hiszen gazdasági értéke minimális). Ezekről csak akkor érdemes eltérni, ha ez erdővédelmi szempontból indokolt (ami elég ritka eset pl. friss korhadó faanyag lucosok esetében). Nagyobb katasztrófák után csak onnan érdemes kivinni a keletkezett holtfát, ahol ez gazdaságilag indokolt, ilyen esetekben is célszerű a holtfa bizonyos arányát visszahagyni természetvédelmi szempontból. Nagyobb kiterjedésű

katasztrófák idején, távoli, nehezen megközelíthető területeken érdemes érintetlenül hagyni a keletkezett korhadó faanyagot. Fahasználatok kivitelezése során szintén törekedni kell a kitermelt faanyag egy részének visszahagyására. A nagy fák biztosítását szolgáló eljárások (hagyásfa-csoportok visszahagyása véghasználatok esetén, faegyedek, illetve foltok gazdálkodásból történő kivonása a szálalás során), a holtfa mennyiségének megtartását is biztosítják. Természetvédelmi erdőkezelés során felmerülhet a holtfa keletkezésének felgyorsítása mesterséges beavatkozásokkal is (fák meggyűrűzése, fák kidöntése és visszahagyása, illetve koronák lerobbantása).

5. Heterogén fényviszonyok és erdei mikroklíma biztosítása. Az epifiton közösségek (különösen a mohák) igen érzékenyek a kiszáradásra, az epixyl közösségeknek pedig különösen fontos az árnyas erdei mikroklíma biztosítása. Emellett, mint a zuzmók esetében kifejtettük, a heterogén fényviszonyok kulcsfontosságúak. Ezek azok a tényezők, amelyek biztosításánál alapvető különbség van az üzemmódok között. A heterogén fényviszonyok és az erdei mikroklíma folyamatos biztosítása gyakorlatilag csak folyamatos erdőborítás fenntartása mellett lehetséges. Vágásos üzemmód során a vágásterület éppúgy elviselhetetlen körülményeket biztosít a moha- és zuzmóközösségnek, mint a zárt fiatalosok (vékony- és vastagrudas állományok) kb. 30–50 évig terjedő időszaka. A fajok eltűnését részben a potenciális aljzatok megszűnése (pl. vastagabb fák kitermelése), részben a korlátozó termőhelyi viszonyok okozzák. A középkorú és idős állományokat gyakorlatilag újra kell kolonizálni az epifiton fajoknak. Ezt valamennyire ellensúlyozni képes a vágásos üzemmód mellett a hagyásfa-csoportok visszahagyása, illetve az elnyújtott felújítási időszak.

6. Erdei víztestek kímélése. Az erdei vizes élőhelyek mentén többnyire igen fajgazdag moha- és zuzmóvegetáció alakul ki, mind a fákon, mind az egyéb aljzatokon részben a kedvező mikroklíma, részben a változatos aljzatviszonyok miatt. Ez éppúgy igaz a folyóvizekre (erdei vízmosások, források, szivárgó vizek, kisebb erek, patakok), mint az állóvizekre (pangóvizes mélyedések, lápszemek). Ezek közvetlen környékén érdemes pufferterületeket kialakítani, amelyeket nem érintenek a fahasználatok, vagyis ezeket ki kell vonni a gazdálkodás alól.

7. Erdőfoltok és nagyobb állományok védelmi célú megkímélése. Eddig alapvetően olyan területekről írtunk, amelyek erdőrészlet léptékben gazdálkodás alatt állnak. Nagyon fontos, hogy a gazdasági erdők mátrixában legyenek gazdálkodás alól kivont, faanyagtermelést nem szolgáló állományok. A sziklás, kőgörgeteges termőhelyeken ezek kialakítása talajvédelmi szempontból is indokolt, de a sziklai mohavegetáció folyamatos árnyalását is biztosítják. A sziklai mohavegetáció fennmaradáshoz, az erdő megkímélésén kívül, sokszor aktív természetvédelmi beavatkozások (korlátozások) is szükségesek, sok védett sziklai mohafaj jelenlegi előfordulását a turisztikai hatások (pl. sziklamászás, siklóernyőzés) veszélyeztetik. A véderdőkön felül szükséges további erdőállományok gazdálkodás alól történő kivonása kifejezetten természetvédelmi céllal: erdőrezervátumok, fokozottan védett erdőtümbök, illetve vadonok kialakítása egy természetvédelmi hálózaton belül. Ezek az erdő és az aljzatok kontinuitására érzékeny populációk tartós fennmaradását biztosíthatják, főleg ha az őket körülvevő gazdasági erdők lehetővé teszik a fajok időleges megtelepedését, és a magterületek közötti átjárhatóságot.

A hazai erdős tájak nagy eltérést mutatnak abból a szempontból, hogy mennyire képesek a moha- és zuzmó közösség biodiverzitásának fennmaradását biztosítani. A többnyire ültetvényekből és származék erdőkben álló, szinte teljes mértékben vágásos üzemmódban kezelt sík- és dombvidéki régiókban e tekintetben nagyon kedvezőtlen viszonyok uralkodnak. Az árterek és láperdők esetében kedvezőbb a helyzet, elsősorban a kedvező termőhely, a fák gyors növekedése és a változatos aljzatviszonyok miatt. E területeken az áradások gyakori bolygatásai, valamint a nehéz megközelíthetőség, szinten kedvező élőhelyeket tud biztosítani. A legkedvezőbb körülményeket ma védett hegyvidéki területeinken (Aggteleki-karszt, Börzsöny, Bükk, Mátra, Mecsek, Pilis) találjuk, amelyekben ezt részben a faanyagtermelést nem szolgáló üzemmódú erdők (viszonylagosan) nagy aránya, illetve a gazdálkodás alatt álló erdőkben folyó kíméletes, természetközeli gazdálkodás biztosítja. Mind holtfa, elegyesség és a folyamatos erdőborítás biztosítása tekintetében igen kedvező változások zajlottak az elmúlt évtizedekben Magyarországon, amely a természetvédelem és az erdőgazdálkodás közös érdeme.

Irodalomjegyzék

- ALPERT, P. (1985): Distribution quantified by microtopography in an assemblage of saxicolous mosses. – *Vegetatio* **64**: 131–139.
- BATES, J. W. (2009): *Mineral nutrition, substratum ecology, and pollution*. – In: GOFFINET, B. és SHAW, A. J. (szerk.): *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 248–311.
- BARKMAN, J. J. (1958): *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. – Van Gorcum, Assen, 628 pp.
- BÖLÖNI, J., MOLNÁR, ZS. és KUN, A. (2011): *Magyarország élőhelyei. Vegetáció típusok leírása és határozoja. ANÉR 2011*. – MTA ÖBKI, Vácrátót, 441 pp.
- BÖLÖNI, J. és ÓDOR, P. (2014): *A holtfa mennyisége a mérsékelt övi erdőkben*. In: CSÓKA, GY. és LAKATOS, F. (szerk.): *A holtfa. Silva naturalis Vol. 5. Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron*, pp. 203–217.

- CARUSO, A., THOR, G. és SNÄLL, T. (2010): Colonization – extinction dynamics of epixylic lichens along a decay gradient in a dynamic landscape. – *Oikos* **119**: 1947–1953.
- CHRISTENSEN, M., HAHN, K., MOUNTFORD, E. P., ÓDOR, P., STANDOVÁR, T., ROZENBERGAR, D., DIACI, J., WIJDEVEN, S., MEYER, P., WINTER, S. és VRSKA, T. (2005): Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. – *Forest Ecology and Management* **210**: 267–282.
- COOTE, L., SMITH, G. F., KELLY, D. L., O'DONOGHUE, S., DOWDING, P., IREMONGER, S. és MITCHELL, F. J. G. (2007): Epiphytes of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) plantations in Ireland and the effects of open spaces. – *Biodiversity and Conservation* **16**: 4009–4024.
- CSÓKA, GY. és LAKATOS, F. (2014a): Az erdei holtfa megjelenési formái. – In: CSÓKA, GY. és LAKATOS, F. (szerk.): A holtfa. *Silva naturalis* Vol. 5. Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, pp. 29–36.
- CSÓKA, GY. és LAKATOS, F. (2014b): *A holtfa. Silva naturalis* Vol. 5. – Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, 261 pp.
- DIERSSEN, K. (2001): *Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes*. – J. Cramer, Berlin, 289 pp.
- ECCB (European Committee for Conservation of Bryophytes) (1995): *Red data book of European bryophytes*. – ECCB, Trondheim, 291 pp.
- ELLIS, C. J. (2012): Lichen epiphyte diversity: A species, community and trait based review. – *Perspectives of Plant Ecology Evolution and Systematics* **14**: 131–152.
- ESSEEN, P. A., EHNSTRÖM, B., ERICSON, L. és SJÖBERG, K. (1997): Boreal forests. – *Ecological Bulletins* **46**: 16–47.
- FARKAS, E. (2007): *Lichenológia – a zuzmók tudománya*. – MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, 193 pp.
- FEHÉR, G. és ORBÁN, S. (1981): A bükkü Öserdő korhadó fáinak mohacönológiai vizsgálata. – *Folio Historico-naturalis Musei Matrensis* **7**: 15–28.
- FENTON, N. J. és FREGO, K. A. (2005): Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. – *Biological Conservation* **122**: 417–430.
- FENTON, N. J., FREGO, K. A. és SIMS, M. R. (2003): Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. – *Canadian Journal of Botany* **81**: 714–731.
- FRANK, T. (szerk.) (2000): *Természet – Erdő – Gazdálkodás*. – MME, Pro Silva Hungaria, Eger, 189 pp.
- FRANK, T. és SZMORAD, F. (2014): *Védett erdők természetességi állapotának fenntartása és fejlesztése. Rosalia kézikönyvek 2*. – Duna-Ípoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest, 160 pp.
- FRITZ, Ö., GUSTAFSSON, L. és 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.
- GUSTAFSSON, L. és 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.
- HANSKI, I. (1999): *Metapopulation ecology*. – Oxford University Press, Oxford, 328 pp.
- HEILMANN-CLAUSEN, J., AUDE, E., VAN DORT, K. W., CHRISTENSEN, M., PILTAVER, A., VEERKAMP, M. T., WALLEYN, R., SILLER, I., STANDOVÁR, T. és 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.
- HERBEN, T. és SÖDERSTRÖM, L. (1992): Which habitat parameters are most important for the persistence of a bryophyte species on patchy, temporary substrates? – *Biological Conservation* **59**: 121–126.
- HÜBSCHMANN, A. (1986): *Prodromus der Moosgesellschaften Zentraleuropas*. – J. Cramer, Berlin, Stuttgart, 414 pp.
- JANSOVA, I. és SOLDAN, Z. (2006): The habitat factors that affect the composition of bryophyte and lichen communities on fallen logs. – *Preslia* **78**: 67–86.
- JOHANSSON, V., RANIUS, T. és SNÄLL, T. (2012): Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. – *Ecology* **93**: 235–241.
- 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.
- KIMMERER, R. W. (2005): Patterns of dispersal and establishment of bryophytes colonizing natural and experimental tree-fall mounds in northern hardwood forests. – *Bryologist* **108**: 391–401.
- KIRÁLY, I., NASCIBENE, J., TINYA, F. és ÓDOR, P. (2013): Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. – *Biodiversity and Conservation* **22**: 209–223.
- KÖVENDI-JAKÓ, A., MÁRIALIGETI, S., BIDLÓ, A. és ÓDOR, P. (megjelenés alatt): Environmental drivers of the bryophyte propagule bank and its comparison with ground-floor assemblage in Central European temperate mixed forests. – *Journal of Bryology*.
- KUSHNEVSKAYA, H., MIRIN, D. és SHOROHVA, E. (2007): Patterns of epixylic vegetation on spruce logs in late-successional boreal forests. – *Forest Ecology and Management* **250**: 25–33.
- LESICA, P., MCCUNE, B., COOPER, S. V. és HONG, W. S. (1991): Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. – *Canadian Journal of Botany* **69**: 1745–1755.
- LINDENMAYER, D. B. és FRANKLIN, J. F. (2002): *Conserving forest biodiversity*. – Island Press, Washington, 352 pp.
- LONGTON, R. E. (1992): *The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems*. – In: BATES, J. W. és FARMER, A. M. (szerk.): *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford, pp. 32–76.
- LÖBEL, S., SNÄLL, T. és RYDIN, H. (2006): Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. – *Journal of Ecology* **94**: 856–868.
- MÄGDEFRAU, K. (1982): *Life forms of bryophytes*. – In: SMITH, A. J. E. (szerk.): *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London, pp. 48–58.
- MÁRIALIGETI, S., NÉMETH, B., TINYA, F. és ÓDOR, P. (2009): The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. – *Biodiversity and Conservation* **18**: 2223–2241.
- MCALISTER, S. (1997): Cryptogam communities on fallen logs in the Duke Forest, North Carolina. – *Journal of Vegetation Science* **8**: 115–124.
- MCCULLOUGH, H. A. (1948): Plant succession on fallen logs in a virgin spruce-fir forest. – *Ecology* **29**: 508–513.
- MCGEE, G. G. és 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.
- NASCIBENE, J., MARINI, L. és 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.
- NASCIBENE, J., MARINI, L., MOTTA, R. és NIMIS, P. L. (2009b): Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen

- communities in mature Alpine spruce forests. – *Biodiversity and Conservation* **18**: 1509–1522.
- NASCIMBENE, J., DAINESE, M. és SITZIA, T. (2013a): Contrasting responses of epiphytic and dead wood-dwelling lichen diversity to forest management abandonment in silver fir mature woodlands. – *Forest Ecology and Management* **289**: 325–332.
- NASCIMBENE, J., THOR, G. és NIMIS, P. L. (2013b): Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe – A review. *Forest Ecology and Management* **298**: 27–38.
- NASCIMBENE, J., MARINI, L., CANIGLIA, G., CESTER, D. és NIMIS, P. L. (2014): Lichen diversity on stumps in relation to wood decay in subalpine forests of Northern Italy. – *Biodiversity and Conservation* **17**: 2661–2670.
- NORDÉN, B., PALTTO, H., CLAESON, C. és GOTMARK, F. (2012): Partial cutting can enhance epiphyte conservation in temperate oak-rich forests. – *Forest Ecology and Management* **270**: 35–44.
- ÓDOR, P. (2000): A Kékes Észak erdőrezervátum mohafiórája és mohavegetációjának jellemzése. – *Kitaibelia* **5**: 115–123.
- ÓDOR, P. (2014): *A korhadó faanyag szerepe az erdei növények biodiverzitásában.* – In: CSÓKA, GY. és LAKATOS, F. (szerk.): *A holtfa. Silva naturalis Vol. 5.* Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, pp. 155–170.
- ÓDOR, P. és STANDOVÁR, T. (2001): Richness of bryophyte vegetation in a near-natural and managed beech stands. The effects of management-induced differences in dead wood. – *Ecological Bulletins* **49**: 219–229.
- ÓDOR, P. és STANDOVÁR, T. (2002): Substrate specificity and community structure of bryophyte vegetation in a near-natural montane beech forest. – *Community Ecology* **3**: 39–49.
- ÓDOR, P. és STANDOVÁR, T. (2003): *Changes of physical and chemical properties of dead wood during decay: Hungary.* – Nat-Man Working Report 23, 29 pp., www.flec.kvl.dk/natman/
- ÓDOR, P. és 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., SZURDOKI, E. és TÓTH, Z. (2002): Az Őrségi Tájjelentési Körzet főbb élőhelyeinek mohavegetációja. – *Kanitzia* **10**: 15–60.
- ÓDOR, P., HEILMANN-CLAUSEN, J., CHRISTENSEN, M., AUDE, E., VAN DORT, K. W., PILTAVER, A., SILLER, I., VEERKAMP, M. T., WALLEYN, R., STANDOVÁR, T., VAN HEES, A. F. M., KOSEC, J., MATOCEC, N., KRAIGHER, H. és GREBENC, T. (2006): Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. – *Biological Conservation* **131**: 58–71.
- ÓDOR, P., KIRÁLY, I., TINYA, F., BORTIGNON, F. és 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.
- ORBÁN, S. (1999): *Általános briológia.* – EKTf Líceum Kiadó, Eger, 305 pp.
- PAPP, B., ERZBERGER, P., ÓDOR, P., HOCK, Zs., SZÖVÉNYI, P., SZURDOKI, E. és TÓTH, Z. (2010): Updated checklist and red list of Hungarian bryophytes. – *Studia Botanica Hungarica* **41**: 31–59.
- PETERKEN, G. F. (1996): *Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions.* – Cambridge University Press, Cambridge, 522 pp.
- PODANI, J. (2015): *A növények evolúciója és osztályozása.* – ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, 404 pp.
- PROCTOR, M. C. F. (2009): *Physiological ecology.* – In: GOFFINET, B. és SHAW, A. J. (szerk.): *Bryophyte Biology.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 225–247.
- RANIUS, T., JOHANSSON, P., NICLAS, B. és 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.
- RASCHENDORFER, I. (1949): Beobachtungen über die Besiedlung von modernem Holz mit besonderer Berücksichtigung der adnaten Vereine. – *Österreichische Botanische Zeitschrift* **96**: 232–280.
- RYDIN, H. (2009): *Population and community ecology of bryophytes.* – In: GOFFINET, B. és SHAW, A. J. (szerk.): *Bryophyte Biology.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 393–444.
- SCHAETZL, R. J., BURNS, S. F., JOHNSON, D. L. és SMALL, T. W. (1989): Tree uprooting: review on impacts on forest ecology. – *Vegetatio* **79**: 165–176.
- SCHUCK, A., PARVIAINEN, J. és BÜCKING, W. (1994): *A review of approaches to forestry research on structure, succession and biodiversity of undisturbed and semi-natural forests and woodlands in Europe.* – European Forest Institute, Joensuu, 62 pp.
- SLACK, N. G. (1976): Host specificity of bryophytic epiphytes in eastern north America. – *Journal of Hattori Botanical Laboratory* **41**: 107–132.
- SMITH, A. J. E. (1982): *Epiphytes and epiliths.* – In: SMITH, A. J. E. (szerk.): *Bryophyte ecology.* Chapman and Hall London, New York, pp. 191–228.
- SNÄLL, T., HAGSTROM, A., RUDOLPHI, J. és RYDIN, H. (2004): Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales – importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. – *Ecography* **27**: 757–766.
- SÖDERSTRÖM, L. (1988a): The occurrence of epiphytic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in Northeast Sweden. – *Biological Conservation* **45**: 169–178.
- SÖDERSTRÖM, L. (1988b): Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden. – *Nordic Journal of Botany* **8**: 89–97.
- SÖDERSTRÖM, L. (1989): Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in northern Sweden. – *The Bryologist* **92**: 349–355.
- SÖDERSTRÖM, L. és HERBEN, T. (1997): Dynamics of bryophyte metapopulations. – *Advances in Bryology* **6**: 205–240.
- SPRILLE, T., THOR, G., BUNNELL, F. L., GOWARD, T. és BJÖRK, C. R. (2008): Lichens on dead wood: species-substrate relationships in the epiphytic lichen floras of the Pacific Northwest and Fennoscandia. – *Ecography* **31**: 741–750.
- STANDOVÁR, T., ÓDOR, P., ASZALÓS, R. és GÁLHIDY, L. (2006): Sensitivity of ground layer vegetation diversity descriptors in indicating forest naturalness. – *Community Ecology* **7**: 199–209.
- STOKLAND, J. N., SIITONEN, J. és JONSSON, B. G. (2012): *Biodiversity in dead wood.* – Cambridge University Press, Cambridge, 509 pp.
- SZÖVÉNYI, P., HOCK, Zs. és TÓTH, Z. (2004): Phorophyte preferences of epiphytic bryophytes in a stream valley in the Carpathian Basin. – *Journal of Bryology* **26**: 137–146.
- SZÜCS, P. (2013): *A mohák megjelenését meghatározó egyes ökológiai tényezők vizsgálata a Soproni-hegységben.* – PhD Thesis, Nyugat-magyarországi Egyetem, Sopron, pp. 84.
- TÁBORSKA, M., PRIVETIVI, T., VRŠKA, T. és ÓDOR, P. (2015): Dead wood inhabiting bryophytes and their relationship to tree species and decay stages in natural fir-beech mixed forest in Czech Republic. – *Preslia* **87**: 387–401.
- WEIBULL, H. és RYDIN, H. (2005): Bryophyte species richness on boulders: relationship to area, habitat diversity and canopy tree species. – *Biological Conservation* **122**: 71–79.
- YARRANTON, G. A. és BEASLEIGH, W. J. (1968): Towards a mathematical model of limestone pavement vegetation. I. Vegetation and microtopography. – *Canadian Journal of Botany* **46**: 1591–1600.

Effects of forest management on the biodiversity of bryophytes and lichens

Péter Ódor

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

This review gives an overview about the effects of forest management on bryophyte and lichen biodiversity. It discusses the temperate region with a focus on Hungarian conditions. The two phylogenetically different organism groups have common sensitivities to forest conditions because of their ecophysiological similarities. The study details the effects of tree species composition, forest structure and forested landscape on these organisms separating assemblages on different substrates: rock, soil, bark and decaying wood. It gives practical suggestions for forest management for the maintenance of a favourable conservation status for these organism groups. For epilithic communities, preserving the substrate (rocks) and sustaining the permanent shade of the canopy is important in forestry systems without timber production. For terricolous assemblages, fine-scale soil disturbances are necessary, because the accumulation of deciduous litter inhibits their colonization. For epiphytic and epixylic assemblages, the main drivers of biodiversity processes are the following: (1) tree species diversity; (2) presence of large old trees; (3) permanent, aggregated presence of shrub layer; (4) permanent presence of dead wood in different conditions; (5) providing heterogeneous light conditions and forest microclimate; (6) discarding timber production near water bodies in forests; (7) establishing a forested landscape structure of set-aside forest stands for conservation purposes occurring in a matrix of managed forests. Continuous cover forestry systems (like tree selection) can more easily provide these conditions than shelterwood forestry systems. However, in case of the second system, many elements of these conditions can be established by the extension of the regeneration period; applying spatially heterogeneous, fine-scale logging activities; leaving retention tree groups after final cutting.

Key words: bryophytes, lichens, forest management, tree species diversity, stand structure, epiphyte, epixylic, dead wood, temperate forests