

Az erdei biodiverzitást meghatározó tényezők az Őrségi Nemzeti Parkban

Természetvédelmi biológiai esettanulmány sok élőlénycsoport figyelembe vételével

Ódor Péter

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

A faállomány és az erdei biodiverzitás összefüggéseit vizsgáltuk az Őrségi erdőkben több élőlénycsoportra vonatkozóan (lágyszárúak, újulat, mohák, zuzmók, nagygombák, szaproxyl bogarak, futóbogarak, pókok, madarak). Fajsám, fajösszetétel és funkcionális összetétel szempontjából tártuk fel a közösségeket meghatározó háttérváltozókat. A faállomány összetétele és szerkezete mellett vizsgáltuk a fény-, mikroklíma-, talaj- és avarviszonyokat, táji és történeti tényezőket.

Biodiverzitás szempontjából legfontosabb tényezőnek a fafaj diverzitás bizonyult, amely növelte a lágyszárúak, a magoncok, a talajlakó és kéreglakó mohák, a kéreglakó zuzmók és pókok diverzitását. Az odúlakó madarak esetében a fák mérete volt a legfontosabb faktor. A cserjeszint denzitása növelte a talajlakó és kéreglakó mohák, a kéreglakó zuzmók, a pókok, a futóbogarak fajgazdagságát. A fény mennyisége és mintázata meghatározta a lágyszárúak, magoncok és kéreglakó zuzmók diverzitását. A hűvös mikroklíma volt a legfontosabb faktor a mikorrhizás és a talajlakó szaprotróf nagygombák esetében. A holtfa a talajszint mohaközössége, a fán élő nagygombák és az odúlakó madarak esetében volt fontos. A táji és történeti változók jelentősége kisebbnek bizonyult, mint az aktuális állományszintű változóké.

Gyakorlati szempontból a régióban a legfontosabb tényező az elegység, a cserjeszint, a heterogén fényviszonyok, a holtfa és az erdei mikroklíma. Ezeket a feltételeket elsősorban a folyamatos erdőborítást biztosító szálaló üzemmód tudja biztosítani.

Kulcsszavak: erdei biodiverzitás, erdőgazdálkodás, faállomány, Őrségi Nemzeti Park, edényes növények, mohák, zuzmók, gombák, bogarak, pókok, madarak.

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) vizsgálnak. Azonban ez nem csak az erdőökológia és a természetvédelmi biológia, hanem a természetvédelem és az erdőgazdálkodás alapkérdése is, hiszen minden olyan erdőkezelésnek az ökológiai alapját teremti meg, amely a gyakorlati beavatkozások során figyelembe veszi az erdei biodiverzitás fenntartását, növelését.

Az erdőkben a biodiverzitást meghatározó tényezők közül kiemelt jelentőségű a faállomány. Sok élőlénycsoport közvetlen trofikus összefüggésben van a faállománnyal, az erdő fáinak különböző részeit fo-

gyasztják (pl. lombfogyasztó ízeltlábú csoportok; fák kérgét illetve osztódó szöveteit fogyasztó bogarak; rügyekkel, levelekkel táplálkozó nagyvadak), gazda-parazita (pl. fatestben fejlődő patogén gombák), vagy szimbionta (pl. fákkal ektomikorrhizát képező gombák) kapcsolatban vannak a fákkal (THOMAS és PACKHAM 2007). A kéreglakó zuzmóknak és moháknak a faállomány biztosítja az aljzatot, életteret (BARKMAN 1958, ELLIS 2012). A rágcsáló kisemlősök és számos madár esetében a fásszárúak termései, magjai képezik a fő táplálékforrást. Több élőlénycsoport számára a faállomány biztosítja a búvó- és szaporodó helyet: az erdei madarak legnagyobb része vagy a fába vájt odúkban költ, vagy a faállomány biztosítja számukra a fészkelőhelyet, és szintén a fában megjelenő odúkhöz kötődnek az erdei denevérek is (FRANK 2000). A faállomány közvetett hatásai pedig szinte az összes erdei élőlénycsoportra kihatnak. Az erdei növények mennyiségét, összetételét és mintázatát alapvetően meghatározzák az erdei fény- és mikroklíma viszonyok, amelyet elsődlegesen szintén a faállomány alakít ki (HART és CHEN 2006, WHIGHAM

2004). Ezáltal a faállomány nagymértékben meghatározza a fák újulatának, a cserjeszintnek és az erdei lágyszárúaknak a mennyiségi és minőségi jellemzőit. Az avarprodukciónak a mennyisége és minősége szintén elsősorban a faállománytól függ, így annak közvetett hatása van a talajlakó életközösségek jellemzőinek kialakításában, valamint a talaj tápanyagforgalmában (THOMAS és PACKHAM 2007). A faállomány jellemzői (megléte, minősége, vagy hiánya) meghatározóak az erdőtalajban zajló talajképződési és talajdegradációs folyamatokban is (STEFANOVITS és mtsai 1999). 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 (CSÓKA és LAKATOS 2014). Az utóbbi években kezdték felismerni a holtfa óriási jelentőségét az erdei biodiverzításban. Nem gondolnánk, hogy az erdőben megjelenő fajok több mint a fele kötődik a holtfához obligát módon, vagy részlegesen (STOKLAND és mtsai 2012). Ez különösen akkor megdöbbentő, ha belegondolunk, hogy a holtfát sokszor nélkülöző gazdasági erdőkből ez az élővilág gyakorlatilag hiányzik.

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 erdőterületeket is többnyire érték a múltban emberi hatások. Még a közvetlen emberi hatásokat elkerülő őserdő maradványok is ki vannak téve az ember tájtalakító hatásainak, az özönfajok inváziójának, vagy olyan térbelileg durva léptékben érvényesülő hatásoknak, mint pl. 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 alakítja ki (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 a jellemzők. 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 és KENDERES 2003).

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 (LIN-

DENMAYER és FRANKLIN 2002). A nagyobb testű növényevők és ragadozók (madarak, emlősök) tevékenysége hatalmas (több száz, vagy több ezer hektáros) területen zajlik. Az élettevékenységüket viszonylag kis területre korlátozó állatok, vagy a helytülő növények és gombák esetében is fontosak az erdős táj elemei a terjedési, kolonizációs folyamatokban, de befolyásolja a táji környezetet a populációkat meghatározó predációs és kompetíciós viszonyokat, az inváziót stb. is. A természetes folyamatok által kialakított erdős táj is különböző élőhelyfoltok mozaikjából állt, elsősorban a heterogén termőhelyi viszonyok, illetve a térben és időben elkülönülten ható bolygatási események miatt. Ezt a táji heterogenitást nyilván más-képp képezték le az eltérő területhasználatú és élőhelyi igényű populációk (pl. egy nagytestű ragadozó madár, vagy egy szécinege). Az emberi tevékenység során az erdőbelsőhöz adaptálódott populációk fennmaradását biztosító élőhely a tájban jelentős mértékben fragmentálódott, és nagy arányban jelentek meg olyan táji elemek, amelyek a populációk 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 élőhelyfoltok közötti átjárhatóságot a vonalas emberi létesítmények is akadályozzák, mint az utak, vasutak, kerítések. Az egy-egy erdőállományban megfigyelhető biodiverzitást egyaránt meghatározzák a jelenlegi lokális és táji tényezők, de ugyanígy az adott erdőállomány és az erdős táj múltbeli állapota (az egykori tájhasználat) is. A múltbeli és jelenlegi táji biodiverzitást feltáró 42 vizsgálatból 38 esetben kimutatható volt az úgynevezett késleltetett kihalás jelensége (KUUSSAARI és mtsai 2009). Ez azt jelenti, hogy a táj múltban történt degradációjának (élőhelyek megszűnésének, kedvező élőhelyek fragmentációjának) hatása nem azonnal jelentkezik, az átalakított táj fragmentumai még sokáig őrzik az egykori biodiverzitás elemeit. Ez azonban átmeneti állapot, a fajok lokális kihalása a megmaradt fragmentumokban csak idő kérdése. Ezt főleg specialista, nagy generációs idejű és rosszul terjedő fajoknál mutatták ki, pl. erdei lágyszárúak, epifiton makrozuzmók és taplógombák esetében (KUUSSAARI és mtsai 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 finansziális 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 igényeit is figyelembe veszi. 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 fajegyüttesek meglétén illetve hiányán alapuló (kompozicionális), az élőhely 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-, ernyő- és kulcsfajok jelentőségéről és korlátjairól bővebben olvashatunk STANDOVÁR és PRIMACK (2001) tankönyvének második fejezetében. 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 nagy földrajzi léptékben sokan használják a védett területek hálózatának tervezésekor (és felülvizsgálatakor), hiszen ez esetben néhány (jól feltárt) fajegyüttes 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, másképp kifejezve a különböző élőlénycsoportok jellemzői viszonylag erős korrelációt mutatnak (LEWANDOWSKI és mtsai 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. Általánosan elmondható, hogy az erdők esetében a különböző szerkezeti jellemzők és egy-egy élőlénycsoport biodiverzitása között sokkal erősebb összefüggések mutathatók ki, mint az élőlénycsoportok között (BLASI és mtsai 2010, BERGLUND és JONSSON 2001, IRWIN és mtsai 2014, JONSSON és JONSELL 1999). Vagyis az erdőszerkezet jellemzői (akár állomány, akár tájléptékű jellemzőket alkalmazunk) viszonylag jó indikátorainak bizonyultak az erdei biodiverzitásnak. Mivel ezek közül sok a viszonylag könnyen mérhető jellemző, számos gyakorlatban használható rendszer született az erdők természetességi állapotának szerkezeti változókon alapuló értékelésére (BARTHA és mtsai 2007, GEBUREK és mtsai 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 ele-

mekre érzékenyek, ahhoz, hogy megtaláljuk az erdei biodiverzitás fenntartásához (növeléséhez) szükséges legfontosabb szerkezeti indikátorokat, több élőlénycsoportra vonatkozó kutatások szükségesek. Ráadásul sok esetben ezek az összefüggések regionálisan eltérhetnek. Vagyis egy védett természeti terület kezelése szempontjából a legideálisabb, ha az adott régióra vonatkozóan rendelkezik a kezelő sok élőlénycsoportra vonatkozó szerkezeti indikátorokkal. Jelen esettanulmány ennek a gyakorlati kihívásnak próbál megfelelni.

Az Őrségi Idős Fenyőegyes lombdökre 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 szempontokat (vizsgálhatóság, megfelelő szakember megléte) is figyelembe vettünk a kiválasztás során. A fotoszintetizáló organizmusok közül belekerült a vizsgálatba a növényi biodiverzitás jelentős részét adó, és természetvédelmi szempontból kiemelt jelentőségű lágyszárú aljnövényzet, az erdők természetes regenerációjában kulcsszerepet betöltő újulat és cserjeszint, az Őrségben ökoszisztéma funkció szempontjából is jelentős talajszintben megjelenő mohaközösség (talajon, valamint fekvő faanyagokon megjelenő fajok), valamint a fák törzsét benépesítő kéreglakó moha- és zuzmóközösség. A gombák esetében külön élőlénycsoportként kezeltük a talajlakó szaprotróf, a talajlakó mikorrhizás és a fában élő (szaproxyl) nagyomba közösségeket (a parazitákat is ide sorolva). Az állatcsoportok közül bekerültek a vizsgálatba a talajszintben 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 fajösszetételét, a faállomány méretét (átmérő, magasság) szerinti megoszlását, az alsóbb szintek (cserjeszint, gypszint, mohaszint) tömegességét (ezek az élőlénycsoportok között is megjelennek, de más élőlénycsoportoknál, mint háttérváltozók is használhatók). 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 az élőlénycsoportok, illetve mely élőlénycsoportok mutatnak a legtöbb másikkal összefüggést.

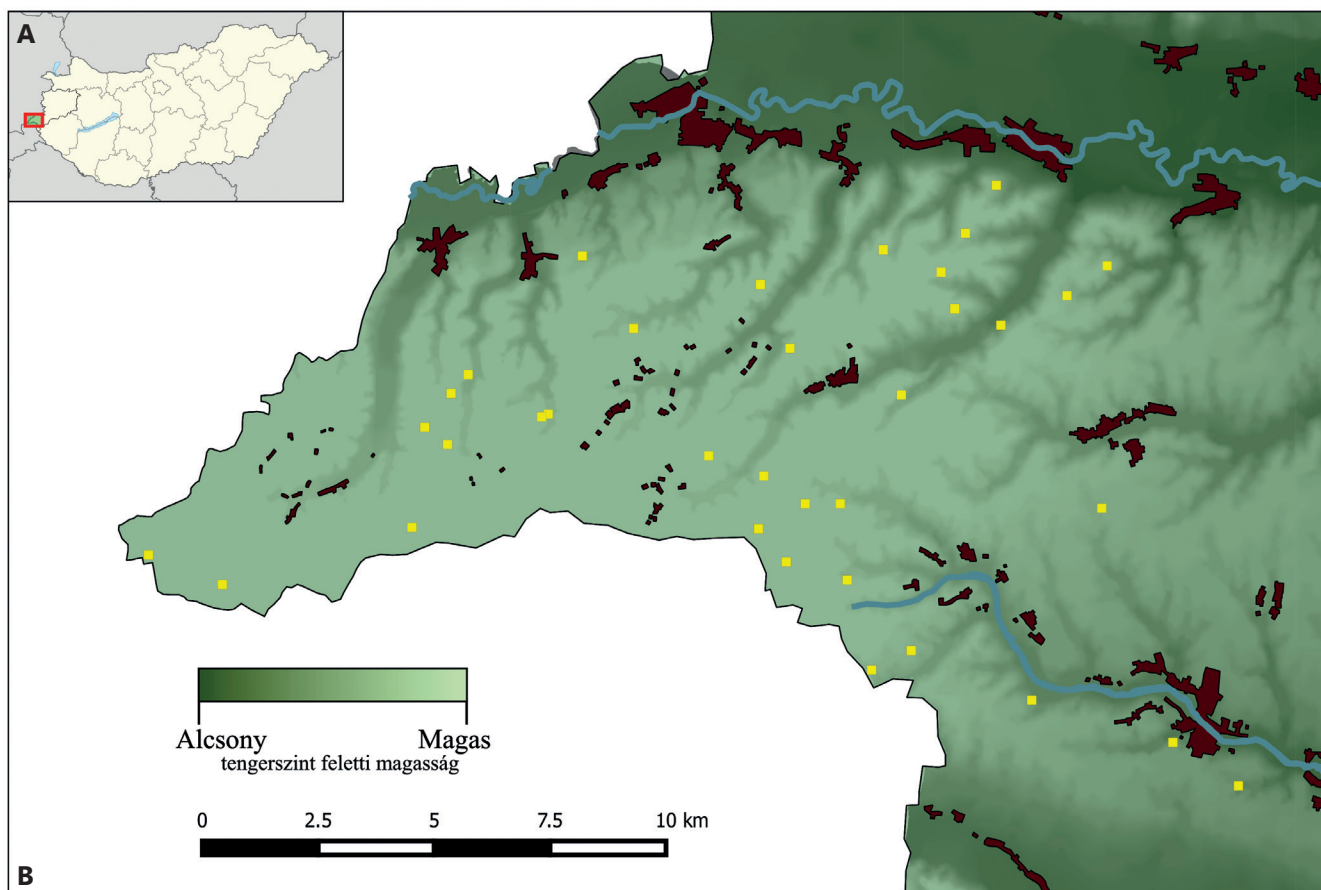
E tanulmányban bemutatott eredmények már jelent nemzetközi publikációkon alapulnak a talajszint mohái (MÁRIALIGETI és mtsai 2009), a kéreglakó mohák és zuzmók (KIRÁLY és ÓDOR 2010, KIRÁLY és mtsai 2013, NASCIMBENE és mtsai 2012, ÓDOR és mtsai 2013), a gombák (KUTSZEGI és mtsai 2015, SILLER és mtsai 2013), a pókok (SAMU és mtsai 2014), a szaproxyl bogarak (LAKATOS és mtsai 2014), a madarak (MAG és ÓDOR 2015), valamint a háttérváltozókra vonatkozóan a fényviszonyok esetében (TINYA és mtsai 2009a,b). A többi élőlénycsoportra vonatkozó eredmények a tudományos publikációk különböző fázisaiban (előkészítés alatt, bírálat alatt, revízió alatt) vannak. A még publikálatlan (illetve csak konferenciákon bemutatott) eredmények részletesen megtalálhatók a kutatás honlapján (<http://orserdo.okologia.mta.hu/>).

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 Őriszentpéter–Rábagyarmat vonal határolja, területe hozzávetőlegesen 13 km × 24 km (1. ábra, É 46°51′–55′, NY 16°07′–23′). Földrajzi besorolás szerint a Nyugat-magyarországi-peremvidék nagytájba, ezen belül a Vasi-hegyhát és a Felső-Zala-völgy kistájba 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. Az alapkőzetet üledékes kőzetek alkotják elsősorban kavics, de előfordul agyag és homok is (BERKI és mtsai 1995, 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 nyugatabbra eső Vendvidéken erőteljesebb a szubalpin klímahatás, ez a régió hűvösebb, párásabb és csapadékosabb a keletebbre fekvő Őrségnél. 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 dombhátakon 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 (BERKI és mtsai 1995, TÍMÁR 2002).

A dombhátakon savanyú talajú, illetve mezofil lomberdőket találunk, amelyekben változatos elegyarányjal 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, főbb elegyfajok a rezgő nyár (*Populus tremula*), 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 lomberdők (*Oxalis acetosella*, *Ajuga reptans*, *Galium odoratum*) és a savanyú talajú erdők (*Galium rotundifolium*, *Luzula luzuloides*, *Carex pilulifera*) növényei. Az erdők nagy része a bükkösök (K5), gyertyános-kocsánytalan tölgyesek (K2), mészkerülő bükkösök (K7a) és mészkerülő gyertyános-kocsánytalan tölgyesek (K7b) és mészkerülő erdeifenyvesek (N13) kategóriákba tartoznak a fajok elegyarányától, a termőhelytől és az aljnövényzettől függően (BÖLÖNI és mtsai 2011). Az erdők részletes leírása TÍMÁR és mtsai (2002) munkájában olvasható. A mohaszint a lombos fák uralta állományokban gyér, elsősorban korhadó faanyag (*Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium velutinum*), és nyílt talajfelszíneken (*Atrichum undulatum*) jelenik meg, de jelentősebb fenő elegyarány esetén folytonos mohataró is kialakulhat a talajszinten (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum formosum* dominanciával (ÓDOR és mtsai 2002). A völgyekben elsősorban kaszálásal kezelt réteket találunk melyek főbb típusai a lápi zombékosok (B4), nem zombékoló magassárrétek (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 és mtsai 2011). A terület erdőszültsége magas (80%), a rétek aránya 9%, a szántók aránya alacsony (7%), ezeket elsősorban a dombhátakon és lejtőkön alakították ki (DÖVÉNYI és mtsai 2010).



1. ábra. A vizsgált terület földrajzi elhelyezkedése (A) és a mintaterületek elhelyezkedése a régióban (B).

A táj vegetációját (mind a megjelenő vegetációtípusokat, mind azok összetételét és szerkezetét) nagymértékben meghatározza a területen évszázadok óta jelen lévő emberi tájhasználat. A régió tájhasználat történetéről részletesen olvashatunk BARTHA (1998), GYÖNGYÖSSY (2008), PETHŐ (1998), TÍMÁR (2002), TÍMÁR és mtsai (2002), és VÖRÖS (1970) 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 erdeifenyvesek nagy területi borítása mennyiben tekinthető a korábbi fenyő–nyír kor reliktumának (PÓCS 1968), vagy az intenzív emberi használat hatására terjedt el az irtásgazdálkodás időszakában (TÍMÁR 2002). A XI–XVIII. 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 gazdálkodás jelentős bolygatással, folyamatos tápanyagelvonással és erózióval járt, ami kedvezett a tápanyagszegény

viszonyokat jól tűrő és pionír jellegű fajoknak pl. erdeifenyő, csarab, sok acidofrekvens növény. Ezt fokozta a szántókon a bakháta kialakítása, amely tovább növelte az eróziót, az erdőkben pedig a rendszeres alomszedés. A XIX. században az irtásgazdálkodás megszűnt, a tájhasználati módok stabilizálódtak. A települések körül állandósultak az intenzíven használt szántók, rétek, kaszálók, az erdők művelése állandósult, azokat alapvetően kisparaszti szálalással kezelték. Ez az erdő bölcs, de kvantitatív tervezés nélküli hasznosítását jelentette, megtartották a folyamatos erdőborítást, a faanyagtermelés kiszolgálta a mindenkori paraszti igényeket (tüzelő, időnként épületfa), biztosítva az erdő értékének megtartását a család későbbi generációinak számára. Emellett az alomszedés és egyéb másodlagos erdőkiélések (pl. gyantagyűjtés) 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, sarjzattatás, egyéb erdőkiélések megszűntek, illetve visszaszorultak. Napjainkban e változások hatására nő az erdőkben a lombos fafajok elegaránya, és szorulnak vissza az aljnövényzetben az acidofrekvens növények.

Adatgyűjtés módszerei

A vizsgálat során igyekeztünk lehatárolni azokat az erdőállományokat (alapsokaságot), amelyekre a feltejt kérdések vonatkoznak. Ennek a vizsgált régió idős, felszíni víz által nem befolyásolt 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 vehetők össze a régióban még mindig jelen levő kisparaszti szálaló erdőkkel, csak az idős állományokat vontuk be a vizsgálatba. A felszíni víz által befolyásolt erdőket (pl. ligeterdőket, láperdőket) 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 ahhoz 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 fafajösszetelű erdeit reprezentálja (lefedve a területre jellemző főbb fafaj kombinációkat). Emiatt az erdőrészeket csoportosítottuk a három legfontosabb fafaj: tölgy (kocsánytalan és kocsányos tölgy), bükk és erdeifenyő elegyaránya alapján, monodomináns és elegyes állomány kombinációkat hozva létre. Az így kialakított csoportokból választottunk ki random módon 35 erdőrészt, vagyis rétegzett random mintavételt hajtottunk végre. A kiválasztott erdőrészek minimum 500 m-re helyezkedtek el egymástól, a térbeli autokorreláció lehetőség szerinti csökkentése érdekében (1. ábra).

Minden kiválasztott erdőrésztben egy 40 m × 40 m-es mintaterületet jelöltünk ki, amely jól reprezentálja az erdőrészt faállomány és termőhelyi viszonyait, az erdőbelsőben helyezkedik el, nem tartalmaz közelmúltbeli emberi létesítményeket (út, tűzrakóhely stb.). A faállományra vonatkozó felmérések ezen a területen zajlottak. Ennek közepén lehatároltuk egy 30 m × 30 m-es mintaterületet, ebben végeztük a különböző élőlénycsoportok mintavételét. 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 átmérőjét, magasságát (Vertex III ultrahangos famagasságmérő segítségével), meghatároztuk fafaját. Fafaj specifikus függvényeket használva megállapítottuk a faegyedek törzstérfogatót (SOPP és KOLOZS 2000). A felmért adatok alapján kifejeztük a faegyedek denzitását, a fafajok elegyarányait (térfogató alapján), a fafaj számot, valamint a fafaj diverzitást a térfogatóarányok 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 > 50 cm) denzitását és a körlepősszeget. Az álló holtfa egyedet az élő faállománnyal együtt felvételeztük, facsonkok és tuskók esetén térfogatókat 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 darabokat felvételeztük a 30 m × 30 m-es mintaterületen, a darabok térfogatót átmérő és hossz mérések alapján számoltuk ki. A holtfa adatok alapján megadtuk a fekvő és az álló holtfa egységnyi területre vonatkoztatott térfogatót (1. táblázat). A cserjeszint elemeinek az 5 cm DBH-t el nem érő, de a 0,5 m-es magasságot meghaladó fásszárú egyedet (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.

A fényviszonyok jellemzésére LAI-2000 Plant Canopy Analyzer műszerrel mértük a relatív diffúz fényt 1,3 m-es magasságban. Ez a lombkorona feletti és a lombkorona alatti diffúz fény arányát (a lombkorona által átengedett diffúz fény arányát) fejezi ki százalékos értékben (TINYA és mtsai 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 mérése 2006 és 2007 során történt.

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 (gyep, 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 a mintaterület erdő volt-e a vizsgált időszakban, vagy nem (1. táblázat).

1. táblázat. A modellek során használt környezeti változók

Környezeti változó	Egység	Átlag (tartomány)	Transzformáció
FAFAJ-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
Körlopösszeg	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)	–
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 (rétek, szántók, belterületek)	%	4,72 (0,00–45,25)	–
Táji elemek diverzitása (Shannon)	–	1,114 (0,108–1,858)	–
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)	–
Míntaterület 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 P tartalom	mg P ₂ O ₅ /100 g	4,29 (1,96–9,35)	–
Talaj 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 talaj és avar jellemzőket mintaterületenként 5 db, szisztematikusan elhelyezett mintapont alapján vizsgáltuk. A minták feldolgozása során megállapítottuk az egységnyi felületre jutó avartömeget, a lombavar arányát, a pH-t (vízben), a szerves szén és nitrogén tartalmát. Ugyanezekben a pontokon a feltalaj 0–10 cm-es rétegeből 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 tartalmát határoztuk meg (1. táblázat). Az 5 mintaponton mért adatokat mintaterületenként átlagoltuk. A pH-t vizes szuszpenzióból potenciometrikus pH mérővel, a hidrolitos és kicserélődési aciditást titrálásos módszerrel (BELLÉR 1997), az agyag-iszapfrakció arányát ülepítési módszerrel (COOLS és mtsai 2010), a szerves szén és nitrogén mennyiséget száraz égetéses elemzés során Elementar Vario EL III CNS készülékkel, az ammónium-laktát (AL)-oldható foszfortartalmat kolorimetriás módszerrel, a káliumtartalmat emissziós lángfotometriai módszerrel állapítottuk meg (BELLÉR 1997). A talaj terepi mintavételezése 2009-ben történt.

A mikroklíma változók közül a léghőmérsékletet és a relatív páratartalmat mértük a mintaterületeken Voltcraft DL-120 TH mérő és adatrögzítő eszközzel 1,3 m magasságban. Egy mintaterületen egy alkalommal 24 órán át végeztünk méréseket 5 perces rögzítési gyakorisággal. Öt napon belül mértük a mikroklímát minden mintaterületen, ez alatt két mintaterületen folyamatos, időben szinkronizált referencia mérést 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 esetében is az adatok átlagának és tartományának referenciától való eltérését használtuk (1. táblázat).

A gyepszint és a mohaszint felvételezése a 30 m × 30 m-es mintaterületen történt 2006 június-júliusában. A gyepszintbe belekerültek a lágyszárúak és a 0,5 m-es magasságot el nem érő fásszárúak (fa- és cserjefajok, továbbiakban újulat). A felvételezés során a 30 m × 30 m-es területet felosztottuk 36 db érintkező 5 m × 5 m 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 rögzítve a fajok borítását (MÁRIALIGETI és mtsai 2009). A gyepszint és a mohaszint borítását egyes élőlénycsoportok esetében felhasználtuk, mint háttérváltozót is (1. táblázat).

A fán élő mohák és zuzmók felvételezéséhez külön módszert alkalmaztunk. A 30 × 30 m-es mintaterüle-

ten 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, ezt az adatmátrixot használtuk az elemzés során (KIRÁLY és ÓDOR 2010, KIRÁLY és mtsai 2013, NASCIMBENE és mtsai 2012, ÓDOR és mtsai 2013).

A nagygombák esetében mintaterületenként a 36 db szisztematikusan kihelyezett 5 m × 5 m-es kvadrátban rögzítettük a gombafajok termőtesteinek jelenlétét. A mintavételt háromszor végeztük el 2009 augusztusában, 2010 májusában és 2010 szeptember-november időszakában. Ezáltal a gombafajok tömegességét a mintaterületeken lokális frekvencia értékkel fejeztük ki a kvadrátokban történt észlelés alapján, egy faj maximális lokális frekvenciája 108 (3 × 36) lehetett. A nagygombafajokat három nagy funkcionális csoportba soroltuk, és ezeket önállóan elemeztük: talajlakó szaprotrófok, fánélő gombák, ektomikorrhízis gombák (KUTSZEGI és mtsai 2015).

A pókok mintavételezésére két módszert alkalmaztunk: talajcsapdás, és kézi motoros rovarszippantóval történő gyűjtést. Mindkét mintavételt elvégeztük 2009 júniusában, októberében és 2010 novemberében, csak a talajcsapdás gyűjtést megismételtük 2012 májusában. A talajcsapdák esetében mintaterületenként 5 ponton helyeztünk ki gyűjtőedényt szisztematikusan elrendezésben, 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 fajtát. A kétféle módszer különböző időpontokban gyűjtött részmintáinak adatait összegezve, mintaterületenként megállapítottuk a fogott pókfajok egyedszámát, ezt az adatmátrixot használtuk a további elemzések során (SAMU és mtsai 2014).

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

A szaproxyl bogarak vizsgálata során fogófás mintavételt alkalmaztunk. Minden mintaterületre egy példányt helyeztünk ki erdeifenyő, kocsánytalan tölgy és bükk fogófákból 2010 februárjában. A fogófákat kihelyezés előtt frissen vágta ki, hosszuk 80 cm, átmérőjük 20–30 cm volt. A fogófákat 2010 májusában (erdeifenyő) illetve júniusában (bükk, tölgy) szedtük be, majd 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 és mtsai 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, egyszer április 10 – május 10, egyszer május 11 – június 10 között). A két észlelés közül mindig a nagyobb egyedszám érték került be a madárfajok mintaterület szintű adatmátrixába, amelyet az elemzés során használtunk (MAG és ÓDOR 2015).

Adatfeldolgozás módszerei

Minden vizsgált élőlénycsoport esetében feltártuk, hogy mely háttérváltozók bizonyultak a legfontosabbnak a fajszám és a fajösszetétel szempontjából. 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 modellek során a fajszám háttérváltozókkal lefedett varianciáját (determinációs koefficiens, a modellek magyarázó erejét mutatja), a modellekbe került háttérváltozók súlyát (lefedett variancia), és irányát (fajszámot növelik, vagy csökkentik). A modellek építése előtt a fajszám adatokat „ln” transzformáltuk, a háttérváltozókat pedig standardizáltuk. A normalitás biztosítása miatt egyes háttérváltozók esetében is „ln” transzformációt alkalmaztunk. A statisztikai úton történő modellszelekció előtt a háttérváltozókat szelektáltuk 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).

Minden élőlénycsoport esetében a fajösszetétel meghatározó háttérváltozók feltárásához direkt ordinációs módszert, redundancia analízist (RDA) alkalmaztunk (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, egyed-

szám, lokális frekvencia). A tömegesség adatokat elemzés előtt „ln” 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 modellekbe 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 modell szelekció során a földrajzi koordináták szignifikánsnak bizonyultak, azokat kovariánsként alkalmaztuk (kiiktatva hatásukat a modelltől).

Vizsgáltuk az élőlénycsoportok közötti összefüggéseket mind a fajszámok, mind a fajösszetétel esetében. A fajszámok esetében ez korreláció elemzéssel történt Holm korrekciót alkalmazva (REICZIGEL és mtsai 2007), a fajösszetétel esetében pedig mátrix korrelációt és Mantel tesztet alkalmaztunk (PODANI 1997). Összehasonlítottuk az élőlénycsoportok fajszámait mind a teljes minta, mind mintaterület szintjén, 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 és mtsai 2011), az ordinációkhoz Canonco for Windows 4.5 programcsomagot használtunk (TER BRAAK és SMILAUER 2002).

Eredmények és megvitatásuk

Fajszámokat tekintve az élőlénycsoportok közül kiemelkedik a fán élő és az ektomikorrhizas gombák diverzitása, a teljes fajszámot, egy mintaterületet, illetve a béta diverzitást nézve egyaránt (2. táblázat). Teljes fajkészletet tekintve 100 körüli, mintaterületre vonatkozóan 20 körüli fajszámot mutatnak a lágyszárúak, a talajlakó szaprotróf gombák és a pókok (az első két csoportnál a béta diverzitás kifejezetten magas). A többi élőlénycsoport esetében a fajszámok alacsonyabbak. Természetesen a különböző élőlénycsoportok fajszám adatai csak tájékoztató jellegűek, azok nem vethetők össze az eltérő mintavételi módok és intenzitások miatt.

Az élőlénycsoportok fajszámát meghatározó főbb háttérváltozókat és azok fontosságát a regressziós modellek alapján a 3. táblázat foglalja össze, míg a fajösszetételüket meghatározó háttérváltozók az RDA alapján a 4. táblázatban találhatók.

A lágyszárúak fajszámát elsősorban a fény mennyisége és a fafajszám növeli, és ugyanez a két változó bizonyult a legfontosabbnak a fafajösszetétel esetében is. Általánosan elmondható, hogy a zárt lombos erdők zónájában a fény mennyisége és mintázata te-

kinthető a lágyszárú közösséget meghatározó legfontosabb tényezőnek (HARDTLE és mtsai 2003, PLUE és mtsai 2013). Az általunk vizsgált régióban azonban megfigyelhető, hogy a fény bizonyos mennyiségének a növekedése felett (nagyértékben bontott, kiliget-esedő 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 záródásihiányok (lékek, felazult foltok) törik meg, arra alapvetően a zárterdei vegetáció reagál nagyobb tömegességgel és fajgazdagsággal (TINYA és mtsai 2009a). A fafajsám pozitív hatása a lágyszárúak diverzitására 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 gazdagságát. Bár a fafajgazdagság és a lágyszárú szint diverzitása közötti pozitív összefüggés magyarázatait nehéz megadni (és ez regionálisan nyilván eltér), a jelenséget számos tanulmány kimutatta (VÖCKENHUBER és mtsai 2011, MACDONALD és FENNIÁK 2007). A fajszámot növelő tényezőnek bizonyult még a táji elemek diverzitása, amely feltehetőleg kedvez a nem erdei elemek könnyebb megjelenésének a zárt állományokban. Érdekes eredmény, hogy a múltbeli tájhasználatot jellemző változók nem bizonyultak meghatározónak a jelenlegi fajgazdagság és összetétel szempontjából, pedig ennek hatását sok tanulmány kimutatta (VERHEYEN és mtsai 2003, HERMY és VERHEYEN, 2007, KELEMEN és mtsai 2014). Ennek egyik magyarázata lehet, hogy a régióban az erdős tájat átalakító fragmentációs hatások olyan régóta érvényesülnek, hogy már nem figyelhető meg a késleltetett kihalás jelensége. A vizsgálat mód-

szertani korlátai szintén okozhatták a történeti összefüggések elmaradását (kora tavaszi geofitonok kimaradtak a vizsgálatból, a múltbeli tájhasználat feltárása elnagyoltabb volt a célzottan ezt feltáró kutatásokhoz képest). A fajösszetételben fontos tényező még a gyertyán elegyarány, amivel elsősorban a 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, amely feltehetőleg az ezzel 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 és mtsai 2009), ami azért is érdekes, mert nem erdős élőhelyeken egyértelműen, de erdőkben is sok esetben negatív összefüggéseket kaptak a két szint között (BERGAMINI és mtsai 2001, TURKINGTON és mtsai 1998). Ez a negatív kapcsolat az edényesek jobb forráshasznosításával (és ezáltal kompetíciós kiszorításával) magyarázható, aminek viszont tápanyag limitált, savanyú élőhelyeken (mint az őrségi erdők többsége) kisebb a jelentősége. Ezzel szemben a mohaszint kedvező lehet egy párásabb, hűvösebb mikroklíma szempontjából, valamint csökkentheti a feltalaj kiszáradását, ami szintén kedvező lehet az edényeseknek.

Az újulat fajszáma és fajösszetétele esetében ugyanaz a két háttérváltozó (fény és fafajsám) bizonyult a legfontosabbnak, mint a lágyszárúaknál. Itt a fafajdiverzitás pozitív hatása sokkal közvetlenebbül

2. 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
Ektomikorhizás 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

3. táblázat. A vizsgált élőlénycsoportok fajszámait meghatározó háttérváltozók. R^2 – a modell determinációs koefficiense (lefedett variancia aránya); Irány – a változó hatásának iránya; Variancia % – a változó által magyarázott variancia; F-érték – a változó hatásának statisztikája és szignifikanciája: ° $p < 0,1$, * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Változók	Irány	Variancia %	F-érték
LÁGYSZÁRÚAK; $R^2=0,45$			
Relatív diffúz fény átlaga	+	21,69	12,94**
Fafajszám	+	21,29	12,70**
Táji elemek diverzitása	+	6,71	4,00°
ÚJULAT; $R^2=0,44$			
Relatív diffúz fény átlaga	+	26,48	15,10***
Fafajszám	+	17,38	9,91**
TALAJSZINT MOHÁI; $R^2=0,53$			
Avar borítás	-	19,97	14,44***
Cserjeszint denzitása	+	19,90	14,39***
Fafajszám	+	17,26	12,48**
KÉREGLAKÓ MOHÁK; $R^2=0,54$			
Cserjeszint denzitás	+	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*
KÉREGLAKÓ ZUZMÓK; $R^2=0,68$			
Tölgy elegyarány	+	20,05	21,32***
Cserje denzitás	+	19,98	21,25***
Napi hőingás eltérés	+	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*
FÁNÉLŐ GOMBÁK, $R^2=0,68$			
Avar pH	+	24,06	25,47***
Holtfa borítás	+	18,33	19,40***
Bükk elegyarány	+	12,03	12,73**
Korhadt avar arány	+	5,57	5,90*
Erdeifenyő elegyarány	-	5,18	5,48*
Napi átlagos hőmérséklet eltérés	-	5,15	5,46*
Moha borítás	-	4,18	4,42*
TALAJLAKÓ SZAPROTRÓF GOMBÁK; $R^2=0,52$			
Napi átlagos hőmérséklet eltérés	-	36,69	25,90***
Avar tömeg	+	9,77	6,89*
Körlapösszeg	+	9,64	6,81*
EKTOMIKORRHIZÁS GOMBÁK; $R^2=0,26$			
Napi átlagos hőmérséklet eltérés	-	15,51	7,16*
Talaj N tartalom	-	11,29	5,21*
Kicszerelődési aciditás	+	6,02	2,78°
PÓKOK; $R^2=0,48$			
Fafajszám	+	43,29	29,29***
Cserje denzitás	+	7,73	5,05*
FUTÓBOGARAK, $R^2=0,19$			
Cserje denzitás	+	12,82	5,39*
Holtfa borítás	+	11,07	4,65*
SZAPROXYL BOGARAK; $R^2=0,27$			
Erdők múltbeli aránya	+	14,10	6,59*
Cserje denzitás	-	10,90	5,10*
Gyertyán elegyarány	+	8,40	3,90°
MADARAK; $R^2=0,40$			
Fák átlagos DBH-ja	+	19,5	10,03**
Gyepszint borítása	+	13,7	7,06*
Holtfa térfogat	+	6,5	3,34°

érvényesülhet, mint a lágyszárúak esetében, a fajgazdagabb faállomány fajgazdagabb újulati szintet eredményez a propagulumok jelenléte révén. Az is magától értetődő, hogy az újulat fajösszetételét alapvetően meghatározza a fafajösszetétel (fafajgazdagság, gyertyán és tölgy elegyarány), amit pl. hazai cseres-tölgyesek esetében is igazoltak (ÁDÁM és mtsai 2013).

A talajszint mohaközössége esetében a fajszámot három háttérváltozó határozta meg megközelítőleg egyforma súllyal: a nagy avarborítás csökkentette, a cserjeszint denzitása és a fafajszám növelte a fajszámot. 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 és GAWRONSKI 2002, MÁRIALIGETI és mtsai 2009). A cserjeszint és a fafajszám pozitív hatása már kevésbé egyértelmű. A cserjeszint jelentős mértékben tudja növelni az állományok páratartalmát a talajszintben, ami a mohavegetációnak kedvező lehet. Ugyanakkor a jelenséget egy közvetett hatás is magyarázhatja. Az egykori magas mohaszintű, zömében fényő uralta erdők napjainkban sűrűbb cserjeszintet mutatnak, mint a lombos állományok a kedvezőbb fényviszonyok miatt, vagyis az erdeifenyvesek ellombosodása figyelhető

4. táblázat. A vizsgált élőlénycsoportok faji összetételét meghatározó háttérváltozók a redundancia analízis (RDA) alapján. Variancia % – a háttérváltozó által lefedett variancia százaléka a fajok teljes variációjából; F-érték – a változó hatásának statisztikája és szignifikanciája: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Változók	Variancia %	F-érték
LÁGYSZÁRÚAK		
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*
ÚJULAT		
Fafajszám	9	4,04**
Relatív diffúz fény átlaga	8	3,60**
Gyertyán elegyarány	5	2,64**
Tölgy elegyarány	5	2,50**
Cserjeszint denzitása	3	1,73*
Napi hőingás eltérés	3	1,75*
TALAJSZINT MOHÁI		
Avar borítás	23	9,63**
Cserjeszint denzitása	10	4,90**
Talaj kicserélődési aciditás	7	3,93**
Nagy fák denzitása	6	3,14**
Erdeifenyő elegyarány	4	2,39**
Relatív diffúz fény átlaga	4	2,02*
KÉREGLAKÓ MOHÁK		
Tölgy elegyarány	14	5,5**
Napi átlagos hőmérséklet eltérés	8	3,2**
Fák átlagos DBH-ja	8	3,4**
Erdeifenyő elegyarány	5	2,5**
Erdők aránya	5	2,4*
Cserjeszint denzitása	4	1,9*
KÉREGLAKÓ ZUZMÓK		
Relatív diffúz fény átlaga	22	9,5**
Erdeifenyő elegyarány	20	11,2**
Tölgy elegyarány	7	4,7**
Gyertyán elegyarány	4	2,8**
Körlepösszeg	4	2,3**
FÁNÉLŐ GOMBÁK		
Bükk elegyarány	10	3,86***
Erdeifenyő elegyarány	6	2,68***

Változók	Variancia %	F-érték
Napi átlagos hőmérséklet eltérés	5	2,19***
Gyertyán elegyarány	4	1,71**
Elegyfafajok elegyaránya	3	1,56*
Fák átlagos DBH-ja	3	1,57*
Avar pH	3	1,46*
Rétek múltbeli aránya	3	1,45*
TALAJLAKÓ SZAPROTRÓF GOMBÁK		
Erdeifenyő elegyarány	12	5,11***
Napi átlagos hőmérséklet eltérés	9	4,37***
Avar pH	4	1,84**
Korhadt avar arány	4	1,77*
Talaj N tartalom	4	1,86**
EKTOMIKORRHIZÁS GOMBÁK		
Bükk elegyarány	9	3,32**
Fák átlagos DBH-ja	7	2,65**
Erdők aránya	6	2,33**
Relatív diffúz fény átlaga	5	2,24**
Avar pH	5	2,13**
Táji elemek diverzitása	3	1,63*
PÓKOK		
Tölgy elegyarány	10	4,29**
Bükk elegyarány	6	2,59**
Gyertyán elegyarány	5	2,64**
Napi átlagos páratartalom eltérés	4	2,17**
FUTÓBOGARAK		
Erdeifenyő elegyarány	7	2,95**
Tölgy elegyarány	6	2,39**
Napi átlagos páratartalom eltérés	4	1,97*
SZAPROXYL BOGARAK		
Fekvő holtfa térfogat	7	2,32*
Álló holtfa térfogat	6	2,15*
Cserjeszint denzitása	5	1,96*
MADARAK		
Fák átlagos DBH-ja	6	2,30**
Gyepszint borítása	5	1,74*
Erdeifenyő elegyarány	4	1,47°

meg (TÍMÁR és mtsai 2002). A fafajsám a lágyszárúakhoz hasonlóan szintén a változatos fény és aljzatviszonyok megteremtése miatt lehet kedvező a mohák fajsámára. A mohaszint fajösszetételében meghatározó még az erdeifenyő elegyarány, a fény és a nagy fák denzitása. A nagyobb méretű fákhöz és a jelentős cserjeszinthez a talajszintben inkább a fekvő holtfán megjelenő fajok kötődnek, míg a fény és az erdeifenyő elegyarány elsősorban az acidofrekvens, talajlakó moháknak kedvező (MÁRIALIGETI és mtsai 2009).

A kéreglakó mohák fajsámát elsősorban a cserjeszint denzitása, a fafaj diverzitás és a fák mérete növelte (KIRÁLY és ÓDOR 2010, KIRÁLY és mtsai 2013). A fajösszetételt hasonló változók határozták meg, faméret, cserjeszint, egyes fafajok elegyaránya, és a mikroklíma (ÓDOR és mtsai 2013). 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 mohaközösségek alakulnak ki (BERG és mtsai 2002, MCGEE és KIMMERER 2002, MEZAKA és mtsai 2012). Ezt alapvetően a fák kérgének eltérő fizikai és kémiai tulajdonságai határozzák meg, melyek más fajoknak tudnak optimális aljzatot biztosítani (BARKMAN 1958, BATES és BROWN 1981, GUSTAFSSON és ERIKSSON 1995). Érdekes azonban, hogy ez a jelenség regionális, illetve kontinentális léptékben már nem érvényesül, vagyis nem lehet fafajokhoz általánosan érvényes módon kéreglakó mohaközösségeket rendelni (BATES és mtsai 2004, FRISVOLL és PRESTO 1997). 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, sok mohafaj preferálta. A bükk és a gyertyán a tölgyhöz képest fajszegényebb, de több specialista kéreglakó mohafaj (*Orthotrichum* és *Ulotia* fajok) kötődik 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 (ÓDOR és mtsai 2013). Egy másik fontos tényező a fák mérete, általános jelenség, hogy nagyobb (és emellett sokszor idősebb) fákon fajgazdagabb mohaközösségek alakulnak ki, mint a vékonyakon (FRITZ és mtsai 2008, MCGEE és KIMMERER 2002). Ez alapvetően három tényezővel magyarázható (ÓDOR és VAN HEES 2004). Egyrészt itt is érvényesül a fajsám-terület összefüggés, vagyis 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 élette-

ret. 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 diverzitás növelő szerepe bizonyítható volt (FRITZ és mtsai 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. 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-es magasságig terjedő régióban.

A kéreglakó zuzmók esetében szintén (sőt a moháknál talán jobban) érvényesül a fafajok közösség alakító szerepe, amit jól mutat, hogy a közösség fajösszetételét alapvetően a fafajok elegyarányai határozták meg (BARKMAN 1958, NASCIBENE és mtsai 2009a). Itt viszont a mohákkal szemben igen fajgazdag gazdájának bizonyult a gyertyán, amelyet sok specialista kéregzuzmó preferál. Szintén fajgazdag aljzat a tölgy amin nagyobb számban jelentek meg lombos zuzmó fajok, és erdeifenyőhöz is számos acidofrekvens kérget preferáló zuzmó kötődött (vagyis nem olyan sivatag, mint a mohák esetében, KIRÁLY és mtsai 2013, ÓDOR és mtsai 2013). A faméret és kor pozitív hatása hasonlóan nyilvánul meg, mint a moháknál (FRITZ és mtsai 2008, NASCIBENE és mtsai 2009b). Amiben eltérés mutatkozik a kéreglakó moha- és zuzmóközösség között az a fény szerepe. A zuzmók esetében a fény limitáló tényezőnek bizonyult, mind a fajsám, mind a fajösszetétel szempontjából. A zuzmók jóval fényigényesebbek, esetükben rendkívül fontos, hogy az erdőkben legyenek záródásihiányok, fellazuló folatok (NASCIBENE és mtsai 2013, NORDEN és mtsai 2012), a mohaközösség sokkal árnyéktűrőbb. A cserjeszint (és a páratartalom) a zuzmók esetében is fontos, de nem annyira kardinális, mint a moháknál. A cserjeszint és a tölgy elegyarány negatív interakciója a fajsám modellben (3. táblázat) azt jelenti, hogy tölgy uralta állományokban a cserjeszint pozitív hatása kevésbé fontos.

A fánéló nagyombák fajösszetételét alapvetően a fafajösszetétel határozta meg, szinte az összes főbb fafaj elegyaránya (bükk, erdeifenyő, gyertyán, elegyfa-fajok) bekerült az ordinációs modellbe, a fajok eloszlását alapvetően a faállomány túlevelű–lombos dominanciája határozta meg (KUTSZEGI és mtsai 2015). A szaproxyl gombáknál a fafajok alapvető jelentőségét számos tanulmány hangsúlyozza (HEILMANN-CLAUSEN és mtsai 2005, SIPPOLA és mtsai 2005, BODDY és HEILMANN-CLAUSEN 2008). Az avar pH fajsámot növelő hatása mögött is inkább a lombos elegyarány

növekedésének közvetlen hatása állhat. Várható volt a fán élő gombák fajszámában 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 borítás nagy részét a vékonyabb ágak adják. Ez az aljzat nagyon sok fán élő gombának ad életteret, és alacsony holtfa mennyiség esetén jelentősége nagyobb lehet a gomba diverzitásban, mint a ritkán megjelenő vastag törzseké. Ez nem csökkenti a vastag holtfa igen nagy jelentőségét az erdei biodiverzitásban, pusztán arra utal, hogy pont a gombák esetében sok faj életteret tud találni a vékony faanyagban is (KÜFFER és mtsai 2008, ABREGO és SALCEDO 2011), persze vannak gombafajok, amelyek a nagyobb törzseket igénylik, nem véletlenül jelent meg az átlagos DBH is az RDA modellben. Hozzá kell tenni még, hogy más holtfához kötődő élőlénycsoportok (mohák, madarak, bogarak) sokkal érzékenyebbek a nagyméretű holtfa jelenlétére (CSÓKA és LAKATOS 2014). Mind a fajszámában, mind az RDA modellben megjelent a hőmérséklet eltérés, mint negatív tényező, ami arra utal, hogy a régióban a párásabb, hűvösebb állományokban gazdagabb a gomba fajkészlet, vagy ami még valószínűbb, nagyobb mértékben hoznak termőtestet (és válnak észlelhetővé) a gombák. A hőmérséklet negatív hatását fán élő gombák esetében fán belüli (BODDY 2001), állomány (RENVALL 1995) és kontinentális (HEILMANN-CLAUSEN és mtsai 2014) lépésekben egyaránt igazolták.

A talajlakó szaprotróf nagygombák esetében mind a fajszámot, mind a fajösszetételt tekintve a két legfontosabb tényezőnek a mikroklíma és az avarviszonyok bizonyultak. A hűvösebb (ezzel összefüggésben párásabb) állományokban több fajt regisztráltunk, valamint a fajösszetételben is meghatározó volt e tényező, mutatva, hogy más a közösség-összetétele is ezekben az állományokban. Ezeknek a fajoknak a cellulózt és lignint bontó enzimeik aktivitása jelentősen függ a hőmérséklettől, és a lombos erdők zónájában alapvetően a zártabb, hűvösebb állományok hőmérséklet viszonyai kedvezőbbek számukra (BERG és McCLUGHERTY 2014). A másik fontos tényező az avar: az avar mennyisége, pH-ja, bomlottsága meghatározó a közösség fajszáma és fajösszetétele szempontjából. Szintén az avarviszonyok közvetlen hatása állhat az erdefenyő elegyarány nagy súlya mögött az RDA modellben. A közösség fajösszetételét alapvetően egy avar pH – erdefenyő elegyarány gradiens határozza meg. Az avarviszonyok meghatározó szerepét a talajlakó szaprotróf közösségben más régiókból is kimutatták (FERRIS és mtsai 2000, TALBOT és mtsai 2013).

Az ektomikorrhizas nagygombák esetében az első fontos megállapítás technikai jellegű: mind a fajszám modell, mind az RDA variancia lefedése jóval gyengébb volt, mint a másik két gombacsoport esetében, vagyis e közösség a vizsgálatba vont háttérváltozók-

kal, kevésbé magyarázható. A fajszám tekintetében itt is megjelent a hőmérséklet negatív hatása, valamint a talaj N tartalmával is negatív összefüggést mutatott e csoport fajszáma. Ez összefügghet azzal, hogy N (és egyéb tápanyag) limitált környezetben jelentősebb az ektomikorrhiza kapcsolatok szerepe, ami összefügg a gombák nagyobb mértékű termőtestképzésével (BUÉE és mtsai 2011, TARVAINEN és mtsai 2003). A csoport fajösszetételében a bükk elegyarány és az átlagos DBH bizonyult a legfontosabbnak. Számos tanulmány hangsúlyozza az ektomikorrhizas közösség fajajokhoz való kötődését (FERRIS és mtsai 2000, KERNAGHAN és mtsai 2003), bár e kérdés vitatott, sokan a talaj változók fontosságát hangsúlyozzák (TALBOT és mtsai 2013). A kiterjedt gyökérhálózattal rendelkező nagy fák elősegíthetik az ektomikorrhiza kapcsolatok erősségét és a termőtestképzést (SIMARD és mtsai 2012).

A pókok esetében a fajszámot a fafajszám és a cserjeszint denzitása növelte, míg a faji összetételt elsősorban a fafaj-összetétel (tölgy, bükk, gyertyán elegyarány) határozta meg, ezen felül a relatív páratartalomnak volt némi szerepe. A fafajgazdagság szerepét erdei pók közösségekben más vizsgálatok is hangsúlyozták (PEARCE és mtsai 2004, ZIESCHE és ROTH 2008), annak ellenére, hogy a fafajok a pókközösségre közvetlenül (avar, aljzat, fény és mikroklíma viszonyokon, illetve a prédaközösségen keresztül) hatnak. Bár e potenciálisan közvetlenül ható háttérváltozók jó részét elemeztük, mégis a több hatást magába foglaló fafaj diverzitás ezeknél jobb indikátornak bizonyult a pókközösség fajgazdagsága esetében. A pók fajszám és a fafaj gazdagság pozitív összefüggése összhangban van azzal, hogy a pókközösséget elsősorban a fajösszetétel határozta meg, így az egyes erdők fajgazdagabbnak bizonyultak. A fafajok és a pókközösség összefüggéseit több vizsgálat alátámasztja, különösen a lombos és tűlevelű állományok közösségei tértek el nagyon egymástól (KORENKO és mtsai 2011). A cserjeszint fajszámnövelő 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.

A futóbogarak eredményei a pókokhoz hasonlítanak, a fajszámot két szerkezeti jellemző, a cserje denzitása és a holtfa borítás határozta meg, míg a fajösszetételt elsősorban a fafajösszetétel (tölgy és erdefenyő elegyarány) és a mikroklíma (relatív páratartalom eltérés). Ugyanakkor hozzá kell tenni, hogy mindkét modell variancia lefedése alacsony, magyarázó erejük meglehetősen gyenge. A cserjeszint jelenléte és emiatt egy kiegyenlítettebb páratartalom biztosítása úgy tűnik hasonlóan fontos a futóbogarak esetében, mint a pókoknál. A holtfa borításának fajgazdagság növelő hatása az aljzaton megjelenő magasabb habitat diverzitással lehet összefüggésben.

Hasonlóan, mint a pókoknál, az Őrségben a futóbogár közösség fajösszetételét elsősorban a fenyő-lombosfafaj gradiens határozta meg, amely viszont elsősorban az aljzat- és avarviszonyokon keresztül érvényesült.

A szaproxyl bogarak esetében a fajszámot a múltbeli erdősültség, valamint a gyertyán elegyarány növelte, míg a cserjeszint csökkentette. A fajösszetétel esetében a holtfa bizonyult a legfontosabb tényezőnek, a holtfában gazdag, illetve szegény állományok esetében a kimutatott szaproxyl bogárközösség összetétele eltért.

A madarak esetében szinte ugyanazok a háttérváltozók jelentek meg a fajszám modellben és az RDA-ban, mindkét esetben a fák mérete és a gyepszint borítása bizonyult a legfontosabb (fajszámot növelő) tényezőnek. Ezen kívül a fajszámot növelte még a holtfa térfogata, míg a fajösszetételben az erdeifenyő elegyarányának volt jelentősége. A fák mérete elsősorban az odúlakó madarak (harkályok, cinegék, légykapók, csuszka) esetében bizonyult meghatározónak, míg a gyepszint borításával főleg talajon, illetve cserjeszintben fészkelő madarak (füzikék, barátposzáta, rigók) mutattak pozitív összefüggést. Az erdeifenyő elegyaránya a legtöbb madárfajjal negatív összefüggést mutatott. A fák méretének a fontosságát számos tanulmány hangsúlyozza (ANGELSTAM és MIKUSINSKI 1994, HEWSON és mtsai 2011), mivel a nagyobb fák mind fészkelés (több és nagyobb méretű odú), mind

táplálékszerzés szempontjából kedvezőbb feltételeket nyújtanak (BERECZKI és mtsai 2014, LENCINAS és mtsai 2008). A gyepszint borításának fontossága annyiban meglepő, hogy jóval több vizsgálat igazolta a cserjeszint befolyását (MOSKÁT és FUISZ 1992, WILSON és mtsai 2006), bár a gyepszint jelentőségét is támasztották alá kutatások (DONALD és mtsai 1998, HEWSON és mtsai 2011). Feltételezhető, hogy a gyepszint a közvetlen hatásain 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 és mtsai 2011), amelyet ez a vizsgálat is igazolt.

A vizsgált élőlénycsoportok fajszámai közötti korrelációkat, valamint a fajösszetételre alapuló távolságmátrix-korrelációkat mutatja az 5. táblázat. Ez a vizsgálat is igazolja korábbi több élőlénycsoportra vonatkozó tanulmányok eredményét, hogy egy szűkebb régió esetében az egyes élőlénycsoportok közösségi jellemzői közötti viszonylag kevés erős kapcsolatot találni, az élőlénycsoportok jobban indikálhatók környezeti (főleg faállományra vonatkozó) háttérváltozókkal, mint más élőlénycsoportokkal (BERGLUND és JONSSON 2001, BLASI és mtsai 2010, IRWIN és mtsai 2014, JONSSON és JONSELL 1999). Viszont azoknál a csoportoknál ahol találtunk szorosabb összefüggést, ott ez mind a fajszám, mind a fajösszetétel esetében

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

	Lágyzárúak	Újulat	Talajszint mohái	Kéreglakó mohák	Kéreglakó zuzmók	Fánéló gombák	Talajlakó szaprotróf gombák	Ektomikorrhizás gombák	Pókok	Futóbogarak	Szaproxyl bogarak	Madarak
Lágyzárúak	-	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
Fánéló 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	-

megnyilvánult. Ilyen csoportot alkotnak a talajszint növényei: a lágyszárúak, az újulat és a mohák. Ez összefügg azzal, hogy nagyon hasonló háttérváltozók bizonyultak fontosnak esetükben, elsősorban a fény és a fafajgazdagság. Szintén a fény és a fafajdiverzitás magyarázza a lágyszárúak és a kéreglakó zuzmók közötti összefüggést (bár ez csak a fajszámok szintjén jelentkezik). Szoros összefüggést talál a három gombacsoport között. A talajlakó szaprotrófok és az ektomikorrhizások esetében a mikroklíma, a fánélők és a talajlakó szaprotrófok esetében az avarviszonyok bizonyultak fontos közös tényezőnek. Egymástól rendszertanilag és funkcionálisan távoli élőlénycsoportok között is megfigyelhetünk pozitív összefüggéseket, mint a madarak és a fán élő gombák fajszáma (elsősorban a faméret és a holtfa hasonló fontossága miatt), vagy a pókok és az újulat fajszáma esetében (itt a fajszám közös hatása érvényesül).

Gyakorlati vonatkozások

Gyakorlati szakemberek (pl. 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. Melyek azok a környezeti tényezők, amelyek sok erdei élőlénycsoport esetében meghatározónak bizonyultak? A 6. táblázat összefoglalja, hogy a különböző környezeti változók (változó csoportok) milyen gyakran jelentek meg az élőlénycsoportok fajszám és RDA modelljeiben.

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 ha a fafajok nagymértékben meghatározzák a fajösszetételt, akkor a fafajgazdagság nagymértékben növeli

az élőlénycsoportok állomány szintű diverzitását. Ez bizonyult az egyik legfontosabb változónak a fajszám modellekben. Vagyis tömören kifejezve, az Őrség erdeinek biodiverzitása szempontjából kulcsszerepe van az erdők elegyességének. Ebbe beletartozik a főbb állományalkotó fafajok (bükk, tölgyek, erdeifenyő) elegyes előfordulása, a gyertyán megjelenése a második lombkoronaszintben, és az elegyfa-fajok minél nagyobb fafajszámú és elegyarányú megjelenése. Különösen nagy hatása van az élővilágra a lombos és tűlevelű fafajok (erdeifenyő, luc) elegyes előfordulásának. Azonban természetvédelmi szempontból 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, ezért inkább a monodomináns állományok kialakítása kíván jelentős emberi energia befektetést. Lényegében 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. A cserjeszint nagy szerepet játszik az erdei mikroklíma, főleg a magasabb páratartalom megtartásában, szerepe e tekintetben nagyobb 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 elegyfa-faj, de hazai viszonyokhoz képest a tölgyek is gyakorinak mondhatók benne. A cserjeszint fenntartása tehát szintén

6. táblázat. A környezeti változók (változó csoportok) megjelenésének száma az élőlénycsoportok fajszám és fajösszetétel (redundancia analízis) modelljeiben

Változó csoport	Fajszám modellek	Redundancia analízis	Összes
Faj elegyarány	4	21	25
Faj 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
Történelmi változók	1	1	2
Mikroklíma	4	6	10
Avar	3	5	8
Talaj	2	3	5

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 gerinctelenek fajösszetételében. Minden esetben a hűvösebb, párásabb, „erdei” mikroklíma bizonyult kedvezőnek.

Nagyon fontos tényező a fény, különösen a növények és a zuzmók esetében. Ezeknél az élőlénycsoportoknál a szinte teljes záródású erdők fényviszonyai (főleg ha jelentős bennük a bükk és gyertyán elegyaránya) korlátozzák a fajok megtelepedését és növekedését. Ugyanakkor sok élőlénycsoport szempontjából kulcsfontosságú a fény és mikroklíma szempontjából „zárterdei” viszonyok biztosítása. E tekintetben az ideális köztes megoldást a kis kiterjedésű fahasználatok, lékek, szálalás során kialakított egyedi záródáshiányok, térben elnyújtott alakú felújítások biztosítják. Ezek leginkább szálaló és átalakító üzemmódban alakíthatók ki. A vágásos üzemmód során sok más fontos erdőszerkezeti elem biztosítható, ha figyelembe vesszük 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 kedvezőek, a tápanyagszegényebb, savanyúbb viszonyok inkább az ektomikorrhizásaknak. Érdekes, hogy a lágyszárúak esetében e változók szerepe kisebb volt a fényhez képest, bár általános jelenség, hogy tápanyagszegény, savanyú talajú erdő-típusokban inkább a fény a limitáló tényező (HARDTLE és mtsai 2003). Az általános aljzatviszonyok (avar, nyílt talajfelszín, holtfa borítás) gyakorlatilag az összes talajszerkezetben megjelenő élőlénycsoport esetében fontosak. E tekintetben a legfontosabb a változatos aljzatviszonyok biztosítása, a különböző mikrohabitatok megkímélése a talajszerkezetben. Ezt részben biztosítja a változatos fajösszetétel, a finom léptékű bolygatások megjelenése, valamint a talajszerkezetben felhalmozódó holtfa részleges visszahagyása.

A holtfa jelentősége elsősorban a hozzá közvetlenül kapcsolódó élőlénycsoportoknál (madarak, szaproxyl bogarak, fán élő gombák) mutatható ki, amelyeknél a holtfa eltérő formáinak (álló–fekvő, vastag–vékony) egyaránt van jelentősége. 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 éve (CSÓKA és LAKATOS

2014). Az Őrség esetében azonban a holtfa viszonyok kedvezőtlenebbek, mint a középhegységeinkben. A holtfa változatos formáinak és folyamatos jelenlétének biztosítása tudatos szemléletet (odafigyelést) igényel a gazdálkodás során, viszont 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 jelentőséggel). Ez a vártnál kisebb hatás volt, ami részben azzal magyarázható, hogy a fiatalabb állományokra nem terjedt ki a mintavétel, részben azzal, 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 jelenlevő 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, hagyásfa-csoportok visszahagyásával, a szálalás esetében pedig nagyméretű egyedek tudatos megkímélésével lehet elérni. Feltételezhető, ha több lenne a nagy fa a régióban, akkor a biodiverzitásban betöltött szerepük is jobban érvényesülne, vagyis e vizsgálatban a vártnál kisebb hatásuk elsősorban hiányuknak tekinthető.

Szintén érdekesnek bizonyult, 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 (illetve annyira megritkultak, hogy nem kerültek a vizsgálatba). Viszont mivel a jelenlegi erdőszűrség magas (a mintában 90%, regionálisan 80%), a jelenlegi erdei fajkészletet a fragmentáció kevésbé korlátozza.

Lényeges kérdés, hogy a fenti környezeti változók közül melyek hatása érvényes általánosan (nagyobb földrajzi léptékben), és melyek a lokális (elsősorban az Őrségre alkalmazható) összefüggések. Az Őrség termőhely, tájhasználat és az erdők fajösszetétele szempontjából jelentősen eltér a vele szomszédos és a távolabbi tájaktól is. Országosan a tülevelű és a lombos fafajok természetes elegyedése kevésbé jellemző, valamint általában a fafaj diverzitás is kisebb. Ezért feltételezhető, hogy biodiverzitás szempontjából az Őrségben elsődleges jelentőségű elegyesség szerepe országosan kisebb. Szintén elképzelhető, hogy azokban a régiókban ahol az ember tájátalakító hatása kevésbé érvényesült, illetve később jelentkezett, fontosabbnak bizonyulnának mind a jelenlegi, mind a múltbeli táji

elemek. Ugyanakkor a többi biodiverzitást meghatározó összefüggés esetében (cserjeszint, faméret, holtfa, mikroklíma, fény, aljzatviszonyok, talaj- és avarváltozók) feltételezzük, hogy általános (az Őrségen kívül is érvényesülő) hatásokat tárnak fel. Ezek igazolására hasonló jellegű lokális vizsgálatok európai léptékű összehasonlító elemzésére lenne szükség.

Eddig elsősorban környezeti változókról, faállomány-szerkezetéről, fafajösszetételéről írtunk, azonban nem megkerülhető, hogy az ezeket kialakító fahasználatokat, üzemmódokat is értékeljük. A legtöbb biodiverzitás szempontjából meghatározó változó kedvező állapota elsősorban a folyamatos erdőborítást biztosító erdőgazdálkodás mellett biztosítható a gazdálkodás alatt álló erdőkben. Vannak olyan fontos tényezők (pl. heterogén fényviszonyok, erdei mikroklíma fenntartása), amelyek a vágásos üzemmód esetében mindenképpen sérülnek. Ugyanakkor számos fontos tényező (fafaj diverzitás, nagy fák visszahagyása, holtfa biztosítása, cserjeszint kímélése) vágásos üzemmód mellett is fenntartható (bár jelentős odafigyelést igényel). Vágásos üzemmód esetében fontos a felújítási időszak elnyújtása, a természetes felújítás biztosítása, a cserjeszint kímélése, hagyásfa-csoportok a jelenleginél nagyobb arányú visszahagyása, holtfa visszatartása (természetesen keletkező holtfa állományban hagyása, fahasználatoknál holtfa visszahagyása). Azt gondolom, hogy a száraló 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, de fontos szerkezeti elemek gyorsabb kialakítása miatt, de fontos olyan állományok biztosítása is (pl. erdőrezervátum magterületek), ahol csak a természetes folyamatok érvényesülnek. Ennek az esettanulmány-nak a legfontosabb 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.

Köszönetnyilvánítás

Bár e fejezetet egyedüli szerzőként írtam, az itt felsorolt eredmények egy sok résztvevőből álló kutatás során születtek, sokszerező publikációk adták szakmai háttérüket. Köszönöm mindenkinek, aki részt vett az Őrs-erdő projektben: Bidló András (talaj), Bodoncz László (mikroklíma), Dima Bálint (gombák), Király Ildikó (kéreglakó mohák), Kovács Bence (mikroklíma), Kövendi-Jakó Anna (mohák), Kutszegi Gergely (gombák), Lakatos Ferenc (bogarak), Lengyel Gábor (pókok), Mag Zsuzsa (madarak), Márialigeti Sára (növények, mohák), Mazál István (faállomány), Merényi Zsolt (gombák), Juri Nascimbene (zuzmók), Németh Balázs (faállomány, aljnövényzet), Samu Ferenc (pókok), Siller Irén (gombák), Takács Katalin (gombák), Tinya Flóra (fény), Turcsányi Gábor (gombák), Varga Torda (gombák).

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

A kutatást az OTKA (D46045, K79158), a Magyary Zoltán Poszt-doktori Ösztöndíj, az MTA Bolyai János Kutatási Ösztöndíja és az Őrségi Nemzeti Park Igazgatóság támogatta, köszönet érte.

Irodalomjegyzék

- ABREGO, N. és SALCEDO, I. (2011): How does fungal diversity change based on woody debris type? A case study in Northern Spain. – *Ekologija* 57: 109–119.
- ÁDÁM, R., ÓDOR, P. és BÖLÖNI, J. (2013): The effects of stand characteristics on the understory vegetation in *Quercus petraea* and *Q. cerris* dominated forests. – *Community Ecology* 14(1): 101–109.
- ANGELSTAM, P. és MIKUSINSKI, G. (1994): Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest – a review. – *Annales Zoologicae Fennicae* 31: 157–172.
- ARCANUM (2006): *A második magyar katonai felmérés 1806–1869. DVD kiadvány.* – Arcanum Kft., Budapest.
- BARKMAN, J. J. (1958): *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes.* – Van Gorcum, Assen, 628 pp.
- BARTHA, D. (1998): *Az őrségi erdők elemzése történeti ökológiai alapon.* – In: VÍG K. (szerk.): Húsz éves az Őrségi Tájvédelmi Körzet. Fertő-Hanság NP Igazgatóság, Sarród, pp. 59–68.
- BARTHA, D., GÁLHIDY, L., ASZALÓS, R., BODONCZI, L., BÖLÖNI, J., KENDERES, K., ÓDOR, P., STANDOVÁR, T., SZMORAD, F. és TÍMÁR, G. (2007): *A magyarországi erdők természetessége.* WWF Füzetek 27. – WWF Magyarország, Budapest, 44 pp.
- BATES, J. W. és 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. és 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.
- BELLÉR, P. (1997): *Talajvizsgálati módszerek.* – Egyetemi jegyzet, Soproni Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Termőhelyismeret-tani Tanszék, Sopron, 118 pp.
- BERECZKI, K., ÓDOR, P., CSÓKA, GY., MAG, ZS. és 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. és 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. és MCCLAUGHERTY, CH. (2014): *Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration.* – Springer Verlag, Berlin, 315 pp.
- BERGAMINI, A., PAULI, D., PEINTINGER, M. és 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. és JONSSON, B. G. (2001): Predictability of plant and fungus species richness of old-growth boreal forest islands. – *Journal of Vegetation Science* **12**: 857–866.
- BERKI, I., NÉMETH, S., SIPOS, E. és STEFANOVITS, P. (1995): A Nyugat-dunántúli legfontosabb talajtípusainak rövid áttekintő ismertetése. – *Vasi Szemle* **49**: 481–517.
- 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. és BURRASCANO, S. (2010): Multi-taxon and forest structure sampling for identification of indicators and monitoring of old-growth forest. – *Plant Biosystems* **144**: 160–170.
- BODDY, L. (2001): Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris. – *Ecological Bulletins* **49**: 43–56.
- BODDY, L. és HEILMANN-CLAUSEN, J. (2008): *Basidiomycete community development in temperate angiosperm wood*. – In: BODDY, L., FRANKLAND, J. C. és VAN WEST, P. (szerk.): Ecology of saprotrophic basidiomycetes. The British Mycological Society, Academic Press, London, pp. 211–237.
- BÖLÖNI, J., MOLNÁR, Zs. és KUN, A. (2011): *Magyarország élőhelyei. Vegetáció típusok leírása és határozója. ÁNÉR 2011*. – MTA ÖBKI, Vácrátót, 439 pp.
- BUÉE, M., MAURICE, J. P., ZELLER, B., ANDRIANARISOA, S., RANGER, J., COURTECUISSE, R., MARÇAIS, B. és 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.
- COOLS, N. és 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, 208 pp.
- CSÓKA, Gy. és LAKATOS, F. (szerk.) (2014): *A holtfa. Silva naturalis Vol. 5*. – Nyugat-magyarországi Egyetem, Sopron, 261 pp.
- DONALD, P. F., FULLER, R. J., EVANS, A. D. és 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. (2010): *Magyarország Kistájainak katasztere*. – MTA Földrajztudományi Kutatóintézet, Budapest, 876 pp.
- DZWONKO, Z. és 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.
- FARAWAY, J. J. (2005): *Linear models with R*. – Chapman and Hall, London, 242 pp.
- FERRIS, R., PEACE, A. J. és NEWTON, A. C. (2000): Macrofungal communities of lowland Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karsten.] plantations in England: relationships with site factors and stand structure. – *Forest Ecology and Management* **131**: 255–267.
- FRANK T. (szerk.) (2000): *Természet – Erdő – Gazdálkodás*. MME és Pro Silva Hungaria, Eger, 189 pp.
- FRELICH, L. E. (2002): *Forest dynamics and disturbance regimes*. – Cambridge University Press, Cambridge, 266 pp.
- FRISVOLL, A. A. és 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. 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.
- FULLER, R. J. (1995): *Bird life of woodland and forest*. – Cambridge University Press, Cambridge, 260 pp.
- GEBUREK, T., MILASOWSKY, N., FRANK, G., KONRAD, H. és SCHADAUER, K. (2010): The Austrian Forest Biodiversity Index: all in one. – *Ecological Indicators* **10**: 753–761.
- 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.
- GYÖNGYÖSSY, P. (2008): *Gyántásország. Történeti adatok az Őrségi erdők erdészeti és természetvédelmi értékeléséhez*. – Ke-rekerdő Alapítvány, Szombathely, 110 pp.
- HARDTLE, W., VON OHEIMB, G. és 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.
- HART, S. A. és CHEN, H. Y. H. (2006): Understorey vegetation dynamics of North American boreal forests. – *Critical Review of Plant Sciences* **25**: 381–397.
- HEILMANN-CLAUSEN, J., AUDE, E. és CHRISTENSEN, M. (2005): Cryptogam communities on decaying deciduous wood – does tree species diversity matter? – *Biodiversity and Conservation* **14**: 2061–2078.
- 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.
- HEINSELMAN, M. L. (1981): *Fire and succession in the conifer forests of northern North America*. – In: WEST, D. C., SHUGART, H. H. és BOTKIN, D. B. (szerk.): Forest succession. Springer Verlag, New York, pp. 374–405.
- HERMY, M. és 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.
- HEWSON, C. M., AUSTIN, G. M., GOUGH, S. J. és 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.
- 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. és O'HALLORAN, J. (2014): The value of plantation forests for plant, invertebrate and bird diversity and the potential for cross-taxon surrogacy. – *Biodiversity and Conservation* **23**: 697–714.
- JONSSON, B. G. és JONSELL, M. (1999): Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. – *Biodiversity and Conservation* **8**: 1417–1433.
- KELEMEN, K., KRIVÁN, A. és STANDOVÁR, T. (2014): Effects of land-use history and current management on ancient woodland herbs in Western Hungary. – *Journal of Vegetation Science* **25**: 172–183.
- KERNAGHAN, G., WIDDEN, P., BERGERON, Y., LÉGARÉ, S. és PARÉ, D. (2003): Biotic and abiotic factors affecting ectomycorrhizal diversity in boreal mixed-woods. – *Oikos* **102**: 497–504.

- KIRÁLY, I. és 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.
- KIRÁLY, I., NASCIMBENE, 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.
- KORENKO, S., KULA, E., SIMON, V., MICHALKOVA, V. és PEKAR, S. (2011): Are arboreal spiders associated with particular tree canopies? – *North-Western Journal of Zoology* **7**: 261–269.
- KUTSZEGI, G., SILLER, I., DIMA, B., TAKÁCS, K., MERÉNYI, Zs., VARGA, T., TURCSÁNYI, G., BIDLÓ, A. és ÓDOR, P. (2015): Drivers of macrofungal species composition in temperate forests, West Hungary: functional groups compared. – *Fungal Ecology* **17**: 69–83.
- KUUSAAARI, 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. és STEFFAN-DEWENTER, I. (2009): Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. – *Trends in Ecology and Evolution* **24**: 564–571.
- KÜFFER, N., GILLET, F., SENN-IRLET, B., ARAGNO, M., és JOB, D. (2008): Ecological determinants of fungal diversity on dead wood in European forests. – *Fungal Diversity* **30**: 83–95.
- LAKATOS, F., VÖRÖS, M. és PATAKI, B. (2014): *Adatok az Őrség és a szalafői őserdő erdőrezervátum (ER-53) xylofág bogárfaunájához*. – In: BARTHA, D. és HORVÁTH, J. (szerk.): *A Szalafői Őserdő. Silva naturalis* Vol. 3. Nyugat-magyarországi Egyetem, Sopron, pp. 157–162.
- LENCINAS, M. V., PASTUR, G. M., ANDERSON, C. B. és BUSO, C. (2008): The value of timber quality forests for insect conservation on Tierra del Fuego Island compared to associated non-timber quality stands. – *Journal of Insect Conservation* **12**: 461–475.
- LEWANDOWSKI, A. S., NOSS, R. F. és PARSONS, D. R. (2010): The effectiveness of surrogate taxa for the representation of biodiversity. – *Conservation Biology* **24**: 1367–1377.
- LINDENMAYER, D. B. és FRANKLIN, J. F. (2002): *Conserving forest biodiversity*. – Island Press, Washington, 352 pp.
- MACDONALD, S. E. és FENNIAC, 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.
- MAG, Zs. és 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, 264 pp.
- 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.
- 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.
- MEZAKA, A., BRUMELIS, G. és 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.
- MOSKÁT, Cs. és FUISZ, T. (1992): *Forest management and bird communities in the beech and oak forests of the Hungarian Mountains*. – In: HAGEMEIJER, E. J. M. és VERSTRAEL, T. J. (szerk.): *Bird Numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects. Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC, Noordwijkerhout, The Netherlands, Statistics Netherlands, Voorburg/Heerlen & SOVON, Beek-Ubbergen*, pp. 29–38.
- NASCIMBENE, 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.
- NASCIMBENE, 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., MARINI, L. és 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. és 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.
- NORDEN, B., PALTTO, H., CLAESSON, C. és 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. 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., 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.
- ÓDOR, P., SZURDOKI, E. és TÓTH, Z. (2002): *Az Őrségi Tájvédelmi Körzet főbb élőhelyeinek mohavegetációja*. – *Kanitzia* **10**: 15–60.
- 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. és WAGNER, H. (2011): *vegan: community ecology package. R package version 2.0-1*. – <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- PEARCE, J. L., VENIER, L. A., ECCLES, G., PEDLAR, J. és 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, 540 pp.
- PETHŐ, J. (1998): *Erdőgazdálkodás az Őrségben*. – In: VÍG, K. (szerk.): *Húsz éves az Őrségi Tájvédelmi Körzet*, Konferenciakötet, Szombathely–Szentgotthárd, pp. 69–74.
- PLUE, J., VAN GILS, B., DE SCHRIJVER, A., PEPLER-LISBACH, C., VERHEYEN, K. és 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 túlevelű erdők cönológiai és ökológiai viszonyai*. – Kézirat, Kandidátusi Értekezés., Eger, 186 pp.
- PODANI, J. (1997): *Bevezetés a többváltozós adatfeltárás rejtelmeibe*. – Scientia Kiadó, Budapest, 412 pp.
- REICZIGEL, J., HARNOS, A. és SOLYMOSI, N. (2007): *Biostatistika nem statisztikusoknak*. – Pars Kft., Nagykovácsi, 455 pp.
- 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. és 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.
- SAMU, F., LENGYEL, G., SZITA, É., BIDLÓ, A. és 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.
- SILLER, I., KUTSZEGI, G., TAKÁCS, K., VARGA, T., MERÉNYI, Zs., TURCSÁNYI, G., ÓDOR, P. és 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. és 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 passé in the landscape era? – *Biological Conservation* **83**: 247–257.
- SIPPOLA, A. L., MÖNKKÖNEN, M. és RENVALL, P. (2005): Polypore diversity in the herb-rich woodland key habitats of Koli National Park in eastern Finland. – *Biological Conservation* **126**: 260–269.
- SOPP, L. és KOLOZS, L. (2000): *Fatömegszámítási táblázatok*. – Állami Erdészeti Szolgálat, Budapest, 271 pp.
- STANDOVÁR, T. és KENDERES, K. (2003): A review on natural stand dynamics in beechwoods of East Central Europe. – *Applied Ecology and Environmental Research* **1–2**: 19–46.
- STANDOVÁR, T. és PRIMACK, R. P. (2001): *A természetvédelmi biológia alapjai*. – Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest, 271 pp.
- STEFANOVITS, P., FILEP, Gy. és FÜLEKI, Gy. (1999): *Talajtan*. – Mezőgazda Kiadó, Budapest, 470 pp.
- STOKLAND, J. N., SIITONEN, J. és JONSSON, B. G. (2012): *Biodiversity in dead wood*. – Cambridge University Press, Cambridge, 509 pp.
- TALBOT, J. M., BRUNS, T. D., SMITH, D. P., BRANCO, S., GLASSMAN, S. I., ERLANDSON, S., VILGALYS, R. és 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. és STRÖMMER, 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. és SMILAUER, P. (2002): *Canoco 4.5*. – Biometris, Wageningen and Ceske Budejovice, 500 pp.
- THE R DEVELOPMENT CORE TEAM (2012): *R. 2.15.2. A language and environment for statistical computing*. – www.r-project.org.
- THOMAS, P. A. és PACKHAM, J. R. (2007): *Ecology of woodlands and forests*. – Cambridge University Press, Cambridge, 528 pp.
- TÍMÁR, G. (2002): *A Vendvidék erdeinek értékelése új nézőpontok alapján*. – Doktori Értekezés, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Sopron, 141 pp.
- TÍMÁR, G., ÓDOR, P. és BODONCZI, L. (2002): Az Őrségi Tájvédelmi Körzet erdeinek jellemzése. – *Kanitzia* **10**: 109–135.
- TINYA, F., MÁRIALIGETI, S., KIRÁLY, I., NÉMETH, B. és 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, Zs. és 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.
- TURKINGTON, R., JOHN, E., KREBS, C. J., DALE, M. R. T., NAMS, V. O., BOONSTRA, R., BOUTIN, S., MARTIN, K., SINCLAIR, A. R. E. és 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.
- VERHEYEN, K., GUNTENSPERGEN, G. R., BIESBROUCK, B. és 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. és TSCHARNTKE, T. (2011): Tree diversity and environmental context predict herb species richness and cover in Germany's largest connected deciduous forest. – *Perspectives of Plant Ecology Evolution and Systematics* **13**: 111–119.
- VÖRÖS, A. (1970): Az Őrségi gazdálkodás az úrbérrendezéstől a XX. század elejéig. – In: Vas megye múltjából III., Levéltári évkönyv, pp. 217–235.
- WHIGHAM, D. F. (2004): Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. – *Annual Review of Ecology and Systematics* **35**: 583–621.
- WILSON, M. W., PITHON, J., GITTINGS, T., KELLY, T. C., GILLER, P. S. és O'HALLORAN, J. (2006): Effects of growth stage and tree species composition on breeding bird assemblages of plantation forests: Capsule Bird species assemblages are strongly dependent on growth stage and forest structure, but do not appear to be greatly affected by tree species composition. – *Bird Study* **53**: 225–236.
- ZIESCHE, T. M. és 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.

Drivers of forest biodiversity in Órség National Park: *A conservation biological case study considering many organism groups*

Péter Ódor

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

Relationships between environmental variables and biodiversity were studied in temperate mixed forests of the Órség region for many groups of organism (herbs, saplings, bryophytes, lichens, fungi, saproxyl and ground beetles, spiders, birds). The most influential environmental variables were explored for their effect on species richness, species and functional composition of the assemblages. Tree species composition, stand structure, light, microclimate, soil and litter conditions, landscape and historical factors were involved as environmental variables.

Tree species diversity was the most important factor for forest biodiversity in the region. It influenced the diversity of herbs, seedlings, forest floor and epiphytic bryophytes, epiphytic lichens and spiders. For hole-nesting birds, tree size was the most important determinant. Shrub density increased the diversity of bryophytes, lichens, spiders and ground beetles. The amount of light influenced herbs, seedlings and epiphytic lichens. Cool microclimate increased the diversity of mycorrhiza and saprotrophic fungi. Dead wood was important for forest floor bryophytes, saproxylic fungi, and hole-nesting birds. The effect of landscape and historical factors was lower than that of recent stand level variables.

For biodiversity conservation, the most important elements of the region were tree species diversity, shrub density, heterogeneous light conditions, dead wood and forest microclimate. These conditions are provided by continuous forest cover forestry using tree selection silvicultural system.

Key words: forest biodiversity, forest management, stand structure, Órség National Park, vascular plants, bryophytes, lichens, fungi, beetles, spiders, birds