

Tinya, F., Ódor, P. 2014. A fény és az aljnövényzet térbeli mintázatának összefüggései a Szalafői Óserdő Erdőrezervátumban. In: Bartha, D., Horváth, J. (szerk.), A Szalafői Óserdő, *Silva Naturalis* 3., Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron. pp. 105-122.

A FÉNY ÉS AZ ALJNÖVÉNYZET TÉRBELI MINTÁZATÁNAK ÖSSZEFÜGGÉSEI A SZALAFŐI ÓSERDŐ ERDŐREZERVÁTUMBAN

TINYA FLÓRA¹ – ÓDOR PÉTER²

¹ Eötvös Loránd Tudományegyetem,
Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék,
1118 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/C.

² MTA Ökológiai Kutatóközpont, Ökológiai és Botanikai Intézet,
2163 Vácrátót, Alkotmány u. 2–4.

Bevezetés

Az erdők jelentős része világszerte – így hazánkban is – erdészeti kezelés alatt áll, ezért az erdei életközösségek megőrzése nem oldható meg a területek érintetlenül hagyásával: a biodiverzitás fenntartását jórészt kezelt erdőkben kell megvalósítanunk. Ehhez olyan technológiákat, erdészeti gyakorlatokat kell kialakítani, amelyek minél inkább figyelembe veszik a különféle erdei élőlénycsoportok környezeti igényeit, létfeltételeit. Kevés tudományos kutatással alátámasztott ismeret áll azonban e téren az erdész szakemberek rendelkezésére.

Vizsgálatunk egy nagyobb projekt keretein belül készült, amelynek célja összefüggések keresése a faállomány különféle sajátságai (fafajösszetétel, faállomány-szerkezet), illetve a faállomány által meghatározott környezeti változók (fényviszonyok, mikroklíma, aljzattípusok aránya, talaj- és avarviszonyok, táji környezet, történeti adatok), valamint különféle élőlénycsoportok (mohák, lágyszárúak, fásszárú magoncok, újulati szint, gombák, epifiton zuzmók, szaproxil bogarak, pókok, madarak) szerkezete, diverzitása között (Örs-Erdő projekt, <http://orserdo.okologia.mta.hu/>).

A megvilágítottság az egyik legmeghatározóbb környezeti tényező az erdei aljnövényzet tömegessége (WHIGHAM, 2004; BARTEMUCCI et al., 2006), szerkezete (JELASKA et al., 2006) és diverzitása (SCHMIDT et al., 1996) szempontjából. A fénynek nemcsak a mennyisége, de minősége, valamint térbeli mintázata is fontos tényező lehet az aljnövényzet számára (CANHAM et al., 1994, MOORA et al., 2007). A faállomány szerkezetének és összetételének befolyásolásán keresztül pedig az erdészeti kezelések is nagymértékben hatással vannak az állomány alatti fény kvantitatív és kvalitatív sajátságaira, valamint mintázatára.

A faállomány-szerkezet és a fényviszonyok változatossága több erdőállományt összehasonlítva viszonylag markáns összefüggéseket mutat, és ezért jól is vizsgálható (BARTEMUCCI et al., 2006). Lombhullató erdőkben a lékdinamikának köszönhetően egyetlen állományon belül is számottevőek lehetnek a megvilágítottság eltérései (RUNKLE, 1985, STANDOVÁR – KENDERES, 2003). A fény hatása a lécek lágy- és fásszárú aljnövényzetére ezért szintén viszonylag jól feltárt (COLLINS – PICKETT, 1987, SCHMIDT et al., 1996, GÁLHIDY et al., 2006). Mindezekon túlmenően azonban a megvilágítottságnak zárt állományon belül is van egy finom léptékű heterogenitása, mivel a lombkoronaszint szerkezete és összetétele sohasem homogén (CANHAM et al., 1994). A levelek és ágak fizikai károsodása, a növényevők, valamint a betegségek által okozott károk, az egyes lombkoronák eltérő alakja, valamint a különféle fafajok koronája közti eltérések okozhatják a lombkoronaszint és a fény ilyen léptékű változatosságát (CANHAM et al., 1994).

A különböző aljnövényzeti fajok fényigénye egymástól eltérő lehet, ezt bizonyítja a lékképződésre adott eltérő válaszuk (COLLINS et al., 1985, GÁLHIDY et al., 2006). Feltételezhető azonban, hogy ezek a növények a fényviszonyok zárt lombkorona alatti, finomabb eltéréseire is érzékenyek lehetnek. A kísérletes vizsgálatok mellett a különféle környezeti tényezők és a növényzet térbeli mintázatának megfigyelése és összehasonlítása segíthet az összefüggések feltárásában (FORTIN et al., 2002). Jól alkalmazhatók erre a célra a térben explicit mintázatelemzési módszerek (WHIGHAM, 2004). Ilyen jellegű kutatás azonban nagyon kevés készült (CAMPETELLA et al., 1999), különösen egy-egy konkrét faj, vagy azok mintázatát meghatározó környezeti háttérváltozó mintázatát illetően.

Jelen munkában a fény és az aljnövényzet közötti összefüggéseket vizsgáltuk zárt állományon belül, az alábbi kérdésekre fókuszálva:

- Milyen mértékben korrelál az egyes aljnövényzeti fajok (lágy- és fásszárúak) borítása a fény mennyiségével?
- Milyen léptékű a fény térbeli mintázata a vizsgált erdőben?
- Milyen léptékű az egyes aljnövényzeti fajok térbeli mintázata?
- Van-e összefüggés a fény és a fajok térbeli mintázata között?

A fenti elemzéseket nem csak faji, hanem közösség szinten (gyepszint, valamint mohaszint) is elvégeztük.

Vizsgálatunk célja, hogy hozzájáruljunk az aljnövényzet fényigényének tudományos megismeréséhez, és ezen keresztül háttér információkat nyújtunk az erdei növényközösségek számára minél kedvezőbb körülményeket kialakító gazdálkodás tervezéséhez.

Anyag és módszer

A vizsgálati terület

Vizsgálatainkat a Szalafői Őserdőben végeztük 2006 és 2007 nyara során. Mivel e kötet a területet részletesen bemutatja, ebben a fejezetben csak a terület kutatásunk szempontjából fontos jellemzőit emelnénk ki. Az Őserdőben a faállomány fajösszetétele és szerkezete is viszonylag természetközelinek tekinthető. A vegetációt mintegy 20 fafajból álló fenyőelegyes lomberdő alkotja, a fafajösszetételre a finom léptékű elegyesség a jellemző (BÓKA – CSERNYI, 2005). A faállomány szerkezetét tekintve is igen heterogén, egy vagy több fa kidőlése okozta lécek, változatos korú és állapotú újulati foltok, és egy- vagy többszintű, nyíltabb vagy zártabb lombkoronával rendelkező részek váltják egymást a területen belül. A fák méreteloszlása is igen széles spektrumú, bár alapvetően a fiatalabb fák túlsúlya jellemző (HORVÁTH – SIVÁK, 2014). A természetközeli és heterogén lombkorona következtében az állományban a fényviszonyok és az aljnövényzet is meglehetősen változatosak.

Adatgyűjtés

Az állomány belső részén, az Őserdőre jellemző fafaj-elegyarányokat és szerkezetet jól reprezentáló területen került kijelölésre egy 55×55 m²-es mintaterület. A mintaterületet 121 (11×11) darab, 5×5 m²-es, érintkező kvadrátra osztottuk. Ezekben a kis kvadrátokban végeztük az aljnövényzet felvételezését és a fény mérését. Vizuálisan becsültük a gypszint (0,5 m-nél alacsonyabb fásszárúak és az összes lágyszárú), illetve a mohaszint összorítását dm²-ben. A lágyszárúak közül 11, a gyakoriságuk alapján előzetesen kiválasztott faj borítását egyedileg is becsültük, valamint borításbecslést végeztünk az összes fásszárú faj magoncára (0,5 m-nél alacsonyabb példányok) egyedileg. Ez utóbbiak közül azokat használtuk fel további elemzésekhez, amelyek a kvadrátok legalább 10%-ában előfordultak. A mohák esetében faji szintű adatgyűjtést nem végeztünk. Az edényes növényfajok esetében KIRÁLY et al. (2009) nevezékτανát követtük.

A fényviszonyokat a relatív diffúz fény mennyiségével jellemeztük, amely megmutatja, hogy a lombkoronát érő diffúz fény hány százaléka éri el a vizsgált magasságot. Ezt indirekt módon mértük LAI-2000 Plant Canopy Analyzer készülék (LI-COR Inc. 1990) segítségével. Két készüléket használva időben szinkronizált mérés alapján vetettük össze az állomány és egy nyílt terület diffúz fényviszonyait. A módszer előnye, hogy ismételt vizsgálat nélkül is megfelelően jellemzi az állomány fényviszonyait. A diffúz fény

pillanatnyi mérését végeztük el a kvadrátok középpontjaiban, 1,3 m-es magasságban. A közvetlen, direkt napfény zavaró hatásának elkerülése érdekében az adatgyűjtést alkonyatkor végeztük, és a szenzor nyugat és észak közötti negyedét eltakartuk, így gyakorlatilag a mért fény mennyiség csak diffúz komponensből állt.

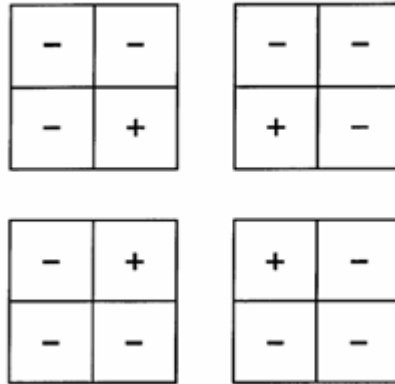
Adatfeldolgozás

A LAI-2000 File Viewer 1.06 szoftver segítségével minden 5×5 m²-es kvadrát esetében kiszámítottuk a relatív diffúz fény (diffuse non-interceptance, DIFN) értékét, amely a diffúz fény lombkoronán átjutó százalékát reprezentálja (LI-COR Inc. 2005).

A fény- és az aljnövényzeti adatok finom léptékű összefüggését Pearson-korreláció számításával elemeztük. Mivel a 121 kvadrát adatai egymástól térben nem voltak függetlenek, módosított t-tesztet (CRH-teszt) alkalmaztunk (CLIFFORD et al., 1989). Bizonyos fajok esetében logaritmus transzformációt hajtottunk végre a normalitás feltételének kielégítése érdekében.

Az egyes kvadrátok fény- és növényzeti viszonyairól térképeket rajzoltunk ArcView GIS 3.1. szoftver segítségével (ESRI Inc. 1992–1998). Ezen térképek alapján a fény és az aljnövényzeti változók mintázatának vizuális összehasonlítására nyílt lehetőség.

A fény és az egyes növényzeti változók mintázatait, valamint a mintázatok összefüggéseit kvantitatívan is elemeztük. Az egyedi mintázatok vizsgálatára az ún. „four-term local quadrat variance” (4TLQV) analízist használtunk. Ez a módszer a „local quadrat variance” módszerek közé tartozik, amelyek érintkező elemekből álló adathalmazok térbeli mintázatát elemzik azáltal, hogy különböző blokkméreteket alkalmazva számolnak variáciát a szomszédos blokkok között (DALE, 1999). A 4TLQV analízis során mindig egy négy cellából álló blokkon belül egy kiválasztott cella és a három szomszédja közötti eltérésnégyzet összegeket számítjuk ki (1. ábra), majd ezt megismételjük minden egyes cellára, valamint a blokk lehetséges összes elhelyezkedésére a mintaterületünkön, és az értékeket átlagoljuk.



1. ábra: A lokális kvadrátvariancia (four term local quadrat variance, 4TLQV) számolásának mintája. A + jellel jelölt blokk adatait megháromszorozzuk, és levonjuk belőle a – jellel jelölt szomszédos 3 blokk adatait. Az így kapott értéket négyzetre emeljük. A 4TLQV átlagolja ezeket az eltérésnégyzeteket a + és – jelű blokkok mind a négyféle lehetséges elrendezésére nézve. A kapott értéket kiszámolja a négyzet vizsgálati területen belüli összes lehetséges pozíciójára (DALE, 1999)

Fig. 1.: The concept of the four term local quadrat variance (4TLQV) calculation. The data of “+” signed blocks are multiplied by three and the data of “-” signed blocks are subtracted from it. The value is squared. The sum of squares values are averaged for all possible combination of “+” and “-” signed blocks. This value is averaged for all potential block positions within the studied area (DALE, 1999)

A blokkok méretét folyamatosan növelve az elemzés eredményeként a variancia értékét kapjuk meg az alkalmazott lépték függvényében. Minél nagyobb az érintkező blokkok közötti eltérés egy adott térléptékben, annál aggregáltabbnak tekinthető e léptékben a vizsgált változó mintázata. A variancia-görbe csúcsa tekinthető a foltmintázat jellemző léptékének, vagyis annak a karakterisztikus areának egy térfolyamaton belül, amelynél a populáció mintázata a maximális aggregáltságot mutatja. Az általunk felvett 11×11 darab 5×5 m²-es kvadrát esetében 5 különböző térlépték volt elemezhető (5×5 , 10×10 , 15×15 , 20×20 és 25×25 m²).

A megvilágítottság és az aljnövényzeti változók mintázatai közti kapcsolatok kimutatására – a változók egyedi mintázatának elemzése után – kovariancia-vizsgálatokat végeztünk. Ehhez a 4TLQV-hez hasonló elven alapuló „four-term local quadrat covariance” (4TLQC) módszert alkalmaztuk (DALE, 1999). A különbség a két módszer között az, hogy ez utóbbinál variancia-értékek helyett kovariancia-értékeket számolunk a két változó között. A 4TLQC grafikonok csúcsa így azt a térléptéket mutatja, amelyben a két változó mintázata a leginkább összefügg.

Mind a 4TLQV, mind a 4TLQC esetében vizsgáltuk, hogy a kapott mintázatok milyen mértékben térnek el a véletlenszerű mintázattól. Ehhez a

legfinomabb léptékben mért adatokat 999 ismétlésben permutáltuk a térbeliségtől függetlenül, és az így kapott statisztika-értékekhez viszonyítottuk a valós mintázat alapján kapott értékeket. Mivel azonban elsősorban a maximális aggregáltság léptékét kerestük, a mintázat, illetve a kovariancia jellemző léptékének a grafikonok csúcsát tekintettük, nem a random mintázat esetében kapott – önmagában is változó – értéktől vett maximális eltérés helyét.

A leíró statisztikai eredményeket az SPSS 14.0 for Windows programcsomag segítségével számoltuk (SPSS Inc. 2005), a módosított korrelációs számítást és a mintázatelemzéseket a Passage 2.0 szoftverrel végeztük (ROSENBERG – ANDERSON, 1998-2009).

Eredmények

Változók leírása

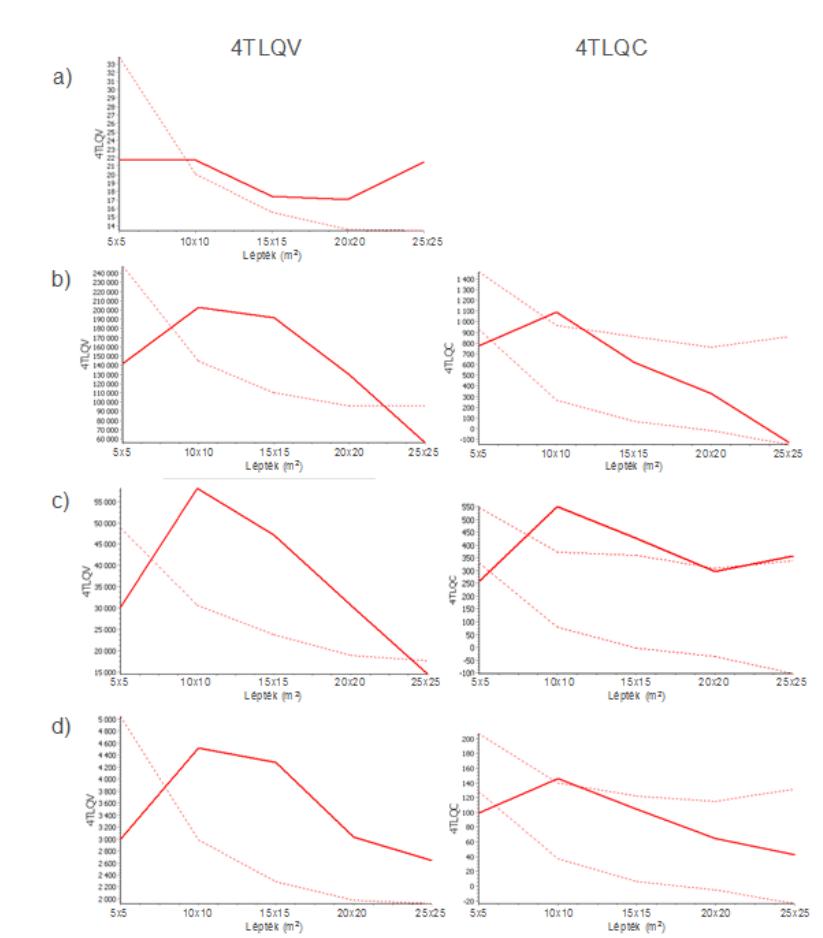
A relatív diffúz fény (DIFN) mennyisége a kvadrátokban átlagosan $7,34 \pm 4,41\%$ (szórás) volt, a legárnyasabb kvadrátban mindössze $0,40\%$, a legnyíltabban elérte a $22,30\%$ -ot. A vizsgált mintaterületen a gypszint kvadrátonkénti átlagos összborítása $21,99 \pm 14,97\%$ volt, a legkisebb borítású kvadrátban $0,28\%$ -nak, legnagyobb borításúban pedig $72,56\%$ -nak adódott. A mohák kvadrátonkénti átlagos összborítása és szórása $6,42 \pm 6,58\%$ volt. A legkevesebb mohát tartalmazó kvadrátban a mohák mindössze a talajfelszín $0,12\%$ -át borították, a legnagyobb borítású kvadrátban pedig elérték a 35% -ot. A fásszárú újulattól 11 faj bizonyult elegendően gyakorinak a faj-szintű elemzések elvégzéséhez.

A fény és az aljnövényzet közösségi változói közötti korrelációk, valamint térbeli mintázataik összefüggése

A módosított szabadsági fokokkal számolt Pearson-korrelációk alapján a legfinomabb térléptékben (azaz a 121 darab 5×5 m²-es kvadrát szintjén) mind a gypszint, mind a mohaszint összborítása szignifikáns pozitív korrelációt mutatott a relatív diffúz fény mennyiségével ($r=0,459$, $p<0,01$ a gypszint, $r=0,521$, $p<0,01$ a mohaszint esetében).

A változók egyedi térbeli mintázatait megvizsgálva a 4TLQV grafikonokon, a relatív diffúz fény esetében két helyen kaptunk magas variancia-értéket: az 5×5 – 10×10 -es és a 25×25 m²-es léptékben (2.a ábra).

A gypszint és a mohaszint grafikonjának csúcsa egyaránt a 10×10 m²-es léptékben van, vagyis mindkét változóra az ebben a térléptékben aggregált mintázat a jellemző (2.b, 2.c ábra, 1. táblázat).





2. ábra: A vizsgált változók egyedi mintázatait mutató lokális kvadrátvariancia (“four term local quadrat variance”, 4TLQV) diagramok, valamint a fény és a különböző aljnövényzeti változók mintázatának összefüggését jelző lokális kvadrátkovariancia (four term local quadrat covariance, 4TLQC) grafikonok a Szalafői Őserdőben felvett 55×55 m²-es mintaterület esetében. Folytonos vonal: variancia-, illetve kovariancia-görbe, szaggatott vonal: szignifikancia-küszöb a 4TLQV, konfidencia-intervallum a 4TLQC esetében, $p < 0,05$. a) Relatív diffúz fény (DIFN). b) Gyepszint borítás. c) Mohaszint borítás. d) Egy fényhez kötődő faj, az erdei szamóca (*Fragaria vesca*). e) A vad szeder (*Rubus fruticosus* agg.). f) Egy árnyéktűrő faj, az erdei ibolya (*Viola reichenbachiana*). g) Egy durvább léptékben aggregált mintázatú fásszárú faj, a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) magoncai.

Fig. 2.: Four term local quadrat variance (4TLQV) plots of the studied variables representing their individual spatial pattern and four term local quadrat covariance (4TLQC) plots between light and the plant variables representing the relations between their spatial patterns based on the 55×55 m² plot within the Szalafő Őserdő Forest Reserve. Continuous line: variance or covariance function, broken line: significance threshold for 4TLQV and confidence interval for 4TLQC, $p < 0.05$. a) Relative diffuse light (DIFN). b) Understorey cover. c) Bryophyte cover. d) A species positively related to light, *Fragaria vesca*. e) *Rubus fruticosus* agg. f) A shade tolerant species, *Viola reichenbachiana*. g) The relatively coarse scaled pattern of *Quercus petraea* seedlings.)

1. táblázat: A fény mennyisége és az aljnövényzeti változók (borítás-értékek) közötti összefüggések a Szalafői Óserdőben kijelölt 55×55 m²-es mintaterületen. r: Pearson-korreláció a relatív diffúz fény (DIFN) és a különböző aljnövényzeti változók között 5×5 m²-es léptékben (térbeli autokorreláció miatt módosított t-teszt, * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$, $n = 121$). 4TLQV, 4TLQC: A mintázat maximális aggregáltóságának térléptéke (m²) a fény és a különböző aljnövényzeti változók mintázatára végzett elemzések esetében (* $p < 0,05$ szintű szignifikáns eltérés a véletlenszerű mintázattól).

Tab. 1.: Relationships between the relative diffuse light (DIFN) and plant variables based on a 55×55 m² plot in Szalafői Óserdő Forest Reserve. r: Pearson correlation coefficient between relative diffuse light (DIFN) and plant variables at the scale of 5×5 m² (modified t-test because of spatial autocorrelation, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, $n = 121$). 4TLQV, 4TLQC: The spatial scale of maximal aggregation (m²);*: significant difference ($p < 0.05$) from random spatial pattern.)

Aljnövényzeti változók	r	4TLQV	4TLQC
Gyepszint borítása	0,459**	10×10*	10×10*
Mohaszint borítása	0,521**	10×10*	10×10*
Lágyszárú fajok borítása			
Van fényvel összefüggő mintázat			
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	0,506**	10×10 - 15×15*	10×10
<i>Carex pallescens</i>	0,567**	5×5 - 10×10	10×10
<i>Festuca heterophylla</i>	0,412**	10×10*	10×10*
<i>Fragaria vesca</i>	0,439**	10×10*	10×10*
<i>Poa nemoralis</i>	0,473**	10×10*	10×10*
Nincs fényvel összefüggő mintázat			
<i>Ajuga reptans</i>	0,192	20×20*	5×5 - 10×10
<i>Athyrium filix-femina</i>	0,147	5×5	5×5 - 10×10
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0,087	15×15*	5×5 - 10×10
<i>Mycelis muralis</i>	0,273	25×25*	5×5 - 15×15; 25×25
<i>Rubus fruticosus agg.</i>	0,269*	25×25*	10×10*
<i>Viola reichenbachiana</i>	0,286*	10×10*	10×10; 25×25
Fásszárú fajok magoncainak borítása			
Van fényvel összefüggő mintázat			
<i>Betula pendula</i>	0,439**	10×10*; 25×25*	25×25*
<i>Carpinus betulus</i>	0,145	25×25*	25×25*
<i>Pinus sylvestris</i>	0,288*	25×25*	25×25*
<i>Quercus petraea</i>	0,350*	25×25*	25×25*

Nincs fényel összefüggő mintázat			
<i>Daphne mezereum</i>	-0,121	25×25*	5×5*
<i>Fagus sylvatica</i>	0,066	10×10 - 15×15*	25×25*
<i>Frangula alnus</i>	0,040	15×15*	20×20 - 25×25*
<i>Picea abies</i>	0,214*	5×5	10×10
<i>Prunus avium</i>	0,188*	5×5	10×10
<i>Prunus spinosa</i>	-0,038	10×10*; 25×25*	5×5*
<i>Viburnum opulus</i>	0,066	5×5	5×5

A két borítási érték térképeinek (3.b, 3.c ábra) a fénytérképpel (3.a ábra) való vizuális összehasonlításából kiderül, hogy mind a gypszint, mind a mohaszint borítása jól illeszkedik a megvilágítottság mértékéhez, vagyis mintázatuk szemmel láthatóan hasonló a fény mintázatához.

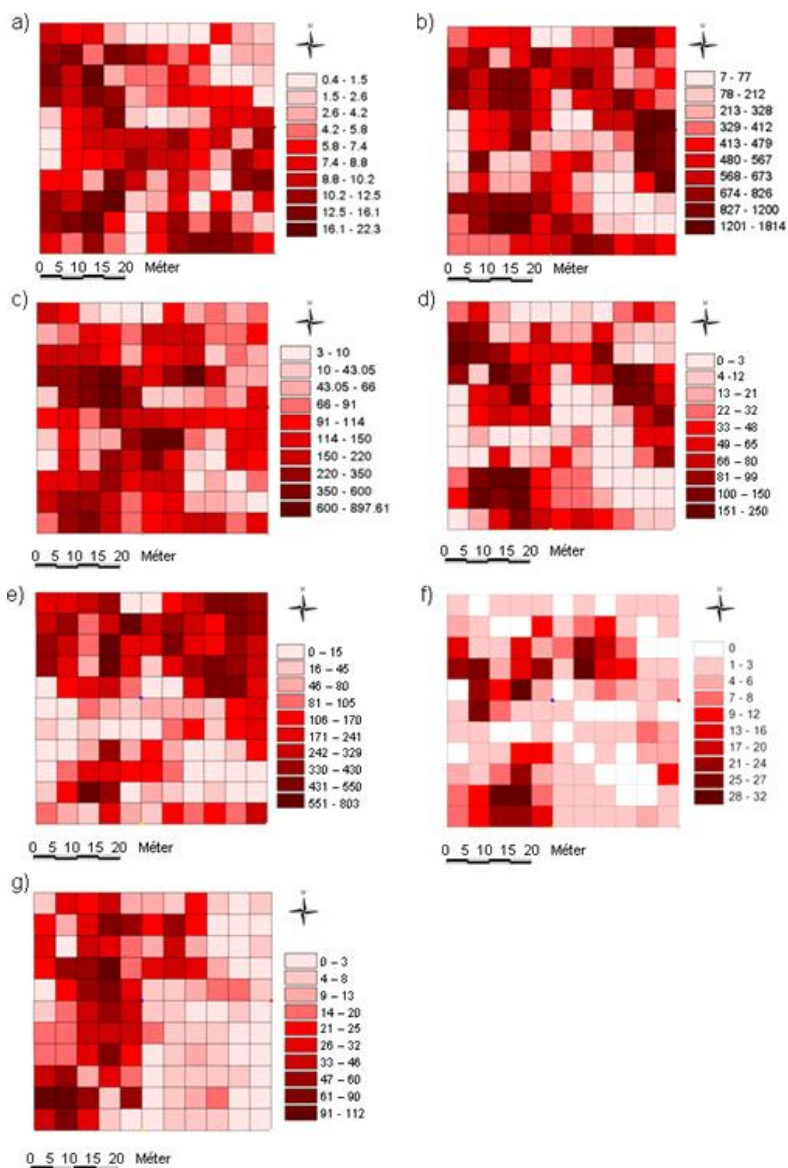
Az összefüggést megerősíti a 4TLQC analízis is: a gypszint és a mohaszint fényel való maximális kovariancia-értéke (vagyis a grafikonok csúcsa) is ugyanabban a léptékben jelentkezik, mint ami a változók egyedi mintázatára is jellemző (azaz a 10×10 m²-es léptékben, 2.b, 2.c ábra, 1. táblázat). Ez alapján valószínűsíthető, hogy a két közösségi változó mintázatát nagymértékben meghatározza a fény mintázata.

A fény és az egyes fajok közötti összefüggések

A lágyszárú fajok borítása erősebb korrelációt mutatott a fény mennyiségével, mint a fásszárúaké. A vizsgált finom léptékben 7 lágyszárú és 5 fásszárú faj borítása adott szignifikáns összefüggést a fényel.

Az egyes fajok egyedi mintázatát tekintve a legtöbb lágyszárú fajra a finom léptékű mintázat volt jellemző (pl. erdei szamóca – *Fragaria vesca*, ligeti perje – *Poa nemoralis*, erdei ibolya – *Viola reichenbachiana*, 1. táblázat, 2.d, 2.f ábra), vagyis a 4TLQV grafikonjaik csúcsa a 10x10 m²-es léptékben jelentkezett. A kovariancia- (4TLQC) elemzések során három lágyszárú faj (felemáslevelű csenkesz – *Festuca heterophylla*, erdei szamóca, ligeti perje) mintázatára kaptunk szignifikáns kovariancia értéket a fény mintázatával abban a térléptékben, amely a faj saját mintázatára is jellemző volt (10 × 10 m², 1. táblázat).

A fásszárú fajok magoncaira általában durvább léptékű mintázat volt jellemző (25 × 25 m², 1. táblázat). A fényel való kovarianciát megvizsgálva a nyír (*Betula pendula*), a gyertyán (*Carpinus betulus*), az erdefenyő (*Pinus sylvestris*) és a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) esetében kaptunk kovariancia-csúcsot is abban a térléptékben, amely a fajok egyedi mintázatára is jellemző volt (vagyis 25 × 25 m²-es léptékben, 2.g ábra).



3. ábra: Néhány vizsgált változó térképe a Szalafői Óserdőben felvett 55×55 m²-es mintaterületen. a) Relatív diffúz fény (DIFN, %), b) a gyps szint, c) a mohaszint, d) egy fényhez kötődő faj, az erdei szamóca (*Fragaria vesca*), e) a vad szeder (*Rubus fruticosus* agg.), f) egy árnyéktűrő faj, az erdei ibolya (*Viola reichenbachiana*), és g) egy durvább léptékben aggregált mintázatú fásszárú faj, a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) borítása (dm²).

Fig. 3.: The map of some variables in the 55×55 m² sized plots within the Szalafői Óserdő Forest Reserve. a) Relative diffuse light (DIFN, %). The cover (dm²) of b) understory; c) bryophytes; d) light related *Fragaria vesca*; e) *Rubus fruticosus* agg.; f) shade tolerant *Viola reichenbachiana*; g) *Quercus petraea* having a relatively coarse scaled pattern.

A térképek vizuális értékelése alátámasztja a variancia- és kovariancia elemzések eredményeit: a fény mintázatát követő fajok (pl. erdei szamóca) borítási térképei hasonló képet mutatnak, mint a fény térképe, míg azon fajok, amelyek esetében nem sikerült a fény mintázatával való kovarianciát kimutatni (pl. erdei ibolya), a térképek alapján is más mintázatúak, mint a relatív diffúz fény (3.a, 3.d, 3.f ábra). Az elemzések szerint nagyobb térléptékben aggregált fajok a térképeken is nagyobb foltokat mutatnak (3.g ábra).

Diszkusszió

A Szalafői Óserdő fénymintázatának sajátosságai

A Szalafői Óserdő fényviszonyaira a régió gazdasági erdeiehez képest nagyobb átlagos megvilágítottság, valamint heterogenitás volt jellemző (TINYA et al., 2009). Kutatások igazolták, hogy az idősebb, természetes dinamikájú erdőkben az öreg fák elhalása és a lombkoronaszint heterogénné válása miatt igen változatosak lesznek a fényviszonyok is (FRAZER et al., 2000; ROBURN, 2003), amely az aljnövényzet térbeli heterogenitását is maga után vonja (CHAZDON, 1988). Vizsgálatunk során a relatív diffúz fény két térbeli léptékben is foltos mintázatot mutatott, 10×10 és 25×25 m²-nél. Feltehető, hogy a nagyobb léptékű mintázat az újulati szint foltjainak mérete és a foltok egymástól való távolsága határozta meg, a finomabb léptékű mintázat pedig inkább a faegyedek méretét, illetve egymástól való távolságát tükrözi.

A fény és gyepszint borítása közötti összefüggések

Kutatásaink során sikerült szignifikáns kapcsolatokat kimutatnunk az erdőben uralkodó relatív diffúz fény mennyisége, valamint a gyepszint teljes borítása között. Az összefüggés erősebbnek bizonyult, mint a legtöbb faj egyedi borításának fénytől való függése. Ezt valószínűleg az okozta, hogy az igen magas megvilágítottságú kvadrátokban egy vagy több fényigényes faj (pl. erdei szálkaperje - *Brachypodium sylvaticum*, sápadt sás - *Carex pallescens*) már nagymértékben el tudott szaporodni.

A gyepszint borítása nemcsak a kvadrátok szintjén korrelált a fény mennyiségével, hanem a két változó térbeli mintázata is hasonlóan alakult, mindkettőre a 10×10 m²-es lépték volt jellemző. Az összefüggést a kovariancia-görbe és a mintázattérképek hasonlósága is megerősítette.

A fény és a gyepszint egyes fajainak borítása közötti összefüggések

Az egyes fajok fényre adott válasza a legtöbb esetben alátámasztotta korábbi kutatásaink eredményeit, amelyek során durvább léptékben, több állományt összehasonlítva vizsgáltuk a fény és az aljnövényzet összefüggéseit (TINYA et al., 2009). A lágyszárúak és fásszárúak között is elkülöníthetőek voltak azok a fajok, amelyek összefüggést mutattak a fényvel, illetve azok, amelyeknek a mintázata a fénytől függetlennek bizonyult. A kis kvadrátok alapján számolt korreláció és a mintázatelemzés eredménye a legtöbb faj esetében egybevágott: amely fajoknál a korreláció-számítás ki tudott mutatni fényvel való összefüggést, ott rendszerint a faj mintázata is követte a fény mintázatát. A mintázatok összefüggései leolvashatók voltak a kovariancia-görbékről, és azokat rendszerint alátámasztotta a fénymintázat térképének és a borítási térképeknek a vizuális összehasonlítása is. Az erdei száalkaperje és a sápadt sás esetében a kovariancia-görbe ugyan nem mutatott ki szignifikáns összefüggést a fény mintázatával, de mivel a fajok és a fény között a kis kvadrátok alapján számított korrelációk nagyon erősnek bizonyultak, illetve a 4TLQV elemzés eredményei szerint a két faj mintázata ugyanabban a léptékben volt aggregált, mint a fényé, ezért végül ezen fajok esetében is úgy ítéltük, hogy mintázatuk nagy valószínűséggel nem lehet független a fényétől.

A legtöbb – fényre érzékeny – lágyszárú faj (pl. felemáslevelű csenkesz, erdei számoça, ligeti perje) ebben az állományban a fény finomabb térléptékű, azaz megközelítőleg 10x10 m²-es mintázatához igazodott, amit pedig feltehetően a faegyedek elrendeződése határozott meg.

A fásszárú magoncok mintázata inkább a fény durvább léptékű, 25x25 m²-es mintázatát követte. Elsősorban a fák újulata volt viszonylag egyszerűen jellemezhető a fényigény szempontjából. Itt jól elkülöníthetőnek bizonyultak a fényigényes (erdeifenyő, kocsánytalan tölgy, közönséges nyír), illetve árnyéktűrő fajok, és ezen eredmények többsége összhangban is áll a korábbi ismeretekkel (FARQUE et al., 2001; KIMMINS et al.; 2003, PUKKALA et al., 1993). Egyedül a gyertyán volt az, amely bár a szakirodalom szerint árnyéktűrő faj, és korábbi, állományok közötti léptékű vizsgálatunkban mi is ezt tapasztaltuk (TINYA et al., 2009), egyetlen állományon belül vizsgálva mégis nagyobb borítást tudott elérni az összeomló nyírek és erdeifenyők okozta nyíltabb foltokban, mint a zárt lombkorona alatt.

A cserjefajok újulata esetében számos faj látszólag ellentmondásosan viselkedett a szakirodalomhoz képest. Feltehetőleg ezek esetében más tényezők is befolyásolhatták egyrészt az előfordulásukat, másrészt akár a fényvel szembeni igényüket.

A fény és a mohaszint borítása közötti összefüggések

Az erdőlakó mohákat hagyományosan árnyéktűrő fajoknak tekinti a szakirodalom (Proctor 1982). Örökzöld levélzetüknek köszönhetően vegetációs periódusuk a lombhullató edényes növényekénél kiterjedtebb, így kevésbé függenek a lombkoronaszint nyári denzitásától, és az akkor uralkodó fényviszonyoktól, mint a lágyszárúak. Emiatt a mohák esetében gyengébb összefüggésre számítottunk a borításértékek és a fény mennyisége között (GABRIEL – BATES, 2003). Ennek ellenére a talajon előforduló mohák összborítása jól korrelált a fény mennyiségével. A fény jelentős szerepe a talajlakó mohavegetáció borításában, faji összetételében és fajgazdagságában a régió gazdasági erdeiben is kimutatható volt, míg a kéreglakó és korhadéklakó mohaközösség fény szempontjából sokkal indifferensebbnek bizonyult (TINYA et al., 2009; MÁRIALIGETI et al., 2009; KIRÁLY – ÓDOR, 2010; KIRÁLY et al., 2013; ÓDOR et al., 2013). A mohaborítás mintázata a gyepszinthez hasonlóan 10×10 m²-es léptékben volt jellemző, és jól követte a fény finomabb léptékű (faegyedek elrendeződése által meghatározott) mintázatát. A régióban több állományt vizsgálva megállapítható, hogy a mohaszint borítását az avarviszonyok (elsősorban az avartömeg) sokkal jobban meghatározták, mint a fény, mivel a felhalmozódó lombavar gátolja a mohaszint kialakulását (MÁRIALIGETI et al., 2009). Nem zárható ki, hogy a mohaszint állományon belüli mintázatában is az avarviszonyok fontosabbak, mint a fény, mivel jelentős mohaborítás elsősorban az alacsony avarborítású elhalt nyírek alatt kialakult lékekben jelent meg, és kevésbé a fellazuló tölgyes foltok alatt. Mivel az avartömeg mintázatát itt nem vizsgáltuk, további kutatásokat igényelne annak eldöntése, hogy a fény mint közvetlen tényező határozza-e meg a mohaborítás mintázatát, vagy inkább egy közvetett összefüggést figyeltünk meg.

A kutatás gyakorlati vonatkozásai

A fényviszonyok és az aljnövényzet közötti összefüggések feltárása nemcsak tudományos szempontból jelentős, hanem az erdészeti és természetvédelmi gyakorlat számára is hasznos lehet. Mivel az aljnövényzet különböző komponensei más és más mértékben és térléptékben mutatnak összefüggést a megvilágítottsággal, ezért az aljnövényzet minél nagyobb diverzitásának megőrzése érdekében zárt állományokban is fontos a változatos faállomány szerkezet, és ezáltal a heterogén fényviszonyok fenntartása, illetve létrehozása. Ugyanakkor korábbi vizsgálataink kimutatták, hogy a régióban az erdők túlzott megbontása (ligetes jellegű állományok

kialakítása, erőteljes bontás kivitelezése a fokozatos felújító vágás során) ugyan növeli az aljnövényzet borítását és fajgazdagságát, azonban ezt elsősorban a nem erdei elemek (gyomok, réti fajok, vágásnövényzet) megjelenése és kiterjedése okozza (TINYA et al., 2009; ÓDOR et al., 2011). Vagyis az aljnövényzet biodiverzitásának megőrzése szempontjából egyfelől biztosítani kell a változatos fényviszonyokat, el kell kerülni a homogén, teljes záródást. Másfelől viszont fontos, hogy megtartsuk a fényklíma erdei jellegét, kerülve az erőteljes, egyenletes bontást, a ligetes állományok és vágásterületek kialakítását. Erre leginkább a folyamatos erdőborítást fenntartó szálaló üzemmód ad lehetőséget (ROTH, 1935; FRANK, 2000; REININGER, 2010). A kitermelt faegyedek, kisebb csoportok helyén kialakuló lécek lehetővé teszik az erdei aljnövényzet és újulat kiterjedését, a folyamatos erdőborítás viszont meggátolja a nem erdei fényviszonyokat sikeresen kihasználó gyomok, vágástéri növények előretörését. E gazdálkodást szépen tükrözik az őrségi paraszti szálalóerdők, illetve hasonló szerkezet alakult ki a spontán fejlődés során létrejövő felhagyott erdőkben, amelyeknek szép példája a Szalafői Őserdő Erdőrezervátum.

Összefoglalás

A fény és az erdei aljnövényzet borítása, valamint a fénymintázat és az aljnövényzet térbeli mintázata közötti összefüggéseket vizsgáltuk a Szalafői Őserdőben. 55×55 m²-es mintaterületünk 121, érintkező 5×5 m²-es kvadrátból állt. A kvadrátokban LAI-2000 Plant Canopy Analyzer segítségével mértük a relatív diffúz fény mennyiségét, valamint becsültük a gyepszint és a mohaszint összborítását. Becsültük ezen felül 22 növényfaj (11 lágyszárú és 11 fásszárú magonc) egyedi borítását is. A fény és a vizsgált növényzeti változók közötti összefüggések kimutatására módosított Pearson-féle korrelációt számoltunk, valamint térbeli mintázatelemzést végeztünk.

Eredményeink alapján a gyepszint és a mohaszint borítása is szignifikáns összefüggést mutatott a megvilágítottság mértékével. Mindkét aljnövényzeti változó térbeli mintázata jól illeszkedett a fény mintázatához. A fajok közül elkülöníthetőek voltak a fény mintázatához igazodó, valamint az attól független, árnyéktűrő fajok. A lágyszárúak közül a *Brachypodium sylvaticum*, *Carex palleascens*, *Festuca heterophylla*, *Fragaria vesca* és *Poa nemoralis* fajok mutattak pozitív összefüggést a fénnel, míg az *Ajuga reptans*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Mycelis muralis*, *Rubus fruticosus* agg. és a *Viola reichenbachiana* nem. A fásszárú magoncok közül csak a *Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Pinus sylvestris* és a *Quercus petraea* mintázata mutatott összefüggést a fénnel. Ezek az eredmények alátámasztják a fajok fényigényéről alkotott terepi tapasztalatokat. A mohák és a lágyszárúak finomabb (10×10 m²-es), míg a fásszárú magoncok ennél durvább (25×25 m²-es) léptékben mutatták a maximális összefüggést a fény mintázatával.

Az erdei aljnövényzet és mohaszint faji összetételét és szerkezetét nagymértékben meghatározzák a fényviszonyok. Az aljnövényzet diverzitásának megőrzése szempontjából az Őrség gazdasági hasznosítás alatt álló erdeiben is elengedhetetlen a finom léptékben heterogén fényviszonyok biztosítása, ami legjobban a változatos faállomány-szerkezetet és a folyamatos erdőborítást fenntartó szálaló üzemmód alkalmazásával valósítható meg.

Summary

RELATIONSHIPS BETWEEN THE SPATIAL PATTERN OF LIGHT AND UNDERSTOREY IN „SZALAFŐ ŐSERDŐ”

The relationships between the amount of relative diffuse light and cover of forest understory (forest herbs and seedlings) and bryophytes were studied in Szalafő Forest Reserve (West Hungary). The spatial patterns of the studied layers, 11 herbaceous and 11 seedling species were analyzed and their relations to light pattern were also investigated within a 3025 m² sized plot.

Both the cover of understory and bryophytes had significant positive correlations with light. The spatial pattern of both layers was related to the pattern of light. On species level, the pattern of some herbs was related to light (*Brachypodium sylvaticum*, *Carex pallescens*, *Festuca heterophylla*, *Fragaria vesca* and *Poa nemoralis*), while other species were not related to it (*Ajuga reptans*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Mycelis muralis*, *Rubus fruticosus* agg. and *Viola reichenbachiana*). From the seedling species the pattern of *Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Pinus sylvestris* and *Quercus petraea* was related to the pattern of light. These results support the hypotheses based on field experiences concerning the light demands of these species. The scale of the strongest relationships between the pattern of plants and light was coarser for seedlings (25 × 25 m²) than for herbs and bryophytes (10 × 10 m²).

The heterogeneous light conditions are key factors for the diversity and composition of forest understory and bryophytes. These conditions can be maintained by tree selection management system and continuous forest cover forestry, creating small gaps in the canopy but on stand level providing continuous shelter on the soil.

Köszönetnyilvánítás

A terepmunkában nyújtott segítségükért köszönet illeti Szövényiné Márialigeti Sárát, Németh Balázst, Molnár Ákost, Mag Zsuzsát és Márton Orsolyát. Köszönjük Standovár Tibornak, hogy a fénymérő műszert a rendelkezésünkre bocsátotta. Köszönjük a fejezet lektorainak, Standovár Tibornak és Bátor Zoltánnak a segítő kritikai észrevételeket. A kutatást az OTKA (79158) és az Őrségi Nemzeti Park Igazgatósága támogatta, Ódor Péternek további támogatást nyújtott az MTA Bolyai János Kutatói Ösztöndíja.

Irodalom

- BARTEMUCCI, P. – MESSIER C. – CANHAM, C. D. (2006): Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. – *Canadian Journal of Forest Research* **36**: 2065–2079.
- BÓKA Z. – CSERNYI R. (2005): A Szalafői "Őserdő" Erdőrezervátum felmérése és vizsgálata. – Diplomamunka, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Földmérési és Távérzékelési Tanszék, Sopron.

- CAMPETELLA, G. – CANULLO, R. – BARTHA S. (1999): Fine-scale spatial pattern analysis of the herb layer of woodland vegetation using information theory. – *Plant Biosystems* **133**: 277–288.
- CANHAM, C. D. – FINZI, A. C. – PACALA, S. W. – BURBANK, D. H. (1994): Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. – *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 337–349.
- CHAZDON, R. L. (1988): Sunflacks and their importance to forest understorey plants. In: BEGON, M. E. A. (szerk.): *Advances in Ecological Research*. – Academic Press Inc., London, 1–63.
- CLIFFORD, P. – RICHARDSON, S. – HÉMON, D. (1989): Assessing the significance of the correlation between two spatial processes. – *Biometrics* **45**: 123–134.
- COLLINS, B. S. – DUNNE, K. P. – PICKETT, S. T. A. (1985): Responses of forest herbs to canopy gaps. In: PICKETT, S. T. A. (szerk.): *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. – Academic Press Inc., Orlando, 218–234.
- COLLINS, B. S. – PICKETT, S. T. A. (1987): Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forest. – *Vegetatio* **70**: 3–10.
- DALE, M. R. T. (1999): *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*. – Cambridge University Press, Cambridge.
- ESRI INC. (1992-1998): *ArcView GIS Version 3.1*. – Environmental Systems Research Institute Inc.
- FARQUE, L. – SINOQUET, H. – COLIN, F. (2001): Canopy structure and light interception in *Quercus petraea* seedlings in relation to light regime and plant density. – *Tree Physiology* **21**: 1257–1267.
- FORTIN, M.-J. – DALE, M. R. T. – VER HOEF, J. (2002): Spatial analysis in ecology. – *Encyclopedia of Environmetrics* **4**: 2051–2058.
- FRANK T. (szerk.) (2000): *Természet – Erdő – Gazdálkodás*. – MME, Pro Silva Hungaria, Eger.
- FRAZER, G. W. – TROFYMOW, J. A. – LERTZMAN, K. P. (2000): Canopy openness and leaf area in chronosequences of coastal temperate rainforests. – *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 239–256.
- GABRIEL, R. – BATES, J. W. (2003): Responses of photosynthesis to irradiance in bryophytes of the Azores laurel forest. – *Journal of Bryology* **25**: 101–105.
- GÁLHIDY L. – MIHÓK B. – HAGYÓ A. – RAJKAI K. – STANDOVÁR T. (2006): Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest. – *Plant Ecology* **183**: 133–145.
- HORVÁTH J. – SIVÁK K. (2014): A Szalafői Erdőrezervátum magterületének (Szalafő 13I) faegyedszintű faállományszerkezeti felmérése. In: BARTHA D. – Horváth, J. (szerk.): *Silva naturalis III. – Nyugat-magyarországi Egyetemi Kiadó, Sopron*.
- JELASKA, S. D. – ANTONIC, O. – BOZIC, M. – KRIZAN, J. – KUSAN, V. (2006): Responses of forest herbs to available understory light measured with hemispherical photographs in silver fir - beech forest in Croatia. – *Ecological Modelling* **194**: 209–218.
- KIMMINS, J. P. (2003): Ecological role of solar radiation. In: Kimmins, J. P. (szerk.): *Forest Ecology*. – Prentice Hall, New Jersey, 153–180.
- KIRÁLY G. – VIRÓK V. – SZMORAD F. – MOLNÁR V. A. (szerk., 2009): *Új magyar fűvészkönyv*. – Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvalfő.
- KIRÁLY I. – ÓDOR P. (2010): The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous–coniferous forests of Western Hungary. – *Biological Conservation* **143**(9): 2063–2069.

- KIRÁLY I. – NASCIBENE, J. – TINYA F. – ÓDOR P. (2013): Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. – *Biodiversity and Conservation* **22**(1): 209–223
- LI-COR Inc. (1990): LAI-2000 Plant Canopy Analyzer. Instruction Manual, LI-COR Inc., Lincoln.
- LI-COR Inc. (2005): LAI-2000 File Viewer 1.06. LI-COR Inc., Lincoln.
- MÁRIALIGETI S. – NÉMETH B. – TINYA F. – ÓDOR P. (2009): The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. – *Biodiversity and Conservation* **18**: 2223–2241.
- MOORA, M. – DANIELI, T. – KALLE, H. – LIIRA, J. – PUSSA, K. – ROOSALUSTE, E. – OPIK, M. – WHEATLEY, R. – ZOBEL, M. (2007): Spatial pattern and species richness of boreonemoral forest understorey and its determinants – A comparison of differently managed forests. – *Forest Ecology and Management* **250**: 64–70.
- ÓDOR P. – TINYA F. – MÁRIALIGETI S. – MAG ZS. – KIRÁLY I. (2011): A faállomány és különböző erdei élőlénycsoportok kapcsolata az őrségi erdőkben. – *Erdészeti Lapok* **146**(1): 23–26.
- ÓDOR P. – KIRÁLY I. – TINYA F. – BORTIGNON, F. – NASCIBENE, J. (2013): Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. – *Forest Ecology and Management* **306**: 256–265.
- PROCTOR, M. C. F. (1982): Physiological ecology: water relations, light and temperature responses, carbon balance. In: SMITH, A. J. E. (szerk.): *Bryophyte Ecology*. – Chapman and Hall, London, 333–382.
- PUKKALA, T. – KUULUVAINEN, T. – STENBERG, P. (1993): Below-canopy distribution of photosynthetically active radiation and its relation to seedling growth in a boreal *Pinus sylvestris* stand – A simulation approach. – *Scandinavian Journal of Forest Research* **8**: 313–325.
- REININGER, H. (2010): A szálalás elvei. – HM Budapesti Erdőgazdaság Zrt., Budapest.
- ROBURN, A. E. (2003): Light transmission and understory vegetation in two old-growth riparian stands: a study in spatial pattern. Working report. – Simon Fraser University, Burnaby.
- ROSENBERG, M. S. – ANDERSON, C. D. (1998-2009): Passage. Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis, Version 2 (beta). Manual, Center for Evolutionary Functional Genomics – School of Life Sciences, Arizona State University, Tempe.
- ROTH GY. (1935): Erdőműveléstan II. Alkalmazott rész. – József Nádor Műszaki és Gazdaságtudományi Egyetem, Bánya-, Kohó- és Erdőmérnöki Kar, Sopron.
- RUNKLE, J. R. (1985): Disturbance regimes in temperate forests. In: PICKETT, S. T. A. – WHITE, P. S. (eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. – Academic Press Inc., Orlando, pp. 17–33.
- SCHMIDT, W. – WEITEMEIER, M. – HOLZAPFEL, C. (1996): Vegetation dynamics in canopy gaps of a beech forest on limestone – The influence of the light gradient on species richness. – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **25**: 253–260.
- SPSS Inc. (2005): SPSS 14.0 for Windows. Release 14.0.0.
- STANDOVÁR, T. – KENDERES, K. (2003): A review on natural stand dynamics in beechwoods of East Central Europe. – *Applied Ecology and Environmental Research* **1**: 19–46.
- TINYA F. – MÁRIALIGETI S. – KIRÁLY I. – NÉMETH B. – ÓDOR P. (2009): The effect of light conditions on herbs, bryophytes and seedlings of temperate mixed forests in Őrség, Western Hungary. – *Plant Ecology* **204**: 69–81.
- WHIGHAM, D. F. (2004): Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology – Evolution and Systematics* **35**: 583–621.