Fényviszonyok és az aljnövényzet közötti összefüggés vizsgálata őrségi erdőkben

Doktori értekezés

Tinya Flóra

Témavezető:
Dr. Ódor Péter, tudományos munkatárs

Biológia Doktori Iskola
Vezető: Dr. Erdei Anna akadémikus, egyetemi tanár

Ökológia, Konzervációbiológia és Szisztematika Doktori Program
Vezető: Dr. Podani János, akadémikus, egyetemi tanár

ELTE TTK BI
Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék

2011

Tartalomjegyzék

1. A disszertáció anyagával kapcsolatos publikációk 5

1.1. A disszertáció anyagát képező, referált tudományos folyóiratban megjelent publikációk 5

1.2. A disszertáció anyagát képező konferencia-előadás vagy poszter kivonatok 5

1.3. A disszertáció anyagát is magában foglaló projekt során megjelent egyéb publikációk 6

2. Bevezetés és célkitűzés 8

3. Irodalmi áttekintés 11

3.1. Az erdei életközösségek összetételét meghatározó tényezők 11

3.2. Az erdei fényviszonyok függése a faállomány szerkezetétől és összetételétől 14

3.3. Az erdei aljnövényzet mennyiségét és szerkezetét befolyásoló környezeti változók, különös tekintettel a fény szerepére 18

3.3.1. A lágyszárúak mennyiségét és közösségeik szerkezetét befolyásoló környezeti változók 22

3.3.2. A mohák mennyiségét és közösségeik szerkezetét befolyásoló környezeti változók 25

3.3.3. A fásszárú újulat mennyiségét és közösségeik szerkezetét befolyásoló környezeti változók 30

3.4. Az erdők alján uralkodó fényviszonyok mérési-becslési lehetőségei 34

4. Módszerek 40

4.1. A kutatási terület bemutatása 40

4.1.1. Földrajzi jellemzők 40

4.1.2. Tájtörténeti áttekintés, a vegetáció jellemzése 42

4.1.3. A Szalafői Őserdő Erdőrezervátum jellemzése 46

4.2. Adatgyűjtés 48

4.2.1. A vizsgált állományok kijelölése 49

4.2.2. A mintavételi elrendezés 51

4.2.3. Növényzeti adatok gyűjtése 53

4.2.4. A fény-adatok gyűjtése 56

4.2.5. Az állományon belüli mintázatelemzéshez szükséges adatok gyűjtése 58

4.3. Adatfeldolgozás 62

4.3.1. A fény-adatok feldolgozása 62

4.3.2. Fénymérési módszertani vizsgálatok 64

4.3.3. Állományok fényviszonyai és aljnövényzete közti összefüggések vizsgálata 66
4.3.4. A fény és az aljnövényzet összefüggéseinek vizsgálata egyetlen állományon belül 68
5. Eredmények 71
5.1. Módszertani eredmények 71
5.1.1. Leíró statisztikák 71
5.1.2. A különböző módszerekkel mért fényértékek közti korrelációk 73
5.1.3. A fényértékek és a vad szeder borítása közti korrelációk 74
5.2. Állományok fényviszonyai és aljnövényzete közti összefüggések 77
5.2.1. Leíró eredmények 77
5.2.2. A fény és az aljnövényzet közösségi változói közötti összefüggések 79
5.3. A fény és az aljnövényzet összefüggései egyetlen állományon belül 88
5.3.1. Leíró eredmények 88
5.3.2. A fény és az aljnövényzet közösségi változói közötti korrelációk, valamint a térbeli mintázatok összefüggése 90
5.3.3. A fény és az egyes fajok közötti korrelációk, valamint a térbeli mintázatok összefüggései 94
6. Diszkusszió 97
6.1. A módszertani eredmények megvitatása 97
6.1.1. A három vizsgált technika összehasonlítása 97
6.1.2. A fény átlagának és heterogenitásának hatása 100
6.1.3. A térlépték kérdése 101
6.2. A fény és az aljnövényzet összefüggései 103
6.2.1. Általános megállapítások 103
6.2.2. A Szalafői Őserdő fénymintázatának sajátságai 105
6.2.3. A fény hatása a lágyszárú aljnövényzetre 106
6.2.4. A fény hatása a mohákra 112
6.2.5. A fény hatása a magoncokra 116
7. Összefoglalás 121
8. Summary 122
9. Köszönetnyilvánítás 123
10. Irodalom 124

1. A disszertáció anyagával kapcsolatos publikációk

1.1. A disszertáció anyagát képező, referált tudományos folyóiratban megjelent publikációk

Tinya, F., Márialigeti, S., Király, I., Németh, B. és 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. IF (2009): 1.567.

Tinya, F., Mihók, B., Márialigeti, S., Mag, Zs. és Ódor, P. (2009): A comparison of three indirect methods for estimating understory light at different spatial scales in temperate mixed forests. *Community Ecology* 10: 81-90. IF (2009): 0.792.

1.2. A disszertáció anyagát képező konferencia-előadás vagy poszter kivonatok

Tinya, F. (2007): The effect of light on understory vegetation in temperate mixed forests in Őrség, Western Hungary. In: Zupan, E., Vinko, D. és Creegen, S. J. J. (szerk.): International Life Sciences Students' Conference – Life with Science: Book of abstracts, Ljubljana, 70.

Tinya, F., Mihók, B., Márialigeti, S., Németh, B., Mazál, I., Mag, Zs. és Ódor, P. (2006): Indirekt fénymérési módszerek vizsgálata őrségi erdőkben. In: Szentesi, Á., Szövényi, G. és Török, J. (szerk.): 7. Magyar Ökológus Kongresszus – Előadások és poszterek összefoglalói, Budapest, 205.

Tinya, F. és Ódor, P. (2009): A fény és az aljnövényzet mintázatának összefüggése a Szalafői Őserdőben. In: Körmöczi, L. (szerk.): 8. Magyar Ökológus Kongresszus – Előadások és Poszterek Összefoglalói, Szeged, 219.

Tinya, F. és Ódor, P. (2009): The effect of light on forest understory in deciduous-coniferous mixed forests in Western Hungary. In: 2nd European Congress of Conservation Biology "Conservation biology and beyond: from science to practice" Book of abstracts, Czech University of Life Sciences, Faculty of Environmental Sciences, Prague, 217.

Tinya, F., Ódor, P., Németh, B., Márialigeti, S., Mazál, I. és Mag, Zs. (2008): Fényviszonyok hatása az erdei aljnövényzetre őrségi erdőkben. *Kitaibelia*, Különszám az Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében VIII. című konferenciára, Gödöllő, 13: 194.

1.3. A disszertáció anyagát is magában foglaló projekt során megjelent egyéb publikációk

Mag, Zs., Mazál, I., Márialigeti, S., Németh, B., Tinya, F. és Ódor, P. (2006): A faállomány hatása a madárközösségekre az őrségi erdőkben. In: Szentesi, Á., Szövényi, G. és Török, J. (szerk.): 7. Magyar Ökológus Kongresszus – Előadások és poszterek összefoglalói, Budapest, 136.

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. IF (2009): 2.066.

Márialigeti, S., Ódor, P., Németh, B. és Tinya, F. (2008): Erdei mohaközösségek és a faállomány összefüggései az Őrség erdeiben. *Kitaibelia*, Különszám az Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében VIII. című konferenciára, Gödöllő, 13: 176.

Ódor, P., Király, I., Mag, Zs., Márialigeti, S. és Tinya, F. (2009): A faállomány hatása különböző élőlénycsoportok összetételére és diverzitására az őrségi erdőkben. In: Körmöczi L. (szerk.): 8. Magyar Ökológus Kongresszus – Előadások és Poszterek Összefoglalói, Szeged, 166.

Ódor, P., Mag, Zs., Márialigeti, S., Tinya, F., Németh, B. és Mazál, I. (2007): Effect of stand structure and tree species composition on different organism groups. In: Natural hazards and natural disturbances in mountain forests. Book of abstracts, Trento, Italy.

Ódor, P., Márialigeti, S., Mag, Zs., Király, I., és Tinya, F. (2008): A faállomány és különböző erdei élőlénycsoportok kapcsolata az őrségi erdőkben. In: Lengyel, Sz., Mihók, B., Lendvai, Á. Z. és Sólymos, P. (szerk.): Molekuláktól a globális folyamatokig. V. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, 2008. november 6-9. Program és absztrakt-kötet. 137.

Ódor, P., Márialigeti, S., Mag, Zs., Lengyel-Király, I. és Tinya, F. (2009): The effect of stand structure on different organism groups in mixed deciduous-coniferous forests in Hungary. In: 2nd European Congress of Conservation Biology "Conservation biology and beyond: from science to practice" Book of abstracts. Czech University of Life Sciences, Faculty of Environmental Sciences, Prague, 97.

Ódor, P., Tinya, F., Márialigeti, S., Mag, Zs. és Király, I. (2008): A faállomány és különböző erdei élőlénycsoportok kapcsolata az őrségi erdőkben. In: Sólymos, P. (szerk.): KÖSzi 2008 – „Életre keltett adatok". A 3. Kvantitatív Ökológiai Szimpózium program és

absztrakt kötet, Budapest, 22.

Ódor, P., Tinya, F., Márialigeti, S., Mag, Zs. és Király, I. (2011): A faállomány és különböző erdei élőlénycsoportok kapcsolata az őrségi erdőkben. *Erdészeti Lapok*, 146: 23-26.

2. Bevezetés és célkitűzés

Az erdei életközösségek a földi biodiverzitás igen jelentékeny részét, a szárazföldi fajok mintegy 90 százalékát őrzik. Veszélyeztetettségüket jól mutatja, hogy csak a fafajok közül is több mint 8000 áll napjainkban a kihalás szélén, nem beszélve a hozzájuk kötődő egyéb növény-, állat- és gombafajokról. Mivel az erdők – saját létezési értékük mellett – számtalan módon járulnak hozzá az emberi jóléthez is, ezért fennmaradásuk, fajgazdagságuk megőrzése az ember számára gyakorlati szempontból sem mellékes (Standovár és Primack 2001, Thomas és Packham 2007). Mivel azonban az erdők jórésze világszerte, és így hazánkban is erdészeti kezelés alatt áll, 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.

Jelen dolgozat egy nagyobb projekt keretein belül készült, amelynek célja összefüggések keresése a faállomány-szerkezet különféle sajátságai illetve a faállomány által meghatározott egyéb környezeti változók (mikroklíma, talaj, stb.), valamint különféle élőlénycsoportok szerkezete, diverzitása között. A projekt eredményei egyrészt olyan alapkutatás-jellegű kérdésekre is választ adnak, mint hogy: mitől függhet egyes élőlénycsoportok mennyisége, szerkezete, diverzitása egy-egy erdőben? Jelentősebb azonban a munka alkalmazott jellege. Eredményeink segítségével predikciókat lehet tenni arra nézve, hogy az adott típusú erdőben milyen jellegű faállomány-szerkezet kialakítása vezethet a különböző élőlénycsoportok minél nagyobb diverzitásához. Így a kapott modellek az erdészek számára a gyakorlatban is hasznosíthatóak lehetnek.

A projekt során vizsgált háttérváltozó-csoportok:

- állományok fafajösszetétele (fafajok száma, fajok egymáshoz viszonyított aránya)
- faállomány szerkezete (fák méret-eloszlása, újulati szint, holtfa)
- fényviszonyok (relatív diffúz fény mennyisége, valamint heterogenitása)
- mikroklíma (hőmérséklet, páratartalom)
- aljzattípusok aránya (nyílt talajfelszín, avar, holtfa)

- talaj- és avarviszonyok (avartömeg, avartípusok arányai, avar és talaj pH-ja, váztartalom, fizikai szemcseösszetétel, fontosabb tápelemek mennyisége)
- táji környezet (táji elemek aránya és heterogenitása)
- történeti adatok

A projektben vizsgált élőlénycsoportok:

- talajszinten és fatörzseken élő mohák
- lágyszárúak
- fásszárú magoncok
- újulati szint
- talajlakó, farontó, illetve fakorhasztó gombák
- epifiton zuzmók
- szaproxil bogarak
- pókok
- madarak

Jelen disszertáció ezen kérdéseken belül a fényviszonyok mint háttérváltozó és az aljnövényzet (lágyszárúak, mohák, fásszárú magoncok) mint élőlénycsoport közötti összefüggések vizsgálatát tűzte ki célul, mivel a megvilágítottság az egyik legmeghatározóbb környezeti tényező az erdei aljnövényzet tömegessége (Elemans 2004, Whigham 2004, Bartemucci és mtsai 2006), szerkezete (Jelaska és mtsai 2006) és diverzitása (Schmidt és mtsai 1996) szempontjából. A fénynek nemcsak a mennyisége, de minősége, valamint térbeli mintázata is fontos tényező lehet az aljnövényzet számára (Canham és mtsai 1994, Moora és mtsai 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.

Vizsgálatunk célja, hogy hozzájáruljunk az aljnövényzet fényigényének tudományos megismeréséhez, és ezen keresztül lehetőséget biztosítsunk az erdei növényközösségek számára minél kedvezőbb körülményeket kialakító gazdálkodási módok tervezésére. Ezenkívül szeretnénk finomítani a különböző fénybecslési módszerek erdei körülmények között való alkalmazhatóságával kapcsolatos ismereteket.

A kutatás kérdései:

1) Melyek a legmegfelelőbb módszerek a különböző célú fénymérésekhez erdőkben?

- Milyen mértékben függenek össze a különböző módszerekkel mért fényértékek?
- Mennyire ad hasonló eredményt három különböző módszer, ha egy aljnövényzeti változóval mutatott összefüggését tekintjük?

2) Milyen kapcsolat mutatható ki az aljnövényzet (lágyszárúak, mohák, fásszárú magoncok) illetve a fényviszonyok között több, eltérő faállományú erdőt összehasonlítva?

- Hogyan függenek össze az aljnövényzet közösségi változói (szerkezet, összborítás, fajszám) a fényviszonyokkal?
- Hogyan függ össze az egyes növényfajok borítása a fényviszonyokkal?
- Mennyire tükrözik a fény-indikátor értékek a fajok fényre adott tényleges válaszát?

3) Milyen kapcsolat mutatható ki az aljnövényzet (lágyszárúak, mohák, fásszárú magoncok) illetve a fényviszonyok között egyetlen, heterogén faállomány-szerkezetű és -összetételű állományon belül? Van-e kapcsolat a fény és az aljnövényzet térbeli mintázata között?

- Hogyan függenek össze az aljnövényzet közösségi változói (összborítás, fajszám) a fényviszonyokkal?
- Hogyan függ össze az egyes fajok borítása, illetve térbeli mintázata a fényviszonyokkal?

A projekt helyszíne az Őrségi Nemzeti Park területe. A kapott konkrét összefüggések és regressziós modellek így elsősorban az őrségi tájban érvényesek, ezeket az itteni erdőgazdálkodás és természetvédelem alkalmazhatja leginkább. Mivel azonban vizsgálatunk általános tudományos kérdéseket is feltesz, eredményeink tágabb kontextusban értelmezhető összefüggésekre is rámutathatnak.

3. Irodalmi áttekintés

3.1. Az erdei életközösségek összetételét meghatározó tényezők

Mitől függ, hogy egy erdőben milyen élőlényekkel találkozhatunk? Honnan tudhatjuk, hogy egy-egy adott élőlénycsoport (legyen az növény- állat-, vagy gombacsoport) képviselői milyen mennyiségben és milyen összetételben fognak ott előfordulni? Ezek a kérdések tudományos jelentőségük mellett gyakorlati szempontból is fontosak, hiszen az ember az egyes élőlénycsoportok szempontjából meghatározó tényezők jelentős részére – és így ezen közösségek diverzitására és szerkezetére is – komoly hatással lehet erdészeti és egyéb tevékenységein keresztül.

Mindenekelőtt meghatározó az erdő **földrajzi helyzete**. Földrajzi léptékben tekintve ez a különböző zonális társulásokat jelenti, egy adott hegyvidékeken belül pedig a tengerszint feletti magassági régiókat (Hortobágyi és Simon 2000). Hegyekben felfelé haladva a fás vegetáció szintjén belül is kimutatható például a moha- és zuzmófajok zonációja (Slack 1977). Adott földrajzi régión belül fontos a termőhely, vagyis a domborzati, talaj- és vízviszonyok. Hasonló régiót, illetve termőhelyet vizsgálva az is szembetűnővé válik, hogy az élőlénycsoportok szerkezetét és diverzitását nagyban befolyásolják az adott állomány **történeti, tájhasználati sajátságai**, valamint **táji környezete** is. Ez utóbbinak a propagulum-elérhetőség szempontjából van nagy jelentősége (Thomas és Packham 2007).

Részben a fent említett termőhelyi, tájtörténeti tényezők finom különbségei miatt, de jelentős részben az erdőgazdálkodás hatására is, egyetlen élőhelytípuson, pl. egy mészkerülő tölgyesen belül is **állományonként** eltérő lehet a faállomány összetétele és szerkezete. Mivel erdei életközösségekben a **faállomány** határozza meg a teljes élőhely architektúráját, valamint mikroklimatikus viszonyait, ezért ez jelentős befolyással bír az egyéb növényközösségek (cserjeszint, lágyszárú és fásszárú aljnövényzet, mohák), valamint az egyes állat- és gombacsoportok diverzitására, szerkezetére (Larsson és mtsai 2001).

A faállomány által meghatározott **mikroklíma** legfontosabb tényezői a fényviszonyok, a páratartalom, a hőmérséklet és a szélsebesség. A gyökerek által felszívott, illetve kiválasztott, valamint a bomló avarból felszabaduló anyagok révén, illetve az avar talajtakaró hatása által a faállomány módosítani képes a talajviszonyokat (kémhatás, tápanyagtartalom, talajnedvesség) is. Az avarborítás a talajviszonyok befolyásolása mellett önmagában is hatással lehet különböző talajfelszínen élő állatcsoportokra, valamint a talajlakó mohákra. Az örökzöld fajok robosztus, kemény levelei például nehezen bomlanak, és hosszú időre vastag avartakarót

képezve megakadályozhatják a talajlakó mohaközösségek kialakulását (Thomas és Packham 2007).

A faállomány sajátos elemét jelenti a **holtfa**, amely számos moha-, gomba- és zuzmófajnak, vagy akár edényes növényeknek biztosít aljzatot (Harmon és mtsai 1986, Samuelsson és mtsai 1994, Bobiec és mtsai 2005). Emellett gerinctelen és gerinces állatok búvó-, szaporodó- és táplálkozóhelyéül is szolgál (Csóka 1997). Csak Skandinávia területén 1000 fölé teszik a holtfához kötődő légyfajok számát, és szintén ennyire becslik a holtfa jelenlétét igénylő bogárfajok mennyiségét is (Siitonen 2001, Thomas és Packham 2007).

Az erdőlakó élőlények közösségei szempontjából nem mellékes a **faállomány horizontális szerkezete**, annak heterogenitása sem. Ez a szerkezet többféle léptékben mutat jellegzetes mintázatot. Egyrészt eltérő felépítéssel, összetétellel bírnak a különböző, akár szomszédos erdőtípusok, másrészt egyetlen állományon belül is különféle méretű lékek lehetnek jelen, az egyetlen fa kidőlése okozta léktől kezdve akár az állomány-szintű léptékig. A lékek zárt állománytól eltérő mikroklimatikus viszonyai sajátos közösségeknek biztosítanak életfeltételeket (Collins és mtsai 1985). Zárt lombsátor alatt sem homogének azonban a körülmények, a koronák szabálytalansága, mozaikossága miatt a fény- és vízviszonyok itt is mozaikos mintázatúak, amit sokszor az aljnövényzet mintázata is követ.

Az itt felsorolt tényezők (vagy azok egy része) meghatározók minden erdei élőlénycsoport mennyisége, szerkezete, diverzitása szempontjából (Ishii és mtsai 2004). A **herbivor rovaroknak** például más-más összetételű közösségei fordulnak elő a különböző fafajokon, és ezekhez kötődően szintén fafajonként eltérnek a ragadozó és parazita rovarok közösségei is (Csóka és Kovács 2000). Európában a leggazdagabb rovaregyütteseket tölgy fajokon találták: az ismert fajok 44 százaléka tölgy-specialista (Csóka 1998). Emellett a különféle elegyfákhoz (juharok, égerek, nyírek, nyárak, füzek) is számtalan rovarfaj kötődik (Csóka és Kovács 2000). Ezek között több olyan faj is előfordul, amelyek ugyan számunkra gyakorlati szempontból közömbösek, ám parazita fajaik a fő fafaj kártevőinek lehetnek természetes ellenségei, így erdészeti szempontból mégis jelentősek (Ilonczai és mtsai 2000).

A **gombaközösségek** összetétele szintén nagyban függ az állomány fafajösszetételétől. A hazai kalapos gombák közül a legtöbb faj (több mint 70) a tölgy fajokkal él szimbionta (mikorrhiza) kapcsolatban, de igen sok faj kötődik a bükkhöz (több, mint 40), valamint az elegyfajokhoz is (Kalmár 1954, idézik Csóka és Kovács 2000). A parazita és szaprotróf gombák (pl. taplók) közösségei is fafajonként eltérőek, kötődésük az egyes fafajokhoz specifikusabb, mint például a mohák esetében (Heilmann-Clausen és mtsai 2005). A gombák jelenléte további élőlénycsoportok sokféleségét határozza meg: boreális erdőkben a gomba

termőtestek a rovarok diverzitásának forrópontjai (Jonsell és Nordlander 2002, Komonen 2003).

A **zuzmók** számára is meghatározó közvetlenül a fafajösszetétel (Hauck és Javkhlan 2008, Nascimbene és mtsai 2009), de emellett a fényviszonyok is befolyásolják közösségeik összetételét (Moe és Botnen 1997, Coote és mtsai 2007).

Más élőlénycsoportok számára nem annyira a fafaj, mint bizonyos szerkezeti elemek megléte szükséges: A **madarak** számára például meghatározó a második lombszint és a cserjeszint mennyisége. Csóka és munkatársai (2000) szerint a hazai erdei madárfajok 35 százaléka odúlakó, így számukra elengedhetetlen a nagy, korhadó puhafák, valamint holtfák jelenléte. Mivel a modern erdőgazdálkodási gyakorlat a holtfát rendszerint eltávolítja az állományokból, így az elmúlt időkben Európa tíz harkály fajából hétnek az állománya jelentősen lecsökkent (Mikusinski és Angelstam 1997, idézik Csóka és mtsai 2000). A korhadó fák odvaihoz számos emlősfaj (pl. nyuszt, vadmacska, pele) is kötődik (Csóka és mtsai 2000).

A **faállomány szerkezete** sokszor **többszörös, indirekt kapcsolatokon** keresztül befolyásol egy-egy élőlénycsoportot. Az állomány térbeli fénymintázatának meghatározásán keresztül például közvetett hatása lehet a talaj humuszos rétegének vastagságára, amely az egyik legfontosabb tényező a talajlakó gombaközösségek mintázata szempontjából (Mottonen és mtsai 1999).

A faállomány mellett természetesen az **egyes élőlénycsoportok** is jelentős hatással vannak egymásra, bonyolult **interakciókon** keresztül. Talajlakó organizmusok például serkenthetik vagy gátolhatják egymás fennmaradását: Észak-európai kutatások szerint a hangyabolyok az avarlakó földigiliszták előfordulásának forró pontjai, emellett számos bogárfaj is kötődik a hangyákhoz (Thomas és Packham 2007).

Mivel a faállomány összetételét és szerkezetét erdészeti kezelés alatt álló erdőkben – és a legtöbb erdő hazánkban ilyen – a **gazdálkodás módja** határozza meg, a különböző élőlénycsoportok diverzitására az ember ezen keresztül igen jelentős hatást gyakorol. Egy észak-amerikai tűlevelű erdőkben végzett kutatás szerint még a természetes erdődinamikai folyamatokra jobban alapozó szálaló vágásos üzemmód esetén is csökken az epifiton mohák, ugróvillás rovarok, pókok, és az ízeltlábúak abundanciája a kezeletlen állományokban megfigyelhetőhöz képest (Miller és mtsai 2007).

Az erdészeti kezelések természetesen nem csak a vágásterületek, megnyitott lékek kapcsán fejtik ki hatásukat az erdő életközösségeire, hanem a zárt erdőben uralkodó viszonyokat is meghatározzák. Megfelelő ökológiai ismeretek birtokában kidolgozhatók olyan

gazdálkodási módok (pl. szálaló vágás, illetve elegyfák, hagyásfák, holtfa, erdőszegélyek, cserjeszint megőrzése, stb.), amelyek nagyobb strukturális diverzitást biztosítanak az erdőkben, és ezáltal a különböző élőlénycsoportok nagyobb diverzitását, abundanciáját képesek fenntartani (Deal 2007). Ilyen irányú pozitív változások a hazai erdőgazdálkodási gyakorlatban is megjelentek az elmúlt évtizedben. Ennek egyik kezdeményezője a Pro Silva mozgalom (Pro Silva 2000a, b), de napjainkban üzemi léptékben is alkalmazzák, és az erdőtörvényben is megjelentek a folyamatos vegyeskorú erdőborítást fenntartó gazdálkodási formák (2009. évi XXXVII. törvény az erdőről, az erdő védelméről és az erdőgazdálkodásról).

3.2. Az erdei fényviszonyok függése a faállomány szerkezetétől és összetételétől

Ahogy azt fent említettük, illetve a későbbiekben még részletezzük, a fény meghatározó az erdei aljnövényzet szempontjából. De mi határozza meg azt, hogy milyen lesz a megvilágítottság egy állomány alatt? A földfelszín fényviszonyait elsősorban a földrajzi szélességi kör, az év- illetve napszak, valamint az égbolt pillanatnyi borultsága befolyásolják. Az erdők aljnövényzeti szintjébe lejutó fény mennyiségét és minőségét a nyílt, fátlan területhez képest ezek mellett alapvetően megszabja a faállomány összetétele, szerkezete, a lombkorona-szint térbeli mintázata (Anderson 1966, Jenkins és Chambers 1988, Naumburg és DeWald 1999, Martens és mtsai 2000, Gendron és mtsai 2001, Porté és mtsai 2004, Valladares és Guzmán 2006).

A Napból érkező fény két komponensre, közvetlen sugárzás formájában érkező, ún. direkt fényre, valamint a levegő részecskéin, felhőkön, tárgyakon, növényeken szóródó, ún. diffúz vagy szórt fényre osztható. Sűrű lombhullató erdőkben a teljes fénymennyiségnek nagyobb hányada diffúz fény, mint nyílt területen (Barkman 1958). A lombkorona-szint alá ugyan elsősorban szórt fény jut le, valójában azonban igen jelentős a levelek közötti réseken beérkező direkt sugárzás szerepe is. Ezeket a foltszerű, egy-egy helyre sokszor csak igen rövid ideig (pár percig) jutó közvetlen sugárzásokat nevezi a szakirodalom fényfoltoknak ("sunfleck"-eknek). Zárt állományban kiterjedésük rendszerint igen kicsiny, sokszor egyetlen levélnek sem érik a teljes felszínét, de méretük a lékeken keresztül folyamatos átmenetet mutat a nyílt területek felé. Helyük a Nap járásával és a levelek szél általi mozgatásával folyamatosan változik, előre pontosan nem megjósolható módon (Chazdon és Pearcy 1991).

Időtartamuk gyakorisági eloszlása, valamint a foltok mérete a lombozat magasságától, szerkezetétől, valamint a közelmúltban történt bolygatásoktól függően állományonként eltérő lehet. A fényfoltok a teljes fotoszintetikusan aktív besugárzásnak akár a 37-68 százalékát is kitehetik (Canham és mtsai 1990), és ennek eredményeként a beérkező fény mennyisége egy adott pontban akár másodperceken belül két nagyságrenddel is változhat. Egyes szerzők a sunfleck mintájára alkalmazzák a "shadefleck" kifejezést is, amely a közvetlen fény felhők általi árnyékolását jelenti. Ezen árnyékos foltok helye, kiterjedése és időtartama szintén dinamikusan változik (Chazdon és Pearcy 2001).

Az erdőállomány aljára bejutó relatív fény mennyiségét (a nyílt területhez, vagy a lombkorona feletti mennyiséghez képest) a faállomány több változója is befolyásolja. Anderson (1966) mérései alapján a relatív fény exponenciálisan csökken a vizsgált pont feletti lombkorona levélterület-indexével (a levélzet összfelszíne egy m^2-nyi talajra vetítve), emellett függ a levelek állásszögétől és fényáteresztő-képességétől is. Porté és munkatársai (2004) szerint a fény mennyisége negatív összefüggést mutat a lombkorona borításával és/vagy az állomány körlapösszegével. Lhotka és Loewenstein (2006) kimutatták, hogy az aljnövényzet szintjében mérhető relatív megvilágítottság egyaránt függ a lombkorona horizontális és vertikális szerkezetétől, komplexitásától. Martens és munkatársai (2000) egy gyep-erdő kontinuumban modellezték a fény átlagos mennyiségét, és eredményeik alapján az függ a lombkorona borításától és magasságától, de független a lombozat térbeli mintázatától. A fény mintázatát azonban a legtöbb vizsgálat alapján a borítás mellett befolyásolja a lombkorona-szint homogenitása, összefüggősége, vagyis annak mintázata is.

Fontos megemlíteni a lombkorona-szint, és ezt követve a **fény mintázatának** térbeli **léptékfüggését**. A fény heterogenitásának mértéke és térléptéke az uralkodó bolygatási rezsimtől (pl. finom léptékű lékdinamika, vagy nagyléptékű széldöntések) függ (West és mtsai 1981). Mérsékelt övi erdőben a lékek keletkezésére és betöltődésére alapuló dinamika a legjellemzőbb (Runkle 1985, Peterken 1996, Standovár és Kenderes 2003). Ezekben az esetekben háromféle térléptéket (állományok szintje, állományon belül a lékek léptéke, zárt lombsátor alatti mintázat léptéke) érdemes elkülöníteni. A legdurvább léptéket tekintve elmondható, hogy a különféle fafajösszetételű **állományok** más-más fényviszonyokkal rendelkeznek, a domináns fafaj leveleinek mérete és lombozatának sűrűsége (azaz az állomány levélterület-indexe), valamint a koronák alakja és szerkezete alapján (Roujean 1999, Yirdaw és Luukkanen 2004). Schultz (1931, idézi Barkman 1958) mérései alapján a legvilágosabbak a nyír alkotta erdők (20-50%-os relatív megvilágítottság), majd egyre csökkenő fénymennyiség jellemző a következő nemzetségek állományaira: *Pinus* (11-13%),

Quercus, Tilia és *Fagus* (2-5%), a legsötétebbnek pedig a lucosok bizonyultak (2-3%). Hasonló adatokat közöl Kimmins (2003) is, Geiger (1965), valamint Reifsnyder és Lull (1965) mérései alapján. Canham és munkatársai (1994) szerint korreláció mutatható ki egy fafaj állományának fényáteresztése, és a faj árnyéktűrése, valamint szukcesszióban elfoglalt helye között. A korai szukcessziós, kevésbé árnyéktűrő fajok állománya alatt a teljes fotoszintetikusan aktív radiációnak (PAR) akár 40-50%-a is fényfoltok (sunfleck-ek) formájában éri el az aljnövényzetet, míg a késő szukcessziós, árnyéktűrőbb fajok esetében ez az érték kevesebb, mint 10%.

A fényviszonyok szempontjából meghatározó az is, hogy örökzöld vagy lombhullató fafaj állományáról van-e szó. Örökzöldek alkotta erdőkben az év teljes időszakában viszonylag sötét van, sőt, a napsugarak alacsony beesési szöge miatt télen ezek az állományok még sötétebbek, mint nyáron. Lombhullató erdőkben viszont mindig van világos (lombmentes) időszak, amelyet a kora tavaszi lágyszárúak képesek is kihasználni. A relatív megvilágítottság azonban ekkor sem 100, csak 70-80% körüli, hiszen a fák törzse, ágrendszere ilyenkor is vet némi árnyékot. A maximális megvilágítottság az északi félteke mérsékelt övi lombhullató erdeiben áprilisra tehető, míg a minimális novemberre (Lüdi és Zoller 1953, idézi Barkman 1958). A bejutó fény spektrális összetétele is eltérő tűlevelű és lombos erdőkben: Mivel a tűlevelek nem fényáteresztőek, ezért ezek kevésbé módosítják a fény összetételét. Ezzel szemben a lombos fák levelei bizonyos hullámhosszú sugarakat elnyelnek, másokat viszont áteresztenek, így ezen állományok aljára lejutó fényben több a sárga és a zöld komponens (Knebel 1936, idézi Barkman 1958).

Egy adott fafaj lombkoronájának záródáshiányában, és így az alatta jellemző fényviszonyokban is eltérések mutatkozhatnak az állomány földrajzi elhelyezkedése szerint, feltehetőleg klimatikus okokból (pl. csapadék, páratartalom) kifolyólag. Ezen hatásokat azonban rendszerint felülírja a különböző állományok eltérő erdészeti kezelése (Astrup és Larson 2006). Mindenképpen igaz azonban az, hogy eltérő földrajzi fekvésű állományokban eltérő regressziós modellekre van szükség a faállomány-szerkezet és az aljnövényzet fényviszonyai közötti összefüggések kimutatására (Comeau és mtsai 2006).

Az állományok szintjénél finomabb térléptékre, az **állományon belüli viszonyokra** áttérve meg kell említeni a zárt koronával rendelkező részektől markánsan eltérő mikroklímájú, és ezen belül megvilágítottságú lékeket, amelyek az állomány felújulásában is meghatározó szerepet töltenek be (Runkle 1985, Standovár és Kenderes 2003). Ezt a léptéket vizsgálva óriási variancia mutatható ki a fényviszonyokban egyetlen állományon belül. A lék fogalma többféleképpen definiálható, de rendszerint a legalább egy fa kidőlésével keletkezett

nyílt részeket nevezik így (Mihók 2007). Méretük természetesen a teljes állománnyi területig változhat, rendszerint attól függően, hogy milyen jellegű bolygatás (tűz, széldöntés, vagy csak egy-egy fa elöregedése) okozta őket. Az aljnövényzet fényviszonyai szempontjából nem is a lékek abszolút mérete a meghatározó, hanem a faállomány magasságához viszonyított kiterjedése. Ez alapján erdőtípusonként eltérő az a lékméret, amely számottevően megváltoztatja a fényviszonyokat (Canham és mtsai 1990). A lék méretén kívül természetesen meghatározó a fényviszonyok szempontjából a lék kitettsége, topográfiája, valamint az örökzöld cserjeszint vagy aljnövényzet jelenléte (Clinton 2003, Mihók 2007).

Egy kialakuló lék nem csak az önmaga alatti terület fényviszonyait befolyásolja, hanem a szomszédos zárt erdőrészben is megnöveli a beeső fény mennyiségét. Különösen jelentős ez a magasabb szélességi körök felé haladva, hiszen minél laposabban süt be a Nap, annál mélyebbre tudnak a sugarai behatolni a zárt állomány alá. A Nap járásának köszönhetően a direkt fény még a viszonylag nagy lékekben sem tart túl hosszú ideig, inkább a diffúz fény az, amelynek tartós megnövekedésével számolhatunk (Canham és mtsai 1990).

Tovább finomítva a térléptéket azt tapasztalhatjuk, hogy a lékmentes, **zárt lombsátor** levélterület-indexe, és így a **fák alatti területek fénymintázata** sem homogén. Az egy-egy fa kidőlésével keletkezett lékeknél jóval kisebb tér- és időléptékű nyílt részeknek is fontos szerepe lehet a növényzet szerkezete és mennyisége szempontjából. Ezeken a területeken elsősorban az egyes fák koronájának szerkezete határozza meg a fényviszonyokat, a fény mintázatát. Kisebb, fényben gazdag foltokat okozhatnak a levelek, ágak fizikai, vagy betegségek okozta károsodásai, a herbivor állatok rágása, valamint a fafajok és faegyedek lombkoronájának sajátos alakja, azok fenológiai változásai (Canham és mtsai 1994, Wirth és mtsai 2001). A térbeli heterogenitás mellett jelentősek az időbeli, évszakos eltérések is (Wirth és mtsai 2001). Schnitzler és Closset (2003) franciaországi nyíres-bükkös állományokat vizsgálva kimutatták, hogy a természetes szukcesszió során is változik az egyes fák és az egész lombkorona-szint szerkezete, és ezeknek megfelelően a fényviszonyok is. Parker és munkatársai (2002) kutatásai alapján az állományok öregedésével a fák egyre nagyobb koronával rendelkeznek, így a lombkoronák növekedésével együtt a fény mintázata is egyre durvább lesz.

Az erdőgazdálkodás a faállomány-szerkezet megváltoztatásán keresztül jelentős hatással van az erdő alján uralkodó fényviszonyokra. Vágás után a felújulás különböző stádiumaiban nagyon eltérőek egy terület megvilágítottsági viszonyai. Még a viszonylag természetközelinek és kevésbé drasztikus beavatkozásnak tekinthető szálaló vágásnál is jelentősen megnő a lombkorona-záródáshiány, és ezáltal a relatív fénymennyiség, valamint hosszabb

időtartamúak lesznek a fényfoltok. Később ez jelentős mértékben lecsökken – azaz az erdészeti beavatkozások következtében jelentős időbeli varianciával kell számolni a fényviszonyokat illetően (Beaudet és Messier 2002). Telepített erdőkben sok esetben olyan sűrű sorközt alkalmaznak, hogy a lombsátor alá nem jut elegendő fény a fásszárúak esetleges későbbi természetes felújulásához, vagy a természetes aljnövényzet fennmaradásához (Hale 2001). Jenkins és Chambers (1988) amerikai keményfa-erdőkben vizsgálták a gyérítés hatását az aljnövényzet fényviszonyaira. Eredményeik szerint a fény varianciájának 71 százaléka magyarázható volt az eltávolított fák körlapösszegével, illetve a lombkorona-borítással. Nem csak az eltávolított fák mennyisége, hanem a gyérítés térbeli mintázata is befolyásolja azt, hogy milyen mértékben és milyen eloszlásban növekszik meg a fény a beavatkozást követően (Sprugel és mtsai 2009).

3.3. Az erdei aljnövényzet mennyiségét és szerkezetét befolyásoló környezeti változók, különös tekintettel a fény szerepére

A korábbiakban általánosságban ismertettük az erdei élőlénycsoportok abundanciáját és szerkezetét befolyásoló tényezőket. Az alábbiak során – leszűkítve a kört – az aljnövényzet számára jelentős változókat mutatjuk be.

A **faállomány összetétele és diverzitása** mindenképpen meghatározó az aljnövényzet szempontjából. Roburn (2003) hangsúlyozza, hogy elengedhetetlen a faállomány aljnövényzetre gyakorolt hatását megérteni ahhoz, hogy előre tudjuk jelezni az aljnövényzet szukcesszió során mutatott viselkedését, vagy egyes kezelésekre adott válaszát. Gazol és Ibanez (2009) mérsékelt övi bükkös-tölgyes erdőben azt tapasztalták, hogy a lágyszárú- és a cserjeszint borítását és diverzitását részben a lombkorona-szint diverzitása, részben a kitettség, lejtés, valamint a talaj sajátságai (hőmérséklet, avarborítás) határozták meg. Macdonald és Fenniak (2007) boreális elegyes erdőkben végzett vizsgálatai szerint az aljnövényzet összetétele nagymértékben függ a lombkorona-szint összetételétől, így a diverz aljnövényzet megőrzéséhez elengedhetetlen a változatos lombkorona-szint fenntartása. Barbier és munkatársai (2008) hangsúlyozzák annak fontosságát, hogy az aljnövényzet fajait jellemezni és csoportosítani tudjuk a különféle mikroklimatikus faktorokra, és így többek között a fényre adott válaszaik alapján is, mivel csak így érthetjük meg azt, hogy a faállománynak – e tényezőkön keresztül – milyen hatásai lehetnek az aljnövényzet diverzitására.

A faállomány szerkezete, zártsága meghatározza az állományban uralkodó **szélviszonyokat** is. Ezek, valamint a kedvezőtlenebb megvilágítottság hatással vannak például a megporzás sikerességére. Sűrűbb állományokban a kisebb szélsebesség következtében a szélbeporzású növényfajok hátrányba kerülnek, vagy korai tavaszi, lombfakadás előtti virágzással tudják biztosítani propagulumaik hatékony terjesztését (pl. *Mercurialis* fajok). Rovarmegporzású fajok esetében pedig az jelenthet nehézséget, ha a rovarok a félhomályban kisebb sikerrel találnak rá a virágokra. Ilyen esetben a világos, feltűnő virágszín, vagy szintén a kora tavaszi virágzás lehet előnyös (Thomas és Packham 2007).

Huebner és mtsai (1995) az aljnövényzet szempontjából legfontosabb nem-antropogén változókat keresve azt tapasztalták, hogy az erdei aljnövényzet (legyen az lágy-, vagy fásszárú, illetve lián) számára a **talajjal, topográfiával** összefüggő környezeti tényezők voltak a legfontosabbak. Ilyenek az állomány kitettsége, az, hogy milyen mélyen képesek a növények az adott talajban gyökerezni, valamint a talaj vízháztartása.

Helyhez kötöttségük, és az állatokhoz képest nehezebb terjedésük miatt a növényzet számára meghatározó az erdőállomány több évtizedre, vagy akár évszázadra visszatekintő **előtörténete**, a korábbi bolygatások mértéke és milyensége is (Glenn és mtsai 1999). Az erdőszegélyek, vagy a pionír, nyíltabb erdők fényigényes fajai, amelyek képesek viszonylag jól terjedni és gyorsan nőni, általánosan megtalálhatók a fiatalabb, másodlagos vagy telepített erdőkben is. Ezzel szemben például a hangyák által terjesztett tavaszi lágyszárúak lassú terjedésük és növekedésük miatt az idős, érintetlenebb erdőkhöz kötődnek (Aubin és mtsai 2008). Takafumi és Hiura (2009) japán hideg-mérsékelt övi erdőkben végzett vizsgálatai szerint az aljnövényzet fajgazdagsága nagyobb mértékben függ az állomány előtörténetétől, mint az aktuális környezeti változóktól. Az aljnövényzet produktivitása szempontjából viszont kutatásukban meghatározóbbnak bizonyult a jelenlegi környezet (elsősorban a lombkorona-szint levélterület-indexe).

Az előtörténettől nem független sajátsága az erdőállományoknak a **természetesség**. Számos vizsgálat kimutatta, hogy a telepített, vagy másodlagos erdők aljnövényzete nagymértékben különbözik a természetes, vagy őserdők aljnövényzetétől (Ódor és Standovár 2001, Kenderes és Standovár 2003, D'Amato és mtsai 2009). Ennek oka az előtörténet mellett az aktuális faállomány-szerkezet különbségeiben, és az ebből következő mikroklimatikus eltérésekben, valamint a mikrohabitatok heterogenitásának különböző mértékében keresendő. Kezelt erdőkben például rendszerint jelentősen alacsonyabb a holtfa mennyisége, ami kedvezőtlenül hat az epixyl mohák abundanciájára, fajgazdagságára, diverzitására (Ódor és

Standovár 2001). Kenderes és Standovár (2003) kimutatták, hogy a természetes és a kezelt erdők eltérő funkcionális sajátság-csoportokkal rendelkező fajoknak nyújtanak megfelelő élőhelyet.

A fény szerepe az erdei aljnövényzet sajátságainak kialakításában

Mivel zárt erdők alján minden más vegetációtípusnál alacsonyabb a beérkező **fény** mennyisége, ezért a talajsajátságok és az előtörténet mellett ez is igen fontos, az erdődinamikát, valamint az aljnövényzet szerkezetét és mennyiségét meghatározó környezeti változó. Az erdei növényfajok fotoszintetikus szaturációs pontja átlagosan 20%-os relatív fénymennyiség körül mozog, vagyis ekkora megvilágítottságnál a fotoszintézis hatékonysága eléri a maximumát (Kimmins 2003). A legtöbb növényfaj esetében a kompenzációs pont pedig (amely alatt már több szén-dioxidot használ el a növény a légzésével, mint amennyit megköt a fotoszintézis során) 2-3%-os relatív megvilágítottság körül alakul. Zárt lombkorona alatt gyakran előfordul, hogy ennél alacsonyabb a relatív fénymennyiség. Hogyan képesek mégis egyes fajok itt túlélni? Az egyik fontos tényező ebben a már említett fényfoltok jelenléte (Kimmins 2003), amelyek ugyan pillanatnyi megvilágítást jelentenek csak, hosszú távon mégis sok esetben a növényt érő fényenergiának akár 70-80 százalékát is kitehetik (Kimmins 2003). Elsősorban az árnyéktűrőként ismert fajok képesek az ilyen rövid ideig tartó, erős fényt kihasználni (Chazdon és Pearcy 1991). További magyarázat lehet az igen árnyas körülmények között való fennmaradásra egyrészt, hogy egyes növények alacsonyabb kompenzációs ponttal rendelkeznek az átlagosnál, másrészt pedig számos növényfaj a tartalék tápanyagai felhasználásával vészeli át a sötét időszakokat, a fényben gazdagabb periódusokban (pl. kora tavasszal) töltve fel ezeket a tartalékokat (Kimmins 2003).

A fény közösségi jellemzőkre gyakorolt hatását illetően a kutatások változatos eredményeket adnak: Bartemucci és munkatársai (2006) szerint a lombkoronán átjutó fény mennyisége meghatározó az aljnövényzet borítása és magassága szempontjából, de nincs számottevő hatása a közösség szerkezetére és diverzitására. Härdtle és munkatársai (2003) kimutatták, hogy a fény az aljnövényzet fajgazdagságára gyakorolt hatása függ a vizsgált erdőtípustól. Más vizsgálatok ezzel szemben nem tudták igazolni a fény szerepét (Augusto és mtsai 2003, Chen és mtsai 2004).

Svenning (2000) trópusi esőerdőkben kimutatta, hogy a különböző aljnövényzeti fajok más és más módon reagálnak a fényviszonyokra (lékek mennyiségére). Az egyes fajok jellemezhetőek voltak azzal, hogy döntően milyen körülmények között fordultak elő, vagyis

érvényesült a niche-szegregáció. A fény mennyiségében mutatkozó kis eltérések is számottevőnek bizonyultak, ami lehetővé tette fajgazdag aljnövényzet kialakulását és fennmaradását.

A térlépték kérdése

A környezeti változók, és így a fény aljnövényzetre gyakorolt hatásának vizsgálatakor sem lehet figyelmen kívül hagyni a térlépték kérdését. Léptékenként (állományok között, lék- és zárt erdő között, valamint zárt erdőn belül) más környezeti változók, azoknak más aspektusai lehetnek meghatározóak, valamint az egyes változók a lépték függvényében más és más jellegű mintázatot mutathatnak. **Különböző típusú erdőket** összehasonlítva a faállomány, és ezáltal a fény sajátságainak eltérései könnyen kimutathatóak, és meghatározhatók azok a fajok, amelyek a nyíltabb vagy zártabb erdőkhöz kötődnek (Bartemucci és mtsai 2006). A **lékek** fényviszonyai szintén elég markánsan eltérnek a környező erdőkétől, így ennek az aljnövényzetre gyakorolt hatását szintén sokszor kimutatták már (Newbery és mtsai 1986, Schmidt és mtsai 1996, Mihók és mtsai 2005, Gálhidy és mtsai 2006). Finomabbak azonban az eltérések **zárt állományon belül**. Az aljnövényzet mintázata gyakran ebben a finom léptékben is aggregált, de hogy ezt milyen környezeti változó mintázata okozhatja, az sokszor nem ismert. A háttérben állhat a fény mintázata mellett a talajsajátságok mozaikossága, vagy akár különböző testméretű, és különböző méretű foltokban legelő herbivor állatok tevékenysége is (Yanitskaya 1994). A kísérletes vizsgálatok mellett a különféle környezeti tényezők és a növényzet térbeli mintázatának megfigyelése és összehasonlítása is segíthet az ökológiai folyamatok és összefüggések feltárásában (Fortin és mtsai 2002).

A környezeti igények jellemzésére szolgáló ökológiai indikátor értékek

A növényfajok a különböző környezeti változóknak (fény, talaj-kémhatás, hőmérséklet, stb.) csak bizonyos értékei, vagy azok szűkebb-tágabb intervallumai mellett találják meg létfeltételeiket. Ez a sajátságuk felhasználható arra, hogy növényfajokat sorba rendezzük ökológiai igényük egy-egy aspektusa alapján, valamint hogy az egy adott területen előforduló fajkészlet alapján információkat nyerjünk a terület ezen környezeti jellemzőivel kapcsolatban. Erre használatosak a különféle ökológiai indikátor értékek. Közép-Európában a legelterjedtebbek az Ellenberg-féle indikátor értékek, amelyeket az edényes növényeken kívül

mohára vonatkozóan is kidolgoztak (Ellenberg és mtsai 1992). Ezek ordinális skálán jellemzik például a fajok egymáshoz viszonyított relatív hő-, talajreakció-, nedvesség- és fényigényét. Régiónként, országonként más hasonló rendszerek is léteznek, amelyek az adott területre adaptálják a mutatószámok értékeit. Hazánkban Zólyomi és munkatársai (1967), Soó (1964-1980), és Borhidi (1995) állítottak össze ilyen mutatókat. Zólyomi és munkatársai a hőmérséklet-, vízháztartási és talajigényekre nézve határozták ezeket meg, Soó a nitrogén-igénnyel is jellemezte a fajokat, Borhidi pedig kiegészítette ezeket a fényigény, a kontinentalitás, a talajreakció és a sótűrés relatív ökológiai értékszámaival. Az indikátor értékek egy-egy terület pillanatnyi jellemzésén kívül jól alkalmazhatóak ökológiai, környezeti változások nyomonkövetésére (Grandin 2004, Samonil és Vrska 2008), eltérő fajkészletű (Roo-Zielinska 2003), vagy eltérő kezelésű területek összehasonlítására (Dzwonko 2001, Decocq és mtsai 2004). Mivel azonban e mutatószámok rendszerint szubjektíven kerültek meghatározásra, egy vagy több szakember terepi tapasztalatai alapján, érdemes lehet őket konkrét mérések eredményeivel összehasonlítani, és ezek fényében értékelni.

Az erdei aljnövényzet morfológiai és ökológiai szempontból is több eltérő sajátságú növénycsoportra (lágyszárúak, mohák, fásszárú újulat) osztható, amelyek számára más és más környezeti változók lehetnek meghatározóak, illetve egy adott változónak más értékei lehetnek számukra kedvezőek. Ezért a következőkben az őket specifikusan befolyásoló környezeti tényezőket tekintjük át.

3.3.1. A lágyszárúak mennyiségét és közösségeik szerkezetét befolyásoló környezeti változók

A lágyszárúak, mint tipikus aljnövényzeti csoport szempontjából a legtöbb kutatás szerint a talaj-, valamint a fényviszonyok a legmeghatározóbbak (Whigham 2004). Ezeket természetesen – ahogy azt már korábban említettük – befolyásolja a faállomány szerkezete és összetétele. Elegyesebb erdőkben a talajsajátságok (avarszint vastagsága, talaj kémhatása) is változatosabbak, ami gazdagabb lágyszárú szint kialakulását eredményezi (Crozier és Boerner 1984, Mölder és mtsai 2008). A faállomány- és cserjeszint szerkezetének módosítása révén meghatározó lehet az alkalmazott erdészeti gyakorlat is. Spanyol paratölgy erdőkben a cserjék kivágása jelentősen csökkentette a lágyszárúak fajgazdagságát, illetve homogenizálta a különböző állományok lágyszárú közösségeit (Pérez-Ramos és mtsai 2008).

A megvilágítottság szerepe a lágyszárú közösség szerkezetének és abundanciájának meghatározásában legtöbbször jól kimutatható, vannak azonban esetek, amikor a kutatások nem találnak összefüggést a kettő között (Mölder és mtsai 2008). Az optimális fényviszonyok természetesen a különböző fajok esetében eltérnek, illetve a fajok különböznek tűrőképességükben is. Egyes lágyszárú fajok például speciális módon alkalmazkodnak a limitált erdei fényviszonyokhoz, vagy függetlenítik magukat tőlük: A kora tavaszi efemerek és az örökzöld fajok a lombhullató erdők levéltelen periódusait használják ki, míg a parazita fajoknak élettani folyamataikhoz eleve nincs szükségük fotoszintézisre (Whigham 2004). Collins és munkatársai (1985) az erdei lágyszárúak három csoportját különítették el aszerint, hogy hogyan reagálnak a lékekre és azok fényviszonyaira: a fénynövények (sun herbs), a fény-árnyék növények (light-flexible herbs) és az árnyéknövények (shade-tolerant plants) csoportjait (a csoportok magyar fordításai Mihók (2007) munkáját követik). Whigham (2004) is hangsúlyozza annak jelentőségét, hogy az erdei lágyszárúakat funkcionális csoportokra osszuk, hiszen számos további hipotézis csak így válik tesztelhetővé. Ennek ellenére az egyes európai lágyszárú fajok fényigényeit kvantitatívan jellemző mérések száma igen alacsony (Mrotzek és mtsai 1996, Jelaska és mtsai 2006). Ezenkívül mivel a fényviszonyokat sokféle módszerrel lehet jellemezni, ezért a fény és az aljnövényzet kapcsolatát ismertető, valamint a fajokat a fényre adott válaszuk alapján besoroló munkák eredménye gyakran kevéssé megbízható és összehasonlítható.

A lágyszárúak számára az erdőkben kialakuló lékek speciális, rövid távon fennálló, de intenzív megvilágítottsággal rendelkező élőhelynek számítanak. Mivel a legtöbb lágyszárú faj előfordulását az erdők aljnövényzetében a fényviszonyok limitálják, ezért a lékekben megnövekedett fényre rendszerint intenzív választ adnak, amely fokozott növekedésben és reprodukcióban nyilvánul meg (Whigham 2004). Schmidt és munkatársai (1996) közép-európai bükkösökben végzett vizsgálata alapján a lékekben a megnövekedett megvilágítás hatására növekedett az aljnövényzet fajszáma, mindaddig, míg a lágyszárúakat túlnövő fásszárú újulat el nem fogta a fényt az alacsonyabb növényektől. Ha azonban a vadak rágása a fásszárúak kompetíciós erejét a lékekben visszaveti, a lágyszárúak fajszáma továbbra is növekedni tud (Naaf és Wulf 2007).

Gálhidy és munkatársai (2006) bükkösökben vágott mesterséges lékekben mérték a talajnedvesség és a fényviszonyok alakulását, valamit ezek hatását az aljnövényzetre. Eredményeik szerint a lékekben megnövekedett a lágyszárúak borítása és fajszáma, illetve a fajokat csoportosítani lehetett aszerint, hogy milyen megvilágítottságú zónákhoz kötődtek. A lék mérete is meghatározó: Nagyobb lékekben nagyobb a fény mennyisége, és ezzel együtt

növekszik a fajszám és az összborítás, valamint a kisebb lékektől eltérő a lágyszárúak fajösszetétele (Whigham 2004, Gálhidy és mtsai 2006, Naaf és Wulf 2007). Kirchner és munkatársai (2009) németországi lucosokban egyetlen fajt, a hegyékességét (*Trientalis europea*) vizsgálva azt tapasztalták, hogy a lék mérete nem befolyásolta a faj előfordulását, de a lék korának a fénymennyiség befolyásolásán keresztül számottevő szerepe volt. Mindezekkel ellentétben Collins és Pickett (1987) szerint a lékképződésnek nem volt kimutatható hatása a lágyszárú szintre.

Mivel a lékek kapcsán számos vizsgálat kimutatta, hogy az erdei lágyszárú fajok érzékenyek a fényviszonyokra, feltételezhető, hogy a zárt lombkorona alatti finomabb térléptékű különbségek is befolyásolhatják előfordulásukat, tömegességüket. Ezeket a finomabb összefüggéseket azonban jóval nehezebb kimutatni, így erről sokkal kevesebb adattal rendelkezünk. Mrotzek és munkatársai (1996) két lágyszárú faj előfordulását vizsgálták németországi zárt koronájú bükkösökben. Tapasztalataik szerint a nagy csalán (*Urtica dioica*) borítása és magassága szignifikáns korrelációt mutatott a fény mennyiségével, míg az erdei szélfű (*Mercurialis perennis*) előfordulását elsősorban a csalánnal való kompetíció határozta meg, aminek következtében a szélfű az árnyékos helyekre szorult vissza. Cole és Weltzin (2005) kutatása szerint egy inváziós fűféle, a *Microstegium vimineum* terjedését erdőkben elsősorban a többrétegű lombkorona által okozott erős árnyékolás fékezi meg. Amennyiben a fény mennyiségét akár igen kicsiny (0,25 m^2-es) foltokban megnövelték, az a faj túlélését és biomasszáját nagymértékben fokozta. A természetes erdei fénymintázat megőrzése tehát természetvédelmi szempontból is jelentős lehet, mivel megakadályozhatja a fényigényes inváziós fajok előretörését. Más kutatások szerint egy állomány alján a lágyszárú fajok térbeli elhelyezkedése a talaj tápanyagtartalmának mintázatával függött össze, amelyet a fatörzseken lecsorgó esővíz révén nagyban meghatározott az adott ponthoz legközelebb eső fa faja (Crozier és Boerner 1984).

Ahhoz, hogy az aljnövényzet mintázatának a fény mintázatával való összefüggését kimutassuk, térben explicit mintázatelemzési módszerek alkalmazására van szükség (Whigham 2004). Ilyen jellegű kutatás azonban nagyon kevés készült (Campetella és mtsai 1999), különösen egy-egy konkrét faj, vagy az ő mintázatukat meghatározó környezeti háttérváltozó mintázatát illetően.

3.3.2. A mohák mennyiségét és közösségeik szerkezetét befolyásoló környezeti változók

Mivel a mohák a lágyszárúaknál kisebb léptékben reagálnak a környezet térbeli változásaira, alkalmasak lehetnek finomabb léptékű indikátornak is, akár a talaj jellemzőire akár a fényviszonyokra nézve (Gimingham és Birse 1957, Thomas és Packham 2007). Kis méretüknél és egyszerű felépítésüknél fogva, illetve az aljzathoz való közelségük miatt ugyanis különösen érzékenyek a mikroélőhelyek sajátosságaira, ezen belül is az aljzat minőségére (kémhatás, ásványianyag-tartalom, talajnedvesség, Smith 1982, Thomas és Packham 2007). A kemény, savanyú levelekkel rendelkező fafajok erdeiben (pl. bükkösök) a lehulló avar vastag réteget képezhet, amely évente eltemeti a talajon megtelepedő mohákat. Ilyen jellegű állományokban a mohák előfordulása a sziklákra, avarszintből kiemelkedő gyökerekre, holtfákra korlátozódik (Thomas és Packham 2007). Erdei mohafajok esetében, különösen a nem talajon, hanem egyéb aljzatokon (fakéreg, holtfa, szikla) megjelenő moháknál a kiegyenlített páratartalom lehet az egyik limitáló tényező (McCune 1993, Frisvoll és Presto 1997, Ódor és van Hees 2004).

Az erdőgazdálkodás jellege nagyban befolyásolja, hogy a mohák számára szükséges aljzattípusok (elsősorban a holtfa) milyen mennyiségben van jelen az állományokban. Abban az esetben például, ha a vágás után a nyesedéket is összegyűjtik (pl. energianyerés céljából), jóval kevesebb holtfa marad a területen, aminek hatására megváltozik az ott élő mohaközösség szerkezete, valamint csökken a fajszáma (Astrom és mtsai 2005). Vellak és Ingerpuu (2005) kimutatták, hogy már kismértékű emberi beavatkozás is számottevően befolyásolja az erdei mohaközösségek fajösszetételét, és számos faj eltűnését okozza. Az erdészeti kezelések nem csak a holtfán, de például a nagyméretű, vastag kérgű keményfákon előforduló epifiton fajokat is érintik, mivel az ilyen fák a különböző módon kezelt erdőkben eltérő mennyiségben lehetnek jelen (McGee és Kimmerer 2002). Jelentős hatása van továbbá az állomány korának, illetve az élőhely heterogenitásának is, amelyeket részben szintén a kezelés, részben azonban természetes folyamatok határoznak meg (Newmaster és mtsai 2003).

Mindezek ellenére a fény mennyisége és minősége bizonyos mértékig a mohák számára is meghatározó, bár fényigényükről még a lágyszárú fajoknál is kevesebb információ áll rendelkezésünkre. Mivel a mohák örökzöldek, a fényviszonyokra egészen másként reagálnak, mint az edényes fajok. Fény-kompenzációs pontjuk rendszerint igen alacsony, ennek ellenére

árnyas erdőkben a fényviszonyok a mohák előfordulását limitáló tényezővé válhatnak, akár a talajon, akár a fán élő fajokat tekintjük (Proctor 1982, Gabriel és Bates 2003).

Az egyes fajok egyedi előfordulásának vizsgálata helyett mohák esetében is érdemes lehet – hasonlóan a lágyszárúakhoz – különféle környezeti feltételek között élő közösségeket elkülöníteni. Ezen közösségek nem csak fajösszetételükben térnek el, hanem szerveződésükben, szerkezetükben is. A különböző életforma-csoportok sorba állíthatók fény- és páratartalom-igény szerint. A talajlakó mohák esetében az árnyasabb, párásabb helyeken a fácska alakú (dendroid) és a laza szövedéket (weft) képező mohák jellemzőek, míg napos, száraz termőhelyeken inkább az alacsony gyep (short turf), valamint a párna (cushion) növekedési forma jellemző. A szilárd aljzatokon (pl. szikla, fakéreg) megjelenő moháknál sötétebb, párásabb mikroklíma esetében elálló, nagy felületet képező növekedési formákkal találkozunk, mint a lecsüngő (pendant), dendroid, szövedék, farok (tail) és legyező (fan), míg a kitettebb felszíneken a bevonat (mat) és a párna a jellemző (Gimingham és Birse 1957).

Bár állományok szintjén a mohaközösségek diverzitását leginkább a különböző mikroélőhelyek (bolygatott felszínek, holtfák, fatönkök, stb.) megléte és heterogenitása határozza meg, ezen mikroélőhelyek léte gyakran korrelál indirekt módon a rendelkezésre álló fénymennyiséggel (Mills és Macdonald 2004, von Oheimb és mtsai 2007, Márialigeti és mtsai 2009). Mills és Macdonald (2005), illetve Moora és munkatársai (2007) emellett azt tapasztalták, hogy egy-egy mikroélőhelyen (pl. bolygatatlan talajfelszín) belül a fény is meghatározó lehet a mohaközösség fajösszetétele szempontjából. Más kutatások (pl. Humphrey és mtsai 2002) nem találtak szignifikáns összefüggést a fény és a mohák fajszáma között.

Epifitonok

A fák felszínén (élő vagy holtfán) előforduló mohafajok esetében még a talajlakóknál is fontosabb lehet a megfelelő aljzat megléte. Számos epifiton faj számára meghatározó, hogy milyen fafajok fordulnak elő az adott területen. Az egyes fafajok kérge ugyanis eltérő fizikai tulajdonságokkal (pl. barázdáltság, repedezettség, a hőmérsékletet befolyásoló szín, mennyire válnak le róla lemezes darabok, tartalmaz-e gyantát, stb.) és kémiai sajátosságokkal (pl. alkaloidtartalom, kémhatás, stb.) bír (Barkman 1958, Slack 1977). Számos mohafaj specifikusan csak egy-egy fafajhoz kötődik, míg mások szempontjából a fafaj teljesen közömbös (Szövényi és mtsai 2004). Az epifitonok egy jó része csakis fákon képes megélni, így a fakérgek mint aljzat- vagy mikroélőhely-típusok a diverzitás fontos forrásai lehetnek

(Slack 1977). Nagyobb térléptékben vizsgálva azonban az epifitonokat meghatározó környezeti változókat, a faállomány-szerkezeti, növényföldrajzi és klimatikus tényezők jelentős hatása is kimutatható. Így állományok között, vagy táji léptékre vonatkoztatva nem vonhatók le következtetések a fafaj alapján az ott várható epifitonokról, ezek az összefüggések csak lokálisan értelmezhetőek (Schmitt és Slack 1990, McGee és Kimmerer 2002, Király és Ódor 2010).

Meghatározó tényező még az aljzatot biztosító fa kora és mérete a rajta előforduló közösség számára, de hogy milyen mértékben, az fafajonként eltérő lehet (Slack 1977). Fák és nagyobb méretű cserjék felszínén magasabb a fajszám, mint kisebb cserjék kérgén (Peck 1997). Belgiumi kutatások ezzel szemben azt mutatták ki, hogy fiatal erdőkben az epifitonok diverzitása nagyobb volt, mint idős állományokban. Ennek oka valószínűleg nem a fák méretében, hanem a fiatalabb erdők magasabb páratartalmában keresendő (Heylen és mtsai 2005). A fa kora nem csak a fa méretei miatt meghatározó, hanem részben ezzel függ össze annak élő vagy holt állapota, illetve holtfa esetén korhadási stádiuma. A holtfák rendszerint nedvesebbek és savasabb kémhatásúak az élő fánál, így ezeken eltérő mohaközösségek telepszenek meg (Barkman 1958).

Az aljzat minőségén túl más faktorok is meghatározóak lehetnek az epifitonok számára, de ezek egymáshoz viszonyított jelentőségét a különböző tanulmányok ellentmondásosan ítélik meg. Emellett egy-egy fontossági sorrend csak az adott időben, adott helyen előforduló mohaközösségekre érvényes igazán. Barkman (1958) szerint a kéreg elektrolit- és vízgazdálkodása után a mikroklíma (főleg a csapadék- és légnedvesség-viszonyok), a kémhatás, a nitrogénellátás, a hőmérséklet és a szél, valamint különböző mechanikai tényezők a legfontosabbak. Heylen és munkatársai (2005) számos háttérváltozó (fény, aljzat kémhatása és nitrogéntartalma, valamint a hőmérséklet) esetében unimodális összefüggést találtak az epifitonok diverzitásával. Kimutatták továbbá, hogy az epifitonok a páratartalom szerint zonálisan helyezkednek el: A nyílt, fényben gazdag, de száraz helyeken elsősorban zuzmókkal találkozhatunk, a mohák inkább az árnyasabb, párásabb területeket kedvelik, közülük is a legpárásabb részeken a májmohák a leginkább jellemzőek.

Az egyes környezeti tényezők egymástól nem függetlenek: Magasabb páratartalmú helyeken az epifiton mohák kevésbé fafajspecifikusak (Frahm 1992, idézik Vanderporten és mtsai 2004), a korhadéklakó fajok pedig szélesebb toleranciát mutatnak az aljzat korhadtsága szempontjából (Ódor és van Hees 2004). A szél szintén a páratartalom csökkentésén keresztül fejti ki hatását az epifitonokra, valamint ugyanezen okból gazdagabb a facsoportok mohaközössége, mint a magányosan álló fáké (Barkman 1958).

Mindezek mellett az epifiton moha- és zuzmófajok előfordulása vertikális szintezettséget is mutat, valamint fontos számukra a kitettség is. Ez nem észak-déli meghatározottságot jelent, hanem rendszerint a kéreg lejtőn feljebbi oldala nedvesebb, és ez befolyásolja a mohák elrendeződését. Szintén eltérő mohaközösségek találhatók a fa különféle strukturális elemein (törzs, főágak vagy kis mellékágak, Pike és mtsai 1975).

A lágyszárúakhoz és a talajlakó mohákhoz hasonlóan a fotoszintézis révén a fény is meghatározó kell, hogy legyen az epifiton mohafajok és közösségek szempontjából is. Különösen azért, mert a fák törzsén általában kisebb a fényintenzitás, mint a fátlan, nyílt részeken. Ez alól kivételt a törzsek déli oldala és a dél felé néző ágak képeznek, ahol a megvilágítottság meghaladhatja a nyílt talajon mértet.

Gustaffson és Eriksson (1995) vizsgálatai szerint a fény nagyban meghatározza az epifiton mohák diverzitását és szerkezetét erdei élőhelyeken, Moe és Botnen (1997) pedig szintén ezt tapasztalták réteken álló magányos fák esetében. Viszont a fény számos más abiotikus faktort (hőmérsékletet, evaporációt) is befolyásolhat, így ezek hatását nehéz egymástól elválasztva vizsgálni. Egyes árnyékkedvelőnek tartott mohákat atlantikus körülmények között gyakran lehet látni napfényen is, vagyis esetükben inkább az árnyékos helyek hűvös, párás mikroklímája lehet meghatározó (Des Abbayes 1934, idézi Barkman 1958). Ugyanígy felmerül a kérdés, hogy a fákon élő moha- (és zuzmó-) közösségek vertikális zonációját a magasabb régiók nagyobb megvilágítottsága, vagy alacsonyabb páratartalma okozza-e? Hosokawa és Odani (1957) laborkísérletek és terepi megfigyelések alapján azt mutatták ki, hogy a fatönkhöz kötődő fajok fiziológiailag adaptálódnak az alacsony fényintenzitáshoz (alacsony a kompenzációs pontjuk, vagyis kevés fénynél is tudnak elég hatékonyan asszimilálni ahhoz, hogy kompenzálják a légzési CO_2-veszteséget), magasabb régiókban azonban túl száraz lenne nekik a levegő. A fák magasabb részein élő fajoknak a kompenzációs pont eléréséhez több fényre van szükségük (az alsó, árnyas részeken nem tudnának megmaradni), ezzel szemben viszont jobban tűrik a szárazságot. Vanderporten és munkatársai (2004) szintén azt találták, hogy egyes fajoknak magasabb a fényigényük, viszont jól alkalmazkodtak a szárazabb, szeles körülményekhez. Ezek a fajok inkább a nyíltabb területeket részesítik előnyben (erdőszegélyek, facsoportok, magányos fák). Emiatt a csökkenő erdőborítással nem feltétlenül csökken a teljes epifiton mohaborítás.

Az epifitonokat érő megvilágítottság időben sem állandó mértékű. Természetesebb erdőkben fiatal korban a fény csökken az állomány korával, záródásával. Ennek során a fénykedvelő mohafajok közösségei (*Ulotion crispae*) a korona magasabb részeire húzódnak, az alsóbb részeken árnyéktűrőbb közösségek veszik át a helyüket (*Antitrichion curtipendulae*,

Barkman 1958). A lombhullató fajok állományaira jellemző tavaszi fénybőség miatt pedig ezekben az erdőkben több epifiton lehet, mint az örökzöld erdőkben (Barkman 1958). Des Abbayes (1934, idézi Barkman 1958) kimutatta, hogy vörösfenyves állományokban az epifiton vegetáció jóval gazdagabb, mint lucosokban, pedig a két fenyőfaj kérge hasonló minőségű aljzatot biztosít.

Nem közömbös a fény minősége sem az epifitonok számára. A diffúz fénynek kisebb a szárító hatása, mint a direktnek, ami például a szélnek kitett epifitonok számára lehet fontos. Számos faj emiatt inkább az erdők északi szegélyét részesíti előnyben.

A fényviszonyokon keresztül ismét csak a fafajok közvetett szerepét kell hangsúlyozni. Olsen (1917) vizsgálata szerint kõrises állományban több az epifiton moha, mint a fényben szegényebb bükkösben, de ez az eltérés nem magyarázható a két fafaj eltérő minőségű kérgével, mivel a bükkös állomány szélén (ahol nagyobb a megvilágítottság) a kőrisesre jellemző közösségeket találjuk a bükkfákon is (Barkman 1958). Moe és Botnen (1997) a legkevesebb epifiton mohát luc ültetvényekben találták, amelyek a legárnyasabbak voltak a vizsgált állományaik közül. A jelen dolgozatban is vizsgált őrségi erdőkben az epifiton közösség szerkezetét alapvetően a fafajösszetétel, diverzitását a fafajdiverzitás határozta meg, ami a mohaközösség jelentős fafaj-specificitását mutatja (Király és Ódor 2010).

A relatív fényintenzitás és az előforduló epifiton mohafajok vitális attribútumai összefüggenek egymással. Minden fajnak más fénymennyiségnél található az optimuma (Ştefureac 1941, idézi Barkman 1958). Egyes mohafajok jó megvilágítottságú helyeken megváltoztatják színüket: a *Leucodon sciuroides* és az *Orthotrichum lyelli* például feketés színű fényen, míg fakózöld árnyékban, a *Frullania dilatata* és a *Ptilidium pulcherrimum* pedig feketés-vörös színű fényen, és olívazöld árnyékban (Barkman 1958). Más fajok morfológiailag alkalmazkodtak a különböző fényviszonyokhoz: A nyílt területeken élő mohák látszólag a szárazság tűrésére szolgáló adaptációi (pl. kompakt párnák, vastag sejtfal, hyalinszőr, papillák) az őket érő fény mennyiségét is redukálják. Ezzel szemben az árnyéktűrők morfológiailag is adaptálódnak a fényhiányhoz: leveleik nagyobbak, vékonyabbak, kiterülők, és sok plasztisszal rendelkeznek, járulékos pigmentek nélkül. Ilyen árnyéktűrő mohák például a *Mnium, Plagiothecium, Homalia, Neckera* fajok, illetve sok leveles májmoha.

3.3.3. A fásszárú újulat mennyiségét és közösségeik szerkezetét befolyásoló környezeti változók

Annak megértésére, hogy a fény és más környezeti változók hogyan befolyásolják a fák felújulását, gyakorlati gazdasági jelentősége miatt számtalan vizsgálat irányult már (Ke és Werger 1999, Finzi és Canham 2000, Godefroid és mtsai 2005, Hunziker és Brang 2005). Különösen elengedhetetlen ezen kérdések ismerete az erdőgazdálkodás számára, ha az a természetes erdődinamikára kíván minél inkább alapozni (Emborg 1998, Hunziker és Brang 2005).

Természetesen elsődlegesen a tágabb léptékű földrajzi tényezők a meghatározóak itt is: Gracia és munkatársai (2007) azt tapasztalták, hogy a spanyol hegyvidékeken a kitettség és a tengerszint feletti magasság függvényében más és más a cserjeszint fajösszetétele, és a két tényező hatása egymástól nem független. Ezekhez képest az ő esetükben a lombkorona-szint hatása kisebbnek bizonyult, de kimutatható volt, hogy a lombszint borításának növekedésével csökkent a cserjeszint fajszáma és diverzitása. Jelentősebb hatást a lombkorona-záródáshiány azonban csak két fényigény cserjefajra gyakorolt (pl. *Juniperus communis*).

A fásszárú újulat különböző korosztályainak (magonc, csemete, kifejlett fa) a környezeti tényezők más csoportja fontos a túléléshez: Míg a magoncok (seedlings) jelenlétét elsősorban a nagy, magszóró fák mennyisége határozza meg, addig a következő stádium, a csemeték (saplings) számára például – amennyiben nincs bolygatás – a terület jellege (magassága, kitettsége) a meghatározó (Collins és Carson 2004). Godefroid és munkatársai (2005) pedig az Európában inváziós kései meggy (*Prunus serotina*) esetében kimutatták, hogy míg magoncai fényigényesek, a csemeték már árnyéktűrőnek tekinthetők.

A fásszárú újulat diverzitása nem független a lágyszárú aljnövényzettől sem. Egyes kutatások szerint mivel a két csoport között kompetíció áll fenn, ezért diverzitásuk fordítottan arányos (Maguire és Forman 1983). Mások ennek épp az ellenkezőjét tapasztalták: diverzitásuk egymással egyenesen arányos is lehet, amennyiben nem a kompetíció a domináns jelenség, hanem az, hogy hasonló külső környezeti feltételek mellett képes mindkét csoport nagy fajgazdagságot elérni (Huebner és mtsai 1995). Mihók és munkatársai (2005) azt tapasztalták, hogy nagyobb lékek belsejében, ahol sűrűbb a lágyszárú szint, a fásszárú újulat magasabbra képes nőni. Ezt az összefüggést azzal magyarázták, hogy a sűrű aljnövényzetben a vadak kisebb mértékben képesek károsítani rágásukkal a fásszárú újulatot.

A fásszárú fajok nagy térigényük miatt igénylik a nyíltabb foltok jelenlétét az erdőkben. Mérsékelt övi erdőkben a természetes felújulás alapvetően a finom léptékű lékdinamika

szerint történik. Így az újulatra gyakorolt hatása révén a lékeknek, illetve az ott megnövekvő fénymennyiségnek jelentős hatása van az erdő jövőbeli lombkorona-szintjére is (Newbery és mtsai 1986, Mihók és mtsai 2005). Emiatt a fásszárú újulat mint aljnövényzeti csoport esetében a térléptékek közül a lékek léptékének, a háttérváltozók közül pedig a fénynek, és részben más mikroklimatikus tényezőknek van kitüntetett szerepük (Finzi és Canham 2000). A legtöbb kutatás is éppen ezért a lékek mikroklímára (fény, hőmérséklet, páratartalom, stb.), illetve a fásszárú aljnövényzetre gyakorolt hatására irányul (Collins és Pickett 1987, Schmidt és mtsai 1996, Emborg 1998, Schumann és mtsai 2003, Mihók és mtsai 2005).

A fásszárú újulat fafajtól, illetve árnyéktűrő-képességtől függően többféle módon is képes lehet kivárni a bolygatás bekövetkeztét, a lékek keletkezését (Canham és Marks 1985). A fényigényes fajok dormans magvakat tartanak fenn a talajban, amelyek csak a bolygatás hatására indulnak csírázásnak. Az árnyéktűrő fajok azonban képesek zárt erdő alatt is kicsírázni, és az újulat képes itt hosszú ideig elvegetálni, hogy kivárja, míg lék keletkezik felette. A kifejlett állapotot csak azok az egyedek érik el, amelyeknek lehetőségük nyílik szabad térhez és elegendő fényhez jutni (Emborg 1998). Gálhidy és munkatársai (2006) bükkösök mesterséges lékjeiben végzett kutatásaik során az árnyéktűrő bükk esetében azt tapasztalták, hogy a lék nyitása nem elsősorban új egyedek megjelenését eredményezte, hanem a már korábban is jelen lévő újulat növekedését serkentette. Mihók és munkatársai (2005) ugyanitt azt tapasztalták, hogy a lékekben az új bükk egyedek megjelenése független a fénytől, és amennyiben nincs diszperzál-limitáltság, akkor hasonló mértékű, mint zárt lombkorona alatt. Modrỳ és munkatársai (2004) csehországi bükkösök regenerációját vizsgálták, és eredményeik szerint az újulat denzitása egyenesen arányos volt a lombkorona záródásával, amit a lágyszárúakkal folytatott fokozott kompetícióval magyaráztak. A nyíltabb részeken hirtelen megnövekvő direkt besugárzást ugyanis a lágyszárúak hasznosítják jobban, a fásszárúak számára ezzel szemben inkább a diffúz fény meghatározóbb.

Az újulatban előforduló egyes fafajoknak térben és időben eltérő kiterjedésű lékekre van szüksége. Poulson és Platt (1989) észak-amerikai bükk és cukorjuhar alkotta erdőkben végzett vizsgálatai szerint ahol a lékek izoláltak egymástól, ott hamar bezáródnak, így ezekben csak az árnyéktűrő bükk képes felújulni. Emiatt ezeken a helyeken a lombkoronában főleg bükk található. Ahol azonban egymást átfedve keletkeznek újabb és újabb lékek, ott az újulat felett nem zárul teljesen a lék, mielőtt egy új keletkezne. Az ilyen helyeken van esélye a cukorjuharnak is arra, hogy a lombkoronából nagyobb részesedése legyen. Ugyanezen vizsgálat szerint a lék irányultsága is fontos: az észak-déli irányú lékekbe több közvetlen napfény jut be, viszont az oldalsó szegélyeik kevesebb direkt fényt kapnak, így lassabban is

zárulnak össze, mint a kelet-nyugati irányú lékek. Emiatt az észak-déli irányú lékekben fényigényesebb fásszárú fajok is fel tudnak nőni (pl. cukorjuhar, kései meggy), míg a gyorsan záródó és kevesebb direkt fényt kapó kelet-nyugati irányú lékekben inkább csak a bükk felnövekedése jellemző. A lékek északi és déli vége között is eltérés van a fényviszonyokban, illetve azok dinamikájában, ami szintén befolyásolja a fásszárúak felújulását: A lékek északi végében erősebb a megvilágítottság, ezért az gyorsan bezárul, ami miatt hirtelen lecsökken a fény. A lékek déli végébe eleve kevesebb napsütés jut, de mivel ezt csak a lassú növekedésű árnyéktűrő fajok tudják benőni, így itt nem csökken le annyira hirtelen a fény mennyisége (Poulson és Platt 1989).

A fásszárú újulat számos különféle változójával képes a fényre reagálni. O'Hara és munkatársai (2007) tengerparti mamutfenyőkön végzett gyérítéses kísérletük során azt tapasztalták, hogy mind a vágás után kihajtó domináns tősarjak magassága, mind a későbbiek folyamán kihajtó sarjak száma a megvilágítottság mértékétől függ. Modrỳ és munkatársai (2004) kimutatták, hogy közép-európai bükkösökben az újulat magassága és átmérője is szignifikánsan függ a fény mennyiségétől, de az összefüggések fajonként eltérőek voltak. A magasságot továbbá jelentős mértékben befolyásolta a – szintén fajonként különböző mértékű – vadrágás is. Az újulat növekedését sok esetben a nitrogén-elérhetőség is korlátozza, de ennek hatása kisebb mértékű, mint a fény általi limitáltság (Finzi és Canham 2000). D'Amato és munkatársai (2009) *Tsuga canadensis* állományokban pedig azt tapasztalták, hogy az újulati szint fajgazdagsága a lombkorona-szint fajgazdagságától függött.

Az egyes fafajok felépítésük és élettani folyamataik révén is alkalmazkodnak az árnyas vagy napos termőhelyhez: a tűlevelűek közül például az árnyéktűrő vörösfenyő és a luc fotoszintetikus rátája telített állapotban is alacsonyabb, mint az erdeifenyőé, illetve a gyökér és a hajtás aránya is eltérő a két típus esetében. Az alkalmazkodás tehát nem a levelek, hanem a teljes fa szintjén történik (Messier és mtsai 1999). Bükk esetében is kimutatták, hogy mind a levelek irányultsága, mind az ágrendszer felépítése eltérő a fa napfénynek kitett és árnyas részein annak érdekében, hogy az árnyas helyeken is minél hatékonyabb legyen a fény megkötése (Planchais és Sinoquet 1998). Farque és munkatársai (2001) a jóval nyíltabb erdőket alkotó és fényigényesebb kocsánytalan tölgy magoncok esetében ezzel szemben azt tapasztalták, hogy a faj lombozatának struktúrája alacsony morfológiai plaszticitást mutat az árnyékolás hatására. Ke és Werger (1999) vizsgálatai szerint az egymással rokon lombhullató és örökzöld tölgy fajok (*Quercus aliena var. acuteserrata* és *Cyclobalanopsis multinervis*) közül a lombhullató faj aktívabb növekedéssel képes a megnövekedett fényre reagálni, mint

az örökzöld, így ez a faj nagyobb mértékben függ a lékek kialakulásától az erdőben, ugyanakkor ezeken a helyeken előnybe is kerül örökzöld rokonához képest.

Az erdei vegetáció szukcessziója során is fontos szerepe van a változó fényviszonyoknak, és az erre különféleképpen reagáló fafajoknak. Kezdetben fényigényes pionír fajok (pl. nyír) jelennek meg, amelyeket később felváltanak a flexibilisebb fajok (pl. bükk). Ez utóbbiak fényen és árnyékban egyaránt képesek túlélni, bár árnyas helyeken alászorult állapotban maradnak, és csak a pionír fajok alatt, vagy a lékekben képesek intenzív növekedésre (Schnitzler és Closset 2003). A másodlagos szukcesszió egyik elmélete szerint a szukcessziót éppen az hajtja előre, hogy a különböző fajoknak más és más a toleranciájuk és a forráshasznosító képességük a különböző környezeti tényezőket illetően – és ez a fényre is igaz. Minden fafaj újulata képes túlélni saját maga alatt, de a késő-szukcessziós fajok zárt lombja alatt csak a legárnyéktűrőbb néhány faj újulata marad fenn (Canham és mtsai 1994).

A lékek léptékénél kevésbé tanulmányozott kérdés az újulat zárt erdőn belüli, finom léptékű mintázata (Härdtle és mtsai 2003, Bartemucci és mtsai 2006, Jelaska és mtsai 2006). Druckenbrod és munkatársai (2005) szerint az újulat térbeli mintázata időben nem állandó. Észak-amerikai hegylábi erdőket tanulmányozva azt tapasztalták, hogy a fák újulatának mintázata először aggregált, később azonban a felső lombkorona-szint felé haladva fokozatosan egyenletessé alakul. Eredményeik alapján az állományok közötti faállomány-szerkezeti különbségekért elsősorban a talajnedvesség felelős, egyetlen állományon belül a finom léptékű mintázatot azonban a fényviszonyok határozzák meg. Az újulat mintázatának léptéke szintén változik a fák kor- illetve méretosztályával (Kuuluvainen és mtsai 1998).

Getzin és munkatársai (2008) kimutatták, hogy az, hogy a fény milyen mértékű hatást gyakorol a fák újulatára, illetve a túlélésükre, különbözik homogén és heterogén szerkezetű állományokban. Heterogén állományokban a magoncok sokkal aggregáltabb elhelyezkedésűek, így lokálisan magas állománysűrűségük denzitásfüggő mortalitáshoz vezet. Homogén állományokban ezzel szemben a magoncok túlélését az apró lékekben, amelyekbe azok véletlenszerűen hullanak be, elsősorban a limitált fénymennyiség határozza meg.

A faállomány szerkezetének megváltoztatásán keresztül az erdészeti beavatkozások is nagy hatással vannak az újulati szintre. Közvetlen gyakorlati és anyagi jelentősége miatt számos kutatás irányul arra, hogy mi az az optimális bontási mérték, amely kedvezően hat az újulat növekedésére (Bergqvist, 1999, Brandeis és mtsai 2001).

3.4. Az erdők alján uralkodó fényviszonyok mérési-becslési lehetőségei

Az erdei fényviszonyokról nemcsak alapkutatási célból szükséges információkat szerezni, hanem mert gazdasági erdőkben a florisztikai diverzitás fenntartásához és a fásszárúak megfelelő regenerációjához is elengedhetetlen, hogy megfelelő ismeretekkel rendelkezzünk a fényviszonyokat, valamint azok hatását illetően (Comeau 2000). Ennek érdekében az elmúlt évtizedekben számos fénymérési és fénybecslési módszer került kidolgozásra (Welles 1990, Comeau 2000). A legpontosabb eredményt a pillanatnyi, direkt fénymérés térben és időben való nagyszámú ismétlése adja (Messier és Puttonen 1995, Parent és Messier 1996, Messier és Parent 1997). Mivel azonban ez a módszer meglehetősen idő- és eszközigényes, valamint a gyakorlatban sokszor nehezen kivitelezhető a több (akár több 10) helyen történő párhuzamos mérés, kevéssé elterjedt eljárás. A pillanatnyi mérésekből álló, de rövidtávú, vagy kevés ismétlést tartalmazó adatsorok viszont nem reprezentálják megfelelően egy terület hosszabb távon jellemző fényviszonyait, mivel abban rendkívül nagy tér- és időbeli variancia van.

Erre a problémára jelenthetnek megoldást az ún. indirekt fénybecslési módszerek, amelyek segítségével egyetlen vagy néhány mérésből becsülni tudjuk az adott pont teljes vegetációs periódusra vonatkozó fényviszonyait. Ilyen, indirekt becslésre alkalmas eszközök például a LAI-2000 Plant Canopy Analyzer (LI-COR Inc. 1990), a halszemoptikás fényképek (Anderson 1964), vagy a különféle számítógépes lombkorona- és fény-modellek (Cescatti 1997a, Brunner 1998, Comeau és mtsai 1998b, Stadt és Lieffers 2000, Silbernagel és Moeur 2001, Coates és mtsai 2003). Ezek a módszerek a domborzat és a lombkorona árnyékoló hatását becslik, és ez alapján adják meg, hogy a lombkorona-szint feletti teljes beeső napsugárzás hány százaléka juthat le az erdő aljnövényzeti szintjére. A szférikus denzióméter nevű egyszerű kézi eszközzel pedig a lombkorona záródáshiányának mértékére kaphatunk becslést (Lemmon 1956).

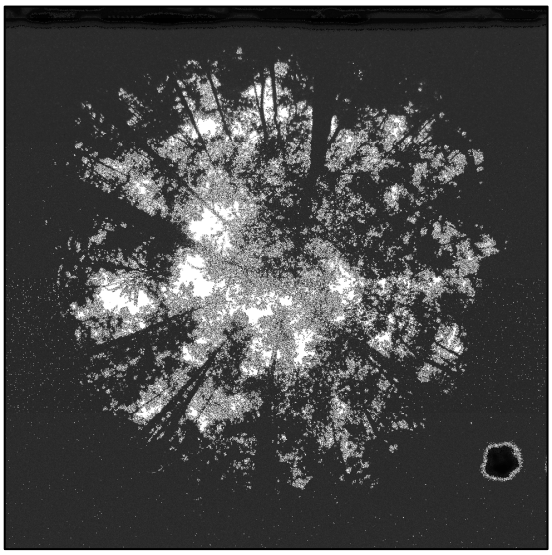
A LAI-2000 Plant Canopy Analyzer a pillanatnyi beeső sugárzást méri, a 490 nm-nél alacsonyabb hullámhosszok esetében (LI-COR Inc. 1990, 1. ábra). Érzékelője egy halszemoptikából, valamint öt, koncentrikus gyűrűben elhelyezkedő detektorból áll, amelyek egyidejűleg mérik a különböző zenitszög-tartományokból beeső fényt (nullától, vagyis a függőlegestől 74 fokig). Mivel a közvetlen napsugárzásnak túlságosan nagy a varianciája, az eszközt csak a diffúz fény mérésére szokták használni, amihez el kell kerülni, hogy direkt

fény érje a szenzort. Két eszköz párhuzamos használatával egyidejűleg mérhetjük a lombkorona alatti és feletti fénymennyiséget. (A lombkorona feletti fényt a gyakorlatban rendszerint egy közeli fátlan terület fényviszonyaival helyettesítik.) A műszer ezeket az adatokat összehasonlítva képes kiszámítani a "lombkoronán áteresztett diffúz fényt" (diffuse non-interceptance, DIFN), amely lényegileg a borult idő esetén jellemző fénymennyiség lombkoronán átjutó százaléka (Gendron és mtsai 1998). A műszerhez tartozó szoftverek segítségével további származtatott adatok is nyerhetők a fényviszonyokra és a lombkorona zártságára vonatkozóan, például kiszámítható a levélterület-index (leaf area index, LAI, azaz a levélzet összfelszíne egy négyzetméternyi talajra vetítve, Welles és Norman 1991). A módszer nagy előnye, hogy egyetlen alkalommal végzett méréssel jól reprezentálhatjuk a teljes vegetációs időszak fényviszonyait.

1. ábra. A LAI-2000 Plant Canopy Analyzer (www.licor.com)

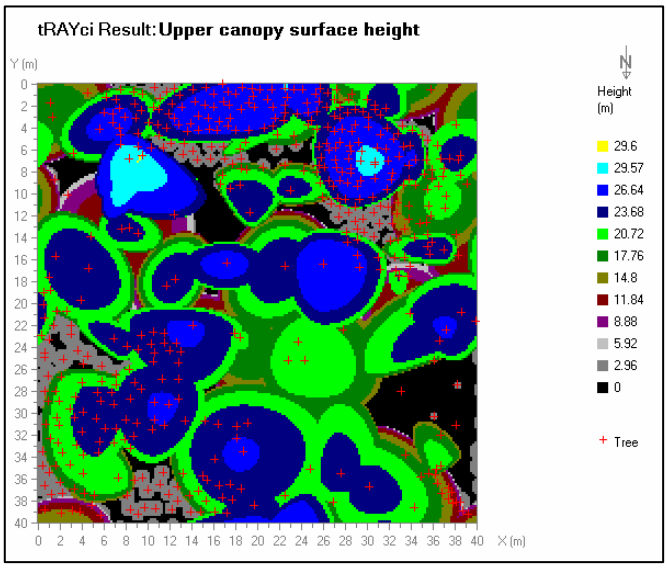
Egy másik, szintén széles körben elterjedt indirekt módszer a relatív fény becslésére az (analóg vagy digitális) halszemoptikás fényképfelvételek készítése (Anderson 1964, Gendron és mtsai 1998, Brown és mtsai 2000, Frazer és mtsai 2001, Hale és Edwards 2002, 2. ábra). A kapott fényképeket speciálisan erre a célra szolgáló szoftverek segítségével lehet kiértékelni. A programok elsőként egy "thresholding"-nak nevezett lépés során a szürkeárnyalatos (esetleg színes) képet fekete-fehérré alakítják, meghúzva azt a küszöbértéket, amelynél sötétebb pontokat lombozatnak fognak tekinteni, világosabbakat pedig égboltnak. Mindezekhez hozzávéve a napjárásra vonatkozó információkat, a teljes vegetációs periódusra kiszámítható a mérési pontra bejutó direkt, diffúz, és teljes fény relatív mennyisége. Az

eljárás jól alkalmazhatónak bizonyult nyílt állományok és lékek fényviszonyainak jellemzésére; zárt, fényben szegény állományok esetében azonban kevésbé ad megbízható eredményt (Chazdon és Field 1987, Roxburgh és Kelly 1995, Brandeis és mtsai 2001, Hale 2003). Gyakorlati használhatóságát korlátozza továbbá, hogy a levelek becsillanásának elkerülése érdekében (mivel ez jelentősen torzítaná az eredményt) közvetlen napsütésben az adatfelvétel nem végezhető el.



2. ábra. Egy halszemoptikás felvétel az egyik (erdeifenyő-tölgy-gyertyán elegyes) mintaterületünkről.

3. ábra. A szférikus denzióméter



4. ábra. Egy tRAYci program által gyártott térkép egy 40x40 m^2-es állományrészletről. Az eltérő színek a lombkorona felső felszínének magasságát jelzik.

A feljebb már említett szférikus denziométer igen egyszerű felépítésű, és jóval olcsóbb erdészeti eszköz, amely alkalmas a lomborona-záródáshiány százalékos becslésére (Lemmon 1956, 1957, 3. ábra). Egy konvex vagy konkáv tükörről van szó, amelyen egy 24 négyzetből álló rágravírozott rácsháló található. Az eszközt magunk előtt vízszintesen tartva négyzetenként négy, egymástól egyenlő távolságra eső pontban (vagyis összesen 96 pontban) meg kell határoznunk, hogy a szabad eget, vagy a lombozatot látjuk-e. Ezt átszámítva százalékra megkapjuk a lombkorona záródáshiányának mértékét. Egy-egy pontban a négy fő égtáj felé fordulva összesen négy ismétlést szoktak végezni, és ezek átlaga adja az adott pontra jellemző értéket. Bár az eszköz látószöge mindössze 0 és 50 zenitfok közötti, így is erős pozitív korrelációt ad a beeső fény mennyiségével (R^2>0,8, Englund és mtsai 2000).

Az elmúlt két évtizedben számos térben explicit faállomány-modell született (Cescatti 1997a, b, Brunner 1998, Comeau és mtsai 1998b, Martens és mtsai 2000, Mizunaga 2000, Stadt és Lieffers 2000, Silbernagel és Moeur 2001, Coates és mtsai 2003). Ezen modellek az egyes fák koronájának térbeli reprezentációján, valamint a földrajzi pozíció és a napjárás figyelembevételén alapulnak, és ezek alapján képesek modellezni az adott állomány fényviszonyait. Mivel a belőlük nyerhető információk köre meglehetősen széles, számos különböző célra felhasználhatóak. Segítségükkel jellemezhetők az aljnövényzetre ható lékek (Silbernagel és Moeur 2001), modellezhető a felújulás és előrejelezhető a fák populáció-dinamikája (Stadt és Lieffers 2000, Coates és mtsai 2003), illetve vizsgálható különféle erdészeti kezelések (pl. gyérítés) fényviszonyokra gyakorolt hatása (Mizunaga 2000). Szintén

számítható belőlük egy-egy adott fa fénymegkötése is (MacFarlane és mtsai 2003). A modellek megbízhatósága általában viszonylag jó, akár a vegetációs periódus során beérkező abszolút fénymennyiséghez hasonlítjuk az eredményeit (Gendron és mtsai 1998), akár a LAI-2000-rel (Pinno és mtsai 2001), vagy halszemoptikás felvételekkel kapott fényértékekhez viszonyítjuk (Gersonde és mtsai 2004). Előfordul azonban, hogy a modellek alul- vagy fölülbecslik a fényt, ami azt jelzi, hogy egyes esetekben még további finomításokra szorulnak (Comeau és mtsai 1998a). A tRAYci modellel, amelyet munkánk során magunk is használtunk, kiszámolható, hogy a lombkorona feletti fény hány százaléka jut le az aljnövényzet szintjére vagy a modellezett állományrész bármely tetszőleges horizontális és vertikális koordinátákkal rendelkező pontjára (percentage of above canopy light, PACL). A számítás elvégezhető akár a diffúz és a direkt fényre külön, vagy a teljes fénymennyiséget tekintve (Brunner 1998, 4. ábra).

Egyre több összehasonlító módszertani vizsgálat is születik a különböző fénymérési-becslési módszerekre vonatkozóan, különféle megvilágítottsági körülmények között (Gendron és mtsai 1998, Machado és Reich 1999, Englund és mtsai 2000, Engelbrecht és Herz 2001, Ferment és mtsai 2001, Frazer és mtsai 2001, Bellow és Nair 2003, Hale 2003, Rhoads és mtsai 2004, Mihók és mtsai 2007). Mivel azonban a kapott összefüggések általában csak a vizsgált erdőtípusra érvényesek igazán, ezért szükséges is a módszerek minél többféle típusú állományban történő vizsgálata. Különösen a számítógépes fény-modellek szorulnak további tesztelésekre, hiszen a modellek mennyiségéhez képest viszonylag alacsony azok gyakorlati alkalmazásainak száma (Comeau és mtsai 1998a, Gendron és mtsai 1998, Pinno és mtsai 2001, MacFarlane és mtsai 2003, Gersonde és mtsai 2004). A különféle indirekt módszerek értékelésének széles körben elterjedt módja a közvetlen fényméréssel való összehasonlításuk (Gendron és mtsai 1998, Machado és Reich 1999, Engelbrecht és Herz 2001). Amennyiben erre technikai okokból nincs lehetőség, a különféle indirekt módszerekkel kapott eredményeket egymással is össze lehet hasonlítani (Englund és mtsai 2000, Ferment és mtsai 2001). Mivel számos növényfaj köztudottan fényigényes, ezért egy harmadik megoldás lehet egy-egy ilyen kiválasztott faj borítását, mint potenciálisan érzékeny függő változót vizsgálni a különféle módszerekkel mért fény mennyiségének függvényében.

A fény mennyiségén kívül annak állományon belüli heterogenitása is fontos lehet az aljnövényzet szempontjából, hiszen számos – kisebb vagy nagyobb – lékekben élő faj a heterogén fényviszonyokkal rendelkező erdőkhöz kötődik (Valladares és Guzmán 2006). A legtöbb erdei lágyszárú klonális növekedésű (Klimes és mtsai 1997), így ezek egy-egy nyíltabb, fényben gazdagabb foltra könnyen reagálnak borításuk jelentős növekedésével. Az

egyes módszerek alkalmazhatóságát a fényviszonyok heterogenitásának mérésére ritkán vizsgálják. Szintén kevéssé feltárt kérdés, hogy vajon a fényigényes fajok a fény átlagos mennyiségétől, vagy a heterogenitásától függenek-e jobban.

Az egyes módszerek különböző időléptékekben való használhatóságát több kutatás során is vizsgálták (Machado és Reich 1999, Engelbrecht és Herz 2001), kevésbé tanulmányozott kérdés azonban a fénymérési technikák különféle térléptékekben való alkalmazhatósága (Engelbrecht és Herz 2001, Jelaska és mtsai 2006). Ez a kérdés azonban szintén fontos lehet, hiszen a különféle mikroélőhelyekhez (pl. árnyékos részek, lékek, nagy, nyílt területek) kötődő fajok a fényviszonyokra más-más térléptékben reagálnak. A fényre adott válasz térléptéke szintén függhet az adott faj polikormonjainak méretéről is.

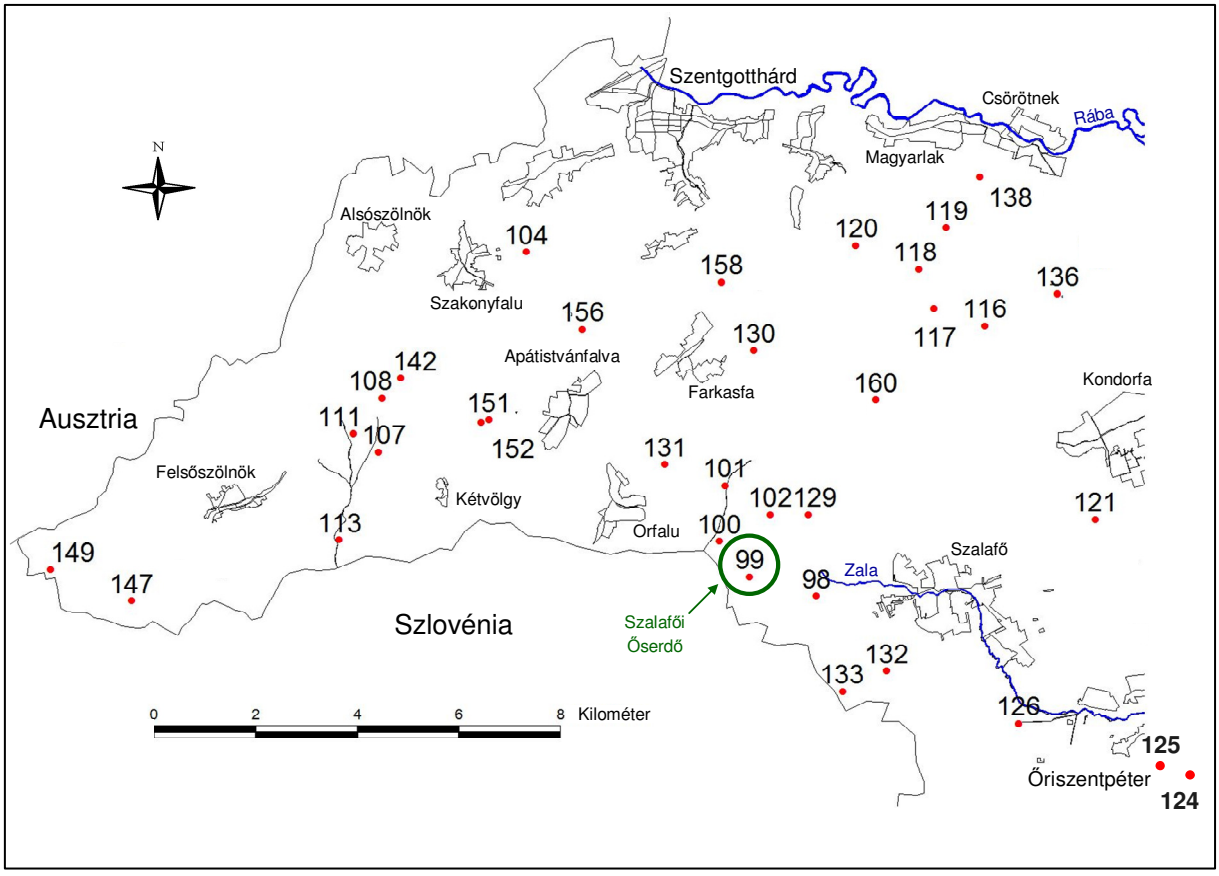
4. Módszerek

4.1. A kutatási terület bemutatása

4.1.1. Földrajzi jellemzők

Vizsgálatainkat Nyugat-Magyarországon, az Őrség és a Vendvidék területén, az Őriszentpétertől nyugatra eső területeken végeztük (5. ábra). A régió (É 46°51'-55', NY 16°07'-23') kiterjedése megközelítőleg 13x24 km^2. A teljes terület természetvédelmi oltalom alatt áll, az Őrségi Nemzeti Park része.

Földrajzi besorolás szerint az Őrség és a Vendvidék területe a Nyugat-magyarországi-peremvidék nagytájba, ezen belül a Vasi-hegyhát és a Felső-Zala-völgy kistájakba tartozik (Dövényi 2010).



5. ábra. A mintaterületek elhelyezkedése az Őrségi Nemzeti Park területén. A számok a mintaterületek általunk használt sorszámai. 99: A mintázatelemzés helyszínéül szolgáló Szalafői Őserdő.

Az Őrség és a Vendvidék tengerszint feletti magassága többnyire 250 és 350 m közötti. A terület legmagasabb pontja 386 m, a legalacsonyabb pont a Zala völgyében található, 194 m. A szél és víz által okozott erózió következtében a terület igen szaggatott, sok a vízmosások által kialakított szűk, északi-déli irányú völgy. Nyugatról kelet felé a dombok egyre inkább ellaposodnak, fennsík-szerűvé válnak, közöttük a patakvölgyek nyugaton szűkebbek, kelet felé szélesebbek. Északon, a Rába felé a dombvidék meredek letöréssel végződik (Pócs és mtsai 1958).

A terület földtani viszonyait illetően a Rábától délkeletre eső részek triász időszaki akkumulációs térszintnek tekinthetők. A Pannon-tenger visszahúzódása során homokot és agyagot rakott le, majd a pliocén végén a területre folyami hordalék került. Ezután a terület feldarabolódott, és nyugat felé haladva egyre magasabbra kiemelkedett. A magasabbra került részekről a lerakott homok lepusztult, majd a pleisztocén elején erre az erodált térszínre az alpi folyók (pl. a Rába) kavicstakarót hoztak. Az Őrség és a Vendvidék területét tehát laza üledékes kőzetek fedik, elsősorban kavics, de előfordul agyag és homok is (Berki és mtsai 1995, Gyöngyössy 2000, Tímár 2002, Bidló és mtsai 2005).

A régió az ország legcsapadékosabb, szubalpin klímájú területei közé tartozik, az átlagos éves csapadékmennyiség csaknem 800 mm. A csapadék havi eloszlása is viszonylag szélsőséges: a csapadék-maximum nyár elején jelentkezik, a tenyészidőszakra eső csapadék sokéves átlaga 450–510 mm körüli (Dövényi 2010).

Az évi és a havi hőmérsékleti átlagértékek viszonylag alacsonyak, az évi középhőmérséklet 8,9-9,3 °C közötti. A tél hűvös, az évi abszolút hőmérsékleti minimumok átlaga -16,0 és -17,0 ^{o}C körüli. Ősszel viszonylag hamar jelentkeznek az első fagyos napok, és nem ritkák a kései, tavaszi fagyok sem. Az évi abszolút hőmérsékleti maximumok átlaga 32,0 ^{o}C (Dövényi 2010). A terület klímája hegyvidékeink éghajlatánál kiegyenlítettebb. A nyugati részeken, a Vendvidéken, erőteljesebb a szubalpin klímahatás, ez a régió hűvösebb, párásabb és csapadékosabb a keletebbre fekvő Őrségnél. Az Őrségben és a Vendvidéken a csapadékot általában délnyugati szelek hozzák, de gyakoribbak a száraz, északnyugati-nyugati szelek. A terület egyébként viszonylag szélcsendes, szélkár ritkán fordul elő (Bidló és mtsai 2005, Dövényi 2010).

A régió talajainak kialakulását jelentős mértékben meghatározza a hűvös, csapadékos klíma, valamint hogy a karbonátmentes, rossz vízvezető-képességű kőzetek alsóbb rétegei agyagosodottak, vízzáróak. A talajok alapvetően savanyú kémhatásúak (a felső 20 cm-ben a pH 4,5-4,7 körüli) és erősen tápanyagszegények (Szodfridt 1961). A hirtelen nagy mennyiségben lezúduló csapadék időszakosan levegőtlen állapotot és pangó vizet hozhat létre

a talajban. A leggyakoribb típus a dombhátakon 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 (Stefanovits és mtsai 1998, Tímár 2002).

4.1.2. Tájtörténeti áttekintés, a vegetáció jellemzése

A jelenlegi vegetáció mintázatának és összetételének megértése szempontjából az Őrségben illetve a Vendvidéken (is) elengedhetetlen a tájtörténeti adatok figyelembe vétele. Ez a táj ugyanis évszázadok óta emberi használat alatt áll, és ez mind a talaj- mind a növényzeti viszonyokra komoly hatást gyakorolt. A fátlan vegetációtípusok közül a láprétek és mocsárrétek a rendszeres kaszálásnak köszönhetik fennmaradásukat, az erdők esetében pedig a szálalás, a legeltetés, valamint a különféle erdőkiélési módok (avar- és mohagyűjtés, stb.), valamint az évszázadokig jellemző irtásos gazdálkodás voltak a legmeghatározóbbak. A terület történetét Vörös (1970), Gyöngyössy (1996, 2000), Bartha (1998), Pethő (1998), Tímár (2002), valamint Tímár és munkatársai (2002) alapján foglalom össze.

Az intenzívebb emberi használat előtti tájképről kevés ismerettel rendelkezünk. A terület feltehetően már a késő ókor óta lakott volt, de ez sokáig csak elszórt településeket jelentett. A klímazonális vegetáció valamilyen erdő lehetett, de ennek összetétele, típusa, a fenyők és a lombos fák aránya hosszú ideig viták tárgyát képezte. Pócs és munkatársai (1958), valamint Pócs (1960, 1968) szerint az Őrségben és a Vendvidéken található erdeifenyvesek a fenyő-nyír kori vegetáció reliktumainak tekinthetők, amelyek a területen zonális klímax társulások. Az újabb kutatások azonban ezt vitatják, ezek szerint az erdeifenyő legfeljebb csak mint elegyfa tekinthető a területen őshonosnak. Tömegességének megnövekedését, helyenként dominánssá válását emberi hatások okozták (Tímár 2002, Tímár és mtsai 2002).

A honfoglalás előtt itt élő szláv népek, illetve a X. századtól a megtelepedő magyarok az Őrség területét határmenti védelmi zónaként, gyepűként, illetve a Vendvidéket gyepűelveként (gyepűn kívüli védőzónaként) kezelték. Ennek megfelelően a vidék igen gyéren lakott és viszonylag érintetlen volt. A terület benépesülése a XII. századra tehető. Ekkor kezdődött meg az a fajta irtásos gazdálkodás, amely a XIX. század közepéig meghatározó jelentőségű volt. Ebben az időszakban nem beszélhetünk elkülönülő erdő-, gyep- és szántóföldi művelésről. Az ún. paraszti sessionális gazdálkodási mód során a területeket zónákra, övezetekre osztották. A települések (elsősorban dombhátakra épült szerek) mellett, a dombok fennsíkszerű részein

viszonylag intenzív földművelést folytattak. Ezeket a földeket három- vagy négyévente trágyázták, ezáltal voltak képesek azok termékenységét fenntartani. Ebben a zónában a búza termesztése is lehetséges volt. Az intenzíven művelt zóna nagyságát elsősorban a rendelkezésre álló trágya mennyisége korlátozta. Az épületektől a völgyalji patakok felé húzódó domboldalakon rétgazdálkodást folytattak. A településektől valamivel távolabbi, második művelési zónában a földeket – legfeljebb egy alkalommal vékonyan trágyázva – 5-6 évig szántóként hasznosították (rozs, hajdina és zab termesztésére), majd több évre parlagon hagyták, legfeljebb legeltették. A legkülső, harmadik művelési övezetben szántóföldi gazdálkodást csak néhány évig folytattak, majd mikor a földek egyébként is tápanyagszegény talaja kimerült, 5-20 évre felhagytak a műveléssel. Ezalatt a terület spontán módon beerdősült. Az erdőt később felégették, pótolván ezzel a trágyázást. Az így tápanyagban feldúsított talajon ismét néhány évig szántóföldi művelést végeztek.

A nagy mennyiségű csapadék és a magas talajvízszint miatt a legtöbb helyen bakhátas művelést alkalmaztak. Ennek lényege, hogy a barázdák forgatását úgy irányítják, hogy azzal árkokat, illetve köztük kiemelkedő halmokat hozzanak létre. Az árkok elvezették a felesleges vizet, a halmokon pedig vastagabb volt a termőréteg. A víz levezetése azonban komoly eróziót, talajlemosódást is okozott.

Az alapvetően állattartáson alapuló gazdálkodás és a speciális környezeti körülmények (hűvös, csapadékos klíma) az erdők használatára is hatással voltak. Mivel kifejezetten legelőként használt területek nem álltak rendelkezésre, az állatokat a felverődő erdőkben legeltették. A másik fontos tényező az erdei avar- és mohagyűjtés volt. Ennek oka abban keresendő, hogy a csekély mértékű gabonatermesztés nem adott annyi szalmát, hogy az állatok alá alomnak elegendő legyen, szükség volt ennek az erdőből való pótlására.

Ez az irtásgazdálkodás, a bakhátalással és a különböző erdőkiélési módokkal együtt, nagy hatással volt a területek mezo- és mikroklímájára, valamint a talajviszonyokra. Az amúgy is savanyú, kilúgozott talajok tovább romlottak, erodálódtak, tápanyagtartalmuk lecsökkent. Mindezek eredményeként az erdők lombkorona-szintjében eluralkodott az erdeifenyő (*Pinus sylvestris*), amely pionír fafajként az elsők között jelenik meg a magára hagyott területeken. Ezenkívül jól bírja a tápanyagszegény, akár extrém savanyú talajt, csírázásához pedig kifejezetten nyílt, ásványi talajfelszínt igényel. Elegyfajként leginkább közönséges nyírrel (*Betula pendula*) és rezgő nyárral (*Populus tremula*) lehetett találkozni, a többi lombos fafaj erősen visszaszorult. Az aljnövényzetben is a pionír, acidofrekvens lágyszárúak uralkodtak el a mezofil lomberdei fajok rovására. Ilyen savanyúságtűrő fajok a korpafüvek (*Lycopodium spp.),* páfrányok (pl. *Blechnum spicant, Oreopteris limbosperma*),

körtikék (*Pyrola spp*., *Moneses uniflora*), csarab (*Calluna vulgaris*), áfonyák (*Vaccinium spp*.). A nyílt, ásványi talajfelszínek, a tűlevelű erdők nyers humusza, és a lombos fák avarjának hiánya kedvezett a talajlakó mohafajok elszaporodásának is (pl. *Dicranum polysetum, Pleurozium schreberii, Polytrichastrum formosum, Atrichum undulatum, Dicranella heteromalla*). Lombos fák és üde erdei lágyszárúak inkább csak azokon a területeken maradhattak fenn, ahol az irtásgazdálkodás valamilyen okból nem volt jellemző. Ilyenek a nagybirtokok, illetve a nehezen megközelíthető és művelhető, meredek domboldalak.

A XIX. század utolsó évtizedeiben a birtokviszonyok rendeződtek, és az irtásos gazdálkodással a legtöbb helyen felhagytak. A táj képe, az egyes területrészek művelési módjai állandósultak. Szántókat és réteket csak a települések közvetlen környékén hagytak, a szántókon intenzív művelést folytattak. A távolabbi területeket hagyták beerdősülni, így az erdők kiterjedése megnövekedett. Ezekben a kisparaszti erdőkben a XX. század közepéig rendszertelen szálaló gazdálkodást folytattak. Mivel a lakosoknak folyamatosan szükségük volt faanyagra, az erdőket nem egyszerre termelték le, hanem szabálytalan elrendezésben és mértékben mindig csak annyi fát vágtak ki, amennyit éppen saját használatra igényeltek. Így a folyamatos erdőborítás megőrződött, a felújulás természetes módon történt, és az erdők szerkezete, kor- és fafajösszetétele meglehetősen változatos lett. Ez a változatosság nemcsak állományon belül volt jellemző, hanem mivel minden erdőt más gazdálkodó kezelt, saját szükségletei és elképzelései szerint, táji léptékben is igen különböző fafajösszetételű és szerkezetű erdők jöttek létre. A rendszertelen szálaló gazdálkodás természetvédelmi szempontból néhány kedvezőtlenebb következménnyel is bír: az így kezelt erdők általában viszonylag fiatalok, és mivel főleg tűzifa-igényt elégítenek ki, a nagyobb fák általában hiányoznak belőlük, valamint a holtfa mennyisége is viszonylag kicsi.

1948-tól kezdve ezen a vidéken is megnövekedett a nagyüzemi erdőgazdálkodás aránya, de helyenként továbbra is, a mai napig fennmaradtak a kisparaszti szálaló erdők. A nagyüzemi erdőkben egységes terv szerint, vágásos üzemmódban, döntően mesterséges felújítással végzik a gazdálkodást (Danszky 1973). A vágásforduló 70 és 110 év között van. A vágásos gazdálkodás egyfajú, egykorú erdőket eredményezett, akár őshonos állományalkotó (bükk, tölgy), akár tájidegen fafajokból. Ez utóbbira példa a luc (*Picea abies*), amely ugyan szálanként őshonosnak tekinthető a Vendvidék csapadékosabb, hűvösebb, mély völgyeiben, de monodomináns állományai szerte az Őrségben termőhelyidegenek. Részben ennek köszönhető, hogy az elmúlt néhány évben a – szárazság miatt különösen gyenge vitalitású – luc állományban jelentős szúkárok keletkeztek, ami nagy mennyiségű egészségügyi

termeléshez vezetett 2003 és 2009 között (Szép 2008). A luchoz hasonlóan az elegyetlen erdeifenyvesek is mesterségesnek tekinthetők (Tímár 2002, Tímár és mtsai 2002).

A mai őrségi és vendvidéki erdők még mind a talajfelszín mikrodomborzatában, mind a lombkorona- és a lágyszárú szint összetételében őrzik a korábbi gazdálkodási módok nyomait. A talajon láthatók a bakhátak vonalai, sokfelé jellemzőek a savanyúságtűrő, pionír fafajok, mint az erdeifenyő, a nyír és a rezgő nyár, és az aljnövényzetben is megtalálhatók az acidofrekvens fajok. A jelenlegi gazdálkodás azonban már nem kedvez ezen fajok fennmaradásának. A talaj savanyodását okozó emberi hatások (szántóföldi művelés, bakhátalás, alomgyűjtés) már nem érvényesülnek, ezért a terület vegetációja átalakulóban van. Azokon a területeken, ahol a vegetáció természetes dinamikája működhet, a tűlevelű és a pionír fafajok eltűnőben vannak, állományaikban már jelentősebb a lombos fák, elsősorban a bükk (*Fagus sylvatica*) és a gyertyán (*Carpinus betulus*) újulata. Az aljnövényzetben az acidofrekvens fajok helyét fokozatosan átveszik a mezofil lomberdei fajok.

Mindezek következtében az Őrség és a Vendvidék területén ma – a terület kis kiterjedéséhez és a viszonylag egységes termőhelyhez, környezeti feltételekhez képest – igen változatos fafajösszetételű és szerkezetű erdőkkel, valamint különféle erdőgazdálkodási módokkal találkozhatunk. Egyaránt előfordulnak nagyüzemi, egykorú, elegyetlen bükkösök, tölgyesek, erdeifenyvesek és lucosok, valamint kisparaszti, szálaló módon kezelt, vegyes korú és fafajösszetételű erdők. Az állományon belüli fafajdiverzitás rendszerint magasabb az ország más régióira jellemzőnél (Ódor és mtsai 2011). Az eltérő lombkorona-szerkezetű, avarprodukciójú és stratégiájú fafajok (pl. tölgy, bükk, erdeifenyő, gyertyán) elegyes jelenléte erősen befolyásolja az erdő alsóbb szintjeinek környezeti (pl. fény-, mikroklíma- és talaj-) viszonyait. Az elegyfafajok, mint a nyír, a rezgő nyár, a szelídgesztenye (*Castanea sativa*), a vadcseresznye (*Prunus avium*), helyenként a barkóca berkenye (*Sorbus torminalis*), a hegyi szil (*Ulmus glabra*), vagy a kislevelű hárs (*Tilia cordata*) aránya állományonként eltérő, de akár igen nagy is lehet. Az újulati szint borítása változó, többségét a bükk és a gyertyán újulata és különböző általános erdei cserjefajok alkotják. A gyepszintben és a mohaszintben – amely a szinte nudumtól az igen nagy borításúig változhat – különböző arányokban acidofrekvens és mezofil lomberdei fajokat találunk. Mivel a területen az erdők és rétek igen finom léptékű mozaikos elrendeződése jellemző, számos faj mindkét élőhelytípusban előfordul.

A fent említett sajátságok elsősorban olyan természetközeli erdőállományokra igazak, amelyek megközelítőleg sík terepen helyezkednek el, és felszíni vízhatásnak nincsenek kitéve. Természetesen a meredek domboldalakon, illetve a patakok partjain, lápok környékén

egyéb erdőtípusok is előfordulhatnak. Ilyenek a patakparti égerligetek, a mélyedésekben, pangó vizes helyeken megjelenő égerlápok, fűzlápok, láposodó erdeifenyvesek, valamint a vízmosások, keskeny völgyek szurdokerdei. A nagyobb vízfolyások (Rába, Kerka) mentén bokorfüzesekkel, puhafa ligeterdőkkel, és kicsiny fragmentumokban keményfaligetekkel találkozhatunk. A területen előfordulnak telepített, elegyetlen, egykorú kultúrerdők is, elsősorban telepített lucosok, erdeifenyvesek, illetve egyéb fenyőfélék állományai, valamint kis arányban vörös tölgyesek, akácosok, és a Rába mentén néhol nemesnyárasok (Tímár és mtsai 2002).

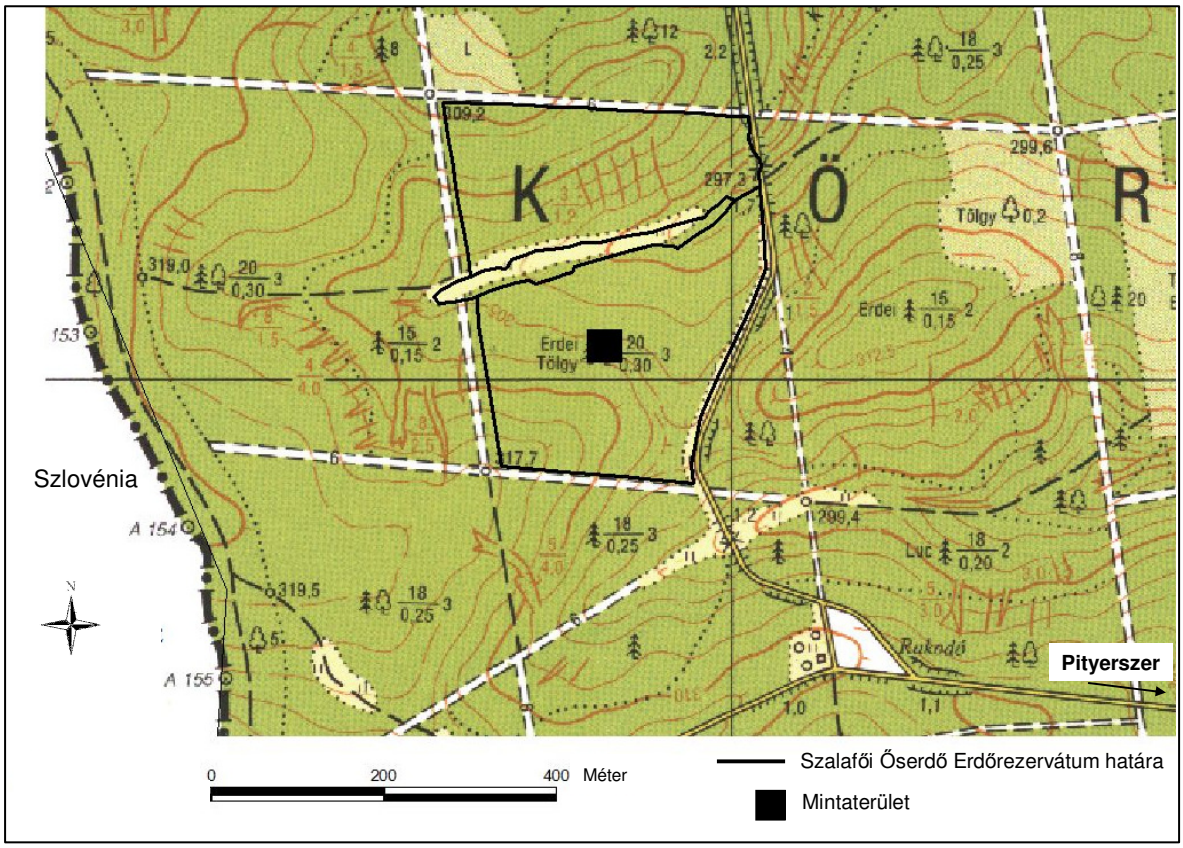
Az Őrség és a Vendvidék legfontosabb fátlan élőhelyei a mocsári és lápi vegetációtípusok (nádas mocsarak, magassásosok, átmeneti lápok, forráslápok, úszólápok), a különböző kaszálórétek (kékperjés láprétek, magaskórósok, mocsárrétek, franciaperjés rétek, hegy- és dombvidéki sovány gyepek és szőrfűgyepek), valamint a csarabosok (Kovács 1999, Bodonczi 2000, Kovács 2000, Lájer 2000).

4.1.3. A Szalafői Őserdő Erdőrezervátum jellemzése

A Szalafői Őserdő Erdőrezervátum egyike a 34 mintaterületnek (99-es sorszámmal, 5. ábra), amelyeket az állományok közötti összehasonlításokhoz felhasználtunk. Az állományon belüli fénymintázat elemzését azonban kizárólag ebben az egy erdőrészletben, kibővített mintanégyzetben végeztünk, ezért ez az állomány külön is bemutatásra kerül.

A rezervátum az Országos Erdőrezervátum Programban ER-53-as kódszámmal szerepel (www.erdorezervatum.hu). A Szalafő községhez tartozó Pityerszer határában, attól 3 km-re nyugatra terül el (É 46°52’06”, NY 16°18’13”, 6. ábra). Kiterjedése 94,7 ha, ebből a magterület 13,2 ha. A magterület és a pufferzóna északnyugati része fokozottan védett. Tengerszint feletti magassága 312 és 326 méter közötti, felszíne enyhén lejtős. Lösz, agyag és kavics keverékén kialakult talaja savanyú és tápanyagszegény pszeudoglejes barna erdőtalaj illetve agyagbemosódásos barna erdőtalaj (Bidló és mtsai 2005).

A fény és az aljnövényzet állományon belüli mintázatának elemzéséhez a Szalafői Őserdő azért megfelelő, mivel a faállomány szerkezete és fafajösszetétele viszonylag természetközelinek tekinthető, és a heterogén lombkoronának köszönhetően a fényviszonyok és az aljnövényzet meglehetősen változatosak. A vegetációt fenyőelegyes lomberdő alkotja. Domináns fafajai a gyertyán, a bükk, a kocsányos és a kocsánytalan tölgy (*Quercus robur et petraea)*, az erdeifenyő és a nyír. Az elegyfafajok, mint a rezgő nyár, vadcseresznye, vadkörte (*Pyrus pyraster*), közönséges luc aránya szintén magas (Horváth és Sivák 2005).



6. ábra. A Szalafői Őserdő Erdőrezervátum áttekintő térképe

A terület jelenlegi vegetációja – az Őrség többi részéhez hasonlóan – itt sem érthető meg a korábbi tájhasználati módok áttekintése nélkül. A mai erdőrezervátum korántsem „igazi" őserdő. Erre a területre is a bakhátas szántóföldi művelést alkalmazó irtásgazdálkodás volt jellemző. Az éppen nem művelt időszakokban, a felcseperedő erdőben avart gyűjtöttek. Ezek következtében itt is erdeifenyő uralta pionír társulások alakultak ki, az erősen kisavanyodott talajt eltűrő lágyszárúakkal és mohákkal. Az úrbéri rendezések során a terület a Batthyányak birtokába került. Az 1850-es években a mai erdő helyén még jelentős részben bakhátas művelésű szántóföldek terültek el, erdőfoltokkal mozaikosan (Arcanum Kft. 2006, Gyöngyössy 1996). Művelésével véglegesen 1868-ban hagytak fel, ekkortól a terület spontán beerdősült. Ezután már jelentősebb fakitermelés nem történt, de a még nem záródó erdőben legeltetés, avargyűjtés folyt. 1935-ben már zárt erdő borította a területet. 1948-ban állami kézbe került, és az 1950-es évek óta erdőrezervátum, így az elmúlt fél évszázadban a természetes erdődinamikai folyamatok érvényesülhettek. A természetes szukcesszió, és a korábbi erdőkiélési módok megszűnése itt is a lombkorona-szint és az aljnövényzet átalakulását eredményezte. Az acidofrekvens fajokat itt is felváltják az általános erdei fajok, a lombszintből pedig eltűnőfélben van az erdeifenyő és a nyír. Az újulatot csaknem kizárólag

gyertyán, bükk és az elegyfajok fiatal példányai alkotják (Bonczó 1981, Tímár és mtsai 2002, Horváth és Sivák 2005).

Az állomány fafajösszetételére a finom léptékű elegyesség a jellemző, mintegy 20 faj alkotja (Bóka és Csernyi 2005). Szerkezetét tekintve is igen heterogén, egy vagy több fa kidőlése okozta lékek, változatos korú és fajú újulati foltok, és egy vagy több szintű, 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.

A rezervátumban őrségi viszonylatban igen magas a holtfa aránya (egyedszámot tekintve 19%). Mintaterületünk alapján a fekvő holtfa mennyisége 31 m^3/ha-nak, az álló holtfáé pedig 47 m^3/ha-nak bizonyult. Az elpusztuló nyírekből számos álló holtfa keletkezik, de a fekvő holtfák között is ez a faj szerepel a legnagyobb egyedszám-arányban (a teljes holtfa-mennyiség mintegy 40%-át teszi ki ez a faj). A kocsányos tölgy 15, a rezgő nyár 10, az erdeifenyő a holtfa egyedszám 8%-át adja (Bóka és Csernyi 2005).

A terület kiemelt jelentősége miatt igen intenzíven kutatott annak faállománya, valamint az itt élő növény- állat- és gombaközösségek. Faállomány-térképét először Bonczó (1981) készítette el, majd ezt ismételte meg az Őrségi Nemzeti Park Igazgatóság megbízásából Király Géza munkacsoportja a Nyugat-Magyarországi Egyetem Erdőmérnöki Karáról (Bóka és Csernyi 2005, Horváth és Sivák 2005, Király 2007). Az Erdőrezervátum Program keretében került sor az ERDŐ+h+á+l+ó kitűzésére (Bors 2009). A nagygombák monitorozása Siller (2006) munkája. Bizonyos gombacsoportok speciálisan is felmérésre kerültek (Dima és Siller 2008, Somogyi 2009). Barbácsy (2007) vizsgálta a rezervátum madárközösségeit.

4.2. Adatgyűjtés

Mivel munkám egy nagyobb projekt részeként készült, a mintavételi egységek számának, méretének és elhelyezkedésének megtervezésekor olyan elrendezés kidolgozására törekedtünk, amely a jelen dolgozatban feltett kérdések megválaszolása mellett lehetőséget nyújt a teljes projekt minden részkérdésének (azaz különböző faállomány-változók és élőlénycsoportok közti összefüggéseknek) a vizsgálatára.

Az adatok jelentős részét – Ódor Péter vezetésével – csapatmunkában gyűjtöttük. Az erdőrészleteket Ódor Péter és Tímár Gábor jelölték ki. Az aljnövényzet és a mohaszint felvételezésének szakmai részét elsősorban Németh Balázs és Szövényiné Márialigeti Sára végezték. A fatörzseken előforduló mohák felmérése Lengyelné Király Ildikó munkája. A

Plant Canopy Analyzerrel történő fénymérés állományok alatt zajló részét magam végeztem. A faállomány és az újulat felvételezése teljes mértékben közös munka, valamint a technikai jellegű munkákban is mindannyian részt vettünk. A gyűjtött adatokat – témavezetőm irányításával – önállóan dolgoztam fel.

4.2.1. A vizsgált állományok kijelölése

Az erdőrészletek (eredetileg 40 darab) 2005-ben az Országos Erdőállomány Adattár adatai alapján, rétegzett random kiválasztással kerültek kijelölésre. A leválogatás legfontosabb szempontjai az alábbiak voltak:

- A mintaterületek az Őrség Őriszentpéter – Csörötnek vonaltól nyugatra eső részén, illetve a Vendvidéken helyezkedjenek el.
- A mintavételi egységek térbeli függetlensége érdekében a terület lefedettsége minél egyenletesebb legyen. A szomszédos állományok közötti távolság ezért rendszerint meghaladja a 3 km-t. Egyetlen kivételt a 152-es erdőrezervátum jelent.
- A termőhelyi viszonyok minél egységesebbek legyenek. Ne kerüljenek a mintába felszíni víz, illetve magas talajvízszint által befolyásolt állományok, valamint szélsőségesen meredek, különleges talaj- vagy mikroklíma-viszonyokkal jellemezhető erdőrészletek. A kiválasztott állományok dombhátakon, vagy lankás domboldalakon helyezkednek el.
- Annak érdekében, hogy a nagyüzemileg művelt erdők életközösségei összehasonlíthatóak legyenek a kisparaszti szálaló erdőkével, előbbiek közül csak olyan állományok kerültek bele a mintába, amelyek felső lombkorona-szintjét legalább 70 éves fák alkotják. A fiatalabb állományok ugyanis pusztán koruknál fogva eltérő élőhelyet nyújtanak, eltérő élővilággal rendelkeznek.
- A fenti kizáró feltételek után a legfontosabb szempont az volt, hogy az állományok fafajösszetétel szempontjából jól reprezentálják a régió domináns, állományalkotó fafajainak (kocsányos és kocsánytalan tölgy, bükk, erdeifenyő) különböző elegyarány-kombinációit (7. ábra). Egyaránt szerepeljenek ezek monodomináns, illetve elegyes állományai. Ez utóbbiak igen heterogén csoportot alkotnak, ezért a mintába nagyobb arányban kerültek be, mint azt területi előfordulásuk indokolná.
- Technikai szempontból szükséges volt, hogy a kijelölt állományok üzemtervében az elkövetkező 10 évben ne szerepeljen véghasználat.

7. ábra. Néhány tipikus állománykép a mintaterületeinkről. a) Egy lombos fák által dominált, elegyes állomány Kétvölgynél (113-as), b) egy csaknem elegyetlen tölgyes Magyarlaknál (120-as), c) egy monodomináns bükkös Csörötnek mellett (136-os), és d) egy fenyők uralta elegyes erdő a Vendvidéken, Alsószölnök határában (142-es).

- Az Őrségi Nemzeti Park, illetve a Szombathelyi Erdészeti Zrt. kérésére bekerült a listába néhány olyan állomány, amelyek kutatása prioritást élvez (pl. erdőrezervátumok, erdészeti kísérleti állományok), de emellett kielégítették a mintavétel feltételeit is.

Bár nem szerepelt a kiválasztási szempontok között, de a fafajösszetétellel illetve elegyességgel kapcsolatos kritérium révén a mintába megközelítőleg azonos arányban kerültek kisparaszti szálalással kezelt magánerdők, és többnyire vágásos gazdálkodással kezelt állami erdők.

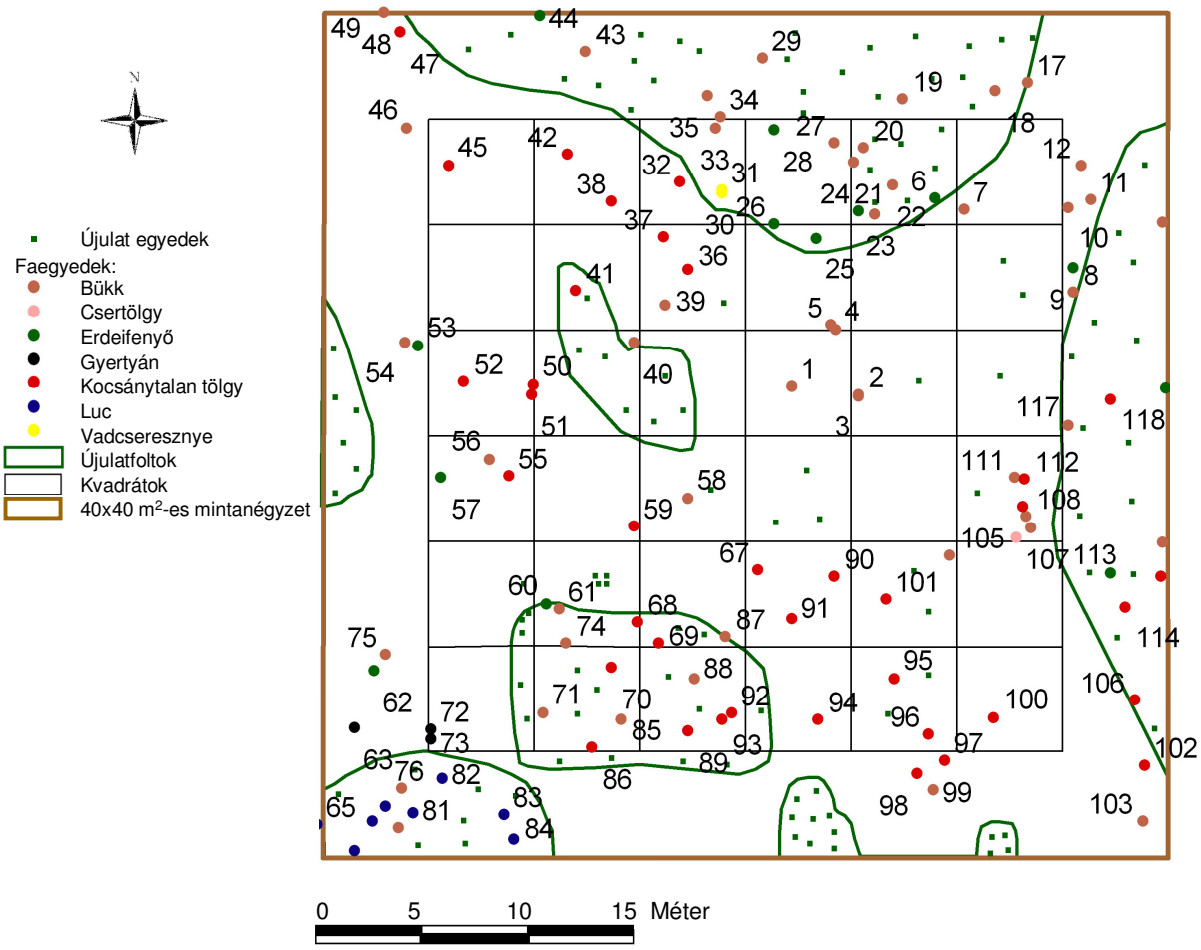
Technikai okok miatt (több kijelölt állomány az Őrség-szerte pusztító szúkárnak köszönhetően az adatfelvétel időszakában letermelésre került) a 40 erdőrészletből végül csak 34-et tudtunk felhasználni a fény és az aljnövényzet közötti összefüggések vizsgálatához (5. ábra). Mivel részletes faállomány-felmérés mindössze 23 állományban készült, ezért a módszertani elemzésekhez ennyi állomány adatait tudtuk felhasználni.

4.2.2. A mintavételi elrendezés

Mintaterületeinken elsőként faállomány-, aljnövényzeti (lágyszárúak, fásszárú magoncok, mohák) és újulat-felméréseket, illetve fénymérést végeztünk. Adatokat gyűjtöttünk ezenkívül a fatörzseken előforduló mohaközösségek szerkezetéről és mennyiségi viszonyairól. Jelen dolgozatban ezeket az adatokat használom fel.

Az aljnövényzet felmérésével egy időben becsléseket végeztünk az aljzattípusok (ásványi talajfelszín, holtfa, avar) arányára vonatkozóan is, valamit ebben az időszakban készült el a madarak mintavételezése is. A projekt későbbi szakaszában, dolgozatom adatfeldolgozási fázisa és a publikációk elkészítése után (2009-ben) további háttérváltozók (mikroklíma, talaj, táji környezet, erdőtörténet) és élőlénycsoportok (gombák, zuzmók, gerinctelenek) felmérése is megkezdődött, ezek feldolgozása azonban nem ennek a disszertációnak a feladata.

Minden kiválasztott erdőrészletben egy 30x30 m^2-es mintaterület került kijelölésre, észak-déli tájolással. Ez mindig az állomány belső részében, a szegélyektől minél távolabb lett kitűzve, az állomány olyan tipikus, jellemző részén, amely jól reprezentálta az állományra jellemző fafaj-elegyarányokat és szerkezetet. A mintaterületet 36 darab, 5x5 m^2-es, érintkező kvadrátra osztottuk. Ezekben a kis kvadrátokban végeztük az aljnövényzet felvételezését és a fény mérését. Mivel az egy adott kvadrátban jellemző (pl. fény-, vagy avar-) viszonyokat nem



8. ábra. A módszertani vizsgálatokhoz és a fény és az aljnövényzet összefüggéseinek állományok közötti vizsgálatához használt mintanégyzetek felépítése, a térképezett fákkal. Az aljnövényzeti és a fény-mintavétel a belső, 30x30 m^2-es mintaterületen zajlott, amelyet 36 darab, érintkező 5x5 m^2-es kvadrátra osztottunk. A külső, 40x40 m^2-es négyzetben térképeztük a faállományt és az újulati foltokat. A színes pontok a térképezett faegyedeket jelölik, fafajonként eltérő színnel. A pontok mellett a faegyedek sorszáma látható. A szabálytalan foltok az újulat szempontjából homogén területek, amelyekben az újulat-egyedek darabszámát és átlagos méreteit becsültük meg. Mivel a tRAYci modellhez konkrét, egyedi pozícióval rendelkező újulat-egyedekre volt szükség, a foltokba utólag, véletlenszerű elrendezésben berajzoltuk az adott számú újulatot. Minden vizsgált erdőrészletben egy ilyen mintaterület került kijelölésre.

kizárólag az abban a kvadrátban elhelyezkedő faegyedek határozzák meg, a faállomány-adatok és az újulati szint felvételezését a mintaterülethez egy 5 méteres szegélyzónát hozzátéve, 40x40 m^2-es négyzetben végeztük (8. ábra).

4.2.3. Növényzeti adatok gyűjtése

A faállomány-adatokat 2005 és 2007 között, egész évben, az aljnövényzet- és újulat-adatokat 2005 és 2006 vegetációs időszakában (májustól augusztusig) gyűjtöttük. A fatörzseken előforduló mohák felmérésére 2006 ősze és 2007 nyara között került sor.

A faállomány-adatok felvételezése

Minden, a 40x40 m^2-es négyzetben eredő faegyed térképezésre került. Fának tekintettük az 5 cm-es mellmagassági átmérőnél vastagabb fásszárúakat, legyenek azok fa-, vagy cserjefajok. A faegyedekről az alábbi adatokat jegyeztük fel:

- fafaj,
- mellmagassági kerület, illetve ebből számítva átmérő (DBH, cm),
- magasság (m),
- lombkorona aljának magassága (m),
- lombkorona-vetület 4 irányban (m),
- élő vagy holt-e a fa.

A fák pozícióját egy felállási pontból (a mintaterület középpontjából) mérve, az északi iránnyal bezárt szög, és a fák ponttól való távolsága alapján határoztuk meg. A szög- illetve a távolságméréshez erdészeti buszolát és Vertex III ultrahangos távolságmérőt alkalmaztunk. A magasság- és lombkorona-vetület adatokat szintén ez utóbbi készülékkel mértük. A fafajok meghatározása során nem különítettük el a kocsányos és a kocsánytalan tölgyet (*Quercus robur et petraea*), mivel ezek hazánk nyugati részén erős hibridizációt mutatnak, morfológiai alapon biztos elkülönítésük nem lehetséges. Mivel kocsánytalan tölgyre emlékeztető egyedeket gyakrabban találtunk, a dolgozatban a továbbiakban a két faj együtt kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) néven szerepel.

Mivel a lombkorona aljának magasságára a relatív fényviszonyokat predikáló, térben explicit faállomány-modellhez volt szükség, lombkorona aljának nem a legalsó, sok esetben

alacsonyan elhelyezkedő, magányos oldalágat tekintettük, hanem a feljebb található, valódi, összefüggő lombkorona alsó pontjának magasságát.

A lombkorona-vetület mérése során a lombkorona szegélyének távolságát mértük a fa törzsétől. Elővizsgálatokat végeztünk arra nézve, hogy szükséges-e lombkorona-tükröt alkalmazni a lombkorona-szegély helyének megállapítására. Eredményeink azt mutatták, hogy nem volt szignifikáns különbség a tükörrel, illetve az anélkül kapott lombkorona-vetület értékek között. Így – mivel a lombkorona-tükörrel való mérés igen körülményes és időigényes – enélkül, vizuális becsléssel állapítottuk meg a lombozat szegélyének helyét. Ezt a távolságot mértük le a fa törzsétől ultrahangos távolságmérővel. Az alkalmazott faállomány-modell előírásainak megfelelően minden fa esetében négy irányban végeztünk mérést: elsőként a leghosszabb lombkorona-vetület irányában, majd ettől mindig 90 fokkal elfordulva, további három irányban. A modellben a nagyon ferde törzsű fák – ahol a korona sok esetben nem is a fa töve fölött helyezkedett el – hamis képet adtak volna, mivel a modell nem tud ferde fatörzseket kezelni. Ilyen esetekben egy „virtuális törzset" jelöltünk ki megközelítőleg a lombkorona közepe alatt, ennek pozícióját meghatároztuk, majd ettől a ponttól kiindulva mértük le a lomborona-vetületeket.

A modellhez szükség volt az egyes fafajok lombkorona-alakjának meghatározására is. Ehhez a tRAYci szoftver útmutatójában (Brunner 2004a) található ábrák közül vizuálisan választottuk ki faegyedenként a legmegfelelőbb alakot. Mivel a programnak csak fajonként egy alakot lehet megadni, minden állományban a leggyakoribb alakot használtuk fel az adott fafajhoz.

Az aljnövényzeti adatok (gyepszint és mohaszint) gyűjtése

Az aljnövényzet felvételezését az 5x5 m^2-es kvadrátokban, vizuális borításbecsléssel végeztük. A borítási adatokat dm^2-ben jegyeztük fel. A gyepszinthez soroltunk minden lágyszárú edényes növényfajt, valamint a fél méteresnél alacsonyabb fásszárúakat (ezeket a továbbiakban magoncoknak nevezzük). A mohaszint felvételezésénél a talajon, vagy talajon fekvő holtfán, vízszintes gyökereken elhelyezkedő mohákat vizsgáltuk. Nem soroltuk ide a függőleges fatörzseket borító mohákat. Minden kvadrátban feljegyeztük külön-külön a gyepszint és a mohaszint összborítását, valamint az egyes előforduló fajokat és ezek egyedi borítás-értékeit.

A mohák esetében a teljes borítás becslése nem okozott technikai nehézséget. (Az összborítás értéke itt egyébként általában megegyezett a fajok borítás-értékeinek összegével.)

A lágyszárúak, illetve a magoncok összborítását azonban terepen nehéz külön becsülni, ezért csak teljes gyepszint-borítást becsültünk. Mivel azonban az elemzésekhez szükség volt külön a két csoport borítás-értékeire, a továbbiakban nem a teljes gyepborítás adatait használtuk fel, hanem az egyes fajok borításainak összegét tekintettük a lágyszárúak (illetve ugyanígy a magoncok) összborításának. Ez bizonyos esetekben nagyobb lehet, mint az adott csoport által ténylegesen lefedett terület, az egymás fölé hajló növényi részek miatt, de az aljnövényzet mennyiségi viszonyait ez a mutatószám is jól reprezentálja.

A fajok meghatározása során nem különítettük el egymástól a közönséges hölgymál (*Hieracium lachenalii*), a vad szeder (*Rubus fruticosus*), valamint a vadrózsa *(Rosa canina*) fajcsoportok egyes fajait, illetve a kerek és borzas repkény (*Glechoma hederacea et hirsuta*) fajokat. A vad szedret – bár szára elfásodhat – a lágyszárú fajok közé soroltuk. Ennek oka, hogy habitusa alapján inkább ennek a közösségnek a tagja: különösen zárt állományban nem jellemző rá, hogy valódi bokrokat alkotna. Korábbi kutatások szintén a lágyszárúakhoz sorolták (Mountford és mtsai 2006, Mihók 2007). Az edényes fajok esetében alkalmazott nevezéktan Tutin és munkatársai (1964-1993) a májmohák elnevezése Grolle és Long (2000), a lombosmoháké Hill és munkatársai (2006) munkáját követi.

A fatörzseken előforduló mohák felvételezése

Ezen csoport felvételezése során a 30x30 m^2-es mintaterületen előforduló, 60 cm-nél nagyobb mellmagassági kerületű fák törzsét borító mohákat vizsgáltuk. A felvételezéseket a térképezett faegyedekhez kötődően végeztük, 0 és 150 cm-es magasság között. Meghatároztuk, hogy mekkora a fatörzs adott magassági zónába eső részének felszíne, valamint vizuálisan becsültük a mohák teljes és fajonkénti abszolút borítását (dm^2-ben).

Az újulati szint felvételezése

Az újulathoz tartozónak tekintettünk minden olyan fásszárú növényt (legyen az fa- vagy cserjefaj), amely fél méternél magasabb volt, de mellmagassági átmérője nem érte el az 5 cm-t. Mivel ezt a szintet főleg a fák újulata alkotta, célszerűbbnek tartottuk az "újulati szint" megnevezést a "cserjeszint" helyett. Erről a csoportról két módon is gyűjtöttünk adatokat. Az aljnövényzet felvételezése során minden kvadrátban rögzítettük, hogy az újulati szintben milyen fajok fordulnak elő. Fajonként feljegyeztük darabszámukat, borításukat, becsült átlagos magasságukat és törzsátmérőjüket. Ezen kívül térben explicit módon térképeztünk a

teljes 40x40 m^2-es négyzetben az újulat szemmel láthatóan elkülönülő foltjait (8. ábra). Ezeket a faállomány-térképre rajzoltuk be, a faegyedekhez viszonyított pozíciójuk alapján. Az „újulati foltok" a 40x40 m^2-es területet teljesen lefedték, vagyis az újulatot csak elvétve tartalmazó részeket is térképeztük. Minden folthoz feljegyeztük a benne előforduló fajokat, valamint azok egyedszámát. Egy újulati folton belül az egyedek törzsátmérőjét, magasságát, a lombkorona aljának magasságát, illetve a korona átmérőjét fajonként egyetlen becsült átlagértékkel jellemeztük. A lombkorona alakját a faállományhoz hasonlóan Brunner (2004a) alapján, vizuálisan határoztunk meg, foltonként és fafajonként.

4.2.4. A fény-adatok gyűjtése

A fényviszonyok becslésére három módszert alkalmaztunk: szférikus denziométert, LAI-2000 Plant Canopy Anayzert, valamint egy háromdimenziós, térben explicit faállomány-, illetve fény-modellt (tRAYci). Ez utóbbihoz a terepen gyűjtött adatok közül csak a már ismertetett faállomány-adatokra volt szükség (ezek részletes felmérésére 23 állományban volt lehetőség), illetve mintaterületenként mértük a talajfelszín maximális lejtésének irányát és lejtőszögét. Előzetes vizsgálataink során megpróbálkoztunk a halszemoptikás felvételek készítésével is, azonban ezek, amellett, hogy kivitelezésük és feldolgozásuk igen körülményes és költséges volt, meglehetősen zárt, fényszegény állományainkban nem adtak megbízható eredményt. A belőlük számított fényértékek egyetlen más módszerrel sem mutattak erős korrelációt.

A szférikus denziométerrel végzett záródáshiány-becslés

Mintaterületenként 36 pontban, minden kvadrát közepén végeztünk számolást. A mérési pontokban leszámoltuk, hogy a denziométer rácshálója által kijelölt 96 pont közül mennyiben látható a nyílt égbolt. Ezt elvégeztük mind a négy égtáj irányában. Mivel a módszer bizonyos mértékig szubjektív, a számolások kezdetén a munkacsoport denziométerrel dolgozó tagjai „összekalibrálták" számolásukat. A méréseket az aljnövényzet felvételezésével egyidejűleg, 2005 és 2006 vegetációs időszakában végeztük.

Fénymérés a LAI-2000 Plant Canopy Analyzer segítségével

34 mintaterületen volt lehetőségünk az adatfelvételre, ezekben minden esetben mind a 36 kvadrátban történt mérés. Mintapontonként közvetlenül egymás után 3 mérést végeztünk. A mintavétel részleteinek kidolgozásához több elővizsgálatot készítettünk:

1. Megvizsgáltuk, hogy kvadrátonként 5 pontban végzett adatgyűjtés szignifikánsan eltérő eredményt ad-e a kvadrátonként egy pontban végzett méréshez képest. Mivel nem kaptunk szignifikáns különbséget, a továbbiakban csak a kvadrátok középpontjában végeztünk méréseket.

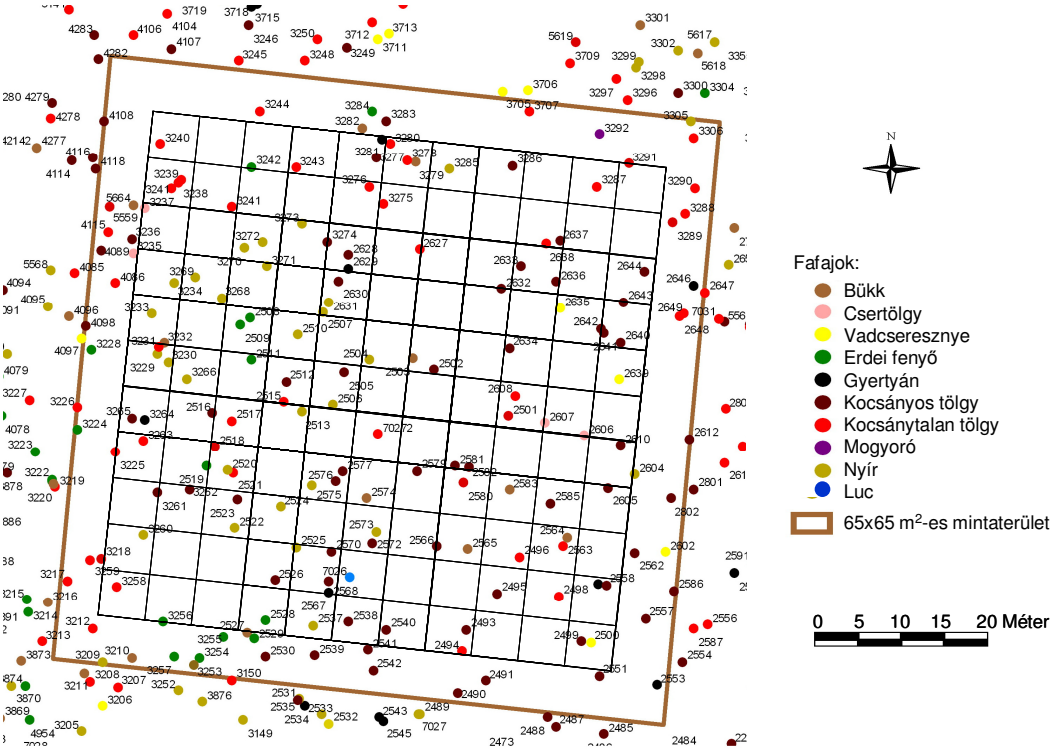
2. A mérés elengedhetetlen feltétele, hogy a szenzorba csak diffúz fény jusson, a Napból közvetlenül érkező direkt fény bejutását el kell kerülni. Ennek érdekében a méréseket hajnalban vagy alkonyatkor lehet végezni (illetve borult időben – ha nem esik az eső – napközben is, de ez általában elég bizonytalan), vagy a szenzor egy részét (ahonnan a közvetlen napfény érkezik) el kell takarni. Lehetőség van az érzékelő negyedét vagy felét is eltakarni. Ez utóbbi esetben biztosabban lehet napközben is mérni, hiszen kisebb az esélye, hogy a direkt napfény a szenzorba jusson, viszont a lombkorona kisebb hányadáról nyerünk vele információt. Elővizsgálatokat végeztünk arra nézve, hogy van-e különbség az egyetlen alkalommal, alkonyatkor, az érzékelő felét letakarva végzett mérések között. Utóbbi esetben a délelőtti és a délutáni mérés során a szenzor két ellenkező fele volt letakarva, és a két mérés átlagát rendeltük egy-egy mérési ponthoz. Mivel azt tapasztaltuk, hogy a kétszeri mérés sem adott jobb eredményt, a mintavételhez az egyszeri, alkonyati mérést választottuk, a szenzor nyugat és észak közötti egynegyedének letakarásával (270^{o}-os látótér). A szenzor egy részét mindenképpen célszerű eltakarni akkor is, ha a Nap már lement, vagy borult az idő, és nem érkezik direkt fény, mivel így eltakarjuk a mérést végző személyt, akinek árnyéka a mérést befolyásolhatná.

A relatív diffúz fény számításához szükséges referencia-adatokat, amelyek a lombkorona feletti teljes diffúz fény mennyiségét reprezentálják, egy másik, azonos típusú műszerrel gyűjtöttük. Az állományban végzett mérésekkel egyidejűleg, 15 másodpercenként történt a regisztráció egy, az adott állományhoz közeli nyílt területen.

A Plant Canopy Analyzerrel végzett mérésekre 2006 és 2007 nyarán került sor.

4.2.5. Az állományon belüli mintázatelemzéshez szükséges adatok gyűjtése

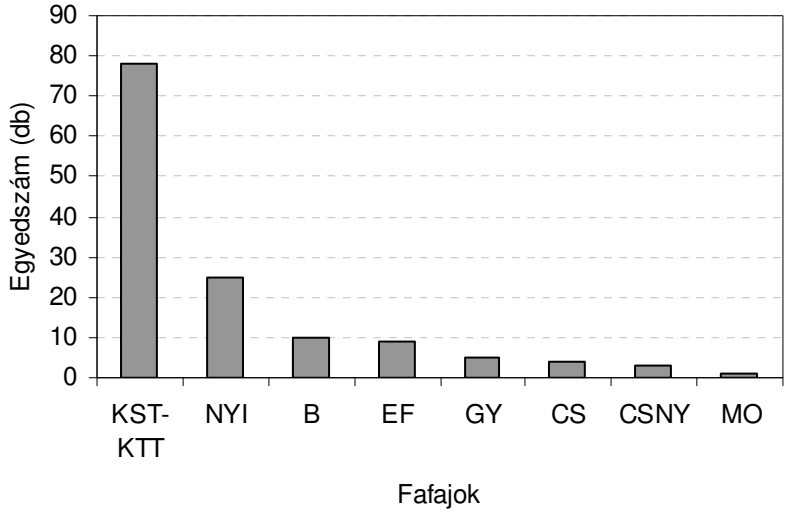
Ehhez a vizsgálathoz a Szalafői Őserdőben felvett 30x30 m^2-es négyzetet bővítettük ki északi és nyugati irányban 55x55 m^2-essé (9. ábra). A mintaterület megnövelésére a mintázat repetitív megjelenéséhez volt szükség, ami a mintázatelemzés elengedhetetlen feltétele. Így 5x5 m^2-től 25x25 m^2-ig lehetett a léptékeket elemezni. Hogy a tRAYci modellbe a mintaterület körül található, és arra hatást gyakorló faegyedek is beépíthetők legyenek, a faállomány-adatokat – akárcsak a 30x30 m^2-es mintaterületek esetében – itt is egy 5 méter



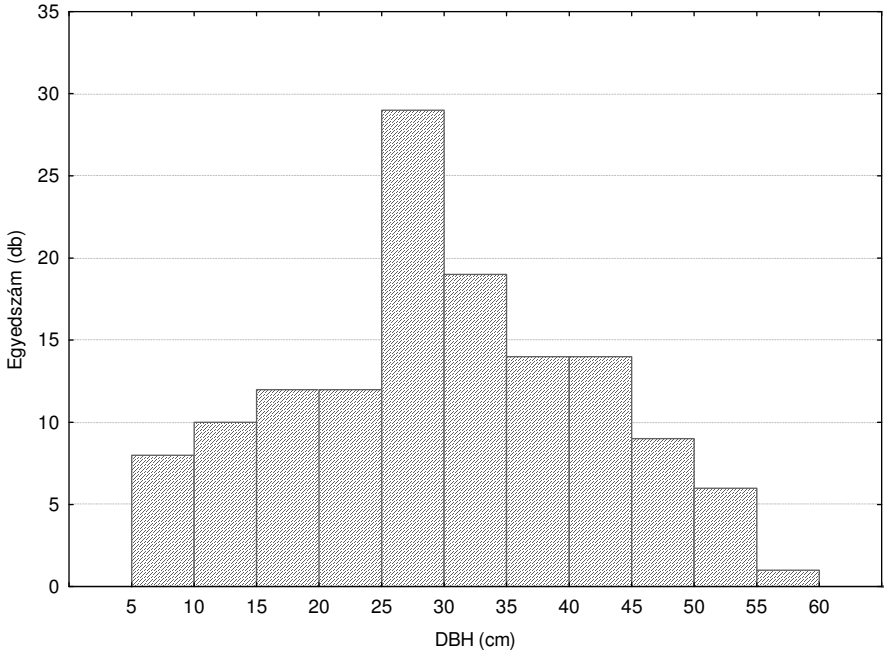
9. ábra. A fény és az aljnövényzet összefüggéseinek állományon belüli vizsgálatához használt mintanégyzet felépítése a Szalafői Őserdőben. A teljes mintaterület 65x65 m^2 (barna keret), az aljnövényzet felmérését és a fényméréseket a 121 darab, érintkező 5x5 m^2-es kvadrátban végeztük (rácsháló, 55x55 m^2). A színes pontok a faegyedeket jelölik, fafajonként eltérő színnel. A pontok mellett a faegyedek sorszáma látható. A faállomány-térkép Bóka és Csernyi (2005) munkája. A kvadrát tájolása és a térképen jelölt északi irány közötti eltérés oka, hogy míg a kvadrátunk a mágneses észak alapján került kijelölésre (buszola segítségével), addig a faállomány felvételezése és digitalizálása a földrajzi északhoz képest történt.

széles szegélyzónával megnövelt mintaterületről gyűjtöttük. Így lett a teljes mintanégyzetünk 65x65 m^2. A mintaterület faállományát döntően tölgy és nyír alkotja, de igen magas az elegyfafajok (pl. bükk, erdeifenyő) aránya is (10. ábra, 11. ábra - Bóka és Csernyi 2005 alapján). A kijelölt négyzetben a 25-35 cm-es törzsátmérőjű fák voltak a leggyakoribbak, de 5 és 60 cm között igen változatos volt az átmérőeloszlás (12. ábra, Bóka és Csernyi 2005 alapján). A megnövelt mintanégyzetben az előzőekhez hasonló módon, 5x5 m^2-es kvadrátokban végeztük az aljnövényzet felvételezését. Mivel azonban ez az adatgyűjtés kizárólag ehhez a vizsgálathoz készült, a kis mennyiségben jelen levő fajokra pedig a kevés adat miatt nem lehet mintázatelemzést végezni, itt a gyepszint fajai közül csak az *a priori* kiválasztott lágyszárú fajokat, valamint az összes magoncot (azaz fél méternél alacsonyabb fásszárút) vizsgáltuk. A lágyszárúaknál a 30x30 m^2-es mintanégyzetben legnagyobb borítást elérő 10 fajt választottuk ki, illetve hozzávettük még az erdei ibolyát (*Viola reichenbachiana*), mivel terepi megfigyelések alapján – bár borítása viszonylag alacsony volt – az 55x55 m^2-es mintaterületen meglehetősen gyakorinak, és vizsgálatra érdemesnek tűnt. Ezeknek a fajoknak becsültük az abszolút borítását, valamint kvadrátonként becsültük a gyepszint (lágyszárúak és magoncok), valamint a mohaszint összborítását. A lágyszárúak és a magoncok közös "gyepszint"-be való összevonásának az volt az oka, hogy a magoncok sokszor igen sűrű

10. ábra. Részletek a Szalafői Őserdőben kijelölt mintaterületünkről. a) Egy nyíltabb, fényben gazdagabb, és b) egy zárt lombsátorral rendelkező, árnyasabb rész.



11. ábra. A fafajok eloszlása a Szalafői Őserdőben kijelölt 65x65 m^2-es mintaterületen (Bóka és Csernyi 2005 alapján). KST: kocsányos tölgy, KTT: kocsánytalan tölgy, NYI: közönséges nyír, B: bükk, EF: erdeifenyő, GY: gyertyán, CS: csertölgy, CSNY: vadcseresznye, MO: mogyoró.



12. ábra. A fák átmérő-eloszlása a Szalafői Őserdőben kijelölt 65x65 m^2-es mintaterületen (Bóka és Csernyi 2005 alapján). DBH: mellmagassági átmérő.

állománya miatt lehetetlen volt vizuális becsléssel a két csoport borítását elkülöníteni. Mohafajokra egyedileg itt nem végeztünk vizsgálatot. A felvételek 2007 nyarán készültek.

A fényviszonyok becslésére a LAI-2000 Plant Canopy Analyzert használtuk. A korábban már ismertetett módon, minden kvadrát középpontjában végeztünk méréseket.

Az Őrségi Nemzeti Park Igazgatósága rendelkezésünkre bocsátotta a terület faállományának adatait (a fák pozícióját, mellmagassági átmérőjét, magasságát, a lombkorona aljának magasságát, valamint a lombkorona-vetületeket a négy fő égtáj felé, Bóka és Csernyi 2005). Ezt terepi felvételezéseink során kiegészítettük az újulati szint felvételezésével, hogy a tRAYci modell összeállítása is lehetővé váljon. Az újulati szintet a kiterjesztett mintaterületen (az 5 méter széles szegéllyel együtt 65x65 m^2-en) a már korábban ismertetett módon mértük fel.

A mintavételezés összefoglalását az 1. táblázat tartalmazza.

1. táblázat. A mintavétel jellemzői a három vizsgált témakör esetében.

	1. Módszertani vizsgálatok	**2. Fény-aljnövényzet kapcsolata állományok között**	**3. Fény-aljnövényzet kapcsolata állományon belül**
Felhasznált állományok (erdőrészletek) száma (db)	23	34	1 (Szalafői Őserdő)
Mintaterületek (mintanégyzetek) száma állományonként	1	1	1
Mintaterületek mérete (m^2)	30x30 (a faállomány-modellben 40x40)	30x30	55x55 (a faállomány-modellben 65x65)
Kvadrátok mérete (m^2)	5x5	5x5	5x5
Kvadrátok száma mintaterületenként (db)	36	36	121
Faállomány-adatok	5 cm-nél vastagabb fásszárúak mérete, pozíciója		5 cm-nél vastagabb fásszárúak mérete, pozíciója
Aljnövényzeti adatok	vad szeder borítása	összes lágyszárú faj, mohafajok, magoncok egyedi borításai, lágyszárúak, mohaszint, magoncok összborítása	11 kiemelt lágyszárú, összes magonc egyedi borítása, gyepszint és mohaszint összborítása
Fény-adatok származása	tRAYci modell, denziométer, LAI-2000	LAI-2000	LAI-2000 (tRAYci modell a vizuális értékeléshez)

4.3. Adatfeldolgozás

4.3.1. A fény-adatok feldolgozása

A szférikus denziométerrel gyűjtött adatok feldolgozása

Az egyes mérési pontokban a négy égtáj felé végzett egy-egy számolás adatait átlagolva kaptuk meg az adott kvadráthoz rendelt lombkorona-záródáshiány (canopy openness, CO) értéket. A záródáshiány valójában nem fényérték, hanem a lombkorona szerkezetének jellemzője, de mivel közvetve a lombkorona alá lejutó (relatív) fénymennyiségre utal, a dolgozatban az egyszerűbb fogalmazás érdekében fény-adatok alatt ezt is értjük.

A LAI-2000 Plant Canopy Analyzerrel gyűjtött adatok feldolgozása

A mintaterületeken, valamint a referencia nyílt területen mért adatok feldolgozása a műszerhez tartozó szoftverek (1000-90 Communication Software, 2000-90 Support Software, LAI-2000 File Viewer 1.06) segítségével történt (LI-COR Inc. 1991, 1992, 2005). A műszer öt koncentrikus gyűrűben méri a beérkező diffúz fényt. Mivel a referenciaként használt nyílt területek (rétek, vágásterületek) gyakran nem voltak elegendően nagy kiterjedésűek, a legkülső gyűrűt az elemzés során nem vettük figyelembe, így a felhasznált látótér a függőleges tengelytől mérve 58^{o}-os volt. Ezáltal elkerültük, hogy az esetlegesen a műszer látóterébe kerülő környező erdők a referencia-mérést meghamisítsák. Az állomány alatti mérésekhez az időben legközelebb eső referencia-adatot rendeltük hozzá. A szoftver ebből számította ki minden mérésre a relatív diffúz fény (diffuse non-interceptance, DIFN) értéket. A mérési pontonként végzett három DIFN adat átlaga jelentette az adott kvadráthoz tartozó fény-értéket.

A tRAYci modell összeállítása

A faállomány-adatokból a tRAYci szoftver segítségével készítettünk faállomány-, illetve fény-modellt, és számítottuk ki a kvadrátokhoz tartozó relatív diffúz fény értékeket (Brunner 2004a). A modell a fák magasság és törzsátmérő adatain kívül néhány nehezen mérhető paraméter megadását is igényli. Ilyen a lombozat „kéreg” részének vastagsága, azaz hogy a lombkoronában a levelek zöme milyen vastag kéregszerű rétegben helyezkedik el a belső,

„üresebb" térrész körül. Ezt kimérni technikailag nem volt lehetséges, így értékét – terepi becslés alapján és a modell többi módszerhez képesti jóságát próbálgatva – 20%-ra állítottuk be a lombkorona felső, és 0%-ra az alsó részére vonatkozóan. Ez a paraméter egyébként viszonylag tág határok között módosítva csekély mértékben befolyásolja az eredményeket. A másik nehezen megadható paraméter a fafajok levélterület-denzitás (leaf area density, LAD) értéke volt. Ez a mérőszám megmutatja, hogy a lombozat 1 m^3-nyi részében hány m^2-nyi levélfelszín található. Értékét részben irodalmi adatok, részben terepi tapasztalatok alapján határoztuk meg minden fajra (2. táblázat, Brunner 2004b, Gersonde és mtsai 2004, Lalic és Mihailovic 2004).

2. táblázat. Az egyes fafajokhoz és az újulat fajaihoz rendelt lombkorona-sűrűség (LAD m^2/m^3) értékek a tRAYci modellben.

Fajok	**LAD (m^2/m^3)**	
	Lombkorona-szint	**Újulati szint**
Betula pendula	0,10	0,10
Carpinus betulus	2,00	0,40
Corylus avellana	0,40	0,40
Fagus sylvatica	2,00	0,40
Frangula alnus	-	0,40
Picea abies	0,45	0,27
Pinus sylvestris	0,10	-
Quercus petraea	0,25	0,10
Quercus rubra	2,00	-
Tilia cordata	2,00	0,40

Mivel a fényviszonyokat az újulati szint megléte, illetve mennyisége és elrendezése is jelentős mértékben befolyásolja, a faállomány-modellekbe ez is beépítésre került. A térképezett foltokon belül a megadott számú újulat-egyedet véletlenszerűen rendeztük el. Egy-egy folton belül minden egyedhez azonos (a becsült átlagos) méret- és alak-paramétereket rendeltünk hozzá. Mivel az újulati szintben található fiatal fák lombkoronája kevésbé sűrű a nagy fákhoz képest, ezek alacsonyabb LAD értékeket kaptak, mint ugyanazon faj nagy egyedei (2. táblázat). A szegélyhatás elkerülése érdekében a modellben a mintaterületet megsokszoroztuk önmaga körül minden irányban, ezzel szimulálva az állomány környező részeit. A modell segítségével kiszámolható a lombkorona alá lejutó fény mennyisége a lombkorona feletti fénymennyiség százalékában (relatív fény, percentage of above-canopy

light, PACL), akár a direkt, illetve a diffúz fényre külön, akár a teljes fényre. Az adatok lekérhetők az erdőállomány bármely pontjára a tér három dimenziójában, az év tetszőleges szakaszára. Elemzéseink során a diffúz PACL értékeket használtuk, a teljes vegetációs periódusra vonatkoztatva (április elsejétől október 31-ig). A diffúz fényt azért választottuk a direkt, illetve a teljes fény helyett, mivel a LAI-2000 műszerrel is a diffúz fényt tudjuk mérni, és így a két eljárással kapott eredmények jobban összehasonlíthatóak lettek.

Az így kapott modellből három különféle elrendezésben számítottuk ki a relatív diffúz fény értékét:

- a kvadrátok középpontjaiban, 1,3 m magasságban (hasonlóan a denziométerrel és a Plant Canopy Anayzerrel mért adatokhoz),
- a kvadrátok középpontjaiban, félméteres magasságban (közvetlenül az aljnövényzet felett),
- finomabb felbontásban: kvadrátonként öt pontban (a középpontban, illetve innen a sarkok felé félúton), félméteres magasságban. Ebben az esetben az öt adat átlagát rendeltük a kvadrátokhoz.

4.3.2. Fénymérési módszertani vizsgálatok

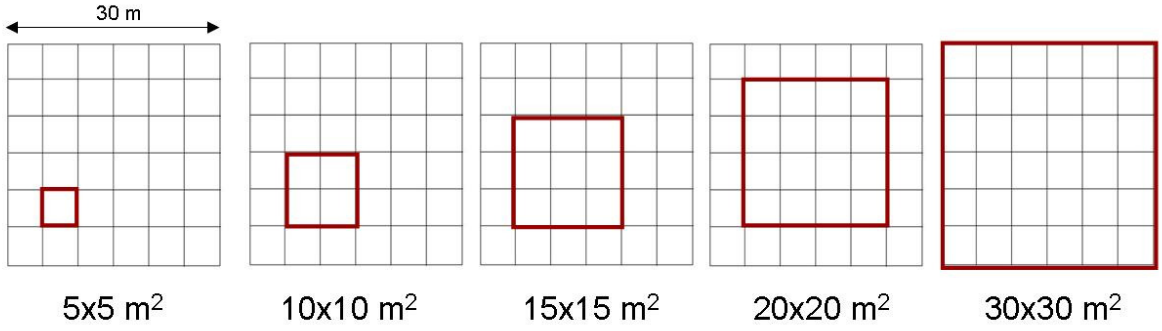
Mivel részletes faállomány-felvételezésre 23 állományban volt lehetőség – és így 23 mintaterületről készült tRAYci modell –, a módszertani vizsgálatokhoz ennyi állomány adatait tudtuk felhasználni. Mivel referenciaként használható valós fény-adatokkal nem rendelkeztünk, a három fénybecslési eljárást az alábbi két módon hasonlítottuk össze:

1. Korrelációt számoltunk a különböző módokon kapott fényértékek (CO, DIFN és PACL) között.

2. Feltételeztük, hogy a vad szeder, mint fényigényes faj borítása összefüggést mutat a diffúz fény mennyiségével. Korrelációt számoltunk az egyes módszerekkel kapott fényértékek és a szeder borítása között. Azt a módszert tekintettük legjobbnak, amely a legerősebb korrelációt mutatta a szeder borításával.

Mindkét korreláció-számítást elvégeztük több térléptékben. A szomszédos kvadrátok sorozatos összevonásával, és az összevont kvadrátok adatainak átlagolásával hoztuk létre az 5x5, 10x10, 15x15, 20x20, valamint 30x30 m^2-es léptékeket. Minden térlépték esetében csak állományként egy mintanégyzettel dolgoztunk, vagyis a mintaelemszám minden esetben azonos (23) volt, csak a mintanégyzet mérete változott. Így elkerültük az azonos állományon

belüli kvadrátok térbeli autokorrelációjából, és az eltérő mintaelemszámból adódó problémákat. A különböző léptékeket reprezentáló mintanégyzetek egymásba ágyazottan helyezkedtek el, az összevonás mindig a délnyugati kvadrátból indult, a legszélső kvadrátok kihagyásával (13. ábra). A felhasznált kvadrátok kiválasztása így független volt a benne mért változók értékétől.



13. ábra. A különböző térléptékek egymásba ágyazott mintanégyzetei az eredeti, 30x30 m^2-es mintanégyzeten belül.

A fény heterogenitásának vizsgálata érdekében az összevont kvadrátok esetében nem csak a fényértékek átlagát, hanem a heterogenitására utaló variációs koefficiensét is kiszámoltuk (Zar 1999). Természetesen ezt egyetlen kvadráton belül (vagyis az 5x5 m^2-es térléptékben) nem tehettük meg, hiszen itt csak egyetlen fény-adattal rendelkeztünk. Ez alól csak a kvadrátonként 5 pontra számított PACL értékek jelentettek kivételt, itt lehetőség volt az 5x5 m^2-en belül is variációs koefficiens számítására.

A különböző módszerrel kapott fényértékek átlagértékeit, illetve variációs koefficienseit ANOVA-val hasonlítottuk össze. Mivel a vizsgált változók egy része a Lillefors korrekcióval végrehajtott Kolmogorov-Szmirnov-teszt alapján a normál eloszlástól szignifikánsan eltért, korreláció-számításra minden esetben nem paraméteres Spearman rang-korrelációt használtunk (Zar 1999). A vad szeder borítási adatain logaritmus transzformációt hajtottunk végre. Bár ez a nem paraméteres módszerek estében nem okoz változást, a grafikus ábrázolást értékelhetőbbé tette. Az elemzéseket SPSS 14.0 for Windows szoftverrel végeztük (SPSS Inc. 2005).

4.3.3. Állományok fényviszonyai és aljnövényzete közti összefüggések vizsgálata

A fény és a különböző aljnövényzeti változók közti összefüggések vizsgálatához 34 állomány adatait használtuk fel. A fény-változók közül – a módszertani vizsgálatok eredményei alapján – a LAI-2000-rel kapott DIFN adatokat alkalmaztuk. Az aljnövényzetnek négy csoportját vontuk be az elemzésbe: a lágyszárúakat, a talajszint moháit, a fatörzseken megtalálható mohákat, valamint a magoncokat (azaz a fél méternél alacsonyabb fákat és cserjéket).

A mintaterületek kijelölése során kifejezetten törekedtünk arra, hogy a mintaterületek a faállomány összetétele szempontjából ne alkossanak csoportokat, hanem folytonosan fedjék le a régióra jellemző fafaj-kombinációkat. Mivel a mintaterületek nem reprezentáltak előre meghatározott csoportokat, valamint csoportok elkülönülését a faállomány-adatok elemzése sem mutatta ki, a háttérváltozók és az élőlénycsoportok (jelen dolgozat esetében a fény és az aljnövényzet) közötti összefüggéseket korrelációs módszerekkel, nem pedig variancia-analízissel vizsgáltuk. Az összefüggések feltárására egy- és többváltozós módszereket egyaránt alkalmaztunk.

A fény hatását a különböző növénycsoportok szerkezetére többváltozós, direkt és indirekt ordinációs módszerekkel elemeztük (Podani 2000). A vizsgálatba minden növénycsoport esetében csak azokat a fajokat vontuk be, amelyek elég gyakoriak voltak ahhoz, hogy mind a többváltozós, mind az egyváltozós módszerekkel statisztikailag értékelhetőek legyenek. A lágyszárúak és a magoncok esetében a 34 mintaterületből legalább 7-ben, mohák esetében legalább 6-ban előforduló fajokra végeztük el az elemzéseket. Az adatokat a 30x30 m^2-es mintaterületek léptékére összesítettük. A mohák esetében – mivel számos faj a talajszintben és a fatörzseken egyaránt előfordult – összegeztük a két helyről gyűjtött borítás-értékeket. Így a többváltozós elemzések során nem különültek el a talajszint és a fatörzsek mohái. Mivel a fajok borítás-értékei igen tág határok között mozogtak, a nagy borítások túlzott súlyának elkerülése érdekében minden esetben logaritmus (ln) transzformációt hajtottunk végre. Első lépésként – az adatstruktúrára való rálátás érdekében – a borítás-adatok alapján főkomponens-analízist (principal component analysis, PCA), majd ezután DCA-t (detrended correspondence analysis) végeztünk. Mivel ennek során a gradiensek hossza minden növénycsoport esetében viszonylag rövidnek bizonyult (rövidebbnek a szórás kétszeresénél), a fény és az egyes fajok borítási értékei között lineáris összefüggést feltételeztünk. Így a direkt ordinációk közül redundancia-analízist (RDA)

végeztünk, amely során a fényt (DIFN) adtuk meg egyedüli magyarázó változónak (ter Braak és Šmilauer 2002). Ennek következtében ebben az esetben az ordinációnak csak az első tengelye volt valódi kanonikus tengely, amely egy az egyben megfeleltethető volt a fénynek. A többi tengely eredeti PCA-tengelynek tekinthető, így az ezek által lefedett variancia viszonylag magasnak volt várható. A fény által magyarázott variancia szignifikanciájának vizsgálatára Monte-Carlo szimulációt használtunk (499 permutáció a faj-adatok esetében, F-teszt, ter Braak és Šmilauer 2002). A többváltozós elemzésekhez a Canoco for Windows 4.5 szoftvert alkalmaztuk (ter Braak és Šmilauer 2002).

A relatív diffúz fény mennyisége és az aljnövényzeti változók között korrelációt számoltunk. Mivel a DIFN adatok szignifikánsan eltértek a normál eloszlástól (Lillefors korrekcióval alkalmazott Kolmogorov-Szmirnov-teszt alapján), itt is minden esetben csak Spearman rang-korrelációt tudtunk használni (Zar 1999). Első lépésben megvizsgáltuk a fénymennyiség és az egyes növénycsoportok fajszáma, illetve összborítása közti összefüggéseket. Ezt a mintaterület léptékében, azaz 30x30 m^2-es térléptékben végeztük. Második lépésben a DIFN értékek és az egyes fajok egyedi borításai között számoltunk korrelációt. A talajszintről és az álló fatörzsekről gyűjtött moha adatokat ebben az esetben is összevonva elemeztük.

Módszertani vizsgálataink alapján azt tapasztaltuk, hogy egy növényfaj fényre adott válasza nagyban függ az alkalmazott térléptéktől, mivel a különböző fajok változatos méretű foltokat alkotnak az aljnövényzetben. Ezért a lágyszárú fajok elemzése során több térléptékben (5x5, 10x10, 15x15, 20x20 és 30x30 m^2) végeztük el a korreláció-számítást, és értékeltük a fajokat aszerint is, hogy mely térléptékben adták a legerősebb összefüggést a fény mennyiségével. Az állományon belüli térbeli autokorreláció elkerülése érdekében – a módszertani vizsgálatokkal megegyező módon – itt is állományonként mindig egyetlen, változó méretű mintanégyzettel dolgoztunk, így a mintaelemszám minden lépték esetében 34 volt (13. ábra).

Az összevont kvadrátok DIFN értékeit átlagoltuk, a borítás-értékeket (dm^2) összegeztük. A mohák és a fásszárúak esetében csak a 30x30 m^2-es térléptékben vizsgáltuk a fénnyel való összefüggést. A finomabb léptékekben történő elemzésre a fásszárúak esetében a túl alacsony abundancia-értékek miatt nem volt lehetőség, a fatörzsekről származó moha-adatok pedig eleve a 30x30 m^2-es mintanégyzet szintjén kerültek felvételezésre, nem az 5x5 m^2-es kvadrátokhoz kötődően.

A fajonkénti összefüggés-vizsgálatokhoz – a fentebb említett kritérium szerint – azokat a fajokat használtuk fel, amelyek az ordinációban is szerepeltek. A korreláció-számításokhoz

SPSS 14.0 for Windows és Statistica 7.1 szoftvereket használtunk (SPSS Inc. 2005, Statsoft Inc. 2006).

A mohák esetében a fényre adott válaszokat összehasonlítottuk a különböző aljzattípusokat preferáló fajok esetében. Az egyes fajok aljzatpreferenciáját specifikusan a vizsgálati területre vonatkozóan határoztuk meg (Boros 1968, Smith 1982). Mivel az Őrségben hiányoznak a sziklafelszínek, sziklakibúvások, egyes olyan fajok, amelyek rendszerint sziklán és fakérgen egyaránt előfordulhatnak (pl. *Isothecium alopecuroides, Metzgeria furcata*), jelen kutatásban epifiton fajként kerültek besorolásra.

A fényre adott válaszaik alapján minden vizsgált növénycsoporton belül fajcsoportokat hoztunk létre.

Az egyes növénycsoportok esetében vizsgáltuk, hogy a fajok fényre adott válasza milyen összefüggést mutat azok fényigény-indikátor (L) értékeivel (Ellenberg és mtsai 1992). Ennek érdekében Spearman rang-korrelációt számoltunk a fénnyel való korrelációs koefficiens és a fajok L-értéke között. A lágyszárúaknál a különböző térléptékben számított fény–fajborítás korrelációk közül minden esetben a legerősebb összefüggés korrelációs koefficiensét használtuk fel.

4.3.4. A fény és az aljnövényzet összefüggéseinek vizsgálata egyetlen állományon belül

A fény és az aljnövényzet mintázatának, valamint ezek összefüggéseinek vizsgálatát a Szalafői Őserdőben létesített 55x55 m^2-es mintanégyzet adatai alapján végeztük. Az egyes kvadrátok fényviszonyait a LAI-2000 Plant Canopy Analyzer segítségével kapott DIFN adatokkal jellemeztük. A területre – egy 5 méteres szegélyzónát is hozzáadva, összesen tehát 65x65 m^2-re – elkészítettük a terület faállomány-modelljét is a tRAYci program segítségével. Mivel az ebből számolt fényértékek a LAI-2000-rel kapott eredményekhez hasonlónak, de annál valamivel gyengébbnek bizonyultak, a továbbiakban csak a LAI-2000 által gyűjtött adatokat használtuk. A pontatlan modell egyik oka lehetett, hogy a Nemzeti Park által mért lombkorona-vetületek nem a leghosszabb vetület irányába, és attól számítva 90 fokonként kerültek lemérésre, hanem a négy fő égtáj felé. Így a fák koronája esetenként valamivel kisebbnek adódhatott a modellben, mint a valóságban. Ennek a torzulásnak a figyelembe vételével azonban a tRAYci-modell alkalmazható volt a terület faállományának vizuális

megjelenítésére, amely a mintázatelemzés eredményeinek értelmezését nagymértékben segítette.

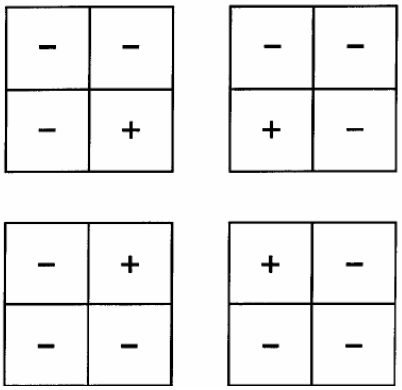
Az aljnövényzeti adatok közül elemeztük a gyep- és mohaszint összborítását, a felvett 11 lágyszárú faj egyedi borítását, valamint a fásszárúak közül azon fajok borítását, amelyek a kvadrátok minimum 10%-ában (azaz legalább 12 kvadrátban) előfordultak.

A fény- és az aljnövényzeti adatok finom léptékű összefüggését Pearson-korreláció számításával elemeztük. Mivel a 121 (11x11) kvadrát adatai egymástól térben nem voltak függetlenek, módosított t-tesztet (CRH-teszt) alkalmaztunk (Clifford és mtsai 1989, Rosenberg és Anderson 1998-2009). A teszt a Moran-féle I-érték alapján becsli a térbeli autokorrelációt, és ez alapján korrigálja a szabadsági fokokat. 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 varianciát a szomszédos blokkok között (Fortin és mtsai 2002). A legalapvetőbb ilyen módszer az ún. „two-term local quadrat variance” (2TLQV), amellyel transzektek egy dimenziós mintázata elemezhető. A 4TLQV ennek a kétdimenziós felszínekre kiterjesztett változata (Dale 1999). Ennek során mindig egy négy cellából álló blokkon belül egy kiválasztott cella és a három szomszédja közötti eltérésnégyzeteket számítjuk ki, majd ezt megismételjük minden egyes cellára, valamint a blokk lehetséges összes elhelyezkedésére a mintaterületünkön (14. ábra), és az értékeket átlagoljuk.

A blokkok méretét folyamatosan növelve az elemzés eredményeként a variancia értékét kapjuk meg az alkalmazott térlépték függvényében. 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. A továbbiakban a "mintázat léptéke" kifejezés alatt ezt fogjuk érteni. Az általam felvett 11x11 darab kvadrát esetében 5 különböző térlépték volt elemezhető (5x5, 10x10, 15x15, 20x20 és 25x25 m^2).



14. ábra. A 4TLQV számolásának mintája. A + jellel jelölt blokk adatait összegezzük, megháromszorozzuk, és levonjuk belőle a – jellel jelölt szomszédos 3 blokk adatait. Az így kapott értéket négyzetre emeljük. A 4TLQV átlagolja ezeket a eltérésnégyzeteket a négyzet vizsgálati területen belüli összes lehetséges pozíciójára, valamint a + és – jelű blokkok mind a négyféle lehetséges elrendezésére nézve (Dale 1999).

Az, hogy a fény és egy aljnövényzeti változó 4TLQV diagramjának csúcsa egybeesik (vagyis a két mintázat léptéke hasonló), még nem jelent összefüggést a két mintázat között. 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 (Rosenberg és Anderson 1998-2009, Dale 1999). 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 korreláció-számítást és a mintázatelemzéseket a Passage 2.0 szoftverrel végeztük (Rosenberg és Anderson 1998-2009).

Az egyes fajok fényre adott válaszát azok fényigény-indikátor értékeihez viszonyítva is értékeltük (Ellenberg és mtsai 1992).

5. Eredmények

5.1. Módszertani eredmények

5.1.1. Leíró statisztikák

Az elemzett 23 állomány adatai alapján a DIFN átlaga – a 30x30 m^2-es mintaterületekre nézve – 2,75%, a lombkorona-záródáshiányé (CO) pedig 10,91% volt (3. táblázat). A tRAYci modell által számolt diffúz PACL értékei 14,18%, 14,19% és 14,21% voltak 1,3 és 0,5 méteres magasságra, valamint 0,5 méteres magasságra, kvadrátonként 5 pont alapján átlagolva. A PACL esetében a háromféle mintavételi elrendezés között nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget (ANOVA, $F_{(2,22)}$=0,00, p>0,1), vagyis a mintavételi pont magasságának, illetve a kvadrátonkénti mintapontok számának nem volt számottevő hatása a kapott fényértékekre.

A három technikát összehasonlítva a DIFN értékek szignifikánsan alacsonyabbnak bizonyultak a PACL és CO értékeknél (ANOVA, $F_{(2,22)}$=62,7, p<0,001). A DIFN értékek variációs koefficiense szignifikánsan magasabb volt (0,53) a másik két fényérték variációs koefficiensénél (0,28 a PACL és 0,29 a CO esetében, ANOVA, $F_{(2,22)}$=14,32, p<0,001). A vad szeder borítására 0,49 ± 1,27%-ot (átlag ± szórás) kaptunk.

3. táblázat (következő oldal). A módszertani vizsgálatokhoz felhasznált 23 állomány legfontosabb faállomány-adatai, a kapott fényértékek, valamint a vad szeder borítása az egyes állományokban. DIFN: a LAI-2000 Plant Canopy Analyzerrel mért relatív diffúz fény; CO: a szférikus denziométer által becsült lombkorona-záródáshiány; PACL: a tRAYci modell által számolt relatív diffúz fény, 1,3 m-es magasságra. Az adatok a 36 darab 5x5 m^2-es kvadrát átlagai és szórásai.

Mintaterület	Fák hektáronkénti darabszáma	Fafajok száma	Tölgyek relatív egyedszáma	Bükk és a gyertyán relatív egyedszáma	Fenyők relatív egyedszáma	Dominánsfák átlagos magassága (m)	Teljes fatérfogat (m^3/ha)	DIFN (%)	DIFN (%) értékek variációs koefficiense	CO (%)	CO (%) értékek variációs koefficiense	PACL (%)	PACL (%) értékek variációs koefficiense	Vad szeder borítása (talajfelszín %-ában)
099	287,5	6	0,61	0,28	0,00	23,4	376,5	7,76 ± 3,64	0,47	17,14 ± 6,84	0,40	20,56 ± 70	0,34	3,04 ± 2,75
101	581,3	7	0,02	0,46	0,41	23,1	309,9	5,55 ± 4,05	0,73	8,98 ± 5,24	0,58	8,30 ± 4,31	0,52	0,13 ± 0,29
102	787,5	9	0,21	0,35	0,35	22,0	340,8	1,20 ± 0,95	0,79	5,14 ± 1,67	0,32	7,76 ± 3,17	0,41	0,14 ± 0,23
107	775,0	5	0,10	0,76	0,10	19,4	264,2	1,90 ± 1,72	0,90	9,46 ± 3,72	0,39	6,42 ± 1,81	0,28	0,13 ± 0,46
108	693,8	5	0,17	0,28	0,53	19,0	288,5	6,03 ± 4,43	0,74	15,15 ± 6,04	0,40	27,66 ± 7,93	0,29	0,00 ± 0,00
111	331,3	5	0,06	0,85	0,08	25,4	419,0	1,66 ± 0,36	0,22	5,52 ± 0,99	0,18	7,86 ± 1,00	0,13	0,02 ± 0,04
116	318,8	4	0,20	0,78	0,02	28,3	544,6	1,70 ± 0,43	0,25	11,30 ± 2,27	0,20	8,14 ± 1,31	0,16	0,28 ± 0,64
117	306,3	5	0,22	0,41	0,37	26,0	461,9	3,34 ± 0,88	0,26	8,04 ± 1,39	0,17	17,95 ± 1,80	0,10	0,02 ± 0,07
118	425,0	4	0,07	0,57	0,35	30,0	617,2	1,68 ± 0,32	0,19	19,91 ± 4,24	0,21	14,4 ± 1,92	0,13	0,00 ± 0,00
121	1181,3	6	0,03	0,55	0,34	21,5	518,5	1,23 ± 0,37	0,31	5,50 ± 1,14	0,21	8,70 ± 1,90	0,22	0,02 ± 0,05
126	456,3	4	0,21	0,37	0,42	25,5	364,9	6,04 ± 4,00	0,66	22,43 ± 5,18	0,23	34,76 ± 14,2	0,41	5,55 ± 7,28
129	356,3	6	0,44	0,44	0,10	24,3	484,6	4,13 ± 1,84	0,45	5,36 ± 1,76	0,33	27,78 ± 6,97	0,25	0,09 ± 0,19
130	537,5	8	0,30	0,56	0,01	23,5	402,2	1,51 ± 1,15	0,76	8,61 ± 2,02	0,24	11,61 ± 4,27	0,37	0,25 ± 0,53
131	687,5	6	0,31	0,49	0,18	23,6	534,5	1,64 ± 1,02	0,62	11,37 ± 4,14	0,36	14,42 ± 3,95	0,27	0,04 ± 0,08
132	406,3	5	0,38	0,51	0,09	24,6	449,8	2,32 ± 1,32	0,57	7,41 ± 1,80	0,24	8,82 ± 3,32	0,38	0,41 ± 2,33
136	300,0	4	0,17	0,77	0,06	31,6	567,8	3,50 ± 1,10	0,31	11,70 ± 2,22	0,19	23,96 ± 3,01	0,13	0,05 ± 0,16
138	487,5	8	0,55	0,22	0,18	26,5	560,7	3,27 ± 2,05	0,63	15,65 ± 5,39	0,34	27,23 ± 6,12	0,22	0,24 ± 0,60
142	500,0	7	0,03	0,54	0,41	30,8	576,8	1,63 ± 1,14	0,70	9,63 ± 3,01	0,31	5,65 ± 2,35	0,42	0,68 ± 1,33
151	725,0	7	0,05	0,81	0,12	19,7	278,3	1,18 ± 0,52	0,44	8,83 ± 2,28	0,26	7,47 ± 1,76	0,24	0,04 ± 0,17
152	418,8	6	0,06	0,54	0,37	30,5	633,8	1,26 ± 0,48	0,38	16,10 ± 2,94	0,18	11,62 ± 1,66	0,14	0,01 ± 0,02
156	1112,5	8	0,08	0,24	0,41	22,0	419,1	1,64 ± 2,02	1,23	10,58 ± 5,74	0,54	8,85 ± 4,41	0,50	0,05 ± 0,09
158	506,3	4	0,22	0,49	0,28	29,0	615,1	2,22 ± 0,53	0,24	10,58 ± 1,94	0,18	7,69 ± 1,87	0,24	0,00 ± 0,00
160	806,3	4	0,05	0,63	0,32	24,7	494,2	0,91 ± 0,30	0,33	6,51 ± 1,38	0,21	8,48 ± 1,87	0,22	0,00 ± 0,00
Átlag								2,75	0,53	10,91	0,29	14,18	0,28	0,49

5.1.2. A különböző módszerekkel mért fényértékek közti korrelációk

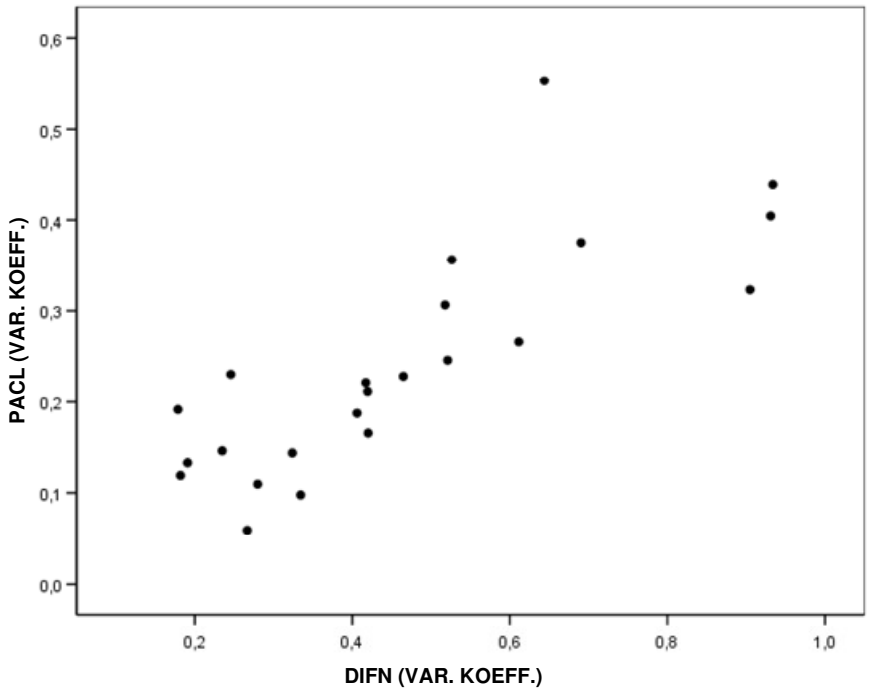
A fényértékek közötti korrelációk erőssége és szignifikanciája nagyban függött az alkalmazott térléptéktől (4. táblázat).

A DIFN és a CO átlagértékei a 30x30 m^2-es léptékben mutattak erős pozitív összefüggést. A PACL és a DIFN értékek a 15x15, 20x20, valamint a 30x30 m^2-es léptékben, a PACL és a CO az 5x5 m^2-es lépték kivételével minden térléptékben szoros összefüggést adott. A legerősebb pozitív korrelációt a DIFN és a PACL értékek között kaptuk, a legdurvább (30x30 m^2-es) lépték esetén.

4. táblázat. A különböző módszerekkel mért fényértékek közti Spearman-féle korrelációk koefficiensei és azok szignifikanciája, öt különböző térléptékben. A korrelációkat mind az átlagos fényértékek, mind a variációs koefficiensek esetében kiszámoltuk. n=23. DIFN: a LAI-2000 Plant Canopy Analyzerrel mért relatív diffúz fény; CO: a szférikus denziométer által becsült lombkorona-záródáshiány; PACL: a tRAYci modell által számolt relatív diffúz fény, 1,3 m-es magasságra. *: p<0,05; **: p<0,01.

	5x5 m^2	**10x10 m^2**	**15x15 m^2**	**20x20 m^2**	**30x30 m^2**
			átlagok		
DIFN – CO	0,240	0,196	0,328	0,275	0,423*
PACL – DIFN	-0,019	0,282	0,469*	0,574**	0,588**
PACL – CO	0,333	0,453*	0,465*	0,418*	0,432*
			variációs koefficiensek		
DIFN – CO	-	0,754**	0,771**	0,788**	0,773**
PACL – DIFN	-	0,488*	0,717**	0,831**	0,824**
PACL – CO	-	0,451*	0,670**	0,748**	0,751**

A fény heterogenitása, amelyet a variációs koefficiensekkel fejeztünk ki, jóval erősebb korrelációkat adott, mint a fényértékek átlagai (4. táblázat). Itt minden párosítás és térfolyamati lépés esetében szoros pozitív összefüggést kaptunk. A korrelációs koefficiensek a DIFN és a CO között 20x20 m^2-es, a PACL és a CO között 30x30 m^2-es léptékben voltak a legmagasabbak, az összes eset közül a legerősebb korrelációt itt is a DIFN és a PACL mutatta, 20x20 m^2-es térléptékben (r=0,831, 15. ábra).



15. ábra. A LAI-2000-rel mért DIFN (relatív diffúz fény) értékek és a tRAYci modellből számolt diffúz PACL (relatív diffúz fény) értékek variációs koefficiensei közötti összefüggés. A pontok az egyes állományokat reprezentálják, 20x20 m^2-es mintanégyzetekkel. A három módszert páronként minden térléptékben Spearman-korrelációval összehasonlítva ez adta a legerősebb kapcsolatot (n=23, r=0,831, p<0,01).

5.1.3. A fényértékek és a vad szeder borítása közti korrelációk

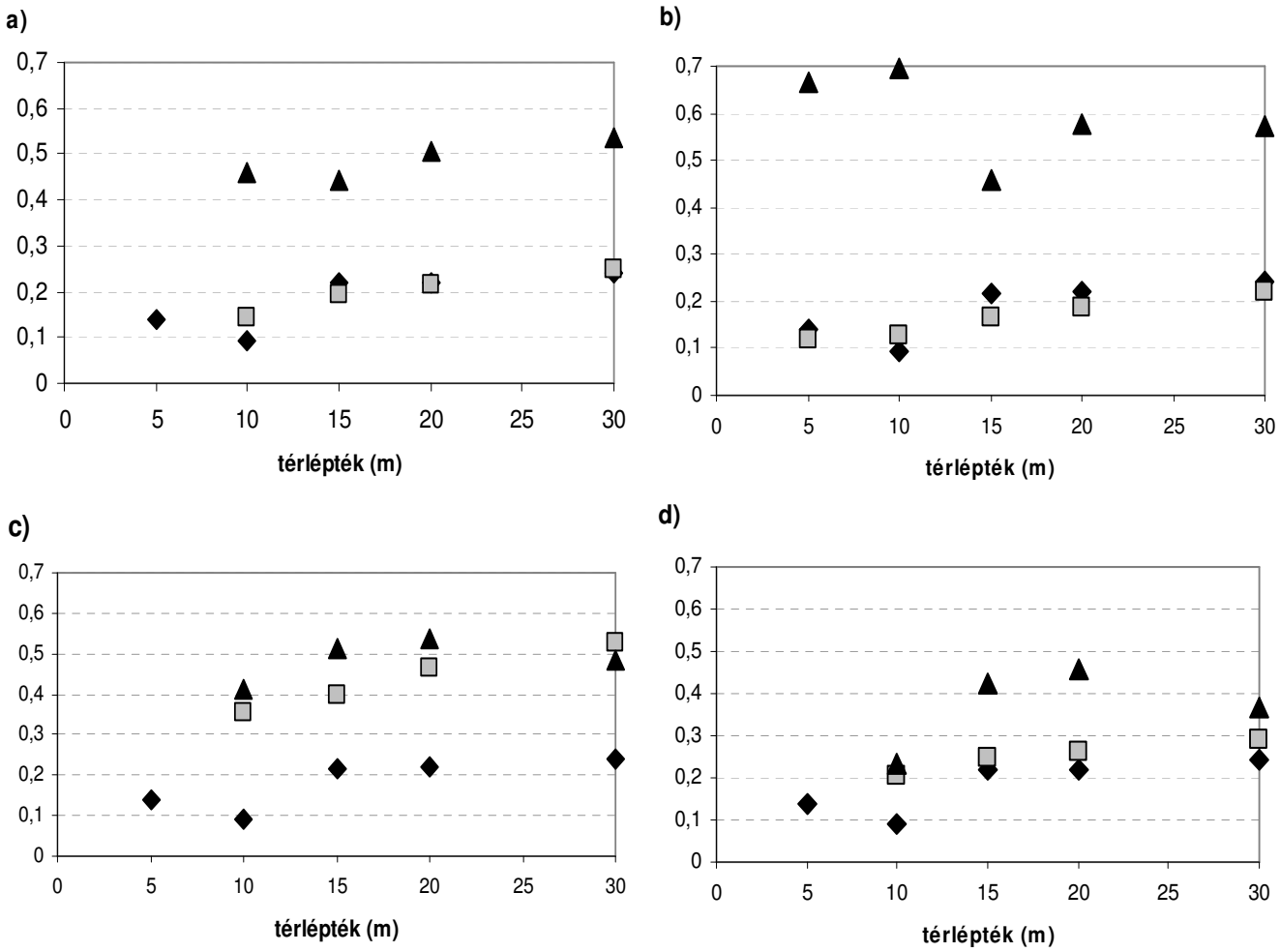
A 23 állomány adatai alapján a vad szeder borítása egyik módszerrel mért fényértékek (PACL, DIFN, CO) átlagával sem mutatott szignifikáns korrelációt. A fényviszonyok heterogenitását kifejező variációs koefficiensekkel azonban mindhárom módszer esetében szignifikáns összefüggést adott (5. táblázat). A legerősebb korrelációt a kvadrátonként öt pontban mért PACL adatokkal kaptuk. A mérési pont magasságának (1,3 vagy 0,5 méter) nem volt számottevő hatása. A CO heterogenitásával való korreláció jóval gyengébb volt, mint a PACL és a DIFN értékekével.

A térbeli lépték hatását megvizsgálva azt kaptuk, hogy a szeder borítási százaléka a 15x15 m^2-es léptékig növekedett, itt érte el maximális értékét. A durvább léptékek felé haladva már nem változott számottevően (16. ábra). A fényértékek variációs koefficiensei minden módszer esetében monoton növekedést mutattak a finomabb léptékek felől a durvábbak felé. Amennyiben csak kvadrátonként egy mintapontot vizsgáltunk (a PACL

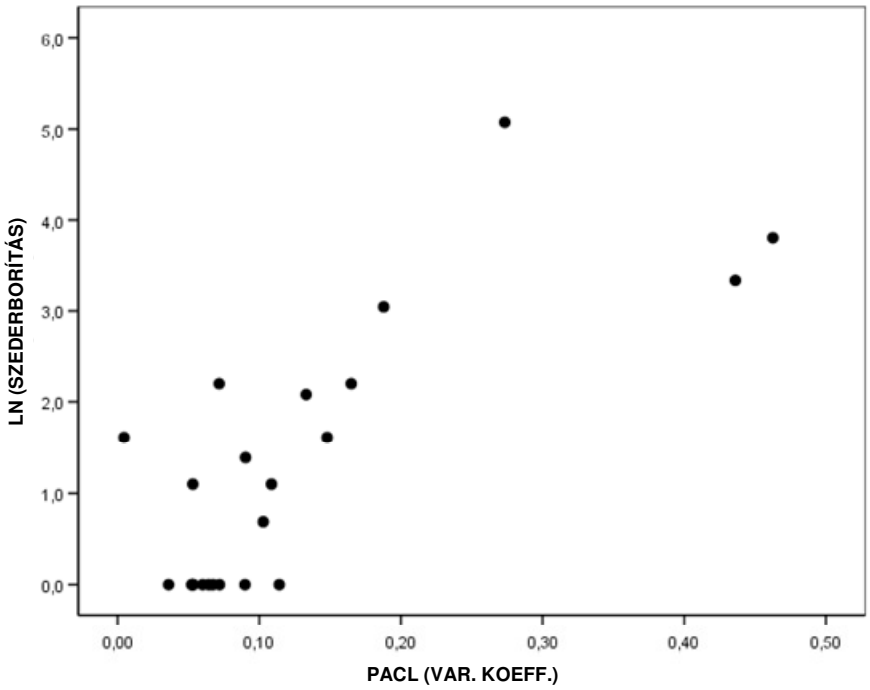
esetében is), a szeder-borítás és a fény heterogenitása közti korrelációk értéke a finomabb léptékektől a 20x20 m^2-es léptékig növekedett, és megközelítőleg ebben a térléptékben érte el maximumát. Ha azonban a tRAYci modellből kvadrátonként több pontra kértük le a fény értékét, a korrelációs koefficiens értéke a finomabb térléptékekben (5x5 és 10x10 m^2) is számottevően emelkedett (17. ábra).

5. táblázat. A különböző módszerekkel mért fényértékek és a vad szeder borítása közti Spearman-féle korrelációk és azok szignifikanciája, öt különböző térléptékben. A korrelációkat mind az átlagos fényértékek, mind a variációs koefficiensek esetében kiszámoltuk. n=23. PACL: a tRAYci modell által számolt relatív diffúz fény, 1,3 méteres és 0,5 méteres magasságra, valamint 0,5 méteres magasságban kvadrátonként 5 pontot átlagolva (–5); DIFN: a LAI-2000 Plant Canopy Analyzerrel mért relatív diffúz fény; CO: a szférikus denziométer által becsült lombkorona-záródáshiány. *: p<0,05; **: p<0,01.

	5x5 m^2	**10x10 m^2**	**15x15 m^2**	**20x20 m^2**	**30x30 m^2**
			átlagok		
PACL 1,3	-0,205	-0,083	0,246	0,154	0,051
PACL 0,5	-0,205	-0,083	0,214	0,126	0,027
PACL 0,5 – 5	-0,185	-0,146	0,209	0,121	0,051
DIFN	0,153	0,272	0,408	0,390	0,307
CO	0,090	-0,051	0,015	0,070	0,083
			variációs koefficiensek		
PACL 1,3	-	0,471*	0,479*	0,518*	0,545**
PACL 0,5	-	0,458*	0,441*	0,507*	0,535**
PACL 0,5 – 5	0,667**	0,696**	0,459*	0,578**	0,574**
DIFN	-	0,413	0,512*	0,537**	0,486*
CO	-	0,233	0,425*	0,457*	0,369



16. ábra. A vad szeder átlagos borítása (%-ban, rombuszok), a fényértékek átlagos variációs koefficiensei (négyzetek), és a kettő közötti korrelációs koefficiensek (háromszögek) a különböző térléptékek esetében, 23 mintaterület adatai alapján. a) A tRAYci modell által számolt relatív diffúz fény (PACL) 0,5 méteres magasságra kvadrátonként 1 pontban. b) A tRAYci modell által számolt relatív diffúz fény (PACL) 0,5 méteres magasságban, kvadrátonként 5 pontot átlagolva. c) A LAI-2000 Plant Canopy Analyzerrel mért relatív diffúz fény (DIFN). d) A szférikus denzióméter által becsült lombkorona-záródáshiány (CO).



17. ábra. A tRAYci modellből kvadrátonként 5 pont adataiból számolt PACL (relatív diffúz fény) értékek variációs koefficiensei (azaz a fény heterogenitása) és a vad szeder borítása közötti összefüggés 10x10 m^2-es térléptékben. Az összes fényérték szederborítással mutatott Spearman-korrelációi közül ez bizonyult a legerősebbnek. n=23, r=0.696, p<0.001.

5.2. Állományok fényviszonyai és aljnövényzete közti összefüggések

5.2.1. Leíró eredmények

A 34 mintaterület aljnövényzetében összesen 258 növényfajt regisztráltunk: 126 lágyszárút, 90 mohafajt (ebből 73 fordult elő a talajszintben és 60 a fák törzsén) és 42 fásszárút. Ezen fajok közül gyakoriságuk alapján 87-et választottunk ki további vizsgálatok céljából. Összesen 31 lágyszárúra, 42 mohafajra és 14 magoncra végeztünk fajonkénti elemzéseket. Az egyes állományok legfontosabb faállomány-adatait, a kapott átlagos fényértékeket, és a különböző vizsgált növénycsoportok összesített borítás- és fajszám-adatait a dolgozathoz tartozó CD-n található 1. számú melléklet tartalmazza. A felvett aljnövényzeti fajok borítás-adatait mintaterületekre összesítve a 2-4. számú mellékletekben (lágyszárúak, mohák, magoncok) lehet megtekinteni.

6. táblázat. A fontosabb faállomány-, fény- és aljnövényzeti adatok a 34 mintaterület alapján összesítve (átlag, szórás, minimum és maximum). A fény- és az aljnövényzeti adatok a 30x30 m^2-es mintaterületen felvett 36 kis kvadrát adatainak átlagai. DIFN: relatív diffúz fény.

Változók	Átlag	Szórás	Minimum	Maximum
Faállomány- és fény-változók				
Állománysűrűség (törzs/ha)	602,3	289,9	263	1319
Fafajok száma	5,73	1,86	3	10
Tölgyek térfogat-aránya az összes fához képest	0,35	0,33	0,01	0,96
Bükk és a gyertyán térfogat-aránya az összes fához képest	0,32	0,30	0,01	0,94
Erdeifenyő és a luc térfogat-aránya az összes fához képest	0,31	0,28	0,00	0,83
Domináns fák magassága (m)	25,2	3,62	19	32,9
Élő fák térfogata (m^3/ha)	474,0	119,4	264	680
Holtfa térfogata (m^3/ha)	23,3	19,0	2	79
DIFN (%)	2,71	1,82	0,62	7,76
DIFN variációs koefficiense állományon belül	0,51	0,25	0,12	1,23
Aljnövényzeti változók				
Lágyszárúak borítása (%)	3,77	7,10	0,01	33,61
Lágyszárúak fajszáma	20,7	13,5	3	49
Talajszint moháinak borítása (%)	2,49	4,31	0,17	22,02
Talajszint moháinak fajszáma	19,2	7,1	8	34
Fatörzsek moháinak borítása (%)	20,0	13,5	0,8	48,7
Fatörzsek moháinak fajszáma	14,5	5,0	6	29
Magoncok borítása (%)	3,36	3,90	0,09	20,49
Magoncok fajszáma	10,29	4,74	3	20

A DIFN 36 kis kvadrátból számolt, mintaterületre vonatkoztatott átlagértékeit a 34 állományra összesítve 2,7 ± 1,8%-ot kaptunk (6. táblázat). A legsötétebb állománynak a gyertyán alsó szinttel rendelkező, erdeifenyő-tölgy elegyes 124-es állomány bizonyult (DIFN=0,62%, a mintaterületeket elhelyezkedését ld. az 5. ábrán). A legvilágosabb erdő a 99-es, a Szalafői Őserdő (7,76%) volt. A fényviszonyok heterogenitását jellemző variációs koefficiensek 34 mintaterületre vonatkozó átlagára 0,51-et kaptunk. A leghomogénebb

fényviszonyokkal rendelkező 147-es, bükkös állományban a DIFN variációs koefficiensének értéke mindössze 0,12 volt, míg a legváltozatosabb megvilágítottságú, elegyes fafajösszetételű 156-os mintaterületen majdnem elérte az 1,23-at.

A különböző növénycsoportok borítása nagy változatosságot mutatott a mintaterületek között. A minimális értéke minden csoport esetében 1% alatt volt (nudum állományok). Ilyen állomány volt például a lágyszárúak szempontjából a 118-as (erdeifenyő-elegyes bükkös), a talajszint moháira nézve a 160-as (lombos alsó szinttel rendelkező erdeifenyves), a fatörzsek mohái és a magoncok szempontjából pedig a 121-es (erdeifenyves). A talajszintben élő mohák a legmagasabb borítást az erdeifenyő-dominálta, de elegyfajokban (pl. hárs, nyír) igen gazdag, viszonylag nyílt lombkoronájú 98-as állományban érték el (22,02%). A fatörzseken előforduló mohák a vizsgált felszínek legnagyobb hányadát a 132-es elegyes tölgyesben borították (48,69%). A lágyszárúak és a magoncok a 142-es, erdeifenyő- és luc-dominálta, szintén elegyes erdőben voltak jelen a legnagyobb borítással (33,61% a lágyszárúak, 20,50% a fásszárúak esetében, 1-4. CD melléklet).

A lágyszárúak átlagos fajszáma 20,7 volt, a legfajszegényebb mintaterületen (158-as, zárt, egykorú, erdeifenyő-bükk-tölgy-elegyes erdő) 3, a legfajgazdagabban (133-as nyíltabb, heterogénebb, fenyőelegyes tölgyes) 49 fajt jegyeztünk fel. A talajszintben átlagosan 19,2 mohafaj fordult elő egy mintaterületen belül. Minimális fajszámuk (a 120-as tölgyesben) 8, a maximális (a 99-es Szalafői Őserdőben) 34 volt. A fatörzseken élő mohák átlagos fajszáma a mintaterületeken 14,5 volt, a legkevesebb fajt a 121-es erdeifenyvesben találtuk (6), a legtöbbet a Szalafői Őserdőben (29). A gyepszintben átlagosan 10,3 fásszárú fajnak az újulata fordult elő, de értéke 3 (120-as tölgyes) és 20 (98-as igen elegyes erdeifenyves) között ingadozott (1-4. CD melléklet).

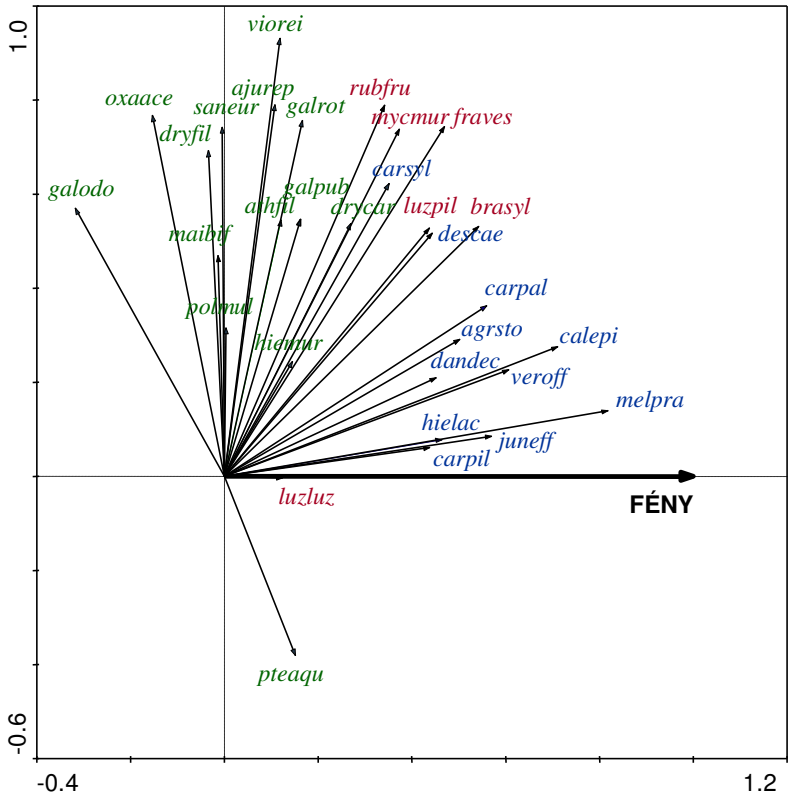
5.2.2. A fény és az aljnövényzet közösségi változói közötti összefüggések

A lágyszárúak összborítása nem mutatott szignifikáns korrelációt a fénnyel, szemben a lágyszárúak fajszámával (7. táblázat). A talajszint és a fatörzsek mohái esetében éppen fordított volt a helyzet: az összborítás szignifikánsan pozitívan korrelált a fény mennyiségével, a mohák fajszáma azonban egyik esetben sem mutatott szignifikáns összefüggést. A magoncokat megvizsgálva azt tapasztaltuk, hogy mind az összborításuk, mind a fajszámuk szignifikánsan korrelált a DIFN értékekkel. A redundancia-analízis során az

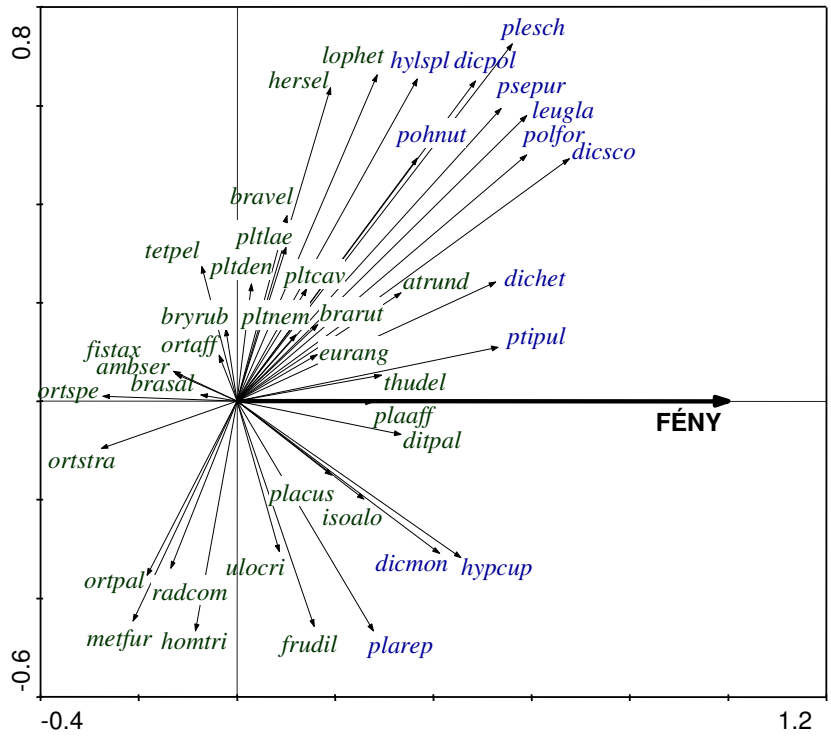
első kanonikus tengely, amely a fényviszonyokra utal, a lágyszárúak esetében a teljes variancia 13%-át, moháknál 15%-át, fásszárúaknál pedig a teljes variancia 9%-át magyarázta (18-20. ábra). A Monte Carlo tesztek szerint ez az érték mindhárom esetben szignifikánsan különbözött a random referenciától (F=4,79, p<0,01 a lágyszárúak, F=5,66, p<0,01 a mohák, F=3,00, p<0,05 a magoncok esetében).

7. táblázat. A relatív diffúz fény (DIFN) és a különböző növénycsoportok közösségi változói (borítás, illetve fajszám) közötti Spearman rang-korrelációs koefficiensek a mintaterületek léptékében (30x30 m^2). * p<0,05, ** p<0,01.

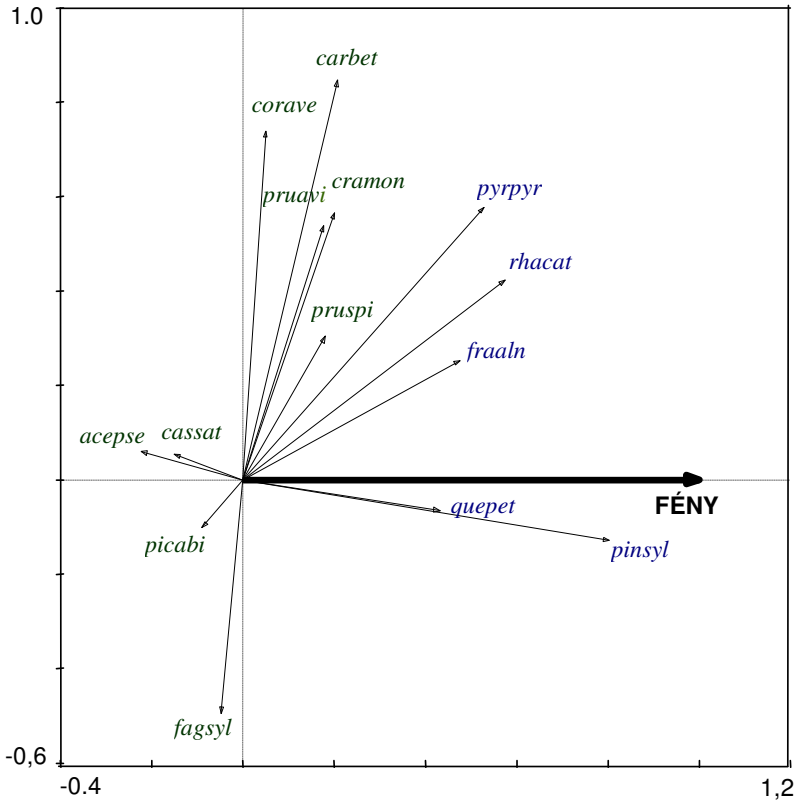
Növénycsoport	Borítás	Fajszám
Lágyszárúak	0,249	0,343*
Talajszint mohái	0,554**	0,175
Fatörzseken előforduló mohák	0,405*	0,267
Magoncok	0,370*	0,398*



18. ábra. A relatív diffúz fény (DIFN) hatásának vizsgálata a lágyszárú közösségek szerkezetére redundancia-analízissel (RDA). Kék szín: a korreláció-elemzés szerint a relatív diffúz fénnyel durvább térléptékben korreláló fajok. Piros szín: finomabb térléptékben korreláló fajok. Zöld szín: a fénnyel szignifikáns pozitív korrelációt nem mutató fajok. A fajokat a latin nemzetség- és fajnevük első 3-3 betűjével kódoltuk. A teljes neveket lásd a 8. táblázatban.



19. ábra. A relatív diffúz fény (DIFN) hatásának vizsgálata a mohaközösségek szerkezetére redundancia-analízissel (RDA). Kék szín: a korreláció-elemzés szerint a relatív diffúz fénnyel pozitívan korreláló fajok. Zöld szín: szignifikáns pozitív korrelációt nem mutató fajok. A fajokat a latin nemzetség- és fajnevük első 3-3 betűjével kódoltuk (kivéve: plt = *Plagiothecium*). A tejles neveket lásd a 9. táblázatban.



20. ábra. A relatív diffúz fény (DIFN) hatásának vizsgálata a magoncok közösségeinek szerkezetére redundancia-analízissel (RDA). Kék szín: A korreláció-elemzés szerint a relatív diffúz fénnyel pozitívan korreláló fajok. Zöld szín: szignifikáns pozitív korrelációt nem mutató fajok. A fajokat a latin nemzetség- és fajnevük első 3-3 betűjével kódoltuk. A teljes neveket lásd a 10. táblázatban.

5.2.3. Az aljnövényzeti fajok fényre adott válasza

Az egyes fajok fényre adott válasza – azaz a fény és az adott faj borítása közötti Spearman rang-korrelációk – alapján minden vizsgált növénycsoportot (lágyszárúak, mohák, magoncok) fel lehetett osztani kisebb funkcionális csoportokra (8-10. táblázat). A funkcionális csoportok az RDA grafikonokon is jól elkülönültek egymástól (18-20. ábra).

A lágyszárúakon belül három típust sikerült elkülöníteni (8. táblázat). Az első csoportba tartoznak azok az – elsősorban egyszikű – fajok, amelyek a durvább térléptékekben (20x20 vagy 30x30 m^2) mutattak erősebb korrelációt a fénnyel (pl. siskanádtippan - *Calamagrostis epigeios,* sápadt sás - *Carex pallescens*, 21.a ábra). Az RDA grafikonon ezek a fajok a fényt jelző tengely mentén erősen kihúzódtak a pozitív széli helyzetbe (18. ábra). A második csoport tagjainak borítása szintén szignifikánsan összefüggött a fény mennyiségével, de az összefüggés a finomabb térléptékekben (10x10 vagy 15x15 m^2) volt erősebb (pl. erdei szálkaperje - *Brachypodium sylvaticum*, kakicsvirág - *Mycelis muralis*, 21.b ábra). Az RDA diagramon ezek a fajok a fényt jelző tengely mentén a nullától közepes mértékben eltávolodva helyezkedtek el, a másik két csoport között. A harmadik csoportba tartozó – döntően kétszikű és haraszt – fajok borítása egyetlen léptékben sem korrelált szignifikánsan pozitívan a DIFN értékekkel, az ordinációs ábrán pedig a fényt reprezentáló tengely mentén alig tértek el a kezdőponttól. A legtöbb faj ez utóbbiak közül egyáltalán nem mutatott szignifikáns összefüggést a fénnyel (pl. indás ínfű - *Ajuga reptans,* erdei madársóska - *Oxalis acetosella*, erdei ibolya, 21.c ábra), míg a szagos müge (*Galium odoratum*) esetében szignifikáns negatív összefüggést kaptunk.

A mohákon belül az alapján lehetett csoportokat elkülöníteni, hogy borításuk a fény mennyiségével szignifikáns pozitív összefüggést mutatott, vagy nem volt szignifikáns kapcsolat (9. táblázat). A redundancia-analízis diagramján az első tengely mentén a két csoport ebben az esetben is elvált egymástól (19. ábra). A pozitív korrelációt mutató fajok többsége talajlakó vagy ásványi talajfelszínen élő faj volt (pl. *Polytrichastrum formosum*, *Dicranella heteromalla*, 21.d ábra), míg a fény mennyiségére nem reagáló mohák nagy része az élő vagy holt fa aljzatot preferáló fajok közül került ki (pl. *Orthotrichum spp., Frullania dilatata*, 21.e ábra).

A gyepszintben előforduló fásszárú fajokat szintén a fény mennyiségével szignifikánsan összefüggő, valamint a fénytől független borítású fajokra osztottuk. Az előbbi csoportba mindössze három fa- és két cserje taxon tartozott: az erdeifenyő, a vadkörte és a kocsánytalan tölgy; illetve a kutyabenge (*Frangula alnus*) és a varjútövis (*Rhamnus catharticus*) (21.f

ábra). Ezek az ordinációs ábrán a fényt jelképező tengely mentén messze kihúzódtak a többi faj közül (20. ábra). A mezofil lomberdők domináns fafajainak (pl. gyertyán, bükk) és a többi vizsgált cserjefaj fiatal példányainak borítása nem függött a diffúz fény mennyiségétől (10. táblázat, 21.g ábra).

8. táblázat. A relatív diffúz fény (DIFN) és a lágyszárú fajok borítása közötti Spearman rang-korrelációs koefficiensek (r), a kapott funkcionális típusok szerint csoportosítva. Minden faj esetében csak annak a térléptéknek az eredményeit tüntettük fel, amelyben az összefüggés a legerősebb volt. * p<0,05, ** p<0,01.

Fajok	r	Térlépték (m^2)
Durvább térléptékben korreláló fajok		
Agrostis stolonifera	0,474**	20x20
Calamagrostis epigeios	0,646**	30x30
Carex pallescens	0,486**	20x20
Carex pilulifera	0,433*	30x30
Carex sylvatica	0,379*	30x30
Danthonia decumbens	0,376*	30x30
Deschampsia cespitosa	0,450**	30x30
Hieracium lachenalii	0,432*	30x30
Juncus effusus	0,483**	30x30
Melampyrum pratense	0,698**	30x30
Veronica officinalis	0,464**	30x30
Finomabb térléptékben korreláló fajok		
Brachypodium sylvaticum	0,404*	15x15
Fragaria vesca	0,372*	10x10
Luzula luzuloides	0,386*	10x10
Luzula pilosa	0,578**	15x15
Mycelis muralis	0,469**	15x15
Rubus fruticosus agg.	0,458**	15x15
Pozitív korrelációt nem mutató fajok		
Ajuga reptans	0,093	5x5
Athyrium filix-femina	0,186	5x5
Dryopteris carthusiana	0,200	15x15
Dryopteris filix-mas	-0,313	10x10
Galeopsis pubescens	0,197	15x15
Galium odoratum	-0,391*	30x30
Galium rotundifolium	0,273	15x15
Hieracium murorum	0,191	5x5
Maianthemum bifolium	-0,205	10x10
Oxalis acetosella	0,219	5x5
Polygonatum multiflorum	0,126	15x15
Pteridium aquilinum	0,148	5x5
Sanicula europaea	0,188	15x15
Viola reichenbachiana	0,176	15x15

9. táblázat. A relatív diffúz fény (DIFN) és a mohafajok borítása közötti Spearman rang-korrelációs koefficiensek (r), a kapott funkcionális típusok szerint csoportosítva, a mintaterületek léptékében (30x30 m^2). Azon fajok esetében, amelyek egyaránt előfordultak a talajszintben és a fatörzseken is, a két felvételezés során becsült abszolút borítás-értékeket összegeztük. * $p<0,05$, ** $p<0,01$.

Fajok	r	Aljzatpreferencia
Fénnyel korreláló fajok		
Dicranella heteromalla	0,509**	ásványi talajfelszín
Dicranum montanum	0,396*	epifiton
Dicranum polysetum	0,495**	talaj
Dicranum scoparium	0,363*	opportunista
Hylocomium splendens	0,360*	talaj
Hypnum cupressiforme	0,542**	fa
Leucobryum glaucum	0,387*	talaj
Platygyrium repens	0,381*	fa
Pleurozium schreberi	0,443**	talaj
Pohlia nutans	0,497**	ásványi talajfelszín
Polytrichastrum formosum	0,584**	talaj
Pseudoscleropodium purum	0,403*	talaj
Ptilidium pulcherrimum	0,477**	epifiton
Fénnyel nem korreláló fajok		
Amblystegium serpens	-0,075	fa
Atrichum undulatum	0,195	ásványi talajfelszín
Brachyteciastrum velutinum	-0,013	opportunista
Brachytecium rutabulum	0,124	opportunista
Brachytecium salebrosum	-0,166	fa
Bryum rubens	0,034	ásványi talajfelszín
Ditrichum pallidum	0,270	ásványi talajfelszín
Eurhynchium angustirete	0,027	talaj
Fissidens taxifolius	-0,212	ásványi talajfelszín
Frullania dilatata	0,220	epifiton
Herzogiella seligeri	0,005	epixyl
Homalia trichomanoides	0,015	epifiton
Isothecium alopecuroides	0,230	epifiton
Lophocolea heterophylla	0,089	epixyl
Metzgeria furcata	-0,085	epifiton
Orthotrichum affine	-0,048	epifiton
Orthotrichum pallens	-0,109	epifiton
Orthotrichum speciosum	-0,127	epifiton
Orthotrichum stramineum	-0,096	epifiton
Plagiomnium affine	0,224	talaj
Plagiomnium cuspidatum	0,236	fa
Plagiothecium cavifolium	0,190	talaj
Plagiothecium denticulatum	-0,071	fa
Plagiothecium laetum	-0,001	fa

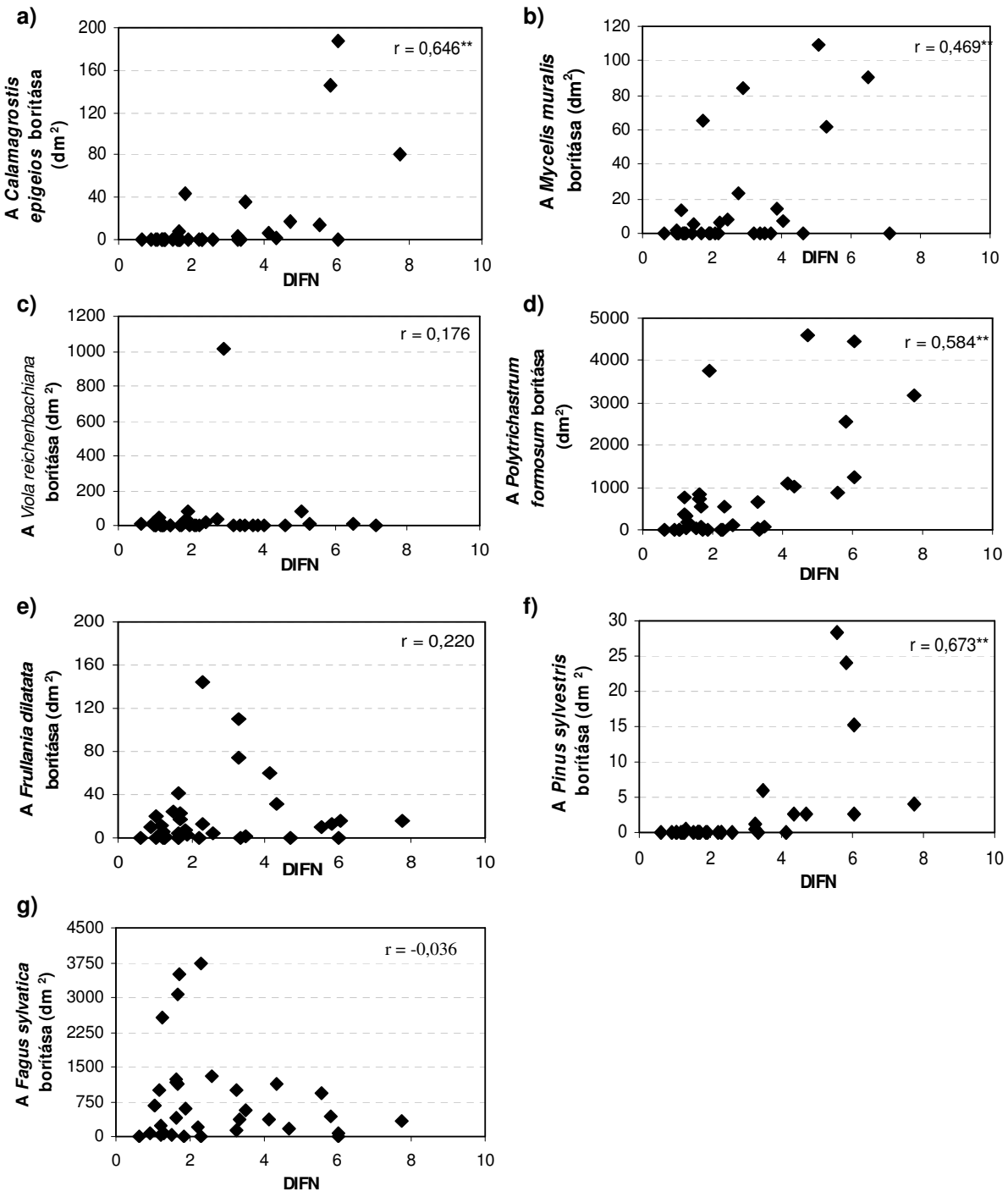
9. táblázat (folytatás az előző oldalról).

Fajok	r	Aljzatpreferencia
Fénnyel nem korreláló fajok (folytatás)		
Plagiothecium nemorale	0,113	fa
Radula complanata	-0,090	epifiton
Tetraphis pellucida	-0,177	epixyl
Thuidium delicatulum	0,106	talaj
Ulota crispa	0,138	epifiton

10. táblázat. A relatív diffúz fény (DIFN) és a gyepszintben előforduló fásszárú fajok borítása közötti Spearman rang-korrelációs koefficiensek (r), a kapott funkcionális típusok szerint csoportosítva, a mintaterületek léptékében (30x30 m^2). * $p<0,05$, ** $p<0,01$.

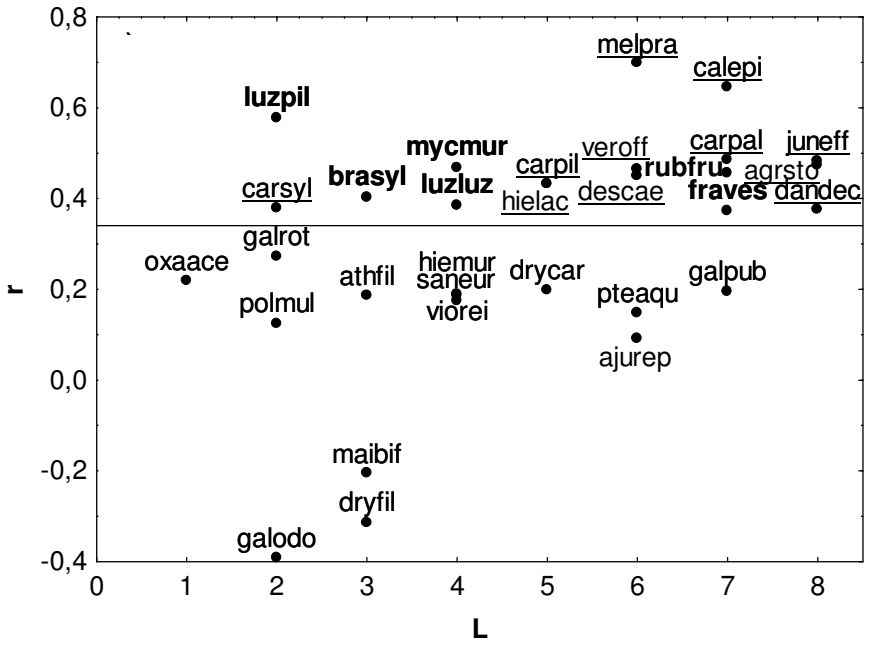
Fajok	r
Fénnyel korreláló fajok	
Frangula alnus	0,452**
Pinus sylvestris	0,673**
Pyrus pyraster	0,350*
Quercus petraea	0,651**
Rhamnus catharticus	0,412*
Fénnyel nem korreláló fajok	
Acer pseudoplatanus	-0,311
Carpinus betulus	0,212
Castanea sativa	-0,205
Corylus avellana	-0,115
Crataegus monogyna	-0,258
Fagus sylvatica	0,128
Picea abies	-0,309
Prunus avium	-0,309
Prunus spinosa	-0,191

A fény és az egyes lágyszárú fajok borítása között számolt rang-korrelációs koefficiensek szignifikáns összefüggést mutattak a fajok Ellenberg-féle fényigény-indikátor (L-) értékeivel (n=30, r=0,44, p=0,012, 22.a ábra). Az első csoportba tartozó fajokra – amelyek a durvább térléptékekben mutattak összefüggést a fénnyel – általában magas (5 és 8 közötti) L-értékek voltak jellemzőek. A másik két csoport fajai – amelyek finomabb léptékben korreláltak a fénnyel, vagy egyáltalán nem korreláltak – ezzel szemben általában alacsonyabb (1 és 4 közötti) L-értékekkel rendelkeztek.

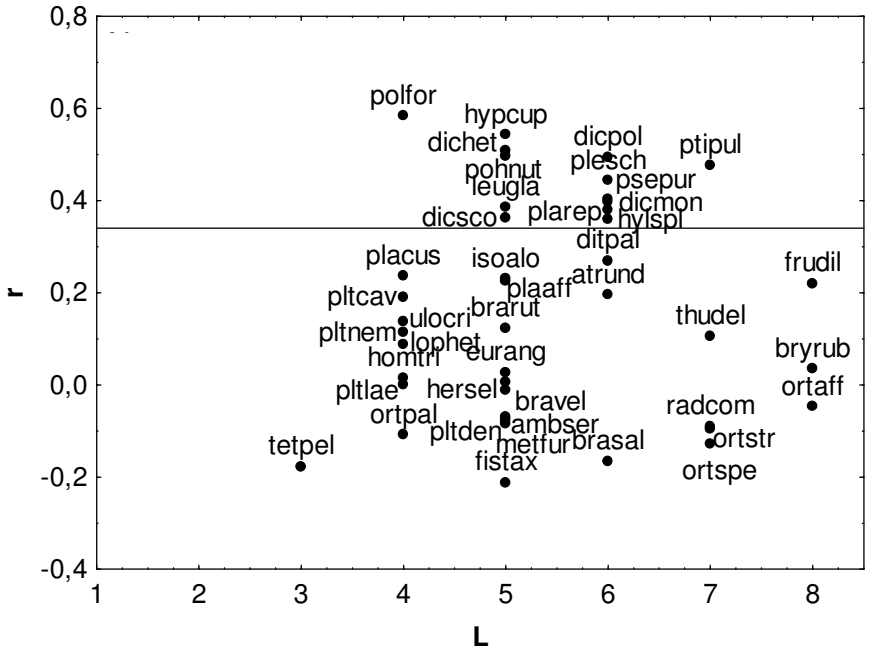


21. ábra. Néhány példafaj borításának (dm^2) korrelációja a relatív diffúz fénnyel (DIFN, %). a) Egy nagyobb térléptékben korreláló lágyszárú faj, a siskanádtippan (*Calamagrostis epigeios*). b) Egy kisebb térléptékben korreláló lágyszárú, a kakicsvirág (*Mycelis muralis*). c) Egy a fénnyel nem korreláló lágyszárú faj, az erdei ibolya (*Viola reichenbachiana*). d) Egy talajlakó moha, a *Polytrichastrum formosum*. e) Az epifiton *Frullania dilatata*. f) Egy fénnyel korreláló fásszárú, az erdeifenyő (*Pinus sylvestris*). g) A fénnyel nem korreláló bükk (*Fagus sylvatica*).

a)

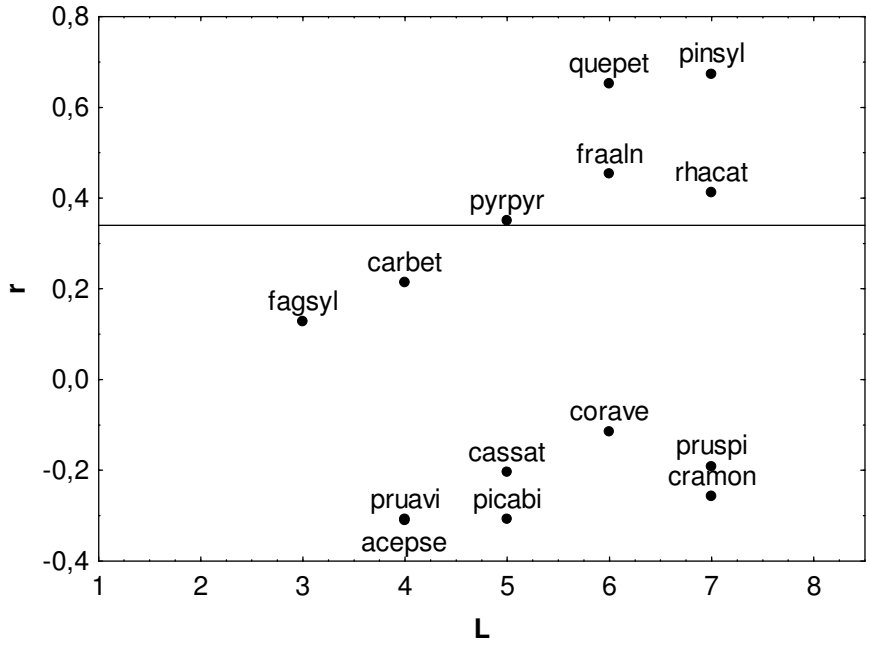


b)



22.a és 22.b ábra. A lágyszárú és moha fajok borítása és a relatív diffúz fény közötti Spearman rang-korrelációs koefficiensek (r) a fajok Ellenberg-féle fényigény-indikátor értékeinek (L) függvényében ábrázolva. a) Lágyszárúak. b) Mohák. A vízszintes vonalak a $p<0,05$ szignifikancia-szintet jelzik. A szignifikánsan korreláló lágyszárú fajok közül (22.a ábra) az aláhúzottak a durvább térléptékben korreláló fajok, míg a félkövérrel szedettek a finomabb léptékben korrelálók. A fajokat a latin nemzetség- és fajnevük első 3-3 betűjével kódoltuk (kivéve: plt = *Plagiothecium*). A teljes neveket lásd a 8-9. táblázatokban.

c)



22.c ábra. A magonc fajok borítása és a relatív diffúz fény közötti Spearman rang-korrelációs koefficiensek (r) a fajok Ellenberg-féle fényigény-indikátor értékeinek (L) függvényében ábrázolva. A vízszintes vonalak a $p<0,05$ szignifikancia-szintet jelzik. A fajokat a latin nemzetség- és fajnevük első 3-3 betűjével kódoltuk. A teljes neveket lásd a 10. táblázatban.

A moha, illetve a fásszárú fajok borítása és a fény közötti korrelációs koefficienseink nem adtak szignifikáns összefüggést a fajok L-értékeivel (n=42, r=0,05, p=0,742, 22.b ábra a mohákra, és n=14, r=0,40, p=0,157, 22.c ábra a fásszárúakra). Fásszárúak esetében azonban a fénnyel korreláló fajok általában magasabb L-értékekkel (6-7) rendelkeztek, mint a nem korreláló fajok (3-4).

5.3. A fény és az aljnövényzet összefüggései egyetlen állományon belül

5.3.1. Leíró eredmények

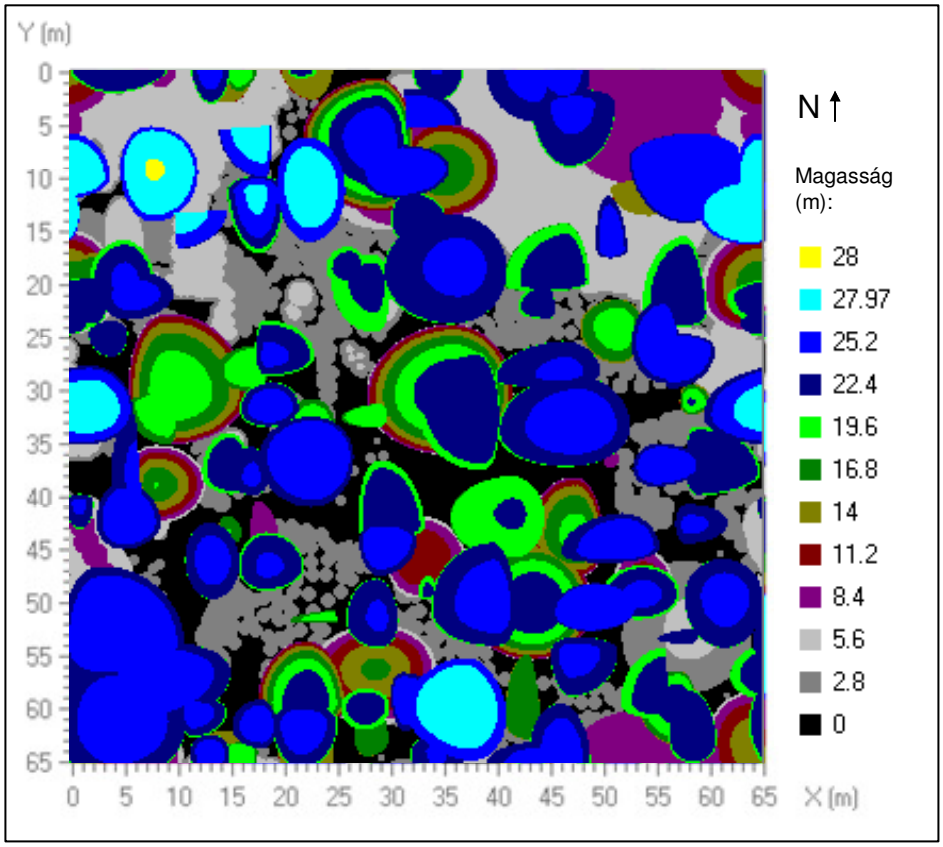
A Szalafői Őserdőben a vizsgált 55x55 m^2-es mintaterületen a gyepszint összborítása 21,99 ± 14,97% volt, a legkisebb borítású kvadrátban 0,28%, a legsűrűbb növényzetűben pedig 72,56% volt a teljes borítás (11. táblázat). A mohák összborítása és szórása 6,42 ± 6,58% volt. A legkevesebb mohát tartalmazó kvadrátban a mohák mindössze a talajfelszín

0,12%-át borították, a legnagyobb borítású kvadrátban pedig elérték a 35%-ot. Az egyes fajok borításainak átlaga 1,5% körül volt a lágyszárúak, és 0,6% körül a fásszárúak esetében. A lágyszárúak közül a vad szeder, a fásszárúak közül pedig a gyertyán borítása volt a legmagasabb. A fásszárú újulatból 11 faj bizonyult elegendően gyakorinak a faj-szintű elemzések elvégzéséhez (11. táblázat).

11. táblázat. A fény mennyisége és az aljnövényzet százalékos borítása a Szalafői Őserdőben kijelölt 55x55 m^2-es mintaterületen.

	Átlag	**Szórás**	**Minimum**	**Maximum**	**Gyakoriság (121 kvadrátból)**
DIFN (%)	7,34	4,41	0,40	22,30	
Gyepszint borítása	21,99	14,97	0,28	72,56	
Mohaszint borítása	6,42	6,58	0,12	35,90	
Lágyszárú fajok borítása					
Ajuga reptans	0,53	1,00	0,00	6,80	62
Athyrium filix-femina	0,16	0,70	0,00	5,40	14
Brachypodium sylvaticum	3,47	5,14	0,00	28,00	102
Carex pallescens	0,57	1,01	0,00	7,20	92
Dryopteris carthusiana	0,17	0,57	0,00	4,80	23
Festuca heterophylla	0,64	1,89	0,00	12,00	47
Fragaria vesca	1,87	2,14	0,00	10,00	99
Mycelis muralis	0,33	0,39	0,00	1,96	98
Poa nemoralis	1,22	3,77	0,00	32,00	54
Rubus fruticosus agg.	7,09	7,02	0,00	32,12	111
Viola reichenbachiana	0,24	0,32	0,00	1,28	97
Fásszárú fajok magoncainak borítása					
Betula pendula	0,09	0,22	0,00	1,52	39
Carpinus betulus	5,12	6,24	0,00	32,00	112
Daphne mezereum	0,05	0,15	0,00	0,88	18
Fagus sylvatica	0,30	0,99	0,00	8,80	47
Frangula alnus	0,05	0,12	0,00	0,92	34
Picea abies	0,03	0,07	0,00	0,40	48
Pinus sylvestris	0,01	0,04	0,00	0,28	31
Prunus avium	0,07	0,17	0,00	1,56	61
Prunus spinosa	0,04	0,16	0,00	1,20	14
Quercus petraea	0,84	0,96	0,00	4,48	110
Viburnum opulus	0,10	0,25	0,00	1,20	26

A relatív fény (DIFN) mennyisége átlagosan 7,34 ± 4,41% volt, a legárnyasabb kvadrátban mindössze 0,40%, a legnyíltabban elérte a 22,30%-ot. A faállomány tRAYci szoftver által készített térképéről észrevehető, hogy maga az állomány viszonylag nyílt, a magasabb fák között kb. 10 méter átmérőjű nyílt részek találhatók (23. ábra). A mintaterület egyes részeit – megközelítőleg 25 méteres átmérőjű foltokban – azonban sűrű, alacsony újulati foltok borítják.



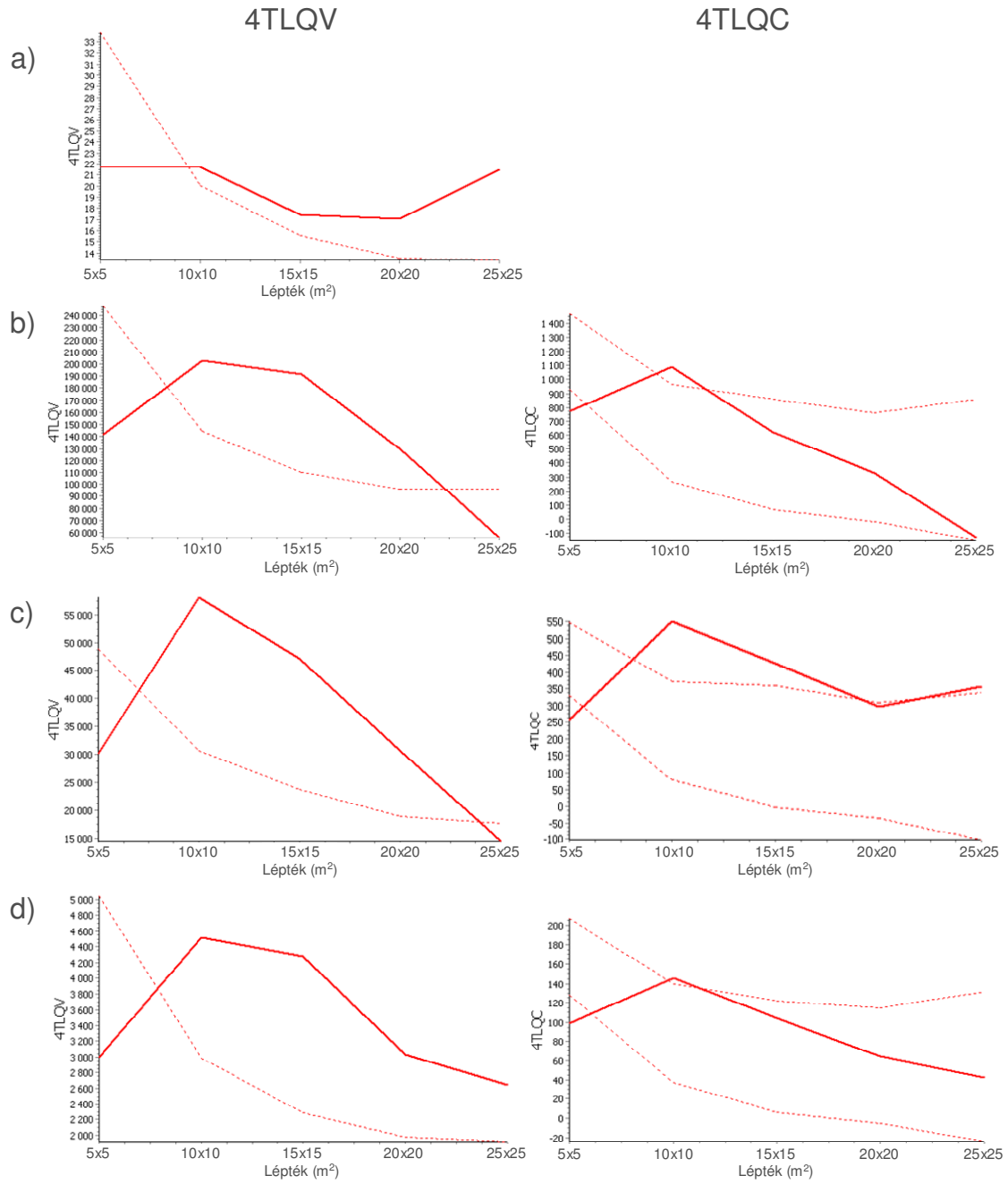
23. ábra. A lombkorona felső felszínének térképe a Szalafői Őserdőben felmért 65x65 m^2-es mintaterületen. A felszínek eltérő magasságait a különböző színek jelölik.

5.3.2. A fény és az aljnövényzet közösségi változói közötti korrelációk, valamint a térbeli mintázatok összefüggése

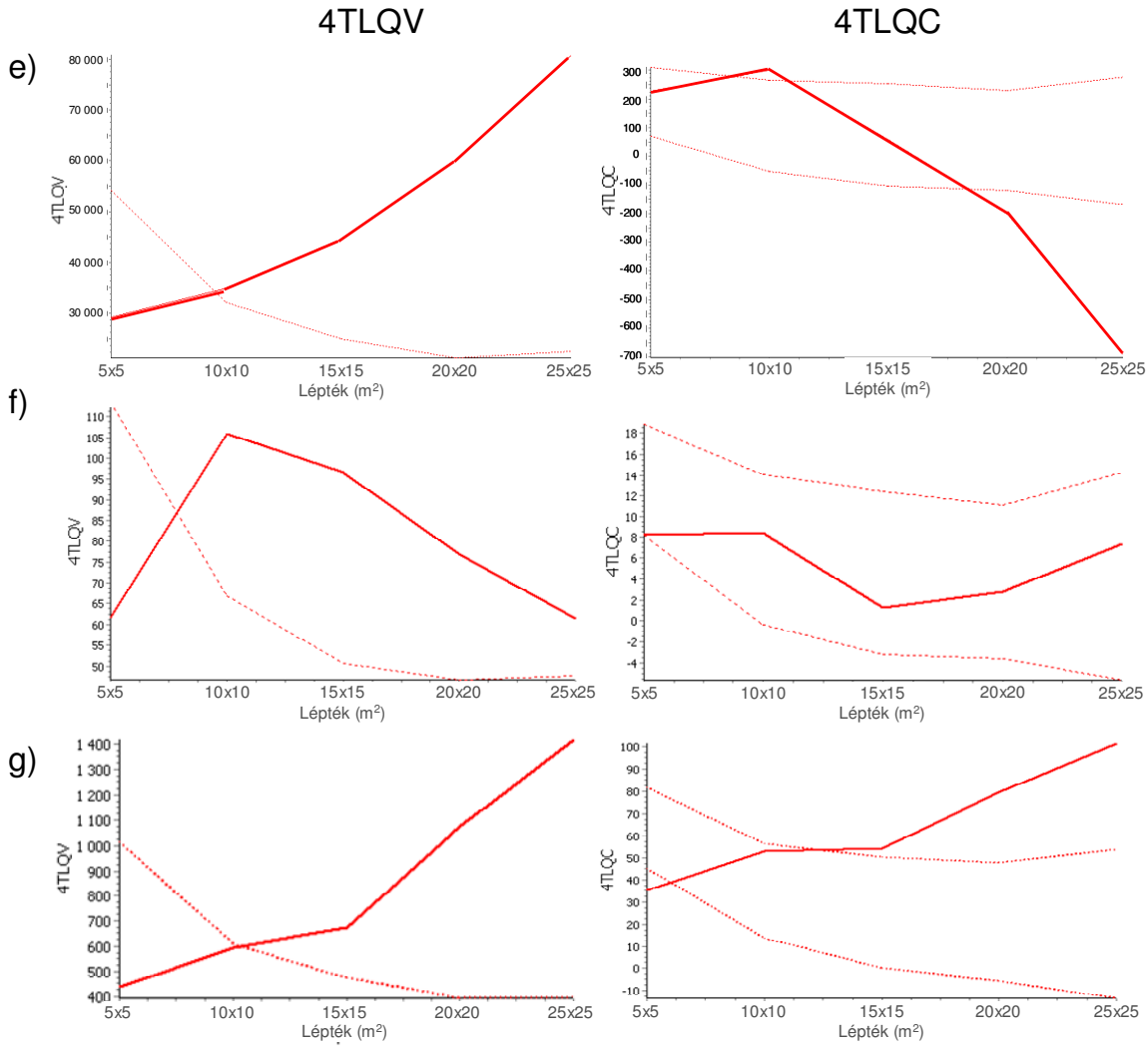
A módosított szabadsági fokokkal számolt Pearson-korrelációk alapján a legfinomabb térléptékben (azaz a 121 darab 5x5 m^2-es kvadrát szintjén) mind a gyepszint, mind a mohaszint összborítása szignifikáns pozitív korrelációt mutatott a relatív diffúz fény mennyiségével ($R=0,459$, $p<0,01$ a gyepszint, $R=0,521$, $p<0,01$ a mohaszint esetében, 12. táblázat).

12. táblázat. A fény mennyisége és az aljnövényzeti változók (borítás-értkek) közti összefüggések a Szalafői Őserdőben kijelölt 55x55 m^2-es mintaterületen, valamint a fajok Ellenberg-féle fényigény-indikátor (L) értéke. Korr. koeff.: Pearson-korreláció a relatív diffúz fény (DIFN) és a különböző aljnövényzeti változók között (* $p<0,05$, ** $p<0,01$, $n=121$), a szabadsági fokok módosított t-teszttel (CRH) korrigálva a térbeli autokorreláció elkerülése érdekében. 4TLQV, 4TLQC: A grafikon csúcsainak térléptéke (m^2) a fény és a különböző aljnövényzeti változók mintázatára végzett elemzések esetében (* $p<0,05$ szintű szignifikáns eltérés a véletlenszerű mintázattól).

Aljnövényzeti változók	**Korr. koeff.**	**4TLQV**	**4TLQC**	**L-érték**
Gyepszint borítása	0,459**	10x10*	10x10*	
Mohaszint borítása	0,521**	10x10*	10x10*	
Lágyszárú fajok borítása				
Van fénnyel összefüggő mintázat				
Brachypodium sylvaticum	0,506**	10x10 - 15x15*	10x10	3
Carex pallescens	0,567**	5x5 - 10x10	10x10	5
Festuca heterophylla	0,412**	10x10*	10x10*	5
Fragaria vesca	0,439**	10x10*	10x10*	7
Poa nemoralis	0,473**	10x10*	10x10*	5
Nincs fénnyel összefüggő mintázat				
Ajuga reptans	0,192	20x20*	5x5 - 10x10	6
Athyrium filix-femina	0,147	5x5	5x5 - 10x10	3
Dryopteris carthusiana	0,087	15x15*	5x5 - 10x10	5
Mycelis muralis	0,273	25x25*	5x5 - 15x15; 25x25	4
Rubus fruticosus agg.	0,269*	25x25*	10x10*	7
Viola reichenbachiana	0,286*	10x10*	10x10; 25x25	4
Fásszárú fajok magoncainak borítása				
Van fénnyel összefüggő mintázat				
Betula pendula	0,439**	10x10*; 25x25*	25x25*	7
Carpinus betulus	0,145	25x25*	25x25*	4
Pinus sylvestris	0,288*	25x25*	25x25*	7
Quercus petraea	0,350*	25x25*	25x25*	6
Nincs fénnyel összefüggő mintázat				
Daphne mezereum	-0,121	25x25*	5x5*	4
Fagus sylvatica	0,066	10x10 - 15x15*	25x25*	3
Frangula alnus	0,040	15x15*	20x20 - 25x25*	6
Picea abies	0,214*	5x5	10x10	5
Prunus avium	0,188*	5x5	10x10	4
Prunus spinosa	-0,038	10x10*; 25x25*	5x5*	7
Viburnum opulus	0,066	5x5	5x5	6



24. ábra. A vizsgált változóink egyedi mintázatait mutató “four term local quadrat variance” (4TLQV) diagramok, valamint a fény és a különböző aljnövényzeti változók mintázatának összefüggését jelző “four term local quadrat covariance” (4TLQC) grafikonok a Szalafői Őserdőben felvett 55x55 m^2-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. c) Mohaszint. d) Egy fényhez kötődő faj, az erdei szamóca (*Fragaria vesca*).



24. ábra (folytatás az előző oldalról). e) A vad szeder (*Rubus fruticosus*). f) Egy árnyéktűrő faj, az erdei ibolya (*Viola reichenbachiana*). g) Egy durvább léptékben aggregált mintázatú fásszárú faj, a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) magoncai.

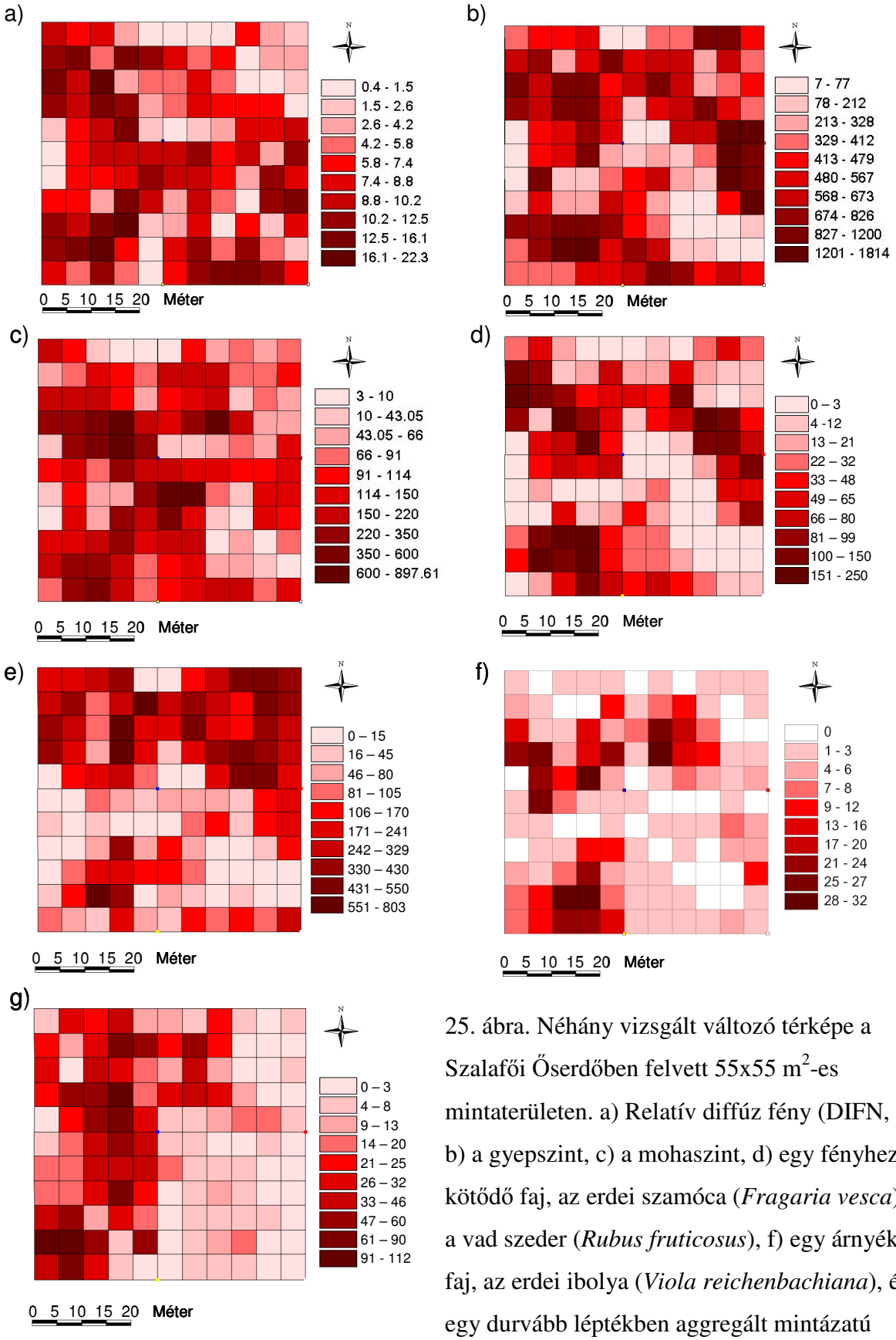
A változók egyedi térbeli mintázatait megvizsgálva a 4TLQV grafikonokon, a relatív diffúz fény esetében két helyen kaptunk magas variancia-értéket: az 5x5 – 10x10-es és a 25x25 m^2-es léptékben (24.a ábra). A gyepszint és a mohaszint grafikonjának csúcsa egyaránt a 10x10 m^2-es léptékben van, vagyis mindkét változóra az ebben a térléptékben aggregált mintázat a jellemző (24.b, 24.c ábra, 12. táblázat). A két borítási érték térképeinek (25.b, 25.c ábra) a fénytérképpel (25.a ábra) való vizuális összehasonlításából kiderül, hogy mind a gyepszint, 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 gyepszint és a mohaszint fénnyel való maximális kovariancia-értéke (vagyis a grafikonok csúcsa) is ugyanabban a léptékben jelentkezik, mint ami a változók egyedi mintázatára is jellemző (azaz a 10x10 m^2-es léptékben, 24.b, 24.c ábra, 12. táblázat). Ez alapján valószínűsíthető, hogy a két közösségi változó mintázatát nagymértékben meghatározza a fény mintázata.

5.3.3. A fény és az egyes fajok közötti korrelációk, valamint a térbeli mintázatok összefüggései

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 fénnyel. A lágyszárúak közül a sápadt sás, az erdei szálkaperje és a ligeti perje (*Poa nemoralis*) esetében volt a legszorosabb a korreláció, de az erdei szamóca (*Fragaria vesca*), a felemáslevelű csenkesz (*Festuca heterophylla*), és kismértékben az erdei ibolya és a vad szeder fényre adott válasza is szignifikáns volt. A magoncok közül a nyír, a kocsánytalan tölgy és az erdeifenyő borításai adták a legerősebb összefüggést a fény mennyiségével, ezeken kívül a luc és a vadcseresznye esetében kaptunk még gyengébb, de még szignifikáns korrelációt.

Az egyes fajok egyedi mintázatát tekintve a legtöbb lágyszárú fajra a finom léptékű mintázat volt jellemző (pl. erdei szamóca, ligeti perje, erdei ibolya, 12. táblázat, 24.d, 24.f ábra), vagyis a 4TLQV grafikonjaik csúcsa a 10x10 m^2-es léptékben jelentkezett. A hölgypáfrány (*Athyrium filix-femina*) esetében nem kaptunk a véletlenszerűtől eltérő mintázatot egyetlen léptékben sem. A sápadt sás 4TLQV grafikonján szintén nem kaptunk szignifikáns variancia-csúcsot, de a mintázata majdnem szignifikáns volt a 10x10 m^2-es léptékben. Néhány faj mintázata durvább léptékűnek bizonyult. A szálkás pajzsika (*Dryopteris carthusiana*) mintázata gyengén szignifikáns volt a 15x15 m^2-es léptékben, az indás ínfű erős szignifikáns mintázatot mutatott a 20x20-as, a kakicsvirág és a vad szeder pedig a 25x25 m^2-es léptékben (24.e ábra). A kovariancia- (4TLQC) elemzések során három lágyszárú faj (felemáslevelű csenkesz, erdei szamóca, ligeti perje) mintázatára kaptunk szignifikáns kovarianciát a fény mintázatával abban a térléptékben, amely a faj saját mintázatára is jellemző volt (10x10 m^2, 12. táblázat). Az erdei szálkaperje és a sápadt sás mintázatának fénnyel való kovarianciája is csaknem szignifikáns volt. Mindkét faj esetében a



25. ábra. Néhány vizsgált változó térképe a Szalafői Őserdőben felvett 55x55 m^2-es mintaterületen. a) Relatív diffúz fény (DIFN, %), b) a gyepszint, c) a mohaszint, d) egy fényhez kötődő faj, az erdei szamóca (*Fragaria vesca*), e) a vad szeder (*Rubus fruticosus*), f) egy árnyéktűrő faj, az erdei ibolya (*Viola reichenbachiana*), és g) egy durvább léptékben aggregált mintázatú fásszárú faj, a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) borítása (dm^2).

fény mintázatával való összefüggés a 10x10 m^2-es léptékben volt a legerősebb, ami egybeesik a fény és a fajok egyedi mintázatának léptékével. A többi lágyszárú faj térbeli elrendeződése nem függött össze a fény mintázatával. Többüknek volt kifejezett aggregált mintázata (ld. erdei ibolya, kakicsvirág, stb.), de a kovariancia-analízis alapján az a fénytől függetlennek bizonyult (24.f ábra). A szeder esetében jelentkezett ugyan egy gyenge szignifikáns kovariancia-csúcs a fénnyel 10x10 m^2-es léptékben, ez a lépték azonban nem egyezett a fajra jellemző foltosság léptékével (24.e. ábra).

A fásszárú fajok magoncaira általában durvább léptékű mintázat volt jellemző (25x25 m^2, 12. táblázat). Kivételt képezett a bükk és a kutyabenge, amelyek kisebb foltokat alkottak (4TLQV grafikonjuk maximuma a 15x15 m^2-es léptékre esett), valamint a luc, a vadcseresznye és a kányabangita (*Viburnum opulus*), amelyek mintázata egyetlen léptékben sem tért el a véletlenszerűtől. A fénnyel való kovarianciát megvizsgálva a nyír, a gyertyán, az erdeifenyő és a kocsánytalan tölgy esetében kaptunk kovariancia-csúcsot is abban a térléptékben, amely a fajok egyedi mintázatára is jellemző volt (vagyis 25x25 m^2-es léptékben, 24.g ábra). A bükk és a kutyabenge mintázata szintén szignifikánsan kötődött a fény mintázatához ebben a térléptékben, de az egyedi variancia-elemzés alapján ezen fajokra a finomabb léptékű aggregáltság jellemző. A farkasboroszlán (*Daphne mezereum)* és a kökény (*Prunus spinosa*) gyenge szignifikáns pozitív összefüggést mutatott a fény mintázatával a legfinomabb léptékben (5x5 m^2), de a rájuk legjellemzőbb 25x25 m^2-es foltok léptékében egy sokkal erősebb negatív kovarianciát kaptunk a fénnyel.

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. vad szeder, erdei ibolya), a térképek alapján is más mintázatúak, mint a relatív diffúz fény (25.a, 25.d, 25.e, 25.af ábra). Az elemzések szerint nagyobb térléptékben aggregált fajok a térképeken is nagyobb foltokat mutatnak (25.g ábra).

A lágyszárúak közül a fényre reagáló fajok fényigény-indikátor értékei rendszerint magasabbak voltak a fényre nem reagáló fajok értékeinél, bár előfordultak kivételek mindkét esetben (pl. erdei szálkaperje, indás ínfű, stb.). A magoncok esetében az egyezés még gyengébb volt, itt a gyertyán mintázata összefüggött a fény mintázatával, de L-értéke alacsony volt, a kutyabenge, a kökény, valamint a kányabangita pedig magas L-értékei dacára nem reagált a fényviszonyokra (12. táblázat).

6. Diszkusszió

6.1. A módszertani eredmények megvitatása

6.1.1. A három vizsgált technika összehasonlítása

Korábbi, közvetlen fénymérésen alapuló vizsgálatok szerint a relatív fényintenzitás zárt lombkoronájú erdőkben rendszerint 6% alatti. Ez egyaránt vonatkozik lombhullató (bükk, nyár, vagy juhar által dominált) és örökzöld, tűlevelű (főleg lucos) állományokra is (Constabel és Lieffers 1996, Emborg 1998, Messier és mtsai 1998). Hazai bükkösökben a halszemoptikás felvételekből számított PACL érték általában 10%-nál alacsonyabb volt zárt lombkorona alatt, de – a lék méretétől függően – 10 és 36% közé emelkedett lékekben (Mihók és Standovár 2005, Gálhidy és mtsai 2006, Mihók és mtsai 2007).

Jelen vizsgálatunkban a kapott átlagos PACL értékek (14% felett) jóval magasabbak voltak, mint a DIFN értéke (2,75%). A modellek esetében a kapott eredmények abszolút értéke nagymértékben függ attól, hogy a modellben használt paramétereknek mekkora értéket adunk. A tRAYci modellnél a PACL értékét jelentős mértékben a fafajok LAD paramétere befolyásolja. A paraméter valós értékeiről azonban rendkívül kevés mért adat áll rendelkezésre (Brunner 1998, MacFarlene és mtsai 2003, Brunner 2004b, Gersonde és mtsai 2004, Lalic és Mihailovic 2004), ráadásul egy adott állományban mért értékek nem feltétlenül érvényesek még ugyanarra a fafajra sem másutt, más időben, eltérő körülmények között. Elméletileg lehetséges lett volna a fajok LAD paramétereit terepen mért levélterület-indexek alapján számítani (Brunner 1998, 2004a), de ez egyrészt rendkívül munkaigényes feladat, másrészt előfeltétele, hogy minden egyes vizsgált fajnak monodomináns állományával rendelkezzük, ami például az elegyfafajok esetében nem áll fenn. Mindezek miatt a tRAYci modell paramétereinek reális beállítása meglehetősen nehéz, és ez okozhatta a kapott magasabb fényértékeket a DIFN értékeihez képest.

A szférikus densziométerrel kapott átlagos lombkorona-záródáshiány érték (10,91%) szintén magasabbnak bizonyult, mint a DIFN átlagos értéke. Ennek oka pedig az lehet, hogy az előbbi nem közvetlenül fény-értéket jelent, hanem – ezzel arányosan ugyan –, de valójában a lombkorona egy szerkezeti paraméterét becsli. Mihók és munkatársai (2007) hazai bükkösökben végzett fénybecslési vizsgálataik során szintén azt tapasztalták, hogy a CO értékei szignifikánsan magasabbak a tRAYci modell vagy a halszemoptikás felvételek alapján

kapott PACL értékeknél, akár zárt lombkorona alatt, akár lékekben végezték az összehasonlítást.

Mivel tehát a PACL és a CO is felülbecsli a valós fényértékeket, a relatív fényintenzitás abszolút jellemzésére (természetesen a közvetlen módszerek mellett) a LAI-2000-rel mért DIFN értékek lehetnek a legalkalmasabbak. A szférikus denziométer által adott CO értékek, és a modellekből számított PACL elsősorban összehasonlító vizsgálatok végzésre használhatók (Comeau és mtsai 1998a, Gendron és mtsai 1998).

A fény heterogenitását illetően a LAI-2000 és a tRAYci modell használhatóbb eredményeket adott, mint a szférikus denziométer. Az általuk számított variációs koefficiensek mind egymással, mind a vad szeder borításával viszonylag erős korrelációt mutattak. Mivel ez minden térléptékben jellemző volt, ezért ezek a változók lehetővé teszik a különféle térléptékekben végzett vizsgálatok összehasonlító elemzését is.

A **LAI-2000** adta a legmagasabb variációs koefficiens-értékeket, vagyis ez a módszer tekinthető a három közül a legalkalmasabbnak a fényviszonyokban mutatkozó finom különbségek detektálására. Hosszú távú, abszolút fénymérési módszerekkel összehasonlítva a LAI-2000 műszer bizonyult az egyik leghasználhatóbb eszköznek a korábbi kutatások során is (Comeau és mtsai 1998a, Gendron és mtsai 1998, Machado és Reich 1999, Engelbrecht és Herz 2001, Ferment és mtsai 2001, Rhoads és mtsai 2004). Elméletileg pontosabb adatok gyűjtésére is lehetőség nyílna a LAI-2000-rel, amennyiben a szenzor látóterét nem 270 fokosra állítjuk be, hanem 180 fokos takarást alkalmazunk, és a mérést más napszakban megismételjük az ellenkező irányban is (Gendron és mtsai 1998). Mivel azonban – ahogy azt az alkalmazott módszerek bemutatásánál említettük – elővizsgálataink során nem tapasztaltuk a többi módszerrel és a szeder-borítással való korreláció számottevő javulását, úgy ítéltük meg, hogy a kevésbé munkaigényes, de szintén jól értékelhető, egyszeri, 270 fokos látóterű mérés is kielégítő. A Plant Canopy Analyzer fontos előnye, hogy erősen árnyas állományokban is jó eredményt ad, ami nem mondható el például a halszemoptikás felvételekről (Chazdon és Field 1987, Roxburgh és Kelly 1995, Machado és Reich 1999). Más kutatások szerint azonban nyíltabb körülmények között (pl. lékek esetében) a LAI-2000 kevésbé nyújt megbízható becslést a fényviszonyokról. Ilyen esetekben más módszerek (pl. a számítógépes fény-modellek, a szférikus denziométer, vagy a halszemoptikás felvételek) használhatóbbak lehetnek (Mihók és mtsai 2007).

A **tRAYci modellt** megvizsgálva azt tapasztaltuk, hogy az nem volt érzékeny a "mérési" pont függőleges pozíciójára (legalábbis az általunk használt 0,5 és 1,3 m magasság esetében). Sem maguk a kétféle magasságra kapott PACL értékek, sem a vad szederrel mutatott

korrelációk nem különböztek szignifikánsan. Ferment és munkatársai (2001) halszemoptikás felvételek és szférikus denziométerrel végzett becslések esetében ezzel szemben azt tapasztalták, hogy a fénymérések jóval érzékenyebbek a mérési pont vertikális, mint a horizontális elmozdítására. Esetünkben a gyengébb érzékenység a függőleges pozícióra azzal magyarázható, hogy legtöbb állományunkban a 0,5 m és az 1,3 m közötti szintben elenyésző volt a növényzet mennyisége az 1,3 méter fölöttihez képest.

Ezzel szemben, amennyiben a modellben a "mérési" pontok számát a horizontális síkon belül megnöveltük (kvadrátonként egyetlen pontról öt pontra), a PACL és a vad szeder borítása között számottevően erősebb korrelációkat kaptunk. Az összefüggések még a DIFN értékek és a szederborítás közötti korrelációknál is némileg szorosabbak lettek, szinte bármelyik térléptéket vizsgáltuk is. Mindezek azt mutatják, hogy a tRAYci segítségével is kaphatunk a LAI-2000-hez hasonló, vagy annál jobb eredményeket, viszont nem könnyű megtalálni a modell megfelelő beállításait.

Viszonylag jó modelleket lehet azért létrehozni bizonyos egyszerűsítések alkalmazásával is. Használható eredményeket kaphatunk például anélkül, hogy terepi méréseket végeznénk a fafajok LAD értékeinek meghatározására. Ugyanígy elegendő lehet csak vizuálisan becsülni a lombkoronák "kéreg" részének (shell) vastagságát, (azaz, hogy a korona teljes magasságának hány százalékát teszi ki az a külső réteg, amelyben a levelek többsége elhelyezkedik). Továbbá a lombkorona-vetület mérésénél nem feltétlenül szükséges lombkorona-tükröt alkalmazni a lombkorona szélének pontos meghatározásához. Vizsgálataink során elegendőnek bizonyult a vizuális becslés, ami jelentősen csökkentette a felvételezés munka- és időigényét, és így növelte a nagyszámú mintavétel elvégzésének esélyét. Mindezek megegyeznek Gersonde és munkatársai (2004) tapasztalataival, akik a tRAYci modell segítségével elvégezték a fény becslését ugyanazon állományra részletes, mért adatokkal és különféle paraméterek egyszerűsítésével, és azt találták, hogy ezek többsége kevéssé csökkentette a modell erejét. A LAI-2000-hez és a denziométerhez képest a modell nagy előnye, hogy a mintavételi pontok finomabb felbontású hálózatához nem igényel terepi többletmunkát. A tRAYci modell másik hasznos tulajdonsága, hogy – szemben a másik két módszerrel – segítségével számítható a direkt fény mennyisége is, ami szintén jelentős lehet az aljnövényzet szempontjából (Collins és mtsai 1985).

Minden esetben a **szférikus denziométer** adta a leggyengébb korrelációt a vad szeder borításával, de e módszer esetében is kaptunk szignifikáns összefüggéseket. A lombkorona-záródáshiány (CO) értékeinek volt a legalacsonyabb a variációs koefficiense, vagyis ez a módszer a legkevésbé alkalmas az egyes pontok között jellemző finom fényértékbeli

különbségek kimutatására. Mindez a módszer jellegéből adódik, hiszen ez esetben nem mért, csak becsült értékekről van szó, így kevésbé várható el, hogy megbízható eredményt adjon (Comeau és mtsai 1998a, Engelbrecht és Herz 2001, Ferment és mtsai 2001). Ugyanakkor nagyon egyszerűen, gyorsan végezhető, és olcsó eljárásról van szó, ezért amennyiben nagyszámú mintaterületről kell adatokat gyűjtenünk, mégis érdemes lehet ezt használni (Comeau és mtsai 1998a, Englund és mtsai 2000). A becslés szubjektív volta miatt a denziométerrel kapott adatok összehasonlíthatóságát növeli, ha egyetlen személy végzi a számolást minden mintavételi pontban (Comeau és mtsai 1998a). Ugyanakkor saját vizsgálataink esetében – mivel ez nem volt megvalósítható – több különböző operátor is használta az eszközt. A becslések eltérése azonban minimalizálható volt egy közös "begyakorlással" a felvételezés kezdetén.

Kutatásunk során célunk a fényviszonyok jellemzése volt nagyszámú, különböző erdőtípusban. Ilyen esetekben nagy munka- és időigényű technikák a gyakorlatban nem kivitelezhetőek. Eredményeink azonban megmutatták, hogy mindhárom vizsgált módszer alkalmazható bizonyos egyszerűsítésekkel, amelyek számottevően gyorsítják a terepi felvételezést, de az eredmények használhatóságát kevéssé rontják. A módszerek alkalmazásának további gyakorlati szempontjait (költségek, szükséges időjárás, stb.) számos tanulmány elemzi (Comeau és mtsai 1998a, Gendron és mtsai 1998, Engelbrecht és Herz 2001, Mihók és mtsai 2007).

Meg kell továbbá említenünk, hogy az egyes módszerek megbízhatósága nagyban függ a vizsgált állomány sajátságaitól (fényviszonyok, heterogenitás, stb., Gendron és mtsai 1998). Jelen kutatásban mérsékelt övi elegyes erdőkben dolgoztunk, de ezen kategórián belül igyekeztünk a faállomány-szerkezet és -összetétel szempontjából minél szélesebb skálát lefedni. Más erdőtípusokban azonban további összehasonlító elemzésekre lehet szükség.

6.1.2. A fény átlagának és heterogenitásának hatása

Mivel egy adott növényegyed fotoszintézisének hatásfokát az adott pontba lejutó fény mennyisége határozza meg, azt gondolhatnánk, hogy egy adott területet a növényzet szempontjából a fény átlagos mennyiségével tudunk a legjobban jellemezni: minél több fény jut át a lombkoronán, annál több növény lesz az aljnövényzetben. Kutatásunk során azonban a fényértékek heterogenitása (amelyet a variációs koefficiensekkel fejeztünk ki), a fény átlagértékeinél jóval erősebb korrelációkat adott, akár a különböző módszerekkel nyert fényértékeket hasonlítottuk össze, akár a szeder borításával való összefüggéseket elemeztük.

Ennek egyik magyarázatául szolgálhat, hogy a vizsgált állományok sokkal jobban különböztek egymástól a fényviszonyok heterogenitásának mértékében, mint az aljnövényzet szintjére lejutó fény átlagos mennyiségében (amely a legtöbb állomány esetében elég alacsony volt). Minden állomány viszonylag zárt lombkoronával rendelkezett, de szerkezetükben jelentős eltérések mutatkoztak. Ezek az eltérések a fény szempontjából leginkább a heterogenitás mértékében jelentek meg, így ez a változó erősebb korrelációkat tudott adni, mint az átlagértékek.

A fény-heterogenitás szederborítással mutatott erősebb korrelációinak másik oka a faj sajátságaiban keresendő. A vad szeder klonális növekedésű faj (Klimes és mtsai 1997), amely gyorsan növő, föld feletti indáival a fényviszonyokhoz jól tud alkalmazkodni (fény-árnyék növény, Collins és mtsai 1985). Ennek köszönhetően ez a növény akkor is viszonylag nagy borítást képes elérni az aljnövényzetben, amikor az állomány átlagos megvilágítottsága alacsony, de előfordul benne néhány világosabb folt (Collins és mtsai 1985, Whigham 2004, Fotelli és mtsai 2005, Mountford és mtsai 2006). Vizsgált állományaink – ahogy azt említettük – viszonylag zárt lombkoronával rendelkeztek, így a fényviszonyok heterogenitását bennük elsősorban nem a nagy lékek határozták meg, hanem inkább a lombkorona fafajösszetétele, valamint a második lombszint és az újulati szint jelenléte illetve hiánya. A szeder ezekre a finom térbeli eltérésekre is érzékenynek bizonyult, ez okozhatta, hogy a fény heterogenitásával erősebb összefüggést mutatott, mint az átlagos mennyiségével. Egyes esetekben tehát – a tanulmányozott állományok szerkezetétől és összetételétől, valamint a vizsgált aljnövényzeti változótól függően – érdemes lehet nem csak a fény mennyiségét, hanem annak heterogenitását is tekintetbe venni.

6.1.3. A térlépték kérdése

A különböző fénybecslési módszerekkel kapott fényértékek közötti korrelációk erőssége lineárisan növekedett a térléptékkel, és maximumát rendszerint a legdurvább térlépték (30x30 m^2) esetében érte el (néhány esetben már a 20x20 m^2-es léptékben). Feltételezhető, hogy minél több adatból becsüljük a fényt (vagyis minél nagyobb a használt térléptékünk), annál jobban növekszik a becslés pontossága, és így egyre hasonlóbbak lesznek a különféle módszerekkel kapott eredmények. Az 5x5 m^2-es térlépték esetében egyetlen módszer-pár sem korrelált szignifikánsan. Ez a térlépték (azaz a mintaterületenként egyetlen mintavételi pont) tehát valószínűleg nem alkalmas az aljnövényzet fényviszonyainak jellemzésére. Technikai okokból kifolyólag ugyanazon pontban a különböző módszerekkel máskor zajlott a

mintavétel, emiatt kismértékű eltérések lehettek a mérési pont lokalizációjában. Mivel az újulat lombozata a mérési ponthoz igen közel is lehetett, ezért ezek a kis pozícionális különbségek is nagy eltérést okozhattak az adott pontban mért fénymennyiségben. A modell pedig (ahol természetesen nem konkrét terepi fénymérésről volt szó), a lombkoronák szerkezetét illető egyszerűsítések miatt nem alkalmas az egyetlen konkrét pontban jellemző fénymennyiség pontos meghatározására. Mindemellett a különböző technikák során használt eltérő látószög is befolyásolja azt, hogy egy adott pontra milyen fényértéket becsül az adott eljárás. Ezek az eltérések jóval kevésbé lesznek fontosak, ha több mintavételi pontból álló hálózattal dolgozunk. Eredményeink alapján a vizsgált indirekt módszerek sokkal inkább alkalmasak különböző erdőállományok fényviszonyainak összehasonlítására, mint a finom léptékű fénymintázat kimutatására egyetlen állományon belül. Ez a megfigyelés összhangban van korábbi módszertani kutatásokkal, amelyek összehasonlító vizsgálatokat végeztek állományokon belül és állományok között (Engelbrecht és Herz 2001, Ferment és mtsai 2001).

A fényértékek és a vad szeder borítása közötti korrelációk – szemben a fényértékek egymás közötti korrelációival – a növekvő térbeli léptékek során nem lineáris, hanem uni-, vagy bimodális választ adtak. Így ez nem magyarázható a fenti módon csupán azzal, hogy a felvett adatok számának növekedésével nő a becslés pontossága is. Feltételeznünk kell, hogy a szeder borítása valóban egy köztes térléptékben illeszkedik legjobban a fényviszonyokhoz. Mint klonális fény-árnyék növény, amelynek rametjeit a föld felszínén kúszó, vízszintes indák kötik össze, a fény térbeli heterogenitására a szeder leginkább foltjainak szerkezeti módosításaival tud reagálni (azaz új rametek létrehozásával és régiek elhalásával, Klimes és mtsai 1997). Ahhoz, hogy megvizsgálhassuk, hogy a szederborítás és a fény kapcsolata hogyan függ a térléptéktől, először nézzük meg a borítás és a fény léptékfüggését külön-külön (16. ábra)!

A szeder százalékos borítása a 15x15 m^2-es térléptékig növekszik a mintanégyzet nagyságával. Efölött a lépték fölött azonban nem változik számottevően. A szeder borítása az állományokban rendszerint viszonylag alacsony, mintázata pedig aggregált volt. Kis mintanégyzetet alkalmazva így kevés esélyünk volt arra, hogy beleessen egy szeder-folt. A mintanégyzet (azaz a térlépték) növelésével egyre több esetben találtunk bele a szeder polikormonjaiba, így a borítás, és annak szórása növekedett. Mivel a 15x15 m^2-es térlépték fölött már nem változik a borítás, feltételezhetjük, hogy a szeder foltjai ennél a méretnél kisebbek, és e lépték fölött már ismétlődik a mintázata.

A PACL, a DIFN és a CO heterogenitása monoton növekedett az alkalmazott térléptékkel. Ennek oka az lehet, hogy növelve a mintavételi pontok számát egyre több olyan pontot "kapunk el", amely fölött – a lombozat és az újulati szint szabálytalanságai miatt – éppen nagyon zárt vagy nagyon nyílt a lombkorona. Ezek az átlagostól eltérő helyek pedig növelik a fény heterogenitásának mértékét.

Vizsgáljuk meg ezután a két változó, a fény és a szederborítás korrelációját a lépték függvényében! Amennyiben csak kvadrátonként egy mintapontot veszünk, a korrelációs koefficiens mindhárom technika (LAI-2000, tRAYci és a denziométer) esetében a 20x20 m^2-nél éri el a maximumát. A legerősebb összefüggést tehát egy klonális faj borítása és a fény heterogenitása között olyan térléptékben kapjuk, amely némileg nagyobb a faj foltjainak méreténél. Ezzel szemben, ha a tRAYci segítségével kvadrátonként 5 pontból számítjuk ki a kvadrát átlagos fénymennyiségét, nagyon erős korrelációt kapunk a fény és a szederborítás között már finomabb (5x5 és 10x10 m^2-es) térléptékben is. Ezt azzal magyarázhatjuk, hogy ebben az esetben finom felbontású információt kapunk a fényviszonyokról, és ehhez jobban hozzáilleszthető a szeder borítása.

6.2. A fény és az aljnövényzet összefüggései

6.2.1. Általános megállapítások

Kutatásaink során sikerült szignifikáns összefüggéseket kimutatnunk az erdőben uralkodó relatív diffúz fénymennyiség és az aljnövényzet egyes változói között. Mind a fény mennyisége, mind pedig térbeli mintázata jelentős hatással van az aljnövényzet különböző növénycsoportjaira. Az összefüggések azonban eltérőek aszerint, hogy

- mely növénycsoportot vizsgáljuk (lágyszárúakat, mohákat vagy fásszárú magoncokat),
- annak milyen változóját (valamely közösségi jellemzőt, vagy egy-egy kiválasztott faj borítását),
- valamint hogy milyen térbeli léptékben zajlik a vizsgálat (állományok között vagy egyetlen állományon belül, illetve mekkorák a mintanégyzetek).

A kapott eredményeket annak tudatában kell értékelnünk, hogy bár szinte magától értetődően a növények számára fontosak a fényviszonyok, a fény hatásának precíz kimutatása a legtöbb esetben mégsem egyszerű feladat. Egyrészt – ahogy azt a módszertani fejezetekben

kifejtettük – számos technikai, metodikai probléma nehezíti a növények számára releváns fény-változó mérését. Másrészt egyéb környezeti háttértényezők hatása sokszor elfedi a fény hatását. Ilyenek lehetnek – az irodalmi áttekintésben részletezett – erdőtörténet és a múltbeli tájhasználat, valamint annak változásai (Moe és Botnen 1997, Verheyen és mtsai 2003, Bartemucci és mtsai 2006, Winter és Möller 2008), vagy az erdő típusa (Fekete 1974, Draskovits és Ábrányi 1981, Härdtle és mtsai 2003). Fontos, az aljnövényzet sajátságait befolyásoló tényező még a fajok kolonizációs dinamikája (Brunet és von Oheimb 1998, Bossuyt és mtsai 1999) valamint a faállomány által meghatározott egyéb abiotikus faktorok (pl. talaj, mikroklíma, Huebner és mtsai 1995, Larsson és mtsai 2001). Sok esetben a talajviszonyok és a topográfia az aljnövényzet számára döntőbb hatással bírnak, mint a fényviszonyok (Collins és Pickett 1987, Augusto és mtsai 2003, Lenière és Houle 2006). Chen és munkatársai (2004) kutatása során észak-amerikai nyarasokban az aljnövényzet legtöbb faja árnyéktűrőnek bizonyult, így számukra a tápanyagok elérhetősége és a páratartalom meghatározóbb volt. Thomsen és munkatársai (2005) azt tapasztalták, hogy az aljnövényzet fajösszetételét elsősorban a faállomány befolyásolja indirekt módon, olyan faktorokon keresztül, mint például a fényviszonyok, de a topográfiai, az antropogén és a térbeli tényezők is hasonlóan jelentősek voltak.

Eredményeink közül nézzük először a fény hatását a **közösségi jellemzőkre**! A 34 állományra végzett redundancia-analízisek során a fény mindhárom növénycsoport (lágyszárúak, mohák, magoncok) borítása esetében a variancia viszonylag nagy hányadát (9%-tól 15,0%-ig) magyarázta, vagyis a relatív diffúz fény átlagos mennyisége az állományban mindhárom közösség összetétele szempontjából meghatározó. Más hasonló kutatások során még a legfontosabb környezeti háttérváltozók is hasonló, vagy alacsonyabb magyarázó erővel bírtak az edényes fajok, valamint a mohák esetében (Aude és Lawesson 1998, Aude és Poulsen 2000).

Amennyiben a három növénycsoport összborításának és fajszámának fénytől való függését vizsgáljuk, egymásnak látszólag ellentmondó eredményeket tapasztalunk, mind a különböző növénycsoportokat összehasonlítva, mind az állományok között és az egyetlen állományon belüli összefüggések tekintetében. Ezek részletes magyarázatára az egyes növénycsoportok taglalásánál térünk ki.

Az **egyedi fajok borításának** fénytől való függését vizsgálva a 34 állományunkban mindhárom növénycsoporton belül altípusokat sikerült létrehozni a fényre adott válasz erőssége és térléptéke alapján. Mindhárom közösségen belül kijelölhetőek voltak olyan fajok, amelyek a csoport összborításánál szorosabb korrelációt mutattak a fénnyel. Ezeket az erős

összefüggéseket azonban az összborítások esetében elfedték azok a fajok, amelyek borítása független volt a fénytől, az összborításba azonban természetesen beleszámítottak. A lágyszárú és fásszárú fajok megközelítően hasonlóan viselkedtek az Őserdőn belül, finom léptékben is, mint állományok közötti léptékben. Itt is elkülöníthetőek voltak azon fajok, amelyek mintázata követte a fény mintázatát, illetve azok, amelyeknek lehetett ugyan szabályos mintázata, de az a fénytől függetlennek bizonyult. A mintázatok összefüggései leolvashatók voltak a kovariancia-grafikonokról, de azokat rendszerint alátámasztotta a fénymintázat térképének és a borítási térképeknek a vizuális összehasonlítása is. Az Ellenberg-féle fényigény-indikátor értékek jól jellemezték az edényes fajok fényviszonyokra való reagálását, de a mohák és a fásszárúak esetében nem volt igazán jó az egyezés.

6.2.2. A Szalafői Őserdő fénymintázatának sajátságai

A finom léptékű mintázatelemzésnek terepet adó Szalafői Őserdő a 34 állomány közül a legnagyobb átlagos megvilágítottsággal rendelkezett. Ez nyilvánvalóan nem független attól, hogy az egyik leginkább természetközeli, erdészeti beavatkozással hosszú idő óta nem bolygatott területről van szó, szemben a legtöbb állományunkkal, amelyeknek szinte mindegyikében valamiféle erdőgazdálkodás zajlik. A fényviszonyokra nem csak a nagy átlagos megvilágítottság volt jellemző, hanem az igen nagy heterogenitás is (0,4 és 22% közötti értékeket vett fel a kvadrátokban mért relatív diffúz fény). Zárt, gazdasági erdőkben a bolygatatlan részek és a lékek között szokott ekkora különbség lenni a fényviszonyokban. Az itt tapasztalt nyílt foltok azonban mégsem tekinthetők hasonlónak például egy zárt gazdasági bükkös lékjeihez, noha méretük néha meghaladja a rendszerint egy lék minimális méretének tekintett 5 méteres átmérőt (Collins és mtsai 1985). Canham (1989) szerint a lékek nagy területre hatással vannak önmaguk körül, eszerint a megközelítés szerint ebben az állományban nem is fordulnának elő léktől független, zárt részek. Az Őserdőnek ezek a nyíltabb részei aljnövényzetükben sem emlékeztetnek a zárt erdők lékjeire, bennük nem a tipikus vágásnövények, lék-fajok szaporodnak fel, mint egy monodomináns gazdasági bükkös lékjeiben (Gálhidy és mtsai 2006).

Más kutatások is igazolták, hogy az idősebb, természetes dinamikájú erdőkben az öreg fák elhalása és a lombkorona-szint heterogénné válása miatt igen változatosak lesznek a fényviszonyok is (Frazer és mtsai 2000, Roburn 2003), amely az aljnövényzet térbeli heterogenitását is maga után vonja (Chazdon 1988). Roburn (2003) szerint a lombkorona záródáshiányának térléptékét olyan tényezők határozzák meg, mint a felső és az alsó

lombszint, illetve az újulat egyedeinek egymástól való távolsága, az ágrendszerek mintázata, a levelek alakja és irányultsága, valamint a fafajösszetétel. Vizsgálatunk során a relatív diffúz fény két térbeli léptékben is foltos mintázatot mutatott, 10x10 és 25x25 m^2-nél. Feltehető, hogy a nagyobb léptékű mintázatot 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. Ezt jól alátámasztja a tRAYci modell által rajzolt térkép is (23. ábra), amelyen jól látszanak az újulat kiterjedt foltjai, valamint a lombkorona-szint fáinak finomabb felbontásban elkülönülő példányai.

6.2.3. A fény hatása a lágyszárú aljnövényzetre

Az állományok közötti vizsgálat esetében a lágyszárúak **összborítása** – szemben a **fajszámukkal** – nem mutatott szignifikáns korrelációt a relatív diffúz fény mennyiségével. Ennek egyik lehetséges magyarázatául szolgálhat, hogy a tápanyagszegény, savanyú talajok a fénytől függetlenül mindenhol limitálták a lágyszárú borítást. A borítás fénytől való függetlenségét okozhatta az is, hogy még a legvilágosabb állományokban is viszonylag alacsony volt a fény mennyisége (a mintaterületenkénti átlag sehol nem érte el a 8%-ot), így az még ezeken a területeken is limitáló tényezőként léphetett fel. Ez a megvilágítottság még nem volt elegendő ahhoz, hogy a lékekben, vágásterületeken rendszerint eluralkodó fényigényes fajok elszaporodjanak, és nagy összborítást eredményezzenek, viszont már több faj megtalálta az életfeltételeit, mint a teljesen sötét állományokban. Emellett a nagyobb megvilágítás bizonyos állományokban az eltérő fafajösszetétel (pl. kevesebb bükk és luc) következménye is lehetett, ami maga után vonhatta a fajgazdagabb lágyszárú-szintet, nemcsak a fényviszonyok miatt, hanem például az avar-, a talaj- és a nedvességviszonyok sajátságai miatt is.

Ugyanezen adatokat – kibővítve számos más háttérváltozóval – általánosított lineáris modellekkel elemezték Ódor és munkatársai (2009), akik szintén azt tapasztalták, hogy a fény fontos magyarázó változója a lágyszárúak fajszámának, de az összborításuknak nem. Hasonló jelenségre mutattak rá Standovár és munkatársai (2006), valamint Moora és munkatársai (2007) is, amikor kutatásaik során az aljnövényzet mintázatának diverzitását (béta diverzitás, Magurran 2004) érzékenyebbnek találták a faállomány szerkezeti sajátságaira, mint a borítást. Ezzel szemben Bartemucci és munkatársai (2006) boreális elegyes erdőkben azt állapították meg, hogy a lágyszárúak funkcionális sajátságai (pl. magasság) szorosabb összefüggést mutatnak a fényviszonyokkal, mint akár a fajszám, akár a borítás.

Amennyiben csak egyetlen állományon, a Szalafői Őserdőn belül vizsgáltuk a fény hatását, némileg a fentiekkel ellentétes eredményt kaptunk. (Ebben az esetben, mivel itt csak célzottan bizonyos fajokat érintett a felmérés, a fajszámot nem elemeztük, illetve az összborítást is csak a fásszárúakkal együtt – „gyepszint-borítás" – becsültük a kvadrátokban.) Ezen vizsgálat során azt tapasztaltuk, hogy a gyepszint összborítása igen szoros korrelációt mutat a relatív diffúz fény mennyiségével. Az összefüggés erősebbnek bizonyult, mint a legtöbb faj egyedi borításának fénytől való függése. A fentiek tekintetében ez némileg meglepő, hiszen előzetes feltételezéseink szerint a teljes borítás számos árnyéktűrő, a fénytől független borítású fajt is magában foglal, ami miatt az összborításra gyengébb összefüggést kellene kapnunk, mint fényigényes fajokra önmagukban. Elképzelhető azonban, hogy itt már jelen voltak olyan magas megvilágítottságú kvadrátok (a maximum 22% felett volt), amelyekben egy vagy több fényigényes faj (pl. erdei szálkaperje, sápadt sás) már nagymértékben el tudott szaporodni, illetve a legtöbb faj számára ez a fénymennyiség már elegendő volt borításának növekedéséhez. Számos erdei növény esetében ugyanis 20%-os relatív megvilágítottság körül található a szaturációs pont, vagyis ilyen megvilágítottságnál már elérik fotoszintézisük maximális hatékonyságát (Thomas és Packham 2007). A gyepszint borítása nemcsak a kvadrátok szintjén korrelált a fény mennyiségével, hanem a két változó térbeli mintázata is hasonlóan alakult. A gyepszint mintázatára a 10x10 m^2-es lépték volt a jellemző, ami megegyezik a fény mintázatának léptékével. Hogy nem csak a lépték nagysága hasonló, hanem a gyepszint borítása ténylegesen követi a fény finomabb léptékű mintázatát, azt jól mutatja, hogy a 10x10 m^2-es a léptékben a gyepszint és a fény kovarianciáját leíró 4TLQC grafikon is szignifikáns csúccsal rendelkezik (24.a, 24.b ábra). Megerősíti ezt az eredményt a két térkép hasonlósága is (25.a, 25.b ábra).

Roburn (2003) észak-amerikai, hegyvidéki idős erdőkben azt tapasztalta, hogy bár a környezeti változók térbeli struktúrája igen meghatározó az aljnövényzet szempontjából, a fény mintázata kevésbé volt fontos több más háttérváltozónál. Megállapításai szerint a fény az általa mért tartományban (0,3-31,1%-os relatív fény) nem jó prediktora az aljnövényzet összetételének és biomasszájának, ilyen jellegű predikciókhoz tágabb intervallumra lenne szükség. Ez ellentétben áll saját tapasztalatainkkal, igaz, Roburn kutatásait folyóparti erdőkben végezte, ahol a vízparttól való gradiens volt a legmeghatározóbb (és így valószínűleg más hatásokat elfedő) háttérváltozó. Szintén nem a fény bizonyult a legfontosabb háttérváltozónak a lágyszárúak mintázata szempontjából Yanitskaya (1994) munkájában. Az általa vizsgált mérsékelt övi lombos erdőkben a fák gyökérzete, valamint a vaddisznótúrások adták meg azt a mintázatot, amelyet a lágyszárú közösség is követett.

Áttérve az **egyes fajok egyedi viselkedésére**, a 34 állományunkat összehasonlítva azt tapasztaltuk, hogy – szemben a teljes lágyszárú borítással – számos lágyszárú faj borítása szoros összefüggést mutatott a fényviszonyokkal. Ez megerősíti azt is, hogy módszertani vizsgálataink során szerencsésebb volt egyetlen fényre reagáló fajt (a vad szedret) választani a fényviszonyok indikátoraként, mint az aljnövényzet összborítását. A lágyszárúakon belül három csoportot sikerült elkülönítenünk a fényre adott válaszuk alapján. Az árnyéktűrő fajok mellett a fénnyel összefüggő fajok két elkülönült csoportot alkottak aszerint, hogy milyen térléptékben mutatták a legszorosabb korrelációt a relatív diffúz fény mennyiségével. A három funkcionális csoport jól láthatóan elkülönült az RDA diagramján is, a fényt jelképező első tengely mentén. A kapott eredmények jól illeszkednek Collins és munkatársai (1985) csoportosításához (fény-, fény-árnyék és árnyéknövények). A hazai vizsgálatok közül Gálhidy és munkatársainak (2006) sikerült az erdei lágyszárú fajokat csoportokba sorolni aszerint, hogy zárt lombkorona alatt, kisebb vagy nagyobb lékekben, illetve azok mely részén jelennek meg elsősorban. Bár vizsgálatukat hegyvidéki bükkösben végezték, az átfedő fajok esetében hasonló eredményeket kaptunk, mint ők.

A mi első csoportunk fajainak borítása durvább térléptékben (20x20 vagy 30x30 m^2) korrelált a fény mennyiségével. Ez a kategória Collins és munkatársai (1985) fénynövényeinek feleltethető meg. Ugyanakkor ez a csoport önmagában sem homogén. Az ide tartozó fajok többsége egyszikű, és nem is tipikus erdei növény, hanem inkább nedves rétek fajai (pl. fehér tippan - *Agrostis stolonifera,* békaszittyó - *Juncus effusus*, gyepes sédbúza - *Deschampsia cespitosa*) vagy vágásterületek növényei (pl. siskanádtippan). Általánosan jellemző rájuk, hogy a legárnyékosabb területeken, a teljesen zárt lombkorona alatt rendszerint nem fordulnak elő, megtelepedésükhöz és fennmaradásukhoz viszonylag nagy kiterjedésű nyílt területeket igényelnek. Ellenberg-féle fényigény-indikátor értékeik magasak, ami jól jelzi, hogy ezeket a lágyszárúakat a szakirodalom fényigényes fajoknak tekinti (Ellenberg és mtsai 1992). Ebbe a funkcionális csoportba sorolható a rétek, vágásterületek fajai mellett néhány olyan lágyszárú is, amelyek elsősorban a savanyú talajú erdőket preferálják (pl. orvosi veronika - *Veronica officinalis*, közönséges hölgymál). Mivel kutatási területünkön a savanyú talajú erdők rendszerint nyílt, fényben gazdag erdeifenyves állományok voltak, így ezen fajok fénnyel mutatott pozitív korrelációja indirekt kapcsolat eredménye is lehet.

Másik, fényre reagáló csoportunk finomabb (10x10 vagy 15x15 m^2-es) térbeli léptékben korrelált a legerősebben a fény mennyiségével. Ilyenek voltak például az erdei szálkaperje, az erdei szamóca, vagy a kakicsvirág, de ide tartozott a későbbiekben még részletesen elemzett

vad szeder is. Ezen fajok foltjainak térléptéke egybeesik a mérsékelt övi erdőkben egy vagy néhány fa kidőlése okozta lékek általános méretével (Kenderes és mtsai 2008). Ez a funkcionális csoport hasonló Collins és munkatársai (1985) fény-árnyék növényeihez. Tagjai tipikus erdeinek tekintett fajok, amelyek alacsony relatív megvilágítottság mellett is képesek túlélni, de tömegességük jelentősen nagyobb a lékekben, mint a teljesen árnyékos helyeken. Mivel a legtöbb ilyen fajt a szakirodalom zárt erdei fajnak tekinti (Wulf 2003), ezért Ellenberg-féle L-értékük a legtöbb esetben alacsony (Ellenberg és mtsai 1992). Kivételt képez az erdei szamóca, valamint a vad szeder.

A fénnyel szignifikáns pozitív korrelációt nem mutató, harmadik csoportunk sem egységes. A legtöbb ide tartozó faj (elsősorban kétszikűek és harasztok) az árnyékos foltokat részesíti előnyben. A nyíltabb területekről ezek teljesen hiányoznak, vagy igen kis mennyiségben fordulnak csak elő (pl. szagos müge, erdei madársóska). Ezek a fajok a szakirodalom szerint is árnyéktűrő, zárt erdei fajok (Wulf 2003, Gálhidy és mtsai 2006, Moora és mtsai 2007), amelyek többsége ennek megfelelően alacsony L-értékekkel rendelkezik (Ellenberg és mtsai 1992). Ugyanebbe a csoportba került néhány olyan faj is (pl. szálkás pajzsika, pelyhes kenderkefű - *Galeopsis pubescens*), amelyek ugyan nem mutattak szignifikáns összefüggést a fény mennyiségével, ugyanakkor a nyíltabb területeken némileg magasabb borítást értek el. Eszerint kis mértékben ugyan, de ezek is függenek a fényviszonyoktól, amit alátámaszt magasabb L-értékük is.

A Szalafőn végzett finom léptékű vizsgálat a legtöbb faj esetében alátámasztotta a sok állomány alapján feltárt, fényviszonyokra vonatkozó összefüggéseket. Itt is elkülöníthető volt a fénnyel összefüggést mutató és az attól függetlenül megjelenő fajok csoportja. A kis kvadrátok alapján számolt korreláció és a mintázatelemzés eredménye a legtöbb faj esetében egybevágott: amely fajoknál a korreláció-számítás ki tudott mutatni fénnyel való összefüggést, ott rendszerint a faj mintázata is követte a fény mintázatát (kivéve a szedret és az erdei ibolyát, de ezeknél volt a leggyengébb a korreláció a szignifikáns fajok közül). Általánosságban elmondható, hogy a legtöbb – fényre érzékeny – lágyszárú faj ebben az állományban a fény finomabb térléptékű, azaz megközelítőleg 10x10 m^2-es mintázatát követte, amit pedig feltehetően a faegyedek elrendeződése határozott meg.

Az erdei szálkaperje és az erdei szamóca szép példái az erdei fény-árnyék fajoknak: Az állományok közötti vizsgálathoz hasonlóan itt is köztes léptékben volt jellemző foltmintázatuk, amely jól illeszkedett a fény mintázatához. Mindkét faj jól mutatta a funkcionális csoport sajátságát terepi megfigyeléseink alapján is: nagyobb megvilágítottságú helyeken gyakoribbak voltak, de bokrok közötti árnyasabb zugokban, bokrok széle alatt is

előfordultak. A teljesen árnyas, sűrű újulat alatti részeket azonban elkerülték. A sápadt sás mintázata az őserdei mintaterületen belül valamivel kisebb térléptékűnek bizonyult, mint amit a 34 állomány együttes elemzése során tapasztaltunk, de igazán nagymértékben az erősen megvilágított helyeken tudott elszaporodni. Néhány olyan faj fényhez kötődő mintázatát is sikerült kimutatni, amelyek az előző elemzésbe alacsony frekvenciájuk miatt nem kerültek bele (felemáslevelű csenkesz, ligeti perje). Ezek a füvek korábbi tapasztalatok szerint is a fényviszonyoktól függő fajok, viszonylag magas fényigény-indikátor értékekkel.

A többi lágyszárú faj esetében nem találtunk a fény mintázatát követő borítási mintázatot. Egyes fajokra eleve nem volt jellemző a véletlenszerűtől eltérő térbeli elrendeződés (pl. hölgypáfrány), mások esetében volt ugyan meghatározott térléptékű foltossága a fajnak, ezt azonban nem a fény, hanem valamely egyéb tényező határozta meg (pl. indás ínfű, szálkás pajzsika, erdei ibolya). Ezek többsége az állományok közötti vizsgálatok során is az "árnyéktűrő" kategóriába került, amit most ez az elemzés is megerősít. Az erdei ibolya esetében korábbi kutatások sem tudták kimutatni a fény mennyiségével való korrelációját, árnyéktűrő, zárt erdei voltát mások is hangsúlyozzák (Gálhidy és mtsai 2006). Kivételt képez a kakicsvirág, amely az állományok közötti vizsgálat alapján fénnyel összefüggést mutató fajnak bizonyult, itt azonban sem a korreláció-számítás során, sem a mintázatokat tekintve nem mutatott összefüggést a fénnyel. Terepi tapasztalataink ezt megerősítették, mivel ez a növény a Szalafői Őserdőben az erősen árnyaló bükkfák alatt, egyébként szinte teljesen nudum helyeken is gyakran előfordult, sőt, virágzott is. Gálhidy és munkatársai (2006) szerint ez a faj, mint tipikus közép-európai bükkös növény, leginkább zárt lombkorona alatt, vagy kisméretű lékekben szokott megtelepedni.

Külön említést érdemel a kutatás mindhárom részében vizsgált faj, a fény-árnyék csoportba tartozó **vad szeder**. A fény-aljnövényzet elemzések során – talán a módszertani vizsgálatnál nagyobb számú, heterogénebb halmazt képező állományok bevonásának köszönhetően – a szeder esetében nemcsak a fény heterogenitásával, hanem egy bizonyos térléptékben annak mennyiségével is szignifikáns összefüggést kaptunk. Ez a térlépték (15x15 m^2) pedig megegyezik a módszertani vizsgálatok során a DIFN értékekkel kifejezett átlagos fénymennyiség és a szederborítás közti korreláció maximumának léptékével, még ha ott az épp el is maradt a szignifikáns szinttől. Megjegyzendő, hogy a DIFN értékek variációs koefficiensével a 34 állomány esetében is némileg erősebb volt a borítás összefüggése, mint magával az átlagértékkel, illetve több térléptékben is szignifikáns összefüggést kaptunk, mint az átlagoknál. Mivel azonban a legtöbb faj esetében a fény variációs koefficiensével számolt korreláció nem hordozott számottevő mennyiségű új információt a fény átlagával számolt

korrelációhoz képest, viszont az eredmények prezentációját bonyolította volna, ezért ezek végül nem kerültek bele a dolgozatba.

A módszertani elemzések és a 34 állományban zajló fény-aljnövényzet vizsgálatok során a szeder viselkedését illetően tehát hasonló eredményekre jutottunk: A faj foltjainak mérete általában valahol a 15x15 m^2-es lépték körül, vagy némileg alatta lehet, a fénnyel való összefüggését pedig a foltok méreténél valamivel nagyobb térléptékben lehet leginkább kimutatni.

Ehhez képest az Őserdőben végzett finom léptékű felmérés ismét meglepő eredményeket adott. Itt a 121 darab kvadrát adataiból számolt korreláció kimutatott ugyan egy gyenge szignifikáns összefüggést a fény mennyisége és a szeder borítása között, a mintázatelemzés azonban ezt nem erősítette meg (24.e ábra). A faj foltjainak mérete itt jóval nagyobbnak, 25x25 m^2-esnek, vagy annál kiterjedtebbnek bizonyult. A fénnyel való kovarianciát jelző 4TLQC grafikonon azonban ebben a léptékben nem találtunk csúcsot, mindössze a 10x10 m^2-es léptékben volt egy minimális mértékben szignifikáns csúcs. Amennyiben a szeder borítási térképét összevetettük a fénytérképpel, az megerősítette a két mintázat eltérését (25.a és 25.e ábra). A szeder térképén jól kirajzolódtak a megközelítőleg 25x25 m^2-es foltok, amelyek közül néhánynak a pozíciója egyezik is a fény – hasonló méretű – foltjaival. A mintaterület északkeleti negyedében azonban egy olyan kiterjedt, és nagy borítási értékekkel rendelkező szeder foltot találunk, amely egy fényben igen szegény területre esik. Feltehetőleg ennek a foltnak köszönhető, hogy a vizsgálat itt nem tudta kimutatni a fény és a szeder mintázatának összefüggését. Ezen kvadrátok adatait közelebbről megvizsgálva azt tapasztaltuk, hogy ez a rész igen sűrű gyertyán újulati szinttel rendelkezik (23. ábra), amely miatt a talajszintre itt rendkívül kevés fény jut le. Ennek megfelelően lágyszárú fajokban is igen szegény, a gyepszintje a szedren kívül mindössze néhány kisméretű fásszárút tartalmaz. A vad szeder, mint nem kifejezetten fény-, hanem "csak" fény-árnyék növény (Collins és mtsai 1985), rendszerint megnövekedett borítással reagál a megnövekedett megvilágításra, azonban árnyas körülmények között is életképes. Feltehető, hogy ebben az esetben az egyéb környezeti feltételek olyan kedvezőek voltak számára, hogy még ezen az árnyas helyen is ilyen nagy borítást tudott elérni. Gálhidy és munkatársai (2006) szintén azt tapasztalták, hogy a szeder változatos fényviszonyok mellett képes magas abundanciát elérni. Az is elképzelhető, hogy kiterjedt foltja még az újulat felnövekedése előtt, egy világosabb időszakban alakult ki, de mint árnyékot is elviselő, hosszú életű faj, a szeder kevésbé szorult innen vissza az újulat záródása után, mint a többi, érzékenyebb lágyszárú.

További magyarázatul szolgálhat a szeder viselkedésére klonális volta, intenzív horizontális növekedésre való képessége (Gálhidy és mtsai 2006). Mint ilyen faj, igen hatékonyan tudja allokálni a tápanyagokat egy klón különböző rametjei között. Így elképzelhető, hogy ugyan több állományt összehasonlítva a fényben gazdagabb állományokban nagyobb tömegességgel találjuk, ugyanakkor egyetlen – nyílt és zárt részekkel is rendelkező – állományon belül közömbös számára, hogy hol találhatók világosabb foltok, hiszen a fényesebb helyeken élő rametek az indákon keresztül el tudják látni az árnyékban élő rameteket is asszimilátumokkal.

Egyes fényre reagáló fajok esetében (ilyennek bizonyult a kakicsvirág és a vad szeder) tehát tapasztalataink szerint előfordulhat, hogy bár általában nagyobb fényen nagyobb borítást érhetnek el, mégis, mivel árnyékban is képesek túlélni, ezért bizonyos – kedvező – körülmények között itt is igen gyakorivá válhatnak, ami elfedheti a fényre való reakciójukat. Maslov (1989) lombhullató-fenyőelegyes erdőkben szintén azt találta, hogy egyazon faj különböző környezeti feltételeket biztosító állományokban eltérő térbeli mintázatot mutathat, a környezeti heterogenitás mértékétől és jellegétől függően.

Az Ellenberg-féle fényigény-indikátor értékekkel kapcsolatban elmondható, hogy a nyílt területek fajai és a tipikus zárt erdei fajok esetében a mutatószámok jól egyeznek az általunk kapott eredményekkel a fajok fényigényét illetően. Ugyanakkor az erdők kisebb lékjeiben gyakori, fényre reagáló, de zárt állományban is életképes fajok nehezebben írhatók le egyetlen számértékkel, az ő esetükben a L-értékek kevésbé informatívak, illetve megbízhatóak.

6.2.4. A fény hatása a mohákra

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 lombkorona-szint 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 és Bates 2003). Ennek ellenére az RDA elemzések szerint a fény a mohaközösségek varianciájának nagyobb hányadát magyarázta, mint a lágyszárúaknak vagy a fásszárúaknak. Márialigeti és munkatársai (2009), illetve Király és Ódor (2010) a faállomány összetételére és szerkezetére vonatkozó számos más háttérváltozót is bevontak a talajon, illetve a fatörzseken regisztrált mohaközösségek állomány-szintű, többváltozós elemzésébe. A redundancia-analízis során a talajszintben lakó mohák esetében a fény heterogenitása – az első tengellyel

erősen korrelálva – a teljes variancia 2%-át, a fatörzseken élő mohák esetében a fény átlagos mennyisége a variancia 5,1%-át magyarázta. Gustafsson és Eriksson (1995) svédországi nyárfák epifiton közösségeit vizsgálva szintén azt tapasztalta, hogy a fény az egyik legfontosabb magyarázó változója a közösségek összetételének. Más kutatások boreális erdőkben – bár azt találták, hogy a mikroélőhelyek a legmeghatározóbbak a mohaközösségek összetétele szempontjából – kimutatták, hogy ezeken belül a fény hatása is jelentős lehet (Mills és Macdonald 2005).

Vizsgált állományaink moháinak **összborítását és fajszámát** elemezve mind a talajszint, mind a fatörzsek moháinak összborítása szignifikánsan korrelált a relatív diffúz fénnyel, míg a fajszám egyik esetben sem. Eredményeink egyeznek Márialigeti és munkatársai (2009) tapasztalataival, akik az ugyanezen állományok talajszintben élő mohái számára meghatározó környezeti tényezőket keresték általános lineáris modellek segítségével. Eredményeik alapján a fény, illetve az azzal összefüggő változók (relatív diffúz fény átlagos mennyisége, ill. a lombkorona-záródáshiány heterogenitása) elsősorban szintén a mohák borítása, és kevésbé a fajszáma szempontjából voltak meghatározóak. A mohaközösség fajgazdagságát elemzésük alapján inkább az aljzattípusok diverzitása határozta meg, hasonlóan más erdőkhöz (Jonsson és Esseen 1990, Frisvoll és Presto 1997, Mills és Macdonald 2004, von Oheimb és mtsai 2007). Mintaterületeinken a fatörzseken élő mohák borítása és fajszáma szempontjából meghatározó háttérváltozókat tárta fel Király és Ódor (2010). Tapasztalataik részben egyeznek saját kutatásunk eredményeivel: munkájuk során sem a fajszám, sem a fatörzseken élő mohák összborítása szempontjából nem sikerült a fény szerepét bizonyítaniuk. Kimutatták, hogy a fán élő mohák borítását és fajszámát is elsősorban az aljzatul szolgáló fafajok befolyásolják: az erdeifenyő kérgén meglehetősen alacsony, míg a tölgyekén igen magas a mohák diverzitása. A fajszámot illetően hasonló megállapításra jutottak Heilmann-Clausen és munkatársai (2005) is holtfán végzett megfigyeléseik során: a mohafajok száma szoros összefüggést mutatott a fafajokkal. Mindezek miatt a fafajok diverzitásának emelése hozzájárulhat a fákon élő mohafajok diverzitásának növekedéséhez is (Schmitt és Slack 1990, Szövényi és mtsai 2004, Király és Ódor 2010). A mohafajszám féntől való függetlenségét tapasztalták Humphrey és munkatársai (2002), valamint Mills és Macdonald (2004) is. Gignac és Dale (2005) erdőfragmentumokban végzett felmérése azt mutatta ki, hogy az árnyas és magasabb páratartalmú erdőkben a mohák diverzitása magasabb volt, mint a fényben gazdagabb állományokban. Ez arra mutat rá, hogy a fényviszonyok sokszor nem függetlenek más, a mohák számára esetleg limitálóbb tényezőktől, ami elfedheti a fényviszonyok közvetlen hatását a mohaközösségekre.

A borítási értékek növekedését nagyobb megvilágítottságú állományainkban az okozhatta, hogy a mohaborítás döntő részét néhány, fényhez kötődő faj (pl. talajon a *Polytrichastrum formosum* és *Pleurozium schreberi*, a fatörzseken pedig a *Hypnum cupressiforme*) adta. Coote és munkatársai (2007) írországi luc ültetvényekben szintén azt találták, hogy a fénynek kitett fák törzsén az epifiton mohafajok borítása nagyobb volt a zárt állományokhoz képest, viszont diverzitásuk nem tért el.

A Szalafői Őserdőben, a kiterjesztett mintaterületünkön csak a talajon előforduló mohák összborítását becsültük. Ez az összborítás az állományok közötti léptékkel megegyező módon jól korrelált a fény mennyiségével. A mohaborítás mintázata a lágyszárúakhoz hasonlóan 10x10 m^2-es léptékben volt jellemző, és jól követte a fény finomabb léptékű (faegyedek elrendeződése által meghatározott) mintázatát. A mohák összborítása tehát egyetlen állományon belül, és számos állományt összehasonlítva is nagymértékben függ a fény mennyiségétől.

Faji szinten vizsgálva a fény mohákra gyakorolt hatását, két funkcionális csoportot sikerült elkülönítenünk, amelyek a fényre adott válaszukon kívül alapvetően aljzatpreferenciájuk tekintetében tértek el egymástól. A legtöbb talajlakó (pl. *Polytrichastrum formosum*, *Pseudoscleropodium purum*) vagy ásványi talajfelszínen élő faj (pl. *Dicranella heteromalla, Pohlia nutans*) borítása szignifikánsan korrelált a fény mennyiségével. Ezt megerősítik Márialigeti és munkatársai (2009) eredményei is, akik a talajszintből gyűjtött mohákon belül elkülönítve is vizsgálták a ténylegesen a talajon vagy ásványi talajfelszínen élő, illetve a földön található holtfán és gyökereken élő (epifiton vagy epixyl) fajok funkcionális csoportjait. Több háttérváltozót is bevonva a vizsgálatukba szintén elsősorban a talajon és ásványi talajfelszínen élő mohák funkcionális csoportjánál tapasztalták a borításértékek fényviszonyokkal való erős összefüggését. Márialigeti és munkatársai (2009) redundancia-analízise során, valamint saját ordinációs ábránkon is számos talajlakó és ásványi talajon élő faj jól láthatóan a fénnyel összefüggő első tengely mentén különült el (pl. *Leucobryum glaucum, Pleurozium schreberi, Dicranella heteromalla*, stb.).

A talajlakó mohák fénnyel való összefüggése elképzelhető, hogy csupán a mikroélőhelyek heterogenitásának közvetett eredménye, mivel a fényben gazdagabb állományok rendszerint erdeifenyő vagy tölgy által uralt erdők voltak, amelyekben a nyílt talajfelszín aránya jóval magasabb volt a bükkösökben és gyertyánosokban mérthez képest. Egy másik fontos tényező, amely limitálhatja a talajon előforduló mohák borítását, az a lombhullató fák avarjának mennyisége, amelyből szintén kevesebb van a nyíltabb állományokban. Startsev és munkatársai (2008) szerint a lombhullató állományokban a

levélzet árnyékolása és a lehullott avar allelopatikus hatása egyaránt korlátozza a talajlakó mohafajok növekedését.

A talajlakó mohákkal szemben a legtöbb fás aljzatra (fakéreg, korhadék) jellemző faj (pl. *Brachytecium salebrosum, Herzogiella seligeri, Orthotrichum spp.)* – amelyeket a talajszintben előforduló fákról (holtfa, gyökerek) és a fatörzsekről egyaránt gyűjtöttünk – borítása nem korrelált szignifikánsan a fénnyel. Márialigeti és munkatársai (2009) a talajszintben található fás aljzatok moháit vizsgálva szintén nem tudták kimutatni a fény hatását ezen funkcionális csoport borítása szempontjából. Az egyes fajok borításának fénytől való függetlenségét az ordinációs ábrákon (19. ábra, valamint Márialigeti és mtsai 2009) elfoglalt helyük is alátámasztja. Ahogy azt a fatörzseken regisztrált mohák (Király és Ódor 2010) esetében említettük, ugyanúgy a földön fekvő fás aljzatok moháira is igaz, hogy előfordulásukat sokkal inkább limitálja a számukra megfelelő aljzat elérhetősége. Egyes fán élő mohafajokat (pl. *Amblystegium serpens*) a szakirodalom is extrém árnyéktűrő fajnak tekint (Barkman 1958). A kivételek közül kiemelendő a ciprusmoha (*Hypnum cupressiforme*), amely ugyan legtöbbször fán fordul elő, borítása mégis erősen korrelált a fény mennyiségével. Ugyanakkor ez a faj jóval kevésbé specialista a szubsztrát szempontjából: szinte bármilyen típusú aljzaton képes megtelepedni. A fatörzseken élő fajok számára – szintén speciális aljzatuk, és a talajnedvesség hiánya miatt – sok esetben a levegő páratartalma a meghatározóbb az állományban, és kevésbé a fény (Barkman 1958). Ezt erősíti meg, hogy a páratartalmat növelő, de a megvilágítottságot csökkentő cserjeszint igen fontos pozitív tényezőnek bizonyult az epifiton mohák fajgazdagsága szempontjából a vizsgált régióban (Király és Ódor 2010, Ódor és mtsai 2011).

Vizsgálatunk során a fajok borításainak fénnyel való korrelációja függetlennek bizonyult a fajok Ellenberg-féle fényigény-indikátor értékeitől (Ellenberg és mtsai 1992). A jelenségnek két magyarázata is lehet: mivel a legtöbb mohafaj jelenlétét a mikroélőhelyek jobban befolyásolják, ezért a fényviszonyoknak széles skáláját képesek a fajok tolerálni. A másik lehetőség, hogy a mohafajok indikátor értékei kevésbé kidolgozottak, és megalapozottak, mint a lágyszárú fajokéi. Mindezek mellett figyelembe kell vennünk azt is, hogy a fénymméréseket mellmagasságban végeztük, ami jóval magasabbra esik a mohaszintnél. A kettő közötti szintben a lágyszárúak még jelentős mértékben leárnyékolhatták a talajon lakó mohákat.

6.2.5. A fény hatása a magoncokra

Az ordinációs elemzés során a fásszárú magoncok esetében alacsonyabb volt a fény által magyarázott variancia-hányad, mint a lágyszárúaknál és a moháknál. Ez indokolható azzal, hogy zárt állományok belsejében az újulat fajösszetételét nagymértékben befolyásolhatja az aktuális faállomány, mint propagulumforrás faji összetétele is (Mihók 2007). Az állományok közötti léptékben a **fajszám** és az **összborítás** közül azonban ennél a csoportnál mindkét változó szignifikáns korrelációt mutatott a fény mennyiségével. A fajszám növekedésének oka lehet, hogy nyíltabb állományokban többféle elegyfafaj (kecskefűz – *Salix caprea*, mezei juhar - *Acer campestre*, vadalma – *Malus sylvestris*, vadkörte, szelídgesztenye, stb.) újulata is képes megmaradni. A borítás növekedése pedig azzal magyarázható, hogy – bár sűrű, zárt állomány alatt is számos magonc képes megjelenni –, ezek számottevő növekedésnek akkor indulnak, ha elegendő fény áll rendelkezésre. Pukkala és munkatársai (1993) szintén azt tapasztalták, hogy a nagyobb fényre az újulat intenzív növekedéssel válaszol, vagyis nem az egyedek száma, hanem mérete okozza a borítás növekedését. Bár az Őserdőn belüli elemzés során a térdmagasság alatti fásszárú magoncok borítását külön nem becsültük, a lágyszárúakkal összevont ("gyepszint") borítása szintén szoros összefüggést mutatott a fény mennyiségével, mintázata pedig a fény mintázatával.

Áttérve az **egyes fa- és cserjefajok egyedi elemzésére**, a 34 állományban végzett vizsgálat szerint fényre reagáló és attól – legalábbis látszólag – független fajokra sikerült a vizsgált fásszárúakat osztani. Számos faj esetében erős összefüggéseket kaptunk a fény mennyiségével a durvább térléptékekben (is). Hasonló jelenséget tapasztaltunk az állományon belüli mintázatelemzés során is: itt is elkülöníthetőek voltak a fényre reagáló és nem reagáló fajok, és az összefüggés léptéke is hasonlóan alakult: míg a lágyszárú fajok egyetlen állományon belül elsősorban a fény finomabb léptékű mintázatával függtek össze, addig a magoncok közül a fény mintázatát követő fajok a fény durvább (25x25 m^2-es vagy még nagyobb) léptékű mintázatával mutattak hasonlóságot. A fásszárú fajok tehát a lágyszárú aljnövényzetnél durvább térléptékben "érzékelik" a környezet mintázatát. Erre utal az is, hogy az Őserdőben a tRAYci modellel készített térkép szerint a fásszárúak idősebb – általunk nem vizsgált – korosztálya, a fél méternél magasabb újulati szint is hasonló, kb. 25x25 m^2-es léptékű foltokat alkot, ez a mintázat tehát megőrződik a csemeték növekedése során (23. ábra).

Bár nem teljesen egyezett az állományok között és egyetlen állományon belül elemezhető mennyiségben jelen lévő fásszárúak listája, számos fajt sikerült mindkét esetben

értékelni. A facsemeték közül az állományok közötti léptékben azoknak a fajoknak (kocsánytalan tölgy és erdeifenyő) az újulata mutatott szignifikáns korrelációt a fény mennyiségével, amelyek a lombkorona-szintben előfordulva fényben viszonylag gazdag állományokat alakítanak ki. Ez egyrészt indirekt összefüggés is lehet, hiszen az állományalkotó fafajok rendszerint saját maguk alkotta lombkorona-szint alatt fordulnak elő, vagyis nyilvánvalóan a nyílt lombkorona-szintet alkotó fajok újulata fényben gazdag területeken lesz jellemző. Másrészt azonban – hiszen propagulumok kerülhetnének át szomszédos állományokba is – ez tükrözheti a fajok valós fényigényét is. Ezt támasztja alá az is, hogy mindkét faj borítása szignifikánsan korrelált a fény mennyiségével egyetlen állományon belül is. Mintázatuk szintén szépen követte a fény durva léptékű mintázatát, noha itt – kis távolságokról lévén szó – a propagulumok nem csak a saját fafajuk alatt fordulhattak elő. Mivel a tölgy makkja igen sok tápanyagot tartalmaz, az első évben a magoncok túlélése még nem függ a fénytől. Később, a tartalékok elhasználódása után azonban a tölgy rosszul tolerálja az árnyékot (Mihók 2007). Farque és munkatársai (2001) szerint a kocsánytalan tölgy alacsony morfológiai plaszticitása is közrejátszik abban, hogy kevéssé tud az árnyas körülményekhez alkalmazkodni. Mind a kocsánytalan tölgyet, mind az erdeifenyőt a korábbi szakirodalmak is fényigényes fajnak tekintik, így eredményeink ezekkel összhangban állnak (Farque és mtsai 2001, de Chantal és mtsai 2003, Kimmins és mtsai 2003, Pukkala és mtsai 1993). A vadkörte előfordulása az állományok közötti léptékben volt elegendően gyakori az elemzéshez. Ennek borítása szintén korrelált a fénnyel. Ez nem meglepő egy erdőszéleken, vagy akár gyepterületeken is előforduló fafaj esetében. Csak az Őserdőben végzett mintázatelemzés adott lehetőséget a nyír fényre adott válaszának vizsgálatára. Itt a faj borítása a fénnyel erős szignifikáns korrelációt mutatott, és mintázata is illeszkedett a fény durvább léptékű mintázatához. Ez egyezik a korábbi tapasztalatokkal, miszerint a nyír pionír fajként csak a legnyíltabb részeken, elsősorban önmaga alatt képes megmaradni. A fenti, vizsgálataink során fényre reagáló fafajok fényigény-indikátor értéke is magas.

A sötét, zárt állományokat alkotó fafajok közül a bükk újulata nem mutatott korrelációt a fénnyel sem állományok között, sem állományon belül. Állományon belüli mintázata ugyan a 25x25 m^2-es térléptékben mutatott szignifikáns összefüggést a fény mintázatával, azonban egyedi mintázatának elemzése során nem ez a térlépték bizonyult a fajra leginkább jellemzőnek. A bükk korábbi kutatások alapján is árnyéktűrő fafaj (Emborg 1998), amely a különféle fényviszonyokhoz tág morfológiai plaszticitása révén is képes alkalmazkodni. Árnyasabb helyeken több levele helyezkedik el a vízszintes síkban, alacsonyabb az ágak levélterület-indexe, és szabályosabb az ágrendszer elrendeződése (Planchais és Sinoquet

1998). Kimutatták, hogy megtelepedését egyáltalán nem a fényviszonyok, hanem inkább a diszperzál-limitáltság befolyásolja (Mihók és mtsai 2005, Nagel és mtsai 2006, Mihók 2007), még a zárt erdeinél kontrasztosabb fényviszonyok között (lékekben, széldöntéseken) is. A már megtelepedett csemeték növekedését már jobban befolyásolja a fény (Mihók és mtsai 2005), de ezzel kapcsolatban sem egységesek a tapasztalatok. Mountford és munkatársai (2006) például azt tapasztalták, hogy inkább az idősebb csemeték növekedésére hat számottevően a nagyobb fénymennyiség. Ez a vizsgálat azonban lékekben zajlott, zárt erdő alatti finom különbségek a fényviszonyokban talán még nem elegendőek az idősebb csemeték számára sem. Modrý és munkatársai (2004) szerint a bükk zárt lombkorona alatt is képes megtelepedni, és – bár növekedése lassabb –, a szórt fényt, illetve a direkt fényfoltokat (sunfleck-eket) hasznosítva itt is képes túlélni.

Meglepőbben alakult a másik, zárt állományokat alkotó fafaj, a gyertyán fényre adott válasza. Állományok közötti léptékben ez a faj sem mutatott összefüggést a fényviszonyokkal, ami illeszkedik a korábbi tapasztalatokhoz: a szakirodalom ugyanis a gyertyánt árnyéktűrő fajként tartja számon. Ugyanakkor állományon belül – bár a korreláció itt sem volt szignifikáns – a mintázatára ugyanúgy a 25x25 m^2-es lépték volt a jellemző, mint a fényére, és a kovariancia-analízis alapján az nem is volt a fény mintázatától független. A Szalafői Őserdő – ahogy a terület bemutatásánál írtuk – erősen átalakulóban lévő állomány, ahol a pionír fafajok (nyír, erdeifenyő) helyét fokozatosan átveszik a szukcesszió későbbi stádiumainak fajai, elsősorban a gyertyán és a bükk. Úgy tűnik azonban, a két fafaj előfordulási mintázata nem egyezik. Míg a bükk árnyas területeken éppúgy előfordul, mint fényen, a gyertyán nagyobb borítást tud elérni az összeomló nyírek és fenyők okozta nyíltabb foltokban, mint a zárt lombkorona alatt.

Szintén nem korreláltak a fény mennyiségével az állományok közötti léptékben az üde, zárt erdők elegyfafajai (pl. hegyi juhar – *Acer pseudoplatanus,* vadcseresznye), illetve az állományainkban jellemzően szintén csak elegyfaként előforduló luc sem. A vadcseresznye és a luc esetében ezt megerősítette az állományon belüli elemzés is, amely nem mutatott ki összefüggést a fajok és a fény térbeli mintázata között. Ezen fajok korábbi kutatások alapján is árnyéktűrőnek tekintett fák, alacsony Ellenberg-értékkel (Ellenberg és mtsai 1992, Bergqvist 1999, de Chantal és mtsai 2003). A luc – bár fényigény-indikátor értéke viszonylag magas – mind fiziológiai, mind morfológiai szempontból az árnyas erdőkhöz alkalmazkodott faj (Messier és mtsai 1999). Kimmins és munkatársai (2003) a különböző fafajok eltérő árnyéktűrő képességét az eltérő kompenzációs pontoknak tulajdonítják: a tölgy és az erdeifenyő kompenzációs pontja magasabb, mint például a bükké vagy a lucé, így az előbbi

fajok fennmaradásukhoz több fényt igényelnek. A luc képes kizárólag diffúz fény mellett is megtelepedni és túlélni, direkt fényre nincs is szüksége (Hunziker és Brang 2005). A megnövekedett fényhez nem is képes morfológiai változásokkal alkalmazkodni, szemben például az erdeifenyővel, amely magasabb megvilágítottság mellett hosszabb tűket növeszt (de Chantal és mtsai 2003). Így az erdeifenyő lékekben jut kompetitív előnyhöz, míg zárt erdei körülmények között a luc életképesebb (Messier és mtsai 1999). Ugyanakkor zárt lombkorona alatt a luc növekedése is lassabb (Hunziker és Brang 2005). A szelídgesztenye újulata esetében nem találtunk összefüggést a fény mennyiségével, így megítélésünk szerint a vizsgált állományokban nem elsősorban a fény, hanem talán inkább a talajviszonyok, valamint a közelben található propagulumforrás megléte ill. hiánya határozhatják meg az előfordulását. Viszonylag ritka elegyfaként ugyanis nem feltétlenül állnak mindenhol rendelkezésre magszóró fái, nagyméretű magjai pedig nem képesek messzire terjedni. Mivel termése miatt sokfelé ültetik, ezért a nagy fák előfordulását befolyásolhatja az emberi tevékenység is. Fényigényének szakirodalmi megítélése sem egységes: számos esetben fényigényes fajként jellemzik (pl. Nemky 1968, de ő is hozzáteszi, hogy a laza árnyékot is sokáig és jól elviseli), ugyanakkor üde, viszonylag zárt mészkerülő bükkösök, gyertyános-tölgyesek és tölgyesek elegyfájaként is említik, ami arra utal, hogy fényben szegény állományokban is képes megmaradni (Fekete és mtsai 1997). Ezen források alapján is inkább a talaj savanyúsága az, ami meghatározóbb számára. Az Ellenberg-féle besorolásban is közepes fényigény-indikátor értéket kapott.

A legtöbb vizsgált cserjefaj újulata esetében erős korrelációra számítottunk a fény mennyiségével, hiszen ezeket a szakirodalom pionír, fényigényes fajokként tartja számon, amelyek gyakran felhagyott réteken, fátlan cserjésekben is előfordulnak. Mindezek miatt fényigény-indikátor értékük is általában magas. Ennek ellenére a fényre adott válaszuk alapján meglehetősen különbözőknek bizonyultak. A varjútövis és a kutyabenge borítása az állományok közötti léptékben valóban szignifikánsan korrelált a fény mennyiségével, ezek mennyisége tehát ebben a léptékben feltehetőleg valóban függ a megvilágítottságtól. A kökény és az egybibés galagonya (*Crataegus monogyna*) azonban hiába pionír cserjék, nem mutattak pozitív összefüggést a fénnyel. Az ő esetükben valószínű, hogy inkább a madarak általi terjesztés az, ami miatt a cserjésedő-erdősödő rétek állományalkotó fajai lehetnek. Ugyanakkor képesek túlélni zárt lombkorona-szint alatt is.

Egyetlen állományon belül vizsgálva a fényviszonyokra adott választ, már a kutyabenge borítása sem korrelált a fény mennyiségével, és mintázata, amelyre a 15x15 m^2-es lépték volt a jellemző, szintén függetlennek bizonyult a fénytől. A mogyoró (*Corylus avellana*) esetében

nem is vártuk a fénnyel való összefüggést, hiszen ez a faj mind cserjésekben, nyíltabb területeken, mind zárt állományok alatt elő szokott fordulni. Az Őserdőn belül viszonylag gyakori, és így elemezhető mennyiségű volt még a farkasboroszlán, amelynek ugyan – akárcsak a kökénynek – volt egy jellemző mintázata a 25x25 m^2-es térléptékben, ez azonban a fénytől függetlennek bizonyult. Ez ellentmond Jelaska és munkatársai (2006) tapasztalatának, akik szerint a farkasboroszlán számára a fény volt a legmeghatározóbb környezeti tényező. A kányabangita egyetlen léptékben sem mutatott foltos mintázatot, és a fénnyel sem mutatott összefüggést. Ezt a fajt, amely gyakran lápos élőhelyeken is elterjedt lehet, talán jobban befolyásolják a talaj nedvességviszonyai.

Összefoglalva a gyepszintben található fásszárú fajokkal kapcsolatos tapasztalatokat azt mondhatjuk, hogy elsősorban a fák újulata jellemezhető viszonylag egyszerűen a fényigény szempontjából. Itt jól elkülöníthetőek a fényigényes, illetve árnyéktűrő fajok, és ezen eredmények többsége összhangban is áll a korábbi ismeretekkel, valamint a fényigény-indikátor értékekkel. Egyedül a gyertyán volt az, amely bár a szakirodalom szerint árnyéktűrő faj, és állományok közötti léptékben mi is ezt tapasztaltuk, egyetlen állományon belül vizsgálva mégis finomodott ez az állítás, hiszen itt mintázata jól illeszkedett a fény mintázatához. A cserjefajok újulata esetében már összetettebb a helyzet, itt számos faj látszólag ellentmondásosan viselkedik a szakirodalomhoz, valamint az indikátor értékeikhez képest, valamint az állományok közötti és állományon belüli vizsgálat eltérő eredményeket mutatott. Feltehetőleg ezek esetében más tényezők is befolyásolhatják egyrészt az előfordulásukat, másrészt akár a fénnyel szembeni igényüket. Mivel a magoncok döntő tömegét a fák újulata teszi ki, ezért a közösségi változók viszonylag erős összefüggéseket mutattak a fényviszonyokkal.

7. Összefoglalás

Jelen disszertáció a fényviszonyok mint háttérváltozó és az erdei aljnövényzet (lágyszárúak, talajlakó és epifiton mohák, fásszárú magoncok) közötti összefüggések feltárását tűzte ki célul. Vizsgáltuk továbbá az erdei fényviszonyok jellemzésének módszertani kérdéseit is.

A kutatás főbb kérdései a következők voltak: Melyek a legmegfelelőbb indirekt módszerek a különböző célú fénymérésekhez erdőkben? Milyen kapcsolat mutatható ki az aljnövényzet illetve a fényviszonyok között több, eltérő faállományú erdőt összehasonlítva, valamint egyetlen, heterogén faállomány-szerkezetű és -összetételű állományon belül? Van-e kapcsolat a fény és az aljnövényzet térbeli mintázata között?

A kutatást az Őrségi Nemzeti Park 34 erdőállományában végeztük, 30x30 m^2-es mintaterületeken felvételezve a lágyszárú és mohafajokat, valamint a fásszárú magoncokat. A fényviszonyok jellemzésére szférikus denziométert, egy térben explicit fény-modellt (tRAYci) és a LAI-2000 Plant Canopy Analyzer műszert használtuk.

Eredményeink szerint a módszerek közül zárt állományokban a tRAYci és a LAI-2000 hasonlóan jó eredményt ad, gyakorlati alkalmazhatóságuk azonban függ a kutatási elrendezéstől és a konkrét kérdésektől. A denziométer adatai kevésbé megbízhatóak.

A vizsgált állományok alapján a lágyszárúak esetében a fajszám, mohák esetében az összborítás, a magoncok esetében mindkét közösségi változó pozitívan korrelált a fénnyel. Faji szinten vizsgálva a fény-növény interakciókat, a lágyszárúakon belül elkülönültek az árnyék-, a fény-árnyék és a fénynövények, az összefüggések pedig jól megfeleltethetők voltak a fajok fényigény-indikátor értékeinek. Mohák esetében a talajlakó fajok gyakrabban mutattak pozitív korrelációt a fénnyel, mint az epifitonok ill. epixylek. A magoncokon belül szintén elváltak az árnyéktűrő, illetve fénykedvelő fajok, de ezt a fényigény-indikátor értékek kevésbé támasztották alá, mint a lágyszárúaknál.

Egyetlen állományon belül a gyepszint és a mohaszint borításának térbeli mintázata egyaránt jól illeszkedett a fény mintázatához. A fény- és a fény-árnyék növények mintázata követte a fény mintázatát, az árnyéknövényeké nem. A lágyszárú fajok finomabb (10x10 m^2-es), míg a magoncok ennél durvább (25x25 m^2-es) léptékben mutatták a maximális összefüggést a fény mintázatával.

A fényviszonyok és az aljnövényzet közötti összefüggések feltárása nemcsak tudományos szempontból fontos, hanem az erdészeti és természetvédelmi gyakorlat számára is hasznos lehet.

8. Summary

This thesis investigated the relationships between light and understory (forest herbs, forest floor and epiphytic bryophytes, seedlings) in deciduous-coniferous mixed forests. Moreover, different light-estimating methods under closed canopies were also compared.

The questions were as follows: Which are the most useful indirect methods for the description of light conditions in forests? How do the light conditions influence the understory vegetation i) in many stands with different stand structure, and ii) within one stand with heterogeneous canopy layer? Is there any relationship between the spatial pattern of light and the understory?

The study was carried out in 34 forest stands in the Őrség National Park, Western Hungary. Cover of herbs, bryophytes and seedlings was estimated in 30x30 m^2 plots. Light was estimated by spherical densiometer, a spatially explicit light model (tRAYci), and with LAI-2000 Plant Canopy Analyzer.

According to our results both tRAYci and LAI-2000 gave reliable estimates of relative diffuse light, but their usefulness depends on our actual questions and the sampling design. Spherical densiometer did not give so accurate estimations.

In the investigated stands, for herbs the species richness, for bryophytes the cover, while for seedlings both variables correlated positively with understory light. On species level, the sun, light-flexible and shade tolerant herbaceous species could be separated based on their interactions with light, which corresponded well to their light indicator values. Within bryophytes, terricolous species were correlated more with light than epiphytic and epixylic ones. Seedlings could be divided into shade-tolerant and light-flexible species based on their response to light, but these results were less supported by light indicator values than in case of herbs.

Within a stand, the pattern of vascular and bryophyte cover fitted well the pattern of light. The pattern of sun and light-flexible species corresponded to light, while it was not true for shade-tolerant ones. The spatial scale of maximal correspondence with light was finer for herbs (10x10 m^2) than for seedlings (25x25 m^2).

The exploration of light–understory interactions in forests is important not only from scientific aspect, but also for the forestry and nature conservation practices.

9. Köszönetnyilvánítás

Dolgozatom elkészüléséhez számos munkatársam, barátom és családtagom nyújtott segítséget. Mindenekelőtt szeretném megköszönni témavezetőm, Ódor Péter felbecsülhetetlen mértékű segítségnyújtását, amely a munka minden szakaszára és területére – a kérdésfelvetéstől a terepi munkán és az adatelemzésen keresztül a cikkírásig és a dolgozat készítéséig – kiterjedt. Köszönet illeti azért is, mert mindvégig biztosította számomra a szükséges feltételeket munkám elvégzéséhez. Nem utolsó sorban pedig barátként is mindig mellettem állt, nagyon sok támogatást és biztatást kaptam tőle.

A szakmai adatok rendelkezésemre bocsátásáért köszönet illeti Szövényiné Márialigeti Sárát, Németh Balázst és Lengyelné Király Ildikót. Az adatgyűjtésben részt vett Mazál István és Mag Zsuzsa is. Mindannyiuknak köszönet jár nem csak az adatokért, hanem a sokszor kevésbé szakmai jellegű, ám gyakran igen fáradságos terepi munkák elvégzéséért is. Ez utóbbiakban hatalmas része volt Molnár Ákosnak is. Alkalmankénti terepi segítségéért köszönet illeti még Szövényi Gergelyt, Márton Orsolyát, Györgyi Piroskát, Lengyel Gábor Dánielt, Pados Ildikót és Stibán Helgát. Standovár Tibornak köszönöm szépen a tanácsait, véleményét, amellyel mindvégig segítette munkámat, valamint köszönöm a fénymérő műszerek rendelkezésünkre bocsátását. Mihók Barbara a fénymérési módszerek használatnak kitanulásában, valamint a módszertani rész elkészítésében, ezen elemzések értékelésében nyújtott nagy segítséget. A tRAYci szoftvert Andreas Brunner bocsátotta rendelkezésünkre. Ujfalussy Balázs a nehezen beszerezhető publikációkhoz való hozzájutásban segített sokat. Köszönöm továbbá a Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék minden munkatársának segítségét, különösen Podani János szakmai tanácsait.

Hálás köszönettel tartozom páromnak, Molnár Ákosnak, nemcsak a terepi munkában nyújtott pótolhatatlan segítségéért, hanem kitartó támogatásáért is. Emellett rengeteget átvállalt a háztartási teendőimből, hogy legyen időm az értekezést elkészíteni. Köszönöm kisfiamnak, Barnabásnak is, hogy be tudtam mellette fejezni a dolgozatot.

Köszönjük Markovics Tibor Igazgató Úrnak, hogy a kutatás során az Őrségi Nemzeti Park Igazgatósága ingyenes szálláslehetőséget bocsátott rendelkezésünkre. Témavezetőm munkáját a Magyary Zoltán Ösztöndíj és a Bolyai János Ösztöndíj támogatta. A kutatást az OTKA D46045, NI68218 és a K79158 pályázatok keretében végeztük.

10. Irodalom

Anderson, M. C. (1964): Studies of the woodland light climate I. The photographic computation of light conditions. *Journal of Ecology* 52: 27-41.

Anderson, M. C. (1966): Stand structure and light penetration II. A theoretical analysis. *Journal of Applied Ecology* 3: 41-54.

Arcanum Kft. (2006): A második magyar katonai felmérés 1806-1869. DVD kiadvány.

Astrom, M., Dynesius, M., Hylander, K. és Nilsson, C. (2005): Effects of slash harvest on bryophytes and vascular plants in southern boreal forest clear-cuts. *Journal of Applied Ecology* 42: 1194-1202.

Astrup, R. és Larson, B. C. (2006): Regional variability of species-specific crown openness for aspen and spruce in western boreal Canada. *Forest Ecology and Management* 228: 241-250.

Aubin, I., Messier, C. és Bouchard, A. (2008): Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? *Biological Conservation* 141: 2461-2476.

Aude, E. és Lawesson, J. E. (1998): Vegetation in Danish beech forests: the importance of soil, microclimate and management factors, evaluated by variation partitioning. *Plant Ecology* 134: 53-65.

Aude, E. és Poulsen, R. S. (2000): Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish *Fagus* forests. *Applied Vegetation Science* 3: 81-88.

Augusto, L., Dupouey, J.-L. és Ranger, J. (2003): Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science* 60: 823-831.

Barbácsy, Z. (2007): A Szalafői Őserdő madárközösségének összehasonlító elemzése 1994-ben és 2006-ban végzett felmérés alapján. *Aquila* 113: 9-19.

Barbier, S., Gosselin, F. és Balandier, P. (2008): Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254: 1-15.

Barkman, J. J. (1958). Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen.

Bartemucci, P., Messier, C. és 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.

Bartha, D. (1998): Az Őrségi erdők elemzése történeti ökológiai alapon. In: Víg, K. (szerk.): Húsz éves az Őrségi Tájvédelmi Körzet. *Konferenciakötet*, Fertő-Hanság Nemzeti Park, Szombathely-Szentgotthárd, 59-68.

Beaudet, M. és Messier, C. (2002): Variation in canopy openness and light transmission following selection cutting in northern hardwood stands: an assessment based on hemispherical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology* 110: 217-228.

Bellow, J. G. és Nair, P. K. R. (2003): Comparing common methods for assessing understory light availability in shaded-perennial agroforestry systems. *Agricultural and Forest Meteorology* 114: 197-211.

Bergqvist, G. (1999): Wood volume yield and stand structure in Norway spruce understorey depending on birch shelterwood density. *Forest Ecology and Management* 122: 221-229.

Berki, I., Németh, S., Sipos, E. és Stefanovits, P. (1995): A Nyugat-Dunántúl legfontosabb talajtipusainak rövid áttekintő ismertetése. *Vasi Szemle* 49: 481-517.

Bidló, A., Heil, B., Kovács, G. és Varga, B. (2005): Termőhelyfeltárás a Szalafő "Őserdő" erdőrezervátum (ER-53) területén. *Kutatási jelentés,* Ökológus Kisvakond Kft., Sopron.

Bobiec, A., Gutowski, J. M., Zub, K., Pawlaczyk, K., és Laudenslayer, W. F. (2005): The afterlife of a tree. WWF Poland, Warszawa.

Bodonczi, L. (2000): Az Őrség és Vendvidék lápjainak általános bemutatása és jelentősége. In: Bartha, D. (szerk.): A tervezett Őrség-Rába Nemzeti Parkot megalapozó botanikai-zoológiai kutatások IV. Vegetáció. *Kutatási jelentés,* Őrségi Nemzeti Park Igazgatóság, Őriszentpéter, 354-355.

Bonczó, K. (1981): Az Őrségi Tájvédelmi Körzet növénykórtani kérdései. *Szakdolgozat,* Erdészeti és Faipari Egyetem, Erdővédelmi Tanszék, Sopron.

Borhidi, A. (1995): Social behaviour types, the naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants in the Hungarian flora. *Acta Botanica Hungarica* 39: 97-181.

Boros, Á. (1968): Bryogeographie und Bryoflora Ungarns. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Bors, L. (2009): A Szalafő „Őserdő" Erdőrezervátum Északi részének felmérése és az ERDŐ+h+á+l+ó kitűzése. *Diplomamunka*, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, GEVI, Földmérési és Távérzékelési Tanszék, Sopron.

Bossuyt, B., Hermy, M. és Deckers, J. (1999): Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology* 87: 628-638.

Bóka, Z. és Csernyi, R. (2005): A Szalafő „Őserdő" Erdőrezervátum felmérése és vizsgálata. *Diplomamunka*, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Földmérési és Távérzékelési Tanszék, Sopron.

Brandeis, T. J., Newton, M. és Cole, E. (2001): A comparison of overstory density measures for describing understory conifer growth. *Forest Ecology and Management* 152: 149-161.

Brown, N., Jennings, S., Wheeler, P. és Nabe-Nielsen, J. (2000): An improved method for the rapid assessment of forest understorey light environments. *Journal of Applied Ecology* 37: 1044-1053.

Brunet, J. és von Oheimb, G. (1998): Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology* 86: 429-438.

Brunner, A. (1998): A light model for spatially explicit forest stand models. *Forest Ecology and Management* 107: 19-46.

Brunner, A. (2004a): tRAYci – A light calculation program for spatially explicit forest stand models. *Manual,* Danish Centre for Forest, Landscape and Planning, KLV, Hørsholm.

Brunner, A. (2004b): Scenarios of regeneration and stand production of beech under different silvicultural regimes with Regenerator. *NAT-MAN Working Report* 47., Forest & Landscape, Denmark.

Campetella, G., Canullo, R. és 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. (1989): Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70: 548-550.

Canham, C. D., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R., Spies, T. A. és White, P. S. (1990): Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 620-631.

Canham, C. D., Finzi, A. C., Pacala, S. W. és 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.

Canham, C. D. és Marks, P. L. (1985): The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. In: Pickett, S. T. A. és White, P. S. (eds.): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press Inc., Orlando, 197-216.

Cescatti, A. (1997a): Modelling the radiative transfer in discontinuous canopies of asymmetric crowns. I. Model structure and algorithms. *Ecological Modelling* 101: 263-274.

Cescatti, A. (1997b): Modelling the radiative transfer in discontinuous canopies of asymmetric crowns. II. Model testing and application in a Norway spruce stand. *Ecological Modelling* 101: 275-284.

Chazdon, R. L. (1988): Sunflacks and their importance to forest understorey plants. In: Begon, M. E. A. (ed.): Advances in Ecological Research. Academic Press Inc., London, 1-63.

Chazdon, R. L. és Field, C. B. (1987): Photographic estimation of photosynthetically active radiation – Evaluation of a computerized technique. *Oecologia* 73: 525-532.

Chazdon, R. L. és Pearcy, R. W. (1991): The importance of sunflecks for forest understory plants. *BioScience* 41: 760-766.

Chen, H. Y. H., Legare, S. és Bergeron, Y. (2004): Variation of the understory composition and diversity along a gradient of productivity in *Populus tremuloides* stands of northern British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Botany* 82: 1314-1323.

Clifford, P., Richardson, S. és Hémon, D. (1989): Assessing the significance of the correlation Between 2 spatial processes. *Biometrics* 45: 123-134.

Clinton, B. D. (2003): Light, temperature, and soil moisture responses to elevation, evergreen understory, and small canopy gaps in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* 186: 243-255.

Coates, K. D., Canham, C. D., Bates, J. W., Sachs, D. L. és Messier, C. (2003): Use of a spatially explicit individual-tree model (SORTIE/BC) to explore the implications of patchiness in structurally complex forests. *Forest Ecology and Management* 186: 297-310.

Cole, P. G. és Weltzin, J. F. (2005): Light limitation creates patchy distribution of an invasive grass in eastern deciduous forests. *Biological Invasions* 7: 477–488.

Collins, B. S., Dunne, K. P. és Pickett, S. T. A. (1985): Responses of forest herbs to canopy gaps. In: Pickett, S. T. A. (ed.): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press Inc., Orlando, 218-234.

Collins, B. S. és Pickett, S. T. A. (1987): Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forest. *Vegetatio* 70: 3-10.

Collins, R. J. és Carson, W. P. (2004): The effects of environment and life stage on *Quercus* abundance in the eastern deciduous forest, USA: are sapling densities most responsive to environmental gradients? *Forest Ecology and Management* 201: 241-258.

Comeau, P. (2000): Measuring light in the forest. *Extension Note* 42, Ministry of Forests Research Branch, Victoria, British Columbia.

Comeau, P. G., Gendron, F. és Letchford, T. (1998a): A comparison of several methods for estimating light under a paper birch mixedwood stands. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1843-1850.

Comeau, P., Heineman, J. és Newsome, T. (2006): Evaluation of relationships between

understory light and aspen basal area in the British Columbia central interior. *Forest Ecology and Management* 226: 80-87.

Comeau, P., Macdonald, R., Bryce, R. és Groves, B. (1998b): Lite: a model for estimating light interception and transmission through forest canopies, users manual and program documentation. *Working Paper* 35/1998, Ministry of Forest Research Program, Victoria, British Columbia.

Constabel, A. J. és Lieffers, V. J. (1996): Seasonal patterns of light transmission through boreal mixedwood canopies. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1008-1014.

Coote, L., Smith, G. F., Kelly, D. L., O'Donoghue, S., Dowding, P., Iremonger, S. és Mitchell, F. J. G. (2007): Epiphytes of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) plantations in Ireland and the effects of open spaces. *Biodiversity and Conservation* 16: 4009-4024.

Crozier, C. R. és Boerner, R. E. J. (1984): Correlations of understory herb distribution patterns with microhabitats under different tree species in a mixed mesophytic forest. *Oecologia* 62: 337-343.

Csóka, Gy. (1997): Fafajmegválasztás és biodiverzitás. *Erdészeti Lapok* 132: 206-208.

Csóka, Gy. (1998): A Magyarországon honos tölgyek herbivor rovaregyüttese. *Erdészeti Kutatások* 88: 311-318.

Csóka, Gy., Dobrosi, D. és Frank, T. (2000): A holt fák, mint a gerincesek élőhelyei. In: Frank, T. (szerk.): Természet – Erdő – Gazdálkodás. MME és Pro Silva Hungária Egyesület, Eger, 87-90.

Csóka, Gy. és Kovács, T. (2000): A fafajok szerepe a biodiverzitás megőrzésében. In: Frank, T. (szerk.): Természet – Erdő – Gazdálkodás. MME és Pro Silva Hungaria Egyesület, Eger, 49-62.

Dale, M. R. T. (1999): Spatial pattern analysis in plant ecology. Cambridge University Press, Cambridge.

D'Amato, A.W., Orwig, D. A. és Foster, D. R. (2009): Understory vegetation in old-growth and second-growth *Tsuga canadensis* forests in western Massachusetts. *Forest Ecology and Management* 257: 1043-1052.

Danszky, I. (szerk.) (1973): Erdőművelés I-II. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.

de Chantal, M., Leinounen, K., Kuuluvainen, T. és Cescatti, A. (2003): Early response of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings to and experimental canopy gap in a boreal spruce forest. *Forest Ecology and Management* 176: 321-336.

Deal, R. L. (2007): Management strategies to increase stand structural diversity and enhance biodiversity in coastal rainforests of Alaska. *Biological Conservation* 137: 520-532.

Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Alard, D., Saguez, R., Wattez-Franger, A., De Foucault, B., Delelis-Dusollier, A. és Bardat, J. (2004): Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understorey response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology* 41: 1065-1079.

Des Abbayes (1934): Etude écologuique des Lichens de l'étage du Hêtre dans la région sud des Monts-Dore. *Revue Bryologiqu*e *et Lichénologique* 7: 5-27.

Dima, B. és Siller, I. (2008): *Cortinarius* species from the "Őserdő" forest reserve in Szalafő (Őrség, Western Hungary). (*Cortinarius* fajok a Szalafői „Őserdő" Erdőrezervátumból.). *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* 55: 181-182.

Dövényi, Z. (szerk.) (2010): Magyarország kistájainak katasztere. Magyar Tudományos Akadémia, Földrajztudományi Kutatóintézet, Budapest.

Draskovits, R. M. és Ábrányi, A. (1981): Effect of the illumination in different types of forests. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös Nominatae Sectio Historica* 22/23: 65-70.

Druckenbrod, D. L., Shugart, H. H. és Davies, I. (2005): Spatial pattern and process in forest stands within the Virginia piedmont. *Journal of Vegetation Science* 16: 37-48.

Dzwonko, Z. (2001): Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *Journal of Applied Ecology* 38: 942-951.

Elemans, M. (2004): Light, nutrients and the growth of herbaceous forest species. *Acta Oecologica* 26: 197-202.

Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. és Paulissen, D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18. Goltze Verlag, Göttingen.

Emborg, J. (1998): Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 106: 83-95.

Engelbrecht, B. M. J. és Herz, H. M. (2001): Evaluation of different methods to estimate understorey light conditions in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* 17: 207-224.

Englund, S. R., O'Brien, J. J. és Clark, D. B. (2000): Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densiometry for measuring forest light environments. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1999-2005.

ESRI Inc. (1992-1998): ArcView GIS Version 3.1. Environmental Systems Research Institute Inc.

Farque, L., Sinoquet, H. és 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.

Fekete, G. (1974). Tölgyesek relatív megvilágítása és gyepszint-fajainak eloszlása. *Studia Botanica Hungarica* 9: 87-95.

Fekete, G., Molnár, Zs. és Horváth, F. (1997): A magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhelyosztályozási Rendszer. Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer II. Magyar Tudományos Akadémia, Ökológiai és Botanikai Kutatóintézet, Vácrátót.

Ferment, A., Picard, N., Gourlet-Fleury, S. és Baraloto, C. (2001): A comparison of five indirect methods for characterizing the light environment in a tropical forest. *Annals of Forest Science* 58: 877-891.

Finzi, A. C. és Canham, C. D. (2000): Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. *Forest Ecology and Management* 131: 153-165.

Fortin, M.-J., Dale, M. R. T. és ver Hoef, J. (2002): Spatial analysis in ecology. *Encyclopedia of Environmetrics* 4: 2051-2058.

Fotelli, M. N., Rudolph, P., Rennenberg, H. és Gessler, A. (2005): Irradiance and temperature affect the competitive interference of blackberry on the physiology of European beech seedlings. *New Phytologist* 165: 453-462.

Frahm, J.-P. (1992): Untersuchungen zur epiphytischen Moosvegetation der Vogesen. *Herzogia* 9: 213-228.

Frazer, G. W., Trofymow, J. A. és Lertzman, K. P. (2000): Canopy openness and leaf area in chronosequences of coastal temperate rainforests. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 239-256.

Frazer, G. W., Fournier, R. A., Trofymow, J. A. és Hall, R. J. (2001): A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and Forest Meteorology* 109: 249-263.

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.

Gabriel, R. és 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. és Rajkai, K. (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.

Gazol, A. és Ibanez, R. (2009): Different response to environmental factors and spatial

variables of two attributes (cover and diversity) of the understorey layers. *Forest Ecology and Management* 258: 1267-1274.

Geiger, R. (1965): The climate near the ground. Harvard University Press, Cambridge.

Gendron, F., Messier, C. és Comeau, P. G. (1998): Comparison of various methods for estimating the mean growing season percent photosynthetic photon flux density in forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 92: 55-70.

Gendron, F., Messier, C. és Comeau, P. G. (2001): Temporal variations in the understorey photosynthetic photon flux density of a deciduous stand: the effects of canopy development, solar elevation, and sky conditions. *Agricultural and Forest Meteorology* 106: 23-40.

Gersonde, R., Battles, J. J. és O'Hara, K. L. (2004): Characterizing the light environment in Sierra Nevada mixed-conifer forests using a spatially explicit light model. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 1332-1342.

Getzin, S., Wiegand, T., Wiegand, K. és He, F. (2008): Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology* 96: 807-820.

Gignac, L. D. és Dale, M. R. T. (2005): Effects of fragment size and habitat heterogeneity on cryptogam diversity in the low-boreal forest of Western Canada. *The Bryologist* 108: 50-66.

Gimingham, C. H. és Birse, E. M. (1957): Ecological studies on growth-form of bryophytes. I. Correlation between growth-form and habitat. *Journal of Ecology* 45: 533-545.

Glenn, M., Paul, W., David R. F. és Arthur, A. (1999): Vegetation patterns in heterogeneous landscapes: The importance of history and environment. *Journal of Vegetation Science* 10: 903-920.

Godefroid, S., Phartyal, S. S., Weyembergh, G. és Koeadam, N. (2005): Ecological factors controlling the abundance of non-native invasive black cherry (*Prunus serotina*) in deciduous forest understory in Belgium. *Forest Ecology and Management* 210: 91-105.

Gracia, M., Montané, F., Piqué, J. és Retana, J. (2007): Overstory structure and topographic gradients determining diversity and abundance of understory shrub species in temperate forests in central Pyrenees (NE Spain). *Forest Ecology and Management* 242: 391-397.

Grandin, U. (2004): Dynamics of understory vegetation in boreal forests: experiences from Swedish integrated monitoring sites. *Forest Ecology and Management* 195: 45-55.

Grolle, R. és Long, D. G. (2000): An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology* 22: 103-140.

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. (1996): Az Őrségi Tájvédelmi Körzet erdőgazdálkodásával kapcsolatos természetvédelmi koncepció. *Szakdolgozat,* Soproni Egyetem, Sopron.

Gyöngyössy, P. (2000): Történeti adatok az őrségi erdők erdészeti és természetvédelmi értékeléséhez. In: Bartha, D. (szerk.): A tervezett Őrség-Rába Nemzeti Parkot megalapozó botanikai-zoológiai kutatások. I. A botanikai és zoológiai kutatások története és bibliográfiája. Az Őrség táj- és gazdálkodástörténete. *Kutatási jelentés,* Őrségi Nemzeti Park Igazgatóság, Őriszentpéter, 70-123.

Hale, S. E. (2001): Light regime beneath Sitka spruce plantations in northern Britain: preliminary results. *Forest Ecology and Management* 151: 61-66.

Hale, S. E. (2003): The effect of thinning intensity on the below-canopy light environment in a Sitka spruce plantation. *Forest Ecology and Management* 179: 341-349.

Hale, S. E. és Edwards, C. (2002): Comparison of film and digital hemispherical photography across a wide range of canopy densities. *Agricultural and Forest Meteorology* 112: 51-56.

Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., Anderson, N. H., Cline, S. P., Aumen, N. G., Sedell, J. R., Lienkaemper, G. W., Cromack, K. és Cummins, K. W. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133-276.

Hauck, M. és Javkhlan, S. (2008): Epiphytic lichen diversity and its dependence on bark chemistry in the northern Mongolian dark taiga. *Flora* 204: 278-288.

Härdtle, 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.

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.

Heylen, O., Hermy, M. és Schrevens, E. (2005): Determinants of cryptogamic epiphyte diversity in a river valley (Flanders). *Biological Conservation* 126: 371-382.

Hill, M. O., Bell, N., Bruggeman-Nannaenga, M. A., Brugues, M., Cano, M. J., Enroth, J., Flatberg, K. I., Frahm, J. P., Gallego, M. T., Gariletti, R., Guerra, J., Hedenas, L., Holyoak, D. T., Hyvönen, J., Ignatov, M. S., Lara, F., Mazimpaka, V., Munoz, J. és Söderström, L. (2006): An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology* 28: 198-267.

Hortobágyi, T. és Simon, T. (szerk.) (2000): Növényföldrajz, társulástan, és ökológia. Nemzeti Tankönyvkiadó Rt., Budapest.

Horváth, J. és Sivák, K. (2005): Szalafői erdőrezervátum 13I erdőrészletének faegyed szintű faállomány-szerkezeti felmérésének kutatási jelentése. *Kutatási jelentés*, Őrségi Nemzeti Park Igazgatóság, Őriszentpéter.

Hosokawa, T. és Odani, N. (1957): The daily compensation period and vertical ranges of epiphytes in a beech forest. *Journal of Ecology* 45: 901-905.

Huebner, C. D., Randolph, J. C. és Parker, G. R. (1995): Environmental factors affecting understory diversity in second-growth deciduous forests. *American Midland Naturalist* 134: 155-165.

Humphrey, J. W., Davey, S., Peace, A. J., Ferris, R. és Harding, K. (2002): Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation* 107: 165-180.

Hunziker, U. és Brang, P. (2005): Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the southern Alps. *Forest Ecology and Management* 210: 67-79.

Ilonczai, Z., Kovács, T. és Szmorad, F. (2000): Elegyfafajainkhoz kötődő rovarvilág. In: Frank, T. (szerk.): Természet – Erdő – Gazdálkodás. MME és Pro Silva Hungaria Egyesület, Eger, 56-60.

Ishii, H. T., Tanabe, S. és Hiura, T. (2004): Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science* 50: 342-355.

Jelaska, S. D., Antonic, O., Bozic, M., Krizan, J. és 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.

Jenkins, M. W. és Chambers, J. L. (1988): Understory light levels in mature hardwood stands after partial overstory removal. *Forest Ecology and Management* 26: 247-256.

Jonsell, M. és Nordlander, G. (2002): Insects in polypore fungi as indicator species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. *Forest Ecology and Management* 157: 101-118.

Jonsson, B. G. és Esseen, P.-A. (1990): Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *Journal of Ecology* 78: 924-936.

Kalmár, Z. (1954). A kalaposgombák mykorrhiza-kapcsolatainak gyakorlati jelentősége. *Az Erdészeti Tudományos Intézet Évkönyve* 19: 277-291.

Ke, G. és Werger, M. J. A. (1999): Different responses to shade of evergreen and deciduous oak seedlings and the effect of acorn size. *Acta Oecologica* 20: 579-586.

Kenderes, K., Mihók, B. és Standovár, T. (2008): Thirty years of gap dynamics in a Central European beech forest reserve. *Forestry* 81: 111-123.

Kenderes, K. és Standovár, T. (2003): The impact of forest management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Community Ecology* 4: 51-62.

Kimmins, J. P. (2003): Ecological role of solar radiation. In: Kimmins, J. P. (ed.): Forest ecology. Prentice Hall, New Jersey, 153-180.

Király, G. (2007): Szalafő-erdőrezervátum kutatás térinformatikai munkarészeinek elkészítéséről. *Kutatási jelentés,* Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, GEVI, Földmérési és Távérzékelési Tanszék, Sopron.

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.

Kirchner, K., Kammermeier, S. és Bruelheide, H. (2009): The response of the pseudoannual species *Trientalis europaea* L. to forest gap dynamics in a near-natural spruce forest. *Forest Ecology and Management* 257: 1070-1077.

Klimes, L., Klimesova, J., Hendriks, R. és van Groenendael, J. (1997): Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In: de Kroon, H. és van Groenendael, J. (eds.): The ecology and evolution of clonal plants. Backhuys, Leiden, 1-29.

Knebel, G. (1936): Monographie der Algenreihe der Prasiolales, insbesondere von *Prasiola crispa*. *Hedwigia* 75: 1-120.

Komonen, A. (2003): Hotspots of insect diversity in boreal forests. *Conservation Biology* 17: 976-981.

Kovács, J. A. (1999): Az Őrségi Tájvédelmi Körzet növényzetének sajátosságai, ökológiai-természetvédelmi problémái. *Vasi Szemle* 53: 111-142.

Kovács, J. A. (2000): Az Őrség és a Vendvidék rétvegetációja. In: Bartha, D. (szerk.): A tervezett Őrség-Rába Nemzeti Parkot megalapozó botanikai-zoológiai kutatások. IV. Vegetáció. *Kutatási jelentés,* Őrségi Nemzeti Park Igazgatóság, Őriszentpéter, 337-353.

Kuuluvainen, T., Jarvinen, E., Hokkanen, T. J., Rouvinen, S. és Heikkinen, K. (1998): Structural heterogeneity and spatial autocorrelation in a natural mature *Pinus sylvestris* dominated forest. *Ecography* 21: 159-174.

Lalic, B. és Mihailovic, D. T. (2004): An empirical relation describing leaf-area density inside

the forest for environmental modeling. *Journal of Applied Meteorology* 43: 641-645.

Larsson, T.-B., Angelstam, P., Balent, G., Barbati, A., Bijlsma, R.-J., Boncina, A., Bradshaw, R., Bücking, W., Ciancio, O., Corona, P., Diaci, J., Dias, S., Ellenberg, H., Fernandes, F. M., Fernández-Gonzalez, F., Ferris, R., Frank, G., Friis-Møller, P., Giller, P. S., Gustafsson, L., Halbritter, K., Hall, S., Hansson, L., Innes, J., Jactel, H., Keannel-Dobbertin, M., Klein, M., Marchetti, M., Mohren, G. M. J., Niemelä, J., O'Halloran, J., Rametsteiner, E., Rego, F., Scheideger, C., Scotti, R., Sjöberg, K., Spanos, I., Spanos, K., Standovár, T., Svensson, L., Tømmerås, B. Å., Trakolis, D., Uuttera, J., Van Den Meersschaut, D., Vandekerkhove, K., Walsh, P. M. és Watt, A. (2001): Biodiversity evaluation tools for European forests. *Ecological Bulletins* 50: 1-237.

Lájer, K. (2000): Az Őrség és a Vendvidék lápi (és részben mocsári) növénytársulásai. In: Bartha, D. (szerk.): A tervezett Őrség-Rába Nemzeti Parkot megalapozó botanikai-zoológiai kutatások. IV. Vegetáció. *Kutatási jelentés,* Őrségi Nemzeti Park Igazgatóság, Őriszentpéter, 356-365.

Lemmon, P. E. (1956): A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* 2: 314-319.

Lemmon, P. E. (1957): A new instrument for measuring forest overstory density. *Journal of Forestry* 55: 667-668.

Lenière, A. és Houle, G. (2006): Response of herbaceous plant diversity to reduced structural diversity in maple-dominated (*Acer saccharum* Marsh.) forests managed for sap extraction. *Forest Ecology and Management* 231: 94-104.

Lhotka, J. M. és Loewenstein, E. F. (2006): Indirect measures for characterizing light along a gradient of mixed-hardwood riparian forest canopy structures. *Forest Ecology and Management* 226: 310-318.

LI-COR Inc. (1990): LAI-2000 Plant Canopy Analyzer. *Instruction Manual*, LI-COR Inc., Lincoln.

LI-COR Inc. (1991): 1000-90 Communication and utility software for LI-COR Instruments. LI-COR Inc., Lincoln.

LI-COR Inc. (1992): 2000-90 Support software for the LAI-2000 Plant Canopy Analyzer. LI-COR Inc., Lincoln.

LI-COR Inc. (2005): LAI-2000 File Viewer 1.06. LI-COR Inc., Lincoln.

Lüdi, W. és Zoller, H. (1953): Mikroklimatologische Untersuchungen an einem Birnbaum. *Bericht über das Geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich* 1952: 103-128.

Macdonald, S. E. és Fenniak, T. E. (2007): Understory plant communities of boreal

mixedwood forests in western Canada: Natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecology and Management* 242: 34-48.

MacFarlane, D. W., Green. E. J., Brunner, A. és Amateis, R. L. (2003): Modeling loblolly pine canopy dynamics for a light capture model. *Forest Ecology and Management* 173: 145-168.

Machado, J. L. és Reich, P. B. (1999): Evaluation of several measures of canopy openness as predictors of photosynthetic photon flux density in deeply shaded conifer-dominated forest understory. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1438-1444.

Maguire, D. A. és Forman, R. T. T. (1983): Herb cover effects on tree seedling patterns in a mature hemlock-hardwood forest. *Ecology* 64: 1367-1380.

Magurran, A. E. (2004): Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, Oxford.

Martens, S. N., Breshears, D. D. és Meyer, C. W. (2000): Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecological Modelling* 126: 79-93.

Maslov, A. A. (1989): Small-scale patterns of forest plants and environmental heterogeneity. *Vegetatio* 84: 1-7.

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.

McCune, B. (1993): Gradients in epiphyte biomass in three *Pseudotsuga-Tsuga* forests of different ages in western Oregon and Washington. *The Bryologist* 96: 405-411.

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.

Messier, C., Doucet, R., Ruel, J. C., Claveau, Y., Kelly, C. és Lechowicz, M. J. (1999): Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 812-823.

Messier, C. és Parent, S. (1997): Reply – The effects of direct-beam light on overcast day estimates of light availability: On the accuracy of the instantaneous one-point overcast-sky conditions method to estimate mean daily %PPFD under heterogeneous overstory canopy conditions. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 274-275.

Messier, C., Parent, S. és Bergeron, Y. (1998): Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science* 9: 511-520.

Messier, C. és Puttonen, P. (1995): Spatial and temporal variation in the light environment of developing Scots pine stands – The basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 343-354.

Mihók, B. (2007): Lékek fénymintázata és növényzeti regenerációja bükkös állományokban. *Doktori értekezés,* Eötvös Loránd Tudományegyetem Természettudományi Kar, Biológia Doktori Iskola, Ökológia, Konzervációbiológia és Szisztematika Program, Budapest.

Mihók, B., Gálhidy, L., Kelemen, K. és Standovár, T. (2005): Study of gap phase regeneration in a managed beech forest: relations between tree regeneration and light, substrate features and cover of ground vegetation. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarcia* 1: 25-38.

Mihók, B., Hagyó, A., Standovár, T., Gálhidy, L. és Ruff, J. (2007): Figyeljük a fény játékát – Milyen módszert használjunk erdei állományokban kialakuló lékek fényviszonyainak jellemzésére? *Erdészeti Lapok* 142: 156-159.

Mihók, B. és Standovár, T. (2005): Fénybecslési módszerek összehasonlító vizsgálata az Ipoly Erdő Rt. Királyréti Erdészete által bükkös állományokban létesített mesterséges lékekben. *Kutatási jelentés,* Budapest.

Mikusinski, G. és Angelstam, P. (1997): European woodpeckers and anthropogenic habitat change: a review. *Vogelwelt* 118: 277-283.

Miller, K., Wagner, R. G. és Woods, S. A. (2007): Effect of gap harvesting on epiphytes and bark-dwelling arthropods in the Acadian forest of central Maine. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 2175-2187.

Mills, S. E. és Macdonald, S. E. (2004): Predictors of moss and liverwort species diversity of microsites in conifer-dominated boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 15: 189-198.

Mills, S. E. és Macdonald, S. E. (2005): Factors influencing bryophyte assemblage at different scales in the Western Canadian boreal forest. *Bryologist* 108: 86-100.

Mizunaga, H. (2000): Prediction of PPFD variance at forest floor in a thinned Japanese cypress plantation. *Forest Ecology and Management* 126: 309-319.

Modrỳ, M., Hubenỳ, D. és Rejšek, K. (2004): Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. *Forest Ecology and Management* 188: 185-195.

Moe, B. és Botnen, A. (1997): A quantitative study of the epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* at Havrå, Osterøy, western Norway. *Plant Ecology* 129: 157-177.

Moora, M., Daniell, T., Kalle, H., Liira, J., Pussa, K., Roosaluste, E., Opik, M., Wheatley, R.

és 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.

Mottonen, M., Jarvinen, E., Hokkanen, T. J., Kuuluvainen, T. és Ohtonen, R. (1999): Spatial distribution of soil ergosterol in the organic layer of a mature Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forest. *Soil Biology & Biochemistry* 31: 503-516.

Mountford, E. P., Savill, P. S. és Bebber, D. P. (2006): Patterns of regeneration and ground vegetation associated with canopy gaps in a managed beechwood in southern England. *Forestry* 79: 389-408.

Mölder, A., Bernhardt-Römermann, M. és Schmidt, W. (2008): Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management* 256: 272-281.

Mrotzek, R., Perona, L. és Schmidt, W. (1996): Einfluss von Licht und ausgewählten Bodenfaktoren auf die Verteilung von *Urtica dioica* L. und *Mercurialis perennis* L. in der Bodenvegetation des Buchenwaldökosystems der »Fallstudie Zierenberg«. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 26: 559-564.

Naaf, T. és Wulf, M. (2007): Effects of gap size, light and herbivory on the herb layer vegetation in European beech forest gaps. *Forest Ecology and Management* 244: 141-149.

Nagel, T. A., Svoboda, M. és Diaci, J. (2006): Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and Management* 226: 268-278.

Nascimbene, J., Marini, L. és Nimis, P. L. (2009): Influence of tree species on epiphytic macrolichens in temperate mixed forests of northern Italy. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 785-791.

Naumburg, E. és DeWald, L. E. (1999): Relationships between *Pinus ponderosa* forest structure, light characteristics, and understory graminoid species presence and abundance. *Forest Ecology and Management* 124: 205-215.

Nemky, E. (1968): Növényrendszertan II. Dendrológia. Erdészeti és Faipari Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Sopron.

Newbery, D. M., Renshaw, E. és Brunig, E. F. (1986): Spatial pattern of trees in Kerangas Forest, Sarawak. *Vegetatio* 65: 77-89.

Newmaster, S. G., Belland, R. J., Arsenault, A. és Vitt, D. H. (2003): Patterns of bryophyte diversity in humid coastal and inland cedar-hemlock forests of British Columbia. *Environmental Reviews* 11: 159-185.

O'Hara, K. L., Stancioiu, P. T. és Spencer, M. A. (2007): Understory stump sprout development under variable canopy density and leaf area in coast redwood. *Forest Ecology and Management* 244: 76-85.

Olsen, C. (1917): Studies on the succession and ecology of epiphytic bryophytes on the bark of common trees in Denmark. *Botanisk Tidsskrift* 34: 313-342.

Ódor, P., Márialigeti, S., Mag, Zs., Lengyel-Király, I. és Tinya, F. (2009): The effect of stand structure on different organism groups in mixed deciduous-coniferous forests in Hungary. In: 2nd European Congress of Conservation Biology "Conservation biology and beyond: from science to practice" Book of abstracts. *Conference Proceedings*, Czech University of Life Sciences, Faculty of Environmental Sciences, Prague, 97.

Ódor, P. és Standovár, T. (2001): Richness of bryophyte vegetation in a near-natural and managed beech stands. The effects of management-induced differences in dead wood. *Ecological Bulletins* 49: 219-229.

Ódor, P., Tinya, F., Márialigeti, S., Mag, Zs. és Király, I. (2011): A faállomány és különböző erdei élőlénycsoportok kapcsolata az őrségi erdőkben. *Erdészeti Lapok*, 146: 23-26.

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.

Parent, S. és Messier, C. (1996): A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 151-154.

Parker, G. G., Davis, M. M. és Chapotin, S. M. (2002): Canopy light transmittance in Douglas-fir–western hemlock stands. *Tree Physiology* 22: 147-157.

Peck, J. E. (1997): The association of commercially harvestable bryophytes and their host species in northwestern Oregon. *The Bryologist* 100: 383-393.

Peterken, G. F. (1996): Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge University Press, Cambridge.

Pethő, J. (1998): Erdőgazdálkodás az Őrségben. In: Víg, K. (szerk.): Húsz éves az Őrségi Tájvédelmi Körzet. *Konferenciakötet,* Szombathely – Szentgotthárd, 69-74.

Pérez-Ramos, I. M., Zavala, M. A., Marañón, T., Díaz-Villa, M. D. és Valladares, F. (2008): Dynamics of understorey herbaceous plant diversity following shrub clearing of cork oak forests: A five-year study. *Forest Ecology and Management* 255: 3242-3253.

Pike, L. H., Denison, W. C., Tracy, D. M., Sherwood, M. A. és Rhoades, F. M. (1975): Floristic survey of epiphytic lichens and bryophytes growing on old-growth conifers in Western Oregon. *The Bryologist* 78: 389-402.

Pinno, B. D., Lieffers, V. J. és Stadt, K. J. (2001): Measuring and modelling the crown and light transmission characteristics of juvenile aspen. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 1930-1939.

Planchais, I. és Sinoquet, H. (1998): Foliage determinants of light interception in sunny and shaded branches of *Fagus sylvatica* (L.). *Agricultural and Forest Meteorology* 89: 241-253.

Podani, J. (1997): Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe. Scientia Kiadó, Budapest.

Porté, A., Huard, F. és Dreyfus, P. (2004): Microclimate beneath pine plantation, semi-mature pine plantation and mixed broadleaved-pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 126: 175-182.

Poulson, T. L. és Platt, W. J. (1989): Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology* 70: 553-555.

Pócs, T. (1960): Die zonalen Waldgesellschaften Südwestungarns. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 6: 75-105.

Pócs, T. (1968): A magyarországi tűlevelű erdők cönológiai és ökológiai viszonyai. *Kandidátusi értekezés*, Természettudományi Múzeum, Növénytár, Budapest – Egri Tanárképző Főiskola, Eger.

Pócs, T., Domonkosné Nagy, É., Pócsné Gelencsér, I. és Vida, G. (1958): Vegetációtanulmányok a Keleti Őrségben. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Pro Silva (2000a): A természetközeli erdőgazdálkodás Pro Silva által vallott alapelvei I. *Erdészeti Lapok* 135: 76-79.

Pro Silva (2000b): A természetközeli erdőgazdálkodás Pro Silva által vallott alapelvei II. *Erdészeti Lapok* 135: 119-121.

Proctor, M. C. F. (1982): Physiological ecology: water relations, light and temperature responses, carbon balance. In: Smith, A. J. E. (ed.): Bryophyte ecology. Chapman and Hall, London, 333-382.

Pukkala, T., Kuuluvainen, T. és 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.

Reifsnyder, W.E. és Lull, H.W. (1965): Radiant energy in relation to the forest. *U.S.D.A. Agricultural Technical Bulletin* 1344: 1-111.

Rhoads, A. G., Hamburg, S. P., Fahey, T. J., Siccama, T. G. és Kobe, R. (2004): Comparing

direct and indirect methods of assessing canopy structure in a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 584-591.

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.

Roo-Zielinska, E. (2003): Ecological groups of vascular plant species in the herb layer of the pine forests of Northern and Central Europe. *Polish Journal of Ecology* 51: 493-506.

Rosenberg, M. S. és 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.

Roujean, J.-L. (1999): Measurements of PAR transmittance within boreal forest stands during BOREAS. *Agricultural and Forest Meteorology* 93: 1-6.

Roxburgh, J. R. és Kelly, D. (1995): Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zealand Journal of Ecology* 19: 213-217.

Runkle, J. R. (1985): Disturbance regimes in temperate forests. In: Pickett, S. T. A. és White, P. S. (eds.), The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press Inc., Orlando, pp. 17-33.

Samonil, P. és Vrska, T. (2008): Long-term vegetation dynamics in the Sumava Mts. natural spruce-fir-beech forests. *Plant Ecology* 196: 197-214.

Samuelsson, J., Gustafsson, L., és Ingelög, T. (1994): Dying and dead trees – a review of their importance for biodiversity. Swedish Threatened Species Unit, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.

Schmidt, W., Weitemeier, M. és 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.

Schmitt, C. K. és Slack, N. G. (1990): Host specifity of epiphytic lichens and bryophytes: A comparison of the Adirondack Mountains (New York) and the Southern Blue Ridge Mountains (North Carolina). *The Bryologist* 93: 257-274.

Schnitzer, A. és Closset, D. (2003): Forest dynamics in unexploited birch (*Betula pendula*) stands in the Vosges (France): structure, architecture and light patterns. *Forest Ecology and Management* 183: 205-220.

Schulz, K. (1931): Die Flechtenvegetation der Mark Brandenburg. *Inaugural dissertation*, Berlin.

Schumann, M. E., White, A. S. és Witham, J. W. (2003): The effects of harvest-created gaps

on plant species diversity, composition, and abundance in a Maine oak-pine forest. *Forest Ecology and Management* 176:543-561.

Siitonen, J. (2001): Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49: 11-42.

Silbernagel, J. és Moeur, M. (2001): Modeling canopy openness and understory gap patterns based on image analysis and mapped tree data. *Forest Ecology and Management* 149: 217-233.

Siller, I. (2006): Zárójelentés a 2003-2006. évi nagygomba-monitorozásról az őrségi Szalafő Őserdő erdőrezervátumban. *Kutatási jelentés,* Környezetvédelmi és Vízügyi Minisztérium Természetvédelmi Hivatala, Budapest.

Slack, N. G. (1977): Species diversity and community structure in bryophytes: New York State studies. *Bulletin of New York State Museum Scientific Survey* 428: 1-70.

Smith, A. J. E. (1982): Bryophyte Ecology. Chapman and Hall, London.

Somogyi, E. (2009): Taplók terjedésének vizsgálata a Szalafői „Őserdőben". *Szakdolgozat*, Szent István Egyetem, Állatorvostudományi Kar, Biológiai Intézet, Budapest.

Soó, R. (1964-1980): A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I-VI. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Sprugel, D. G., Raschera, K. G., Gersonde, R., Dovčiak, M., Lutz, J. A. és Halpern, C. B. (2009): Spatially explicit modeling of overstory manipulations in young forests: Effects on stand structure and light. *Ecological Modelling* 220: 3565-3575.

SPSS Inc. (2005): SPSS 14.0 for Windows. Release 14.0.0.

Stadt, K. J. és Lieffers, V. J. (2000): MIXLIGHT: a flexible light transmission model for mixed-species forest stands. *Agricultural and Forest Meteorology* 102: 235-252.

Standovár, T. és Kenderes, K. (2003): A review on natural stand dynamics in beechwoods of East Central Europe. *Applied Ecology and Environmental Research* 1: 19-46.

Standovár, T., Ódor, P., Aszalós, R. és Gálhidy, L. (2006): Sensitivity of ground layer vegetation diversity descriptors in indicating forest naturalness. *Community Ecology* 7: 199-209.

Standovár, T. és Primack, R. B. (2001): A természetvédelmi biológia alapjai. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest.

Startsev, N., Lieffers, V. J. és Landhausser, S. M. (2008): Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: Implication for forest floor development. *Journal of Vegetation Science* 19: 253-260.

Statsoft Inc. (2006): Statistica version 7.1. www.statsoft.com.

Stefanovits, P., Filep, Gy. és Füleki, Gy. (1998): Talajtan. Mezőgazda Kiadó, Budapest.

Ştefureac, T. I. (1941): Cercetări sinecologice şi sociologice asupra Bryophitelor din codrul secular Slatioara (Bucovina). (Recherches synécologiques et sociologiques sur le bryophytes de la forêt vierge de Slatioara (Bucovine)). *Anal. Acad. Roman.*, 3: 1-197.

Svenning, J. C. (2000): Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. *Biotropica* 32: 252-261.

Szép, T. (2008): Vas megye lucfenyő nélkül? *Erdészeti Lapok* 14: 120-121.

Szodfridt, I. (1961): A Vendvidék erdőtípusai. *Az Erdő* 10: 258-264.

Szövényi, P., Hock, Zs. és Tóth, Z. (2004): Phorophyte preferences of epiphytic bryophytes in a stream valley in the Carpathian Basin. *Journal of Bryology* 26: 137-146.

Takafumi, H. és Hiura, T. (2009): Effects of disturbance history and environmental factors on the diversity and productivity of understory vegetation in a cool-temperate forest in Japan. *Forest Ecology and Management* 257: 843-857.

ter Braak, C. J. F. és Šmilauer, P. (2002): Canoco Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for canonical community ordination (Version 4.5), Microcomputer Power, Ithaca, New York.

Thomas, P. A. és Packham, J. R. (2007): Ecology of woodlands and forests. Cambridge University Press, Cambridge.

Thomsen, R. P., Svenning, J. C. és Balslev, H. (2005): Overstorey control of understorey species composition in a near-natural temperate broadleaved forest in Denmark. *Plant Ecology* 181: 113-126.

Tímár, G. (2002): A Vendvidék erdeinek értékelése új nézőpontok alapján. *Doktori értekezés*, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdészeti és Vadgazdálkodási Tudományok Doktori Iskola, Sopron.

Tímár, G., Ódor, P. és Bodonczi, L. (2002): Az Őrség és a Vendvidék erdeinek jellemzése. *Kanitzia* 10: 109-132.

Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M., és Webb, D. A. (1964-1993): Flora Europea. Cambridge University Press, Cambridge.

Valladares, F. és Guzmán, B. (2006): Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in an abandoned Holm oak woodland. *Annals of Forest Science* 63: 749-761.

Vanderporten, A., Engels, P. és Sotiaux, A. (2004): Trends in diversity and abundance of obligate epiphytic bryophytes in a highly managed landscape. *Ecography* 27: 567-576.

Vellak, K. és Ingerpuu, N. (2005): Management effects on bryophytes in Estonian forests.

Biodiversity and Conservation 14: 3255-3263.

Verheyen, K., Honnay, O., Motzkin, G., Hermy, M. és Foster, D. R. (2003): Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology* 91: 563-577.

von Oheimb, G., Friedel, A., Bertsch, A. és Härdtle, W. (2007): The effects of windthrow on plant species richness in a Central European beech forest. *Plant Ecology* 191: 47-65.

Vörös, A. (1970): Az Őrségi gazdálkodás az úrbérrendezéstől a XX. század elejéig. In: Vas megye múltjából III. Levéltári évkönyv, 217-235.

Welles, J. M. (1990): Some indirect methods of estimating canopy structure. *Remote Sensing Reviews* 5: 31-43.

Welles, J. M. és Norman, J. M. (1991): Instrument for indirect measurement of canopy architecture. *Agronomy Journal* 83: 818-825.

West, D. C., Shugart, H. H., Botkin, D. B. (1981): Forest succession. Concepts and application. Springer Verlag, New York.

Whigham, D. F. (2004): Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 583-621.

Winter, S. és Möller, G. C. (2008): Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management* 255: 1251-1261.

Wirth, R., Weber, B. és Ryel, R. J. (2001): Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecologica* 22: 235-244.

Wulf, M. (2003): Preference of plant species for woodlands with differing habitat continuities. *Flora* 198: 444-460.

Yanitskaya, T. O. (1994). Pattern of the herb layer in broad-leaved forest connected with natural disturbances. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdelenie biologii (Russian Federation)* 99: 100-106.

Yirdaw, E. és Luukkanen, O. (2004): Photosynthetically active radiation transmittance of forest plantation canopies in the Ethiopian highlands. *Forest Ecology and Management* 188: 17-24.

Zar, J. H. (1999): Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey.

Zólyomi, B., Baráth, Z., Fekete, G., Jakucs, P., Kárpáti, I., Kovács, M. és Máthé, I. (1967): Einreihung von 1400 Arten der ungarischen Flora in ökologische Gruppen nach TWR-Zahlen. *Fragmenta Botanica* 4: 101-142.