Silva naturalis

Vol. 5.

Silva naturalis

A folyamatos erdőborítás elméleti alapjainak
és gyakorlati megvalósításának sorozata

Series on Theory and Practice of Continuous Forest Cover

Szerkeszti – Editors:

BARTHA DÉNES és PUSKÁS LAJOS

Vol. 5.

Sopron

2014

ISSN 2064-1168
ISBN 978-963-334-207-7

Alapítva – Founded:

2013

A szerkesztőség címe – Editorial office:

Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar
University of West-Hungary, Faculty of Forestry
H-9401 Sopron, Pf.: 132.

Kiadó – Published by:
Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó
Felelős kiadó – Responsible publisher:
Dr. Varga László tudományos és külügyi rektorhelyettes

A kiadvány a TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0004. számú projekt támogatásával valósult meg.

Nyomdai munkák – Printed by:

PÁTRIA Nyomda ZRt.
1117 Budapest, Hunyadi J. u. 7.
Felelős vezető: Orgovány Katalin vezérigazgató

Silva naturalis
Vol. 5., 2014

A HOLTFA

Szerkesztette:

Csóka György – Lakatos Ferenc

A szerkesztésben közreműködött:

Hirka Anikó – Kovács Miklós

Szerzők:

Andrési Dániel
Bartha Dénes
Bidló András
Bölöni János
Csóka György
Csősz Sándor
Dobrosi Dénes
Folcz Ádám
Frank Tamás
Gribovszki Zoltán
Hirka Anikó
Kalicz Péter
Kolozs László
Kovács Tibor
Kucsara Mihály
Lakatos Ferenc
Ódor Péter
Ónodi Gábor
Páll-Gergely Barna
Papp Viktor
Rendes Nikoletta
Solti György
Szűcs Péter
Tóth Viktória
Varga András
Velekei Balázs
Winkler Dániel

A kötetet lektorálta:

Bratek Zoltán – Merkl Ottó – Szmorad Ferenc

A kötetben közölt fotók szerzői:

Bartha Dénes (©BD); Bidló András (©BA); Börcsök Zoltán (©BZ); Bucsai Csaba (©BCs); Csóka György (©CsGy); Dobrosi Dénes (©DD); Duska József (©DJ); Folcz Ádám (©FÁ); Frank Tamás (©FT); Gribovszki Zoltán (©GZ); Kerényi-Nagy Viktor (©KNV); Koltay András (©KA); Kovács Tibor (©KT); Lundberg, Anitha (©LA); Markovics Tibor (©MT); Nascimbene, Juri (©NJ); Ódor Péter (©ÓP); Papp Viktor (©PV); Selmeci-Kovács Ádám (©SKA); Szabados Ildikó (©SzI); Varga András (©VA); Winkler Dániel (©WD).

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés **9**

2. Meddig él(het) egy fa? **11**
2.1. A fásszárúak életszakaszai 11
2.2. Élettartam és életkor 12
2.2.1. Sarjtelepek életkora 12
2.2.2. Egyedek életkora 13
2.3. Fafajok élettartama 14

3. Hogyan keletkezik a holtfa? **21**
3.1. Kiváltó tényezők 22
3.1.1. Antropogén tényezők 22
3.1.2. Abiotikus tényezők 24
3.1.3. Biotikus tényezők 25
3.2. Időbeni lefolyás 25

4. Az erdei holtfa megjelenési formái **29**
4.1. Élő fák elhalt részei 29
4.2. Egészében elhalt fák 31

5. A holtfa lebomlásának folyamata **37**

6. A holtfa, mint életfeltétel **45**
6.1. A holtfa táplálékközössége 46
6.2. A holtfa lakóközössége 47

7. Az erdei holtfa gombavilága **49**
7.1. A lignikol nagygombák ökológiája 49
7.2. A holtfa keletkezésének okai, és azok jelentősége mikológiai szempontból 52
7.3. A különböző holtfa típusok gombavilága 53
7.3.1. Az álló és fekvő holtfák gombavilága 53
7.3.2. A végső korhadási fázisban lévő holtfa és a visszamaradt faanyagtörmelék gombavilága 61
7.3.3. Speciális körülmények hatására kialakul holtfa típusok gombavilága 63
7.3.4. Az antropogén hatásra keletkezett holtfa gombavilága 64

7.4. A holt faanyag szerepe a lignikol nagygombák diverzitásában 65
7.4.1. Védett, vörös listás és ritka lignikol nagygombák Magyarországon 66
7.4.2. Az erdőgazdálkodás lehetőségei a holt faanyag növelésében 67

8. Mikofág gerinctelenek 75

9. Szaproxilofág gerinctelenek 79
9.1. Szaproxilofág bogarak 79
9.1.1. Élőfák elhalt részei 80
9.1.2. Tükörfoltok, ágcsonkok, odvak 80
9.1.3. Elhalt ágak 82
9.1.4. Elhalt törzsek kéreggel 83
9.1.5. Elhalt törzsek kéreg nélkül 85
9.1.6. Tuskók 85
9.2. Szaproxilofág lepkék 86
9.3. Szaproxilofág hártyásszárnyúak 87
9.4. Szaproxilofág kétszárnyúak 88
9.5. Egyéb szaproxilofág gerinctelenek 89

10. Gerinctelen ragadozók és parazitoidok 97
10.1. A holtfa, mint közvetett táplálékforrás 97
10.1.1. Ragadozók 97
10.1.2. Parazitoidok 101
10.2 A holt faanyag, mint lakóhely 102

11. Hangyák és a holtfa 109

12. Puhatestűek és a holtfa 115
12.1. A holtfához köthető magyarországi fajok 117
12.2. Néhány jellemző faj rövid bemutatása 119

13. Kétéltűek, hüllők és a holtfa 121

14. A holtfa szerepe az odúlakó madárközösségek kialakulásában 125
14.1. A holtfa, mint közvetett táplálékforrás 125
14.2. Odvak kialakulása 127
14.3. Odúkészítők, odúlakók 128
14.4. Odúkészítő fajok hazánkban 130
14.5. Költési hálózatok 132

14.6. Jellegzetes hazai fás élőhelyek odúlakó közösségei 133
14.6.1. Síkvidéki fűz-nyár ligeterdők 133
14.6.2. Fenyvesek 134
14.6.3. Bükkösök 135
14.6.4. Középhegységi tölgyesek 135
14.6.5. Urbán- és agrárélőhelyek 135
14.7. A harkályok indikátor szerepe 136
14.8. Erdőkezelés 137

15. Emlősök és a holtfa 145
15.1. Kisemlősök és ragadozók 145
15.2. A holtfa és a denevérek 146
15.2.1. A denevérek számára alkalmas búvóhelyek keletkezése 146
15.2.2. A denevérek holtfához kötődő búvóhelyei és búvóhely-foglalási szokásai 147

16. A korhadó faanyag szerepe az erdei növények biodiverzitásában 155
16.1. A holtfán élő növények főbb csoportjai 155
16.2. Holtfák szerepe az edényes növények biodiverzitásában 156
16.3. Holtfa szerepe az erdei moha- és zuzmóközösségekben 158

17. A holtfán történő felújulás jelentősége az erdőkben 171
17.1. Abiotikus tényezők 171
17.2. A holtfa tulajdonságai 173
17.3. Az újulat tulajdonságai 174
17.4. Egyéb biotikus tényezők 174

18. A holtfa szerepe az erdőállományok anyagforgalmában és talajfejlődésében 177
18.1. A holtfa jelentősége az erdei ökoszisztémák anyagkörforgalmában 177
18.2. A holtfa hatása a talajfejlődési folyamatokra 182
18.2.1. Humuszosodás 183
18.2.2. Kilúgzás 186
18.2.3. Savanyodás 187
18.2.4. Erózió 188

19. A holt faanyag hatása a vízfolyásokra 191
19.1. A különböző hatások elemzése 191
19.1.1. A part stabilizálása 191

19.1.2. Mini tározó létrehozása 192
19.1.3. Élőhelyek létrehozása 192
19.1.4. A kolonizáció elősegítése 193
19.1.5. A vízminőség javítása 193
19.2. Mit tegyünk a vízfolyásban lévő holt fával? 193

20. A holtfa és az erdő egészsége 197

21. Mennyi holtfa van az erdőkben? 203
21.1. A holtfa mennyisége a mérsékelt övi erdőkben 203
21.2. A magyarországi erdők holtfamennyisége az Egyesített Erdészeti Monitoring adatai alapján 218
21.2.1. A felvételek módszertana 218
21.2.2. A holtfa mennyisége erdeinkben az eddigi felvételek alapján 220

22. Hogyan tartható fent és növelhető a holtfához kötődő diverzitás erdeinkben? 225
22.1. A fajokat és élőhelyeiket veszélyeztető tényezők 225
22.2. A visszahagyásra ajánlott holtfa mennyiségi és minőségi jellemzői 227
22.3. A holtfa fenntartása, képződésének elősegítése, kezelési javaslatok 228

23. Záró gondolatok 233

24. Irodalom 237

1. Bevezetés

Csóka György és *Lakatos Ferenc*

Egy adott korban, az addig összegyűjtött és elérhetővé vált ismeretek, tudás összessége formálja a szemléletmódot, ami sok más mellett meghatározza azt is, hogy hogyan hasznosítjuk a környezetünkben rendelkezésre álló erőforrásokat. Nincs ez másként az ember erdőhöz fűződő viszonyával és az erdővel való gazdálkodással sem. Nyilván azt az erdőt szeretjük, azt tartjuk jónak, ami szemléletünknek, illetve igényeinknek leginkább megfelel. Az erdőről, a benne élő élőlényekről alkotott véleményünk mindig is nagyban függ saját érdekeinktől, illetve az általunk birtokolt ismeretektől. Az ideálisnak gondolt erdőkép hosszú ideig szinte kizárólag a faállományt foglalta magába. Magas, vastag, egyenes, egészséges fák alkották, amik a lehető leggyorsabban növekszenek, azaz rövid idő alatt, sok és jó minőségű faanyagot szolgáltatnak. A szakoktatás és a kutatás is hosszú-hosszú időn keresztül ezt a fő csapásirányt követte. Nemcsak, hogy érdemi jelentőséget nem tulajdonítottak a holtfának, de az erdő felesleges hulladékának, veszélyforrásnak is tartották, ami ráadásul még „csúnya" is. Nyilván ennek megfelelően is kezelték a kérdést Európa-szerte és Magyarországon is. Még néhány évtizede is szakmai elvárás volt a „száradék" gondos eltávolítása, és csak az az erdő érdemelhette ki a „szép, egészséges" jelzőket, amiben a holtfának nyoma sem nagyon volt.

Aztán kontinensünk számos országában megfogyatkoztak egyes harkályfajok, mások pedig teljesen el is tűntek. A harkályok megritkulásával kevesebb lett a csuszka, a cinke és denevér is. Sokhelyütt veszélyeztetetté vált a havasi cincér és számos más holtfához kötődő faj is, köztük bizonyára olyanok is, amikről eddig még azt sem tudtuk, hogy léteznek.

Szerencsére voltak, akik meglátták a negatív tendenciák és az erdőgazdálkodás szemléletmódja közötti összefüggéseket, és időben megkongatták a vészharangot. Európa több országában kutatási projektek indultak, ezek eredményei, ha nem is mindig megfelelő sebességgel, de lassan-lassan beszivárognak a mindennapokba. A széleskörű kutatások eredményei ma már meggyőzően bizonyítják, hogy a holtfa korántsem élettelen. Már tudjuk, hogy néhány jól körülhatárolható kivételtől eltekintve jelenléte semmilyen veszélyt nem jelent az erdő egészségére. Ismereteink mai szintjén bátran kijelenthetjük, nem egészségesebb, hanem betegebb az erdő, amiből hiányzik a holtfa. Napjainkban egyre többen fogadják el, hogy a „tartamosság", vagy a „fenntarthatóság" kétségtelenül jövőbetekintő

nemes és létfontosságú eszméje vajmi keveset ér, ha csak az erdőkből kitermelhető faanyag mennyiségére szorítkozik.

Jelen könyv a teljesség igény nélkül, ízelítő gyanánt kínál betekintést abba a sokrétű és nélkülözhetetlen szerepbe, amit a holtfa játszik erdeink életében. Ezt a sokszínűséget már maga a népes szerzőgárda is jól érzékelteti. Az egyes fejezetek - ha más-más nézőpontból is - mind ugyanazt az üzenetet hordozzák: a holtfa mással nem helyettesíthető, éltető forrás, erdeink diverzitásának és számos ökológiai folyamatának meghatározó alapköve. A diverzitás pedig az erdő egészségének, alkalmazkodóképességének egyik nélkülözhetetlen, mással ki nem váltható pillére, ami napjaink környezeti változásainak közepette felértékelődik.

Nem titkolt célunk, hogy a napjainkra kikerülhetetlenné váló szemléletváltást szellemi munícióval támogassuk, illetve az is, hogy egyfajta kiindulási alapot szolgáltassunk azoknak, akik erdeink végtelen változatosságába mélyebb betekintésre tartanak igényt. Mert remélhetőleg azért akadnak ilyenek is. Ahhoz ugyanis, hogy a jövő környezeti kihívásainak megfelelhessünk, több és mélyebb tudásra van szükség. Ennek megszerzésére pedig csupán két dologra van szükség: tanulásra és kutatásra.

2. Meddig él(het) egy fa?

Bartha Dénes

2.1. A fásszárúak életszakaszai

A fásszárú növényfajok maximális dimenzióik és életkoruk eléréséig sajátos egyedfejlődésen esnek át. Ez a megtermékenyített petesejt osztódásával kezdődik és az egyed pusztulásáig tart. Az életciklus az alábbi szakaszokra bontható (GENCSI 1980; KOZLOWSKI és mtsai 1990; LYR és mtsai 1992):

1. *embrionális szakasz* – a magban végbemenő folyamat, a megtermékenyítéstől a kifejlett embrió kialakulásáig tart;

2. *csíranövény szakasz* – a csírázástól az első lomblevelek megjelenéséig;

3. *fiatalkori szakasz* – mérsékelt növekedési erély, fiatalkori levélformák (juvenilis levelek, összetett levelűek levele egyszerű v. csak 3-asan összetett) jellemzik, a levelek későn és elnyújtottan hullanak le, csak ebben a fázisban képződ(het)nek tövisek és tüskék, továbbá a termőképesség hiánya, mérsékelt járulékosgyökér-képződés a jellemző;

4. *növekedési szakasz* – erőteljes vegetatív növekedés, legnagyobb növedék, normális levélformák jellemzik, a virágképződés hiányzik (csak külső, extrém termőhelyi tényezők indukálhatják rendellenes képződését), nagyfokú a hajlam a járulékosgyökér-képződésre;

5. *érettkori szakasz* – csökkent vegetatív növekedés, csökkenő növedék, normális virág- és terméskép zés, mérsékelt járulékosgyökér-képződés jellemzi;

6. *öregedési szakasz* – csekély növekedés, kicsi növedék, öregkori levélformák, terméskép zés csökkenése, járulékosgyökér-képződés elmaradása, elhaló koronarészek, üreges, odvasodó törzs. jellemző.

A szakaszokat általában nehéz élesen elválasztani egymástól, azok egymással átfedhetnek. Megjegyzendő, hogy az egyed pusztulása bármelyik szakaszban bekövetkezhet (lásd 3. fejezet). Rendkívüli körülmények hiányában a fák pusztulása az öregkorban következik be, annak zárásaként tekintendő. Általánosságban megállapítható, hogy fásszárúak esetében minél előbb következik be az érettkor, annál rövidebb az élettartam.

2.2. Élettartam és életkor

A dendrobiológiában általában különbséget tesznek az élettartam és az életkor fogalma között. Előbbi alatt valamely fásszárú növény életének átlagos hosszát értjük, utóbbi az élő szervezet keletkezésétől valamely megfigyelés időpontjáig eltelt időtartamot jelöli. Sarjtelepképző (klonális) fajok egyedei esetében másképpen értelmezhető az életkor, mint a nem klonális fajok egyedei esetében. E fejezetben példákat találunk a Föld fásszárú fajai közül a klonális és nem klonális fajok legidősebb példányaira, s összefoglaljuk azokat a tulajdonságokat, amelyek befolyásol(hat)ják a bemutatott egyedek életkorát. A Magyarországon honos, ill. gyakrabban ültetett fafajok élettartamának megadása elsősorban gyakorlati tapasztalatokon alapszik, a vonatkozó szakirodalom, adatbázisok és terepi megfigyelések feldolgozása alapján történik.

2.2.1. Sarjtelepek életkora

A vegetatív szaporodásra képes növényeket sarjtelepképző (klonális) növényeknek hívjuk. Fásszárú növényfajok esetében a sarjtelepek (polikormonok) főként gyökérsarjadzással (pl. *Populus alba, P. tremula, Robinia pseudoacacia, Prunus spinosa*), ritkábban a gyökfőből eredő, földfelszín közelében kúszó oldalhajtások legyökeresedése révén keletkeznek (pl. *Ribes* spp., *Euonymus* spp., *Vaccinium* spp.). Ezen kívül előfordulhat a megdőlő törzsek primordiumaiból felverődő újulat (pl. *Salix caprea*), a földre érő hajtások legyökerezése (pl. *Thuja plicata*) és a letört gallyak, ágak meggyökeresedése (pl. *Salix*) révén keletkező sarjtelepképzés is.

A sarjtelepképző növények esetében kétféle életkorról beszélhetünk. A sarjtelep (azaz a genet) kora a magból való csírázástól a sarjtelep teljes pusztulásáig, míg a sarj (ramet) kora a sarjadzástól a ramet pusztulásáig tart.

Az amerikai rezgő nyár (*Populus tremuloides*) legismertebb sarjtelepe (amit Pando névre kereszteltek) az Amerikai Egyesült Államok Utah államában (Wasatch Mountains: Fishlake National Forest) található. A 43 hektár kiterjedésű sarjtelep mintegy 47 ezer, gyökereikkel egymáshoz kapcsolódó rametből áll, s a sarjtelep korát 80 ezer évre teszik (DEWOODY és mtsai 2008). (A rametek, s egyben a faj önálló egyedeinek élettartama viszont nem haladja meg átlagosan a 130 évet!) Pando jelenlegi tömege 6615 tonna, ezzel a Föld legnagyobb élő organizmusa is egyben (MITTON és GRANT 1996).

A cserjetermetű Palmer-tölgy (*Quercus palmeri*) sarjtelepét (Jurupa Oak) a közelmúltban fedezték fel Dél-Kaliforniában (Jurupa Mountains, Riverside

County). A több mint 13 ezer évesnek tartott sarjtelepet egyben pleisztocén reliktumnak is tekintik (MAY és mtsai 2009).

E területen a legújabb szenzáció a 2008-ban megtalált lucfenyő (*Picea abies*) sarjtelep (Old Tjikko) Svédországban (Fulufjället Nemzeti Park, Dalarna). (A média torzítása itt is tetten érhető volt, mivel „megtalálták a Föld legidősebb faegyedét" címmel adták hírül a felfedezést.) A sarjtelep átmérője 6 m, a luc (nálunk nem sarjad) rametek térdmagasságúak, csak egyetlen ramet fatermetű, de ennek mellmagassági átmérője is csak 15 cm, magassága pedig csupán 4,75 m. A sarjtelep korát 9550 évben állapították meg, a legidősebb ramet 375 éves (ÖBERG és KULLMAN 2011).

Hazánkban a fafajok közül a fehér nyár (*Populus alba*) és a rezgő nyár (*P. tremula*) esetében feltételezhető idősebb korú sarjtelep. Különösen a fehér nyár alföldi homokon található előfordulásai között lehetnek ilyenek, mivel a feltételek (pl. nyílt termőhely, hosszú ideje változatlan tájhasználat, konkurencia hiánya, gyökérsarjadzásra és vegetatív terjedésre alkalmas körülmények) itt alkalmasabbak, mint az ártéri termőhelyeken vagy a rezgő nyárnál a hegy-dombvidéki előfordulások esetében. A cserjefajok közül egyébként hasonló jellegű termőhelyen (is) él a cserszömörce (*Cotinus coggygria*), csikófark (*Ephedra distachya*), homoktövis (*Hippophaë rhamnoides*), kökény (*Prunus spinosa*), parlagi rózsa (*Rosa gallica*), jajrózsa (*R. spinosissima*), szirti gyöngyvessző (*Spiraea media*), törpe mandula (*Amygdalus nana*), csepleszmeggy (*Cerasus fruticosa*), melyek szintén sarjtelepképző fásszárúak.

2.2.2. Egyedek életkora

Az egyedek életkorát a faji tulajdonságokon, sajátosságokon túl számos egyéb tényező is befolyásolja. Fásszárú növények esetében az alábbi tényezők növelik még az esélyt a magasabb életkor elérésére:

- a fatest tartóssága, ellenállósága a kórokozó, károsító, dekomponáló szervezetekkel szemben;
- a törzs védelme (pl. vastag vagy hámló kéreg) a külső romboló erők (főként tűz) ellen;
- időjárási szélsőségektől mentes termőhelyek (erős szelek, viharok, nagy havazások, aszályos időszakok hiánya);
- dús és száraz alomszint, gyepszint, cserjeszint hiánya következtében az alacsony tűzveszélyességű élőhelyek;
- durva emberi beavatkozások hiánya;
- konkurencia hiánya (szabadon álló egyedek);
- tápanyagszegény termőhelyek.

Tény az is, hogy manapság egy faegyed ritkán pusztul el végelgyengülésben, hanem főként betegségek, abiotikus és biotikus károsítók, fakivágás miatt leli halálát (BOBIEC és mtsai 2005; lásd még a 3. fejezetben).

Érdekességként említjük, hogy a trópusokon a gyors növekedés, az erős kompetíció és a dekomponáló szervezetek aktív tevékenysége miatt korábban nem feltételeztek famatuzsálemeket. Az 1990-es években Amazóniában azonban öt fafajt is találtak (LEWINGTON és PARKER 2005), amelyeknek bizonyos egyedei – bár az évgyűrűhiány nehezíti az életkor pontosabb megállapítását – meghaladják az ezer évet. Általánosítva így elmondhatjuk, hogy a legidősebb fák a legkülönbözőbb klimatikus viszonyok között fordulhatnak elő.

A legmagasabb egyedi életkort elérő, nem sarjtelepképző faj a simatűjű szálkásfenyő (*Pinus longaeva* – 2.1. kép). Több olyan egyede ismert, aminek kora bizonyítottan megközelíti, vagy meg is haladja az 5000 évet. Az egyedek magassága még ebben a korban is csak 4,5-9 m közötti. Többek között az USA Nevada, Utah, Kalifornia államaiban 2200-3700 m-es tengerszint feletti magasságban, rendkívül mostoha körülmények között fordulnak elő (SCHÜTT és LANG 1996). Ezekre a termőhelyekre a 300 mm körüli éves csapadék és a rendkívül hosszú nyugalmi időszak jellemző. A zord körülmények miatt szinte teljesen hiányoznak fogyasztó és szaprofita szervezetek (rovarok, gombák), és a tüzek is igen ritkák. Többek között ez magyarázza az igen hosszú életkort, illetve az elhalt egyedek lassú lebomlását. Egyes 1000 év feletti kort megélő fafajok legidősebb hitelesített példányait a 2.1. táblázatban foglaljuk össze.

2.3. A fafajok élettartama

A Magyarországon honos, ill. gyakrabban ültetett adventív fafajok élettartamának megadása elsősorban gyakorlati tapasztalatokon alapszik (2.2. táblázat). Fontos hangoztatni, hogy a fajra jellemző átlagos termőhelyi viszonyok között, állományban, drasztikus külső behatás nélkül elérhető élettartamot tartalmazza a táblázat. Szoliter állásban rendszerint az itt megadottaknál magasabb élettartammal kell (lehet) számolni. A legidősebb példányokat csak hitelesített adatok esetén vettük fel a táblázatba. Bizonyos – főleg kertészeti célra ültetett – fajok esetében a megadott élettartam szabad állású egyedekre értendő.

2.1. táblázat: Egyes, ezer év feletti életkort megélő fafajok legidősebb hitelesített példányai (SITKEI 2006; TAYLOR 1962; ULRICH és mtsai 2009, 2010; URL1; URL4; Vonatkoztatási év: 2014)

Tudományos név	Magyar név	Elterjedési terület
Castanea sativa [1]	Közönséges szelídgesztenye	Dél-Európa
Cedrus libani	Libanoni cédrus	Libanon, Szíria és Kis-Ázsia
Ginkgo biloba	Páfrányfenyő	Délkelet-Kína: Szecsuán
Juniperus communis [2]	Közönséges boróka	Észak-Amerika és Eurázsia
Larix decidua	Európai vörösfenyő	Közép-Európa
Picea sitchensis	Szitka-lucfenyő	pacifikus Észak-Amerika
Pinus longaeva [3]	Simatűjű szálkásfenyő	pacifikus Észak-Amerika
Pinus nigra [4]	Feketefenyő	Dél-Európa
Platanus orientalis [5]	Keleti platán	Balkántól Nyugat-Himalájáig
Pseudotsuga menziesii [6]	Közönséges duglászfenyő	pacifikus Észak-Amerika
Quercus petraea [7]	Kocsánytalan tölgy	Nyugat-, Közép- és Dél-Európa
Quercus robur [8]	Kocsányos tölgy	Európa
Sequoiadendron giganteum [9]	Hegyi mamutfenyő	pacifikus Észak-Amerika
Taxodium distichum [10]	Fésűs mocsárciprus	atlantikus Észak-Amerika
Taxus baccata [11]	Európai tiszafa	Európa, Kis-Ázsia, Észak-Afrika
Thuja occidentalis [12]	Nyugati tuja	atlantikus Észak-Amerika
Tilia cordata	Kislevelű hárs	Európa
Tilia platyphyllos [13]	Nagylevelű hárs	Európa és Kis-Ázsia

[1] A legidősebb példányt (Castagnu dê Centu Cavaddi) 2000–4000 évesre becsülik (Szicília, Olaszország)
[2] A legidősebb példány 1013 éves (La Clocha del Chero, La yesa, Spanyolország)
[3] A legidősebb élő példány 5063 éves (White Mountains, Kalifornia, USA), a második legidősebb (Methuselah) 4845 éves, az 1964-ben tudományos célra kivágott példány (Prometheus) esetében 4844 évgyűrűt lehetett megszámolni
[4] A legidősebb példány (Vier-Brüder-Baum) 1034 éves (Vöstenhof, Ausztria)
[5] A legidősebb példányt (S'khtorashen) 2000 évesre becsülik (Shusha, Nagorno-Karabakh, Azerbajdzsán)
[6] A legidősebb példány (Red Creek Tree) 1014 éves (San Juan River, Kanada)
[7] A legidősebb példány (Big-Belly Oak) 1012 éves (Savernake Forest, Egyesült Királyság)
[8] A legidősebb példányt (Kongeegen) 1500–2000 évesre becsülik (Jægerspris Nordskov, Zealand, Dánia)
[9] A valaha ismert legidősebb példány 3266 éves volt (Sierra Nevada, Kalifornia, USA), a ma is élő legidősebb példány (The President) 3200 éves
[10] A legidősebb példány 1647 éves (Bladen County, North Carolina, USA)
[11] A legidősebb példányt (Llangernyw Yew) 4000–5000 évesre becsülik (Llangernyw, Conwy, Észak-Wales)
[12] A legidősebb példány 1675 éves (Ontario, Kanada)
[13] A legidősebb példány (Tanzlinde Schenklengsfeld) 1264 éves (Marktplatz, Schenklengsfeld, Németország)

2.2. táblázat: Néhány, Magyarországon előforduló fafaj élettartama a legidősebb példányok hitelesített életkorával (Forrás az élettartamra: BARTELS 1993; BARTHA 1994, 1999, 2012; ROLOFF és mtsai 2008; SCHÜTT és mtsai 1994-2007; Forrás a legmagasabb életkorra: BALOGH 1968; BRUNNER 2009; MONNIER és BERHIDAI 1995; PATER 2007; PÓSFAI 2005; URL2; URL3; Vonatkoztatási év: 2014)

Tudományos név	Magyar név	Élettartam (év)
Acer campestre [1]	Mezei juhar	150–200
Acer platanoides [2]	Korai juhar	100–150
Acer pseudoplatanus [3]	Hegyi juhar	200–300
Acer tataricum	Tatár juhar	~80
Aesculus hippocastanum [4]	Fehér vadgesztenye	100–150*
Alnus glutinosa [5]	Mézgás éger	80–100
Betula pendula [6]	Bibircses nyír	~60
Carpinus betulus [7]	Közönséges gyertyán	120–160
Castanea sativa [8]	Közönséges szelídgesztenye	300–400
Cerasus avium [9]	Madárcseresznye	~80
Fagus sylvatica [10]	Közönséges bükk	200–250
Fraxinus excelsior [11]	Magas kőris	200–250
Fraxinus ornus [12]	Virágos kőris	80–100
Fraxinus pennsylvanica [13]	Amerikai kőris	~80
Larix decidua [14]	Európai vörösfenyő	150–200
Padus avium [15]	Zselnicemeggy	~40
Picea abies [16]	Közönséges lucfenyő	120–140
Pinus nigra [17]	Feketefenyő	80–100
Pinus sylvestris [18]	Erdeifenyő	150–250
Populus alba [19]	Fehér nyár	150–200
Populus nigra [20]	Fekete nyár	~250
Populus tremula [21]	Rezgő nyár	~60
Pyrus pyraster [22]	Vadkörte	~150
Quercus cerris [23]	Csertölgy	~200
Quercus petraea [24]	Kocsánytalan tölgy	~200
Quercus pubescens [25]	Molyhos tölgy	150–200
Quercus robur [26]	Kocsányos tölgy	250–400
Quercus rubra [27]	Vörös tölgy	100–150
Robinia pseudoacacia [28]	Fehér akác	200–250*
Salix alba [29]	Fehér fűz	100–120
Salix caprea [30]	Kecskefűz	~60
Sorbus torminalis [31]	Barkócaberkenye	~110
Taxus baccata [32]	Európai tiszafa	500–1000*
Tilia cordata [33]	Kislevelű hárs	200–300
Tilia platyphyllos [34]	Nagylevelű hárs	300–500
Tilia tomentosa [35]	Ezüst hárs	100–120
Ulmus minor [36]	Mezei szil	200–300
Ulmus glabra [37]	Hegyi szil	150–200
Ulmus laevis [38]	Vénic-szil	100–150
Ulmus pumila	Turkesztáni szil	~80

[1]A legidősebb 184±30 éves (Vor dem Haus Sigraser Straße 14, Edelsfeld, Németország)
[2] A legidősebb 264±10 éves (Grönsöö Slott Park, Grönsöö, Svédország)
[3] A legidősebb 614±100 éves (Vestonovice, Vestonovice, Csehország)
[4] A legidősebb 350 éves (Busbridge Lakes, Godalming, Egyesült Királyság)
[5] A legidősebb 214±20 éves (National Botanic Garden, Meise, Belgium)
[6]A legidősebb 103±10 éves (Arboretum en landgoedbos Oostereng, Wageningen, Hollandia)
[7] A legidősebb (Korpusbuche) 414±100 éves (Stadtwald Mühlhausen, Németország)
[8] A legidősebb (Lu Castagnu di li Centu Cavaddi) 2614±300 éves (Via Castagno Cento Cavalli, Olaszország)
[9] A legidősebb éves (Auf der Wiese am Nordhang Eichelberg, Blofeld, Németország)
[10] A legidősebb (Seymenski buk) 478 éves (Gramadliva, Bulgária)
[11] A legidősebb (Jasen v Zliechove) 411±10 éves (Zliechov)
[12] A legidősebb 116 éves (Wilhelminapark, Tilburg, Hollandia)
[13] A legidősebb 104±10 éves (Stadspark, Eindhoven, Hollandia)
[14] A legidősebb 814±50 éves (Cheese farm, Prairion, Svájc)
[15] A legidősebb 59±5éves (Speeltuin „De Viking", Geldrop, Hollandia)
[16] A legidősebb 384±30 éves (Kirnitzschtal, Hinterhermsdorf, Németország)
[17] A legidősebb (Vier-Brüder-Baum) 1034 éves (Vöstenhof, Ausztria)
[18] A legidősebb 564±50 éves (Street, Rabka-Zdrój, Lengyelország)
[19] A legidősebb 264±50 éves (Rzochów district, Mielec, Lengyelország)
[20] A legidősebb 214±100 éves (Im Naturschutzgebiet Saumain, Schweinfurt; Auf dem Gelände der Landesgartenschau 2013, Bamberg, Németország)
[21] A legidősebb 94±10 éves (National Park of Białowieża, Białowieża, Lengyelország)
[22] A legidősebb (Hruska plana v Bosaci) 304±10 éves (Zabudisova, Szlovákia)
[23] A legidősebb (Cerro di Sant'Angelo) 614±50 éves (Church of Santa Maria di Galloro, Olaszország)
[24] A legidősebb (Big-Belly Oak) 1012±10 éves (Savernake Forest, Egyesült Királyság)
[25] A legidősebb (Quercia di Pinocchio, Quercia di Collodi, Quercia delle Streghe) 514±100 éves (Villa Carrara, Olaszország)
[26] A legidősebb (The Granit oak) 1664 éves (Granit, Bulgária)
[27] A legidősebb 214±10 éves (Landgoed Aardenburg, Doorn, Hollandia)
[28] A legidősebb 412 éves (Square Viviani, Paris, Franciaország)
[29] A legidősebb 189±20 éves (Neuer Tiergarten Kleve, Kleve, Németország)
[30] A legidősebb 77±20 éves (Parcelle encadrée par Hellwigstrasse, Mainzerstrasse et Halb, Saarbrucken, Németország)
[31] A legidősebb 182±3 éves (Hengstberg, Gleichen - Groß Lengden, Németország)
[32] A legidősebb (Ankerwycke Yew) 2264±300 éves (Hythe End Road, Egyesült Királyság)
[33] A legidősebb (Gerichtslinde) 814±300 éves (Auf dem Burgberg, Németország)
[34] A legidősebb (Tanzlinde Schenklengsfeld) 1264 éves (Marktplatz, Schenklengsfeld, Németország)
[35] A legidősebb 214±10 éves (Achter NH kerk aan Oosteinde, Blijham, Hollandia)
[36] A legidősebb (Orme de Sully de St-Augustin) 414±10 éves (Kerkplein, Franciaország)
[37] A legidősebb 364±50 éves (Straße, Bukovec, Csehország)
[38] A legidősebb (Predigtulme) 514±50 éves (Hof Roring-Winkelschulte, Németország)

2.1. kép (felül balra): Idős simatűjű szálkásfenyő (*Pinus longaeva*). Bryce Canyon Nemzeti Park, Utah (©SzI).
2.2. kép (felül jobbra): Sherman kapitány, az óriás mamutfenyő, a Föld legnagyobb tömegű példánya. Sequoia Nemzeti Park, Sierra Nevada, Kalifornia (©DJ).
2.3. kép (alul): A zsennyei tölgy 2006-ban, összeomlása évében. Az „ezerévesnek" jelzett fa pontos életkorát a korhadt, betonozott törzs miatt nem lehet megállapítani (©MT).

2.4. kép: Öreg, csomoros törzsű fekete nyár Drávatamási határában. A hasonló méretű egyedek mára már elfogytak. (©BZ).

2.5. kép (felül): A szabolcsbákai öreghárs alsó ágai a földre érve meggyökeresedtek. Az ilyen egyedeket „ijjas-fias" hársnak becézi a népnyelv (©BD).
2.6. kép (alul): A Budapest, Roosevelt téri fehér akácot 1789-ben ültették, ma már nagybeteg állapotban van (©KV).

3. Hogyan keletkezik a holtfa?

Csóka György, Lakatos Ferenc és *Hirka Anikó*

A fejezet címében feltett kérdésre meglehetősen gyors és egyszerű válasz is adható: fák, illetve egyes részeik elhalásával. A kérdést azonban több oknál fogva érdemes, illetve szükséges ennél jóval részletesebben is körüljárni. A fa, illetve a fák pusztulásának folyamata, pusztulásuk kiváltó oka(i) és időbeni lefutása, tömegessége ugyanis rövidebb és hosszabb távon is jelentős, sok vonatkozásban eltérő hatást gyakorolhat az erdei ökoszisztémák működésére, diverzitására.

Bevezetésül érdemes megvizsgálni azt is, hogy egyes nyelvek hogyan fejezik ki a holtfát. Ebből a szempontból a magyar nyelv egyszerűsít. Természetesen különbséget tesz (főleg ha elő- vagy utótagot is használunk) az „élő" fa és a „faanyag" között, de a mindennapi nyelvben mindkettőt inkább csak „fának" nevezi. Ezzel szemben az angol, német és a francia nyelvben is jól elkülönül ez a két fogalom (tree/wood, Baum/Holz, arbre/bois). Érdekes ugyanakkor, hogy a magyar nyelven holtfának nevezett anyagot egyik sem az élő fát jelentő kifejezéshez, hanem a faanyaghoz köti (deadwood, Totholz, bois mort). Holott a holt fának nem utolsósorban éppen az élettel teli tulajdonsága (speciálisan hozzá kötődő fajokon keresztül) adja pótolhatatlan ökológiai jelentőségét.

Mint ahogy az előző fejezetben is látható, az egyes fásszárú fajok potenciális élettartama jelentősen eltérő. Némelyik faj néhány évtizedig, mások több száz évig élhetnek. Ezzel együtt még a hosszú élettartamú fafajok is – mint, ahogyan minden más élőlény – elérik koruk végső határát és elpusztulnak.

Az egyes fák, facsoportok, illetve faállományok pusztulását a csíracsemetétől a több száz éves korig tartó időszak során gyakorlatilag bármikor igen sok tényező, illetve ezek együttes hatása idézheti elő. Természetesen a különböző fafajok egyedeinek pusztulását jellemzően más-más tényezők okozzák. Emellett életkor függvényében is változik a helyzet: fiatal korban pl. általában a kompetíció a domináns mortalitási ok, míg idősebb korban gyakran a gyökér- és törzskorhasztó korhasztó gombák, illetve az általuk meggyengített faegyedeket kidöntő viharok pusztítják el az egyes fákat.

A fapusztulást kiváltó tényezőket rendkívül sokféleképpen lehet csoportosítani. A 3.1. táblázatban a kiváltó okok, illetve a faelhalás időbeni lefolyása alapján történő csoportosítás látható, néhány példával szemléltetve (a teljesség igénye nélkül).

3.1. táblázat: A fák (és azok részei) elhalását kiváltó tényezők csoportosítása a faelhalás időbeni lefolyása szerint

Lefolyás	*Antropogén*	*Abiotikus*	*Biotikus*
Gyors	Fakitermelés. Erdőtűz. „Holtfagyártás”.	Viharkárok, hó- és jégkárok. Erdőtűz, villámcsapás.	Egyes rovarok (pl. szúk) és kórokozók. Vadkár, hód, stb.
Lassú	Termőhelyi hibák. Környezetszennyezés. Gazdálkodási hibák.	Klimatikus tényezők. Talajhibák. Fényhiány.	Kompetíció. Lombfogyasztók, Taplógombák.

Fontos megjegyezni, hogy a táblázatban definiált kategóriák határai egyáltalán nem merevek, közöttük jelentős átfedés, átjárás lehet. A példaként említett mortalitási tényezők jellemzően nem egyenként, hanem gyakran együtt, illetve egymásra épülve, egymás hatásait erősítve, ún. kárláncolatok formájában fejtik ki hatásukat. Az ilyen kárláncolatoknak gyakran (szinte mindig) vannak termőhelyi vonatkozásai. A biotikus tényezők (rovarok, kórokozók) tömeges megjelenését is gyakran éppen az egyes abiotikus termőhelyi tényezők (aszály, fagy, viharok, stb.) készítik elő.

3.1. Kiváltó tényezők

3.1.1. Antropogén tényezők

A közvetlen emberi hatásra bekövetkező fapusztulás legnyilvánvalóbb példája a fakitermelés, ami jellemzően:

- rendkívül gyorsan történik (egy-egy fa kivágása csupán néhány percet vesz igénybe);
- gyakran nagy területet érint (természetes tényezők ritkán okoznak több hektáros, egyöntetű fapusztulást);
- a természetes szelekciós tényezőket általában felülírják az antropogén szelekciós tényezők;
- az elhalt (kivágott) dendromassza túlnyomó része rövid időn belül eltűnik a területről, jellemzően csak a kisebb méretű (átmérőjű), gazdaságilag kevésbé értékes faanyag marad vissza.

Megjegyzendő, hogy Magyarország erdeiben a legjelentősebb volumenű mortalitási tényező kétségtelenül a fakitermelés. Nem számítva az illegális fakitermelés valószínűleg nem elhanyagolható mértékét, az évente kitermelt fatérfogat közelítőleg bruttó 8 millió m^3 (NÉBIH EI 2013). Azaz nyugodtan állíthatjuk, hogy éves szinten több tízmilliós nagyságrendű faegyed elhalását a fakitermelés idézi elő. Fontos ismételten kiemelni, hogy az így keletkező holt faanyag ki is kerül az erdőből, és ezzel a faanyag természetes lebontási folyamatából. Az erdőből kikerülő dendromassza egy része (elsősorban a tartósan beépítésre kerülő ipari fa) ugyanakkor viszont nem elhanyagolható mennyiségű szenet köt meg és tárol hosszabb ideig.

A honi erdőgazdálkodási gyakorlat számára valószínűleg még idegenül hangzik, de egyes európai országokban már bevett gyakorlat a tervszerű „holtfa-gyártás". Ez azt jelenti, hogy pl. természetvédelmi kezelés keretein belül tudatosan pusztítanak el egyes még élő fákat, hogy a holtfa-képződés folyamatát felgyorsítsák. Egy középkorú, jó állapotú tölgyesben pl. hosszú évtizedek kellenek ahhoz, hogy megfelelő mennyiségű és minőségű holtfa álljon rendelkezésre. Néhány faegyed kérgének meggyűrűzésével ez a folyamat jelentősen felgyorsítható, miáltal a mással nem helyettesíthető holtfa sokkal hamarabb áll rendelkezésre a hozzá obligát módon kötődő fajok, életközösségek számára.

Sok esetben a közvetett emberi hatás is jól értelmezhető. Egyik legjelentősebb ilyen maga a termőhely-, illetve fafajmegválasztás. Az ebben elkövetett hibák/tévedések nagyban meghatározzák, hogy az adott fafaj egyedei milyen mértékben/arányban fognak elpusztulni az adott fafajra jellemző maximális élettartamnál jóval korábban.

Az egyes helyeken jelentős fapusztulást okozó ipari eredetű szennyezés (lég- és talajszennyezés) is közvetett emberi hatás. Akárcsak a vízrendezés (vízelvezetés, elárasztás) következményeként bekövetkező mortalitás is.

Bizonyos esetekben, hosszabb távon az erdőművelési beavatkozások is vezetnek egyes fák, illetve facsoportok elhalásához. Ide sorolhatók pl. a közelítési károk, a túlzott bontás miatt bükkösökben bekövetkező héjaszás, illetve a megváltozott mikroklimatikus viszonyok által kiváltott rovar tömegszaporodások, amilyen pl. a zöld karcsúdíszbogár (*Agrilus viridis*) zalai tömegszaporodása volt az elmúlt évtizedben (LAKATOS és MOLNÁR 2009; MOLNÁR és mtsai 2010; CSÓKA és mtsai 2013a).

Mivel a nagyvad populációk szabályozását Magyarországon napjainkban már szinte kizárólag az ember végzi, a túlzottan magas létszámú vadállomány által rövidebb-hosszabb távon közvetlenül és közvetve okozott fapusztulás is tekinthető indirekt antropogén hatásnak.

Hasonlóan jelentős „átjárás” lehet az emberi és természetes tényezők között is. A nem megfelelő termőhelyen lévő, túlbontott állományban pl. sokkal erősebben érvényesül az aszály hatása, stb.

3.1.2. Abiotikus tényezők

Közvetlenül, vagy közvetve számos abiotikus környezeti tényező, illetve azok szélsőségei okozhatják különböző méretű/korú faegyed lassú/gyors pusztulását. Az elmúlt közel fél évszázad során az abiotikus károk növekvő trendet mutatnak. A kiemelkedő éves kárterületek különösen az utóbbi 20 évre jellemzőek (HIRKA és CSÓKA 2010). Éves átlagban 10 ezer ha-t jóval meghaladó erdőterületen lépnek fel abiotikus eredetű erdőkárok (3.2. táblázat). Ezek, ha különböző intenzitással is, jellemzően fapusztulást is okoznak. Legnagyobb mennyiségű holtfa általában a viharkárok és hótörések során alakul ki. Az utóbbi évtizedben Európa-szerte és Magyarországon is jelentős volumenű viharkárok következtek be, pl. a Börzsönyben, a Mátrában, de az ország más területein is (3.1. kép).

A klímaváltozási szcenáriók Magyarország területére gyakoribb és súlyosabb aszályokat és az extrém időjárási események gyakoriságának növekedését vetítik előre. Ha ez tényleg így lesz, akkor az abiotikus erdőkárok területének, illetve az általuk közvetlenül, vagy közvetve okozott fapusztulások volumenének növekedésével kell számolnunk.

3.2. táblázat: A magyar erdőkben bekövetkező abiotikus károk (bolygatások) volumene az 1961-2009. közötti időszakban

Kárforma	Időszak	Átlagos kárterület (ha/év)	Maximum kárterület (ha (év))
Aszálykárok	1961-2009	6 423	45 552 (1993)
Kései fagyok	1961-2009	3 632	31 159 (2007)
Hótörések	1963-2009	2 801	19 984 (2000)
Széldöntések, -törések	1963-2009	1 540	9 144 (1999)
Erdei tűzkárok	1993-2009	305	779 (2003)

Teljes, vagy részleges fapusztulást (pl. ágak elhalása) okoz az állományon belüli fényhiány, amit más megközelítésben kompetíciós jelenségként is értelmezhetünk. Az állományon belül alászorult helyzetű faegyedek fényhiány miatti pusztulását öngyérülésnek is szokás nevezni.

3.1.3. Biotikus tényezők

Különböző fafajú, korú erdeinkben számtalan fogyasztó szervezet (gerinces, ízeltlábú, gomba, baktérium, stb.) él. Ezek különböző mértékben kötődnek tápnövényeikhez. Vannak köztük szélsőséges specialisták (amik csak egyetlen tápnövényen képesek megélni) és szélsőséges generalisták is, amik számára több száz tápnövény is alkalmas lehet. A megfelelő termőhelyen álló, egészséges faegyedek többnyire tolerálják ezek hatásait, így a fogyasztó szervezetek általában nem okoznak jelentős volumenű, gyors fapusztulást, alaphelyzetben inkább csak az állományon belüli öngyérülésben játszanak szerepet. Bizonyos környezeti tényezők fennállása esetén azonban tömegesen lépnek fel, amikor is már faegyedek, illetve állományok elhalását is előidézhetik. Ehelyütt még csak példák szintjén sem említjük, a későbbi fejezetekben azonban még tárgyalni fogjuk egyes fajaikat. Az európai fásszárúak fogyasztó szervezeteiről egyébként széleskörű áttekintést ad ZUBRIK és mtsai (2013) munkája.

Általánosságban elmondható, hogy nagyon sok, akár jelentéktelennek tartott fogyasztó szervezet is tömegessé válhat, ha a környezeti tényezők azt lehetővé teszik számára. Erre talán leglátványosabb példákat a fenyvesekben bekövetkező viharkárokat követő szúkalamitások szolgáltatják (3.2. kép).

A tömeges elszaporodásra „hajlamosító" főbb tényezők többek között, a nagyfokú táplálék-koncentráció (elegyetlen egykorú állományok), a szuboptimális termőhelyen tenyésző tápnövény, egyes abiotikus károk (súlyos aszályok, viharkárok, stb.), a természetes szabályozó tényezők hiánya, vagy elégtelen működése, nem megfelelő állományszerkezet (pl. záródáshiány). Azaz a biotikus erdőkárok is sokszor antropogén és abiotikus hatások „támogatásával" alakulnak ki, mint ahogyan az már korábban is említésre került.

Az abiotikus károkhoz hasonlóan a biotikus erdőkárok területe is növekvő trendet mutat az elmúlt fél évszázadban (CSÓKA és mtsai 2013b). Ugyancsak valószínűsíthető az is, hogy a gyakoribbá váló aszályok, illetve más időjárási szélsőségek közvetve a biotikus eredetű erdőkárok területének növekedését is előidézik.

3.2. Időbeni lefolyás

A fapusztulást okozó tényezőket (emberi és természetes tényezőket egyaránt) időskálán is lehet osztályozni, aszerint, hogy mennyi idő alatt okozzák a pusztulást. Általában gyors lefolyásúnak tartjuk a folyamatot, ha az egy vegetációs időszakon belül okozza a fa elhalását, és lassúnak, ha ez

több vegetációs időszak alatt következik be. A fák elhalása esetenként extrém gyors lefolyású is lehet, akár néhány másodperc alatt is végbemehet.

Az időjárási szélsőségekre visszavezethető abiotikus károk egy része kifejezetten gyors és tömeges pusztulást okoz. Ilyenek pl. a viharkárok (törések, döntések), hótörések, stb. Ezek egyik legismertebb példája a 2004. november 19-i tátrai viharkár, ahol is alig 2 órán belül 2,5 millió m^3-nyi fa tört, vagy dőlt ki (3.1. kép). Hasonlóan gyors lefolyású és általában tömeges faelhalást okozhat az erdőtűz is. Ennek kiváltó oka egyaránt lehet antropogén (gondatlanság, szándékos gyújtogatás), vagy abiotikus ok (villámcsapás, öngyulladás) is. Európa nagyobb részén az erdőtűz általában nem elengedhetetlen része az erdők természetes megújulásának, azt általában katasztrófaként, káreseményként kezelik. Ugyanakkor pl. Észak-Amerikában az erdőtüzek nélkülözhetetlen részei a természetes folyamatoknak, ezek hiányában egyes erdőtípusok megújulása el is maradhat. Egyes területeken a tervszerű, tudatos tűzokozás is ismert, amivel például egyes természetes erdei biotópok fennmaradását segítik elő (CSÓKA és SOMOGYI 1996).

A biotikus mortalitási tényezők általában hosszabb idő alatt fejtik ki hatásukat. Már csak azért is, mert ezek fellépést gyakran abiotikus hatások (pl. aszály) előzik meg, készítik elő. Ezzel együtt is az általuk okozott fapusztulásnak vannak gyors és lassú lefolyású formái is. Egyes xilofág rovarfajok (pl. szúk, díszbogarak) néhány hét alatt is elpusztíthatják a fákat, míg más fajok esetében (pl. nagy hőscincér – *Cerambyx cerdo*) csak számos nemzedék összegzett hatása, több évtized alatt öli meg a fát. Szintén gyors lefolyású pusztulást okozhatnak egyes kórokozók is. Ilyen például az észak-amerikai származású, nálunk még nem, de Európában már több helyen észlelt *Phytophthora ramorum* nevű kórokozó, aminek angol neve (Sudden Oak Death – hirtelen tölgypusztulás) is érzékelteti hatását. Európa nagy részén gyors és tömeges kőrispusztulást okoz az invázív *Chalara fraxinea* nevű gomba (3.3. kép).

Más gombafajok (pl. egyes taplók) jelenléte csak több évtized alatt válik letálissá. Előfordul az is, hogy egy kórokozó faj egyik tápnövényen viszonylag gyors, a másikon pedig kifejezetten lassú folyamat végén okozza fa halálát. A *Heterobasidion annosum* a *Pinus* fajok szíjácsát támadva viszonylag gyors pusztulást okoz, míg a *Picea* fajoknál (ahol a gesztben fejlődik) sokkal lassabban idéz elő pusztulást, akkor is jellemzően közvetett módon (a tőkorhadt luc kevésbé áll ellen a viharkároknak).

Érdekességként megemlíthető, hogy a kocsánytalan tölgyek 1980-as évek elején nagy figyelmet kiváltó pusztulásának 2 különböző formáját is említik. A gyors lefolyású, gutaütés-szerű, hervadásnak is nevezett pusztulást, illetve a több évig tartó folyamat (ágelhalás, fattyúhajtásosodás,

stb.) végén bekövetkező lassú leromlást és elhalást (IGMÁNDY és mtsai 1987; VAJNA 1989; CSÓKA 1992).

A fentiek mellett számos más lehetőség is adódik a csoportosításra. Lehet például a kiváltó tényezők időbeni gyakorisága, illetve az általuk okozott fapusztulás területi mértéke alapján is kategorizálni. Egyes tényezők egy adott területen ritkábban következnek be (pl. nagykiterjedésű erdőtüzek), mások pedig szinte folyamatosan jelen vannak (pl. rovarok, kórokozók).

Könnyű belátni, hogy a pusztulás időbelisége, tömegessége, illetve területi kiterjedése jelentősen eltérő módon és mértékben hat az erdődinamikai folyamatokra, illetve a holtfához kötődő életközösségekre is. Nem mindegy például, hogy egy összefüggő több hektáros területen következik be viharkár, vagy az állományban egy-egy fa pusztul el, esetleg még élő hosszú ideig élő fákon halnak el különböző vastagságú ágak, stb.

3.1. kép: A 2004. november 19-i tátrai viharkár következményei (©CsGy).

3.2. kép (felül): Tömeges szúkár a Sumava Nemzeti Parkban (©CsGy).
3.3. kép (alul): *Chalara fraxinea* okozta tömeges kőrispusztulás az Ormánságban (©CsGy).

4. Az erdei holtfa megjelenési formái

Csóka György és *Lakatos Ferenc*

Szigorúan véve az élő fák gesztjét is holtfának kell tekinteni, itt azonban holtfa alatt az élő fákon fellelhető elhalt részeket, illetve egészében elhalt fákat, valamint azok különböző részeit értjük. Holtnak tekinthetjük a lábon álló fát, ha koronaágain, illetve törzsén két egymást követő vegetációs időszakban nincsenek élő levelek (tűk), illetve hajtások, azaz a fatörzsben a víz- és tápanyagszállítás végérvényesen megszűnt. Gyakori jelenség, hogy már elhalt fák tősarjain vannak élő levelek, de maga a törzs ettől függetlenül már elpusztult. Ebben a fejezetben a szűkebb értelemben vett holtfán kívül kitérünk azokra a mikrohabitatokra (pl. odvak, elváló kéreg, stb.) amik jellemzően (de nem kizárólagosan) a holtfához kötődnek.

A holtfa rendkívül változatos megjelenési formái rendkívül fontos szerepet töltenek be az erdő életében. Bármely megjelenési formájával kapcsolatban fontos megjegyezni, hogy elhelyezkedése, közvetlen környezetének mikroklimatikus viszonyai (kitettség, stb.) jelentősen befolyásolják, hogy a lebomlási folyamat hogyan megy végbe, és annak eredményeként milyen mikrohabitatok alakulnak ki, illetve meddig maradnak fenn. A lebomlási folyamat (lásd 5. fejezet) egészen másként zajlik le például napsütötte területen lévő fatuskó esetében és más egy humidabb, árnyékos környezetben lévő tuskó esetében, még akkor is, ha azok csak néhány méter távolságban vannak egymástól. Ugyanez igaz a földre hullott elhalt faágakra, az álló törzscsonkokra is.

Az erdei holtfa meglehetősen változatos (ezért nem is könnyen kategorizálható) megjelenési formáiról, illetve a holtfa felmérésének módszertanáról jó szakirodalmi áttekintést kaphatunk SZMORAD és mtsai (2013) munkájából.

4.1. Élő fák elhalt részei

Tükörfoltok: Törzsek, vastagabb ágak nagyobb felületű, sérülésből adódó kéreghiánya. Gyakran erdőművelési/erdőhasználati munkák következménye (pl. közelítési, döntési károk), de okozhatják egyes vadfajok is (pl. a szarvasbikák agancshántása, vagy a kéreg elfogyasztása), széldöntések során ledőlő törzsek, esetleg lejtőkön leguruló kövek is. A vékonyabb kérgű fafajokon (pl. bükk, gyertyán) a tükörfoltok kialakulása gyakoribb, mint a vastag kérgűeken (pl. tölgy, cser). Ezek a sérülések preferált petézőhelyei

számos xilofág rovarnak, és fertőzési kapui korhasztó gombáknak. Gyakori kiindulóhelyei a törzseken bekorhadás révén kialakuló kisebb-nagyobb üregeknek (4.1. kép). Megjegyzendő, hogy az élő fákon keletkező kisebb törzssérüléseket a fa gyakran „benövi", azoknak számottevő következménye nem marad.

Törzsüregek: Tükörfoltokból, illetve nagyobb ágak letörése, ággöcsök és odvak bekorhadása nyomán hosszabb idő alatt kialakuló üregek, amikben a korhadás minden irányban terjedhet. Sok esetben csak a fatörzs külső palástja marad meg.

Bekorhadó ággöcs: A különböző méretű ágcsonkok helyén kiinduló bekorhadás, mely az idő előrehaladtával általában odúvá, vagy nagyobb üreggé mélyül.

Korhadó, üreges gyökfő és gyökerek: Leggyakrabban sarjeredetű faegyedek, sarjcsokrok megvastagodott tövi részénél bekorhadó üreg. Sokszor ikertörzsek egyik felének levágása után a tuskóból kiinduló korhadás eredménye. A korhadás általában a törzsben felfelé is halad, így egészen nagyméretű üregek is képződhetnek (4.2. kép). Ezek az üregek kialakulásuk folyamatában és strukturálisan, így ökológiai szerepükben is jelentősen eltérhetnek a törzsön kialakuló odvaktól, üregektől. Többek között azért is, mert a talajjal érintkeznek, és mikroklímájuk is sajátos lehet.

Odúk: Élő vagy holtfán, harkályok által kivájt üregek, melyekben a gesztbontó gombafajok által előidézett korhadás minden irányban továbbhaladhat. Az egyes fafajokon más-más gesztkorhasztó gombák játszanak szerepet az odvasodás folyamatában (lásd a 7. fejezetben). Az odvak énekesmadarak fészkelőhelyeként, kisebb gerincesek (például pelék, denevérek) búvóhelyeként, de egyes szaproxilofág rovarok élőhelyeként is kiemelkedő jelentőségű mikrohabitatok (4.3. kép). A rövidebb életű lombos fafajokon (nyír, füzek, rezgőnyár, madárcseresznye, stb.) az odvasodás jóval korábban elkezdődik, mint a hosszabb életű keménylombos fafajokon (tölgy, bükk), valamint a harkályok is előszeretettel vájnak beléjük odvakat. Utóbbiakon az odvak meglehetősen hosszú ideig, akár 100 évnél hosszabb ideig is megmaradhatnak. Megjegyezendő továbbá, hogy az odú belsejében bomló szervesanyag nedvessége és egyéb minőségi jellemzői nagyban befolyásolják, hogy az adott odú milyen fajoknak, illetve életközösségeknek, milyen időintervallumban biztosít életfeltételeket.

Kéregelválás: Elhalt fákon, vagy élő fák elhalt törzsrészein, vastagabb ágain a palásttól elváló kéreg alatt zugok, üregek alakulnak ki, amik rovarok, kisemlősök (pl. denevérek) búvóhelyei, egyes madárfajok (pl. fakusz) fészkelőhelyei lehetnek.

Elhalt ágak élő fán: Az élő fák koronájában és törzsén számos okból kifolyólag halnak el kisebb-nagyobb ágak (rovarok, gombák, szél, fényhiány, stb.). Ezek akár több évig is a koronában, illetve a törzsön maradhatnak, majd letörnek és a földre hullanak. Rovarevő madarak táplálkozási tereként, illetve szaproxilofág rovarok élőhelyeként egyaránt jelentősek.

Törzsrepedés: A törzsön keletkező, viszonylag keskeny (néhány cm széles), hosszanti repedés (pl. fagyrepedés, törzs- vagy koronatörés miatt kialakult repedés), ami egyes denevérfajoknak búvóhelyet, xilofág rovaroknak petézőhelyet, törzskorhasztó gombáknak pedig fertőzési kaput kínál. Törzskorhasztó taplógombák termőtestei nemritkán a hosszanti repedés mentén sorban találhatók.

4.2. Egészében elhalt fák

Elhalt koronás fák: „Lábonszáradt", még ágaikat is hordozó elpusztult faegyedek. Azt idő múlásával először általában a vékonyabb, később vastagabb ágaikat és kérgüket veszítik el. Madarak fészkelő-, denevérek és más kisemlősök búvóhelyei, szaproxilofág rovarok élőhelyei. A gyökerek korhadásának előrehaladtával gyakran még koronás állapotban kidőlnek, de ágaik elvesztésével magas törzscsonkokká is alakulhatnak. Az egyes fafajok jelentősen eltérő ideig maradnak meg elhalt koronás faként. A nehezebben lebomló, ellenállóbb tölgyek például jóval tovább, mint a könnyebben lebomló/lebontható bükk. Az utóbbiról viszonylag hamarabb letörnek még a vastagabb ágak is.

Kidőlt, fennakadt törzsek, ágak: Szél- és viharkárok, hó- és jégtörések alkalmával, de fakitermelések során is gyakran keletkeznek ilyenek.

Álló magas törzscsonkok: Ágaikat vesztett, álló, 1 m-nél magasabb, elhalt törzsek (4.4. kép). Gyakran (akárcsak az elhalt koronás fákon) odvak, kéregleválások találhatók rajtuk. Fontos szempont, hogy azonos korhadtsági stádiumot feltételezve a facsonkok általában állékonyabbak, mint az elhalt koronás fák, amiknek a súlypontja jóval magasabban van, mint a facsonkoké, így sokkal könnyebben kidőlnek, vagy eltörnek. A korona

nélküli magas facsonkok jelenléte tehát nem kevésbé fontos és kívánatos, mint a koronás holtfáké. A magas törzscsonkok keletkezésének gyakori természetes módja pl. a kétalakú csertapló (*Innonotus nidus-pici*) által fertőzött cserek, illetve a bükktapló (*Fomes fomentarius*) által kikorhasztott bükkök törése.

Álló alacsony törzscsonkok: Az álló magas facsonkokból lebomlás, illetve újabb törés során létrejött, 1 m-nél alacsonyabb facsonkok. A tuskóktól való elkülönítésük azért is indokolt, mert jelentősen eltérő folyamatok eredményeként alakulnak ki, illetve jelentősen eltérő közeget biztosítanak

Tuskók: Kivágott fák visszamaradó tuskói. A tuskók, az alacsony törzscsonkokkal ellentétben fakitermelések során, vágással keletkeznek. Hangyák, xilofág rovarok élőhelyei, rovarevő madarak táplálékforrásai, kétéltűek, hüllők, kisemlősök búvóhelyei, korhasztó gombák termőtesteinek aljzatai lehetnek. A kikorhadt közepű tuskókban esetenként „tavacskák" keletkeznek.

Elhalt fák gyökérzete: Az elhalt fák talajfelszín alatt lebomló gyökérzete szintén sajátos mikrohabitat. A felszín felettitől eltérő környezeti viszonyok miatt a lebomlás is eltérő módon zajlik. Ilyenek gyökérágakban fejlődnek pl. a szarvasbogár lárvái.

Földön fekvő holtfa: Ezalatt értünk a talajfelszínen található minden holtfa-fragmentumot. Ez származhat az élő fák letört vékonyabb-vastagabb ágaiból, viharok során kidőlt törzsekből, vagy akár fakitermelés során visszamaradt faanyagból. A földön fekvő holtfa lebomlási stádiuma (korhadtsági foka), méreti jellemzői nagyban befolyásolják az erdei életközösségben betöltött biológiai szerepét (4.5-6. képek). A földön fekvő korhadó fa (különösen a vastagabb törzsek) jelentős mennyiségű vizet tarthat vissza az erdőben. A földön fekvő holtfa a legváltozatosabb alakú és méretű darabokból állhat. A vékony holtfa (angolul fine woody debris – FWD) és a vastag holtfa (angolul coarse woody debris – CWD) ökológiai jelentősége jelentősen eltérő. A köztük lévő határvonalat a legtöbb szerző eltérő módon értelmezi, ezért általánosan elfogadott definíció nehezen adható rájuk. Ugyanakkor talán elég is annyi, hogy a vékony holtfa a gallyakból, vékonyabb ágakból, a vastag holtfa pedig a vastagabb ágakból és törzsekből áll. Magyarországon, az EMMRE rendszer keretében végzett felmérések során a 10 cm-es átmérő jelenti a két kategória határvonalát (KOLOZS 2009).

Gyökértányérral kifordult, elhalt törzsek: Vihar- és szélkárok során gyakran (nemritkán tömegesen) keletkezik ilyen módon is holtfa (4.7. kép). A gyökértányérok eleve sajátos mikrohabitatokat képeznek, de a kifordult fa pusztulási folyamata is sajátos lehet. A részben földben maradt gyökérzetnek köszönhetően ugyanis a kifordult fa lassabban pusztul el.

Vágástéri hulladék, gallycsomók, törmelék: Fahasználat munkák során meglehetősen sok különböző méretű és alakú „hulladék" keletkezhet (fűrészpor, forgácsok, kisebb törzsdarabok, ágak, stb.). A már nem hasznosítható „hulladékot" a későbbi munkák megkönnyítése érdekében időnként csomókba gyűjtik (4.8. kép).

Vízben lévő holtfa: A vizes élőhelyeken lévő holtfa speciális szerepeket tölthet be. A vízben, illetve erősen nedves körülmények között egészen más jellegű lebomlási folyamat zajlik, egészen más „szereplőkkel", mint szárazabb körülmények között. Azaz a vizes élőhelyeken lévő holtfa sajátos fajoknak és életközösségeknek biztosít speciális feltételeket. A vízben lévő faágak, törzsek ívó-, szaporodóhelyeket biztosítanak számos hal-, kétéltű és rovarfajnak is. Mindezeken túl jelentős szerepet játszanak speciális vizes mikrohabitatok kialakításában is. Vízfolyások irányát befolyásolhatja, megváltoztatva ezzel az üledék lerakódásának helyét, stb. (lásd a 19. fejezet). Gátként tócsák, kisebb tavacskák létrejöttét is okozhatja, amivel az élőhelyi változatosságot jelentősen növeli. Erre talán legtipikusabb példa a hódok (*Castor fiber*) tevékenysége nyomán kialakuló tavak. A vízbe kerülő holtfa szerepet játszhat továbbá a víz visszatartásában, javítva ezzel az erdő vízgazdálkodását (4.9. kép).

Gombák termőtestei: Bár szorosan véve nem tekinthetők a holtfa részének, a holtfához kötődő fontos mikrohabitatként feltétlenül említést érdemelnek. A legszembetűnőbb csövestaplók mellett számos más gombacsoport fajai köthetők az erdei holtfához. Elhalt fákon és élő fák elhalt részein egyaránt megjelenhetnek. Jelentős szerepet töltenek be a holtfa keletkezésében és a lebontás folyamatában is (lásd a 7. fejezetben). A termőtestekben fajgazdag specialista rovaregyüttesek fejlődnek, az elhalt régi termőtestek pedig ízeltlábúak táplálékforrásai és búvóhelyei, ezzel pedig közvetve rovarevő énekesmadaraknak (cinegék, csuszka, stb.) is kínálnak táplálékforrást.

Egyéb speciális mikrohabitatok: Szigorúan véve szintén nem nevezhetők holtfának a fatörzseken található golyvák, bábaseprűk, valamint a fagyöngy elhalt bokrai. Ugyanakkor ezek is meglehetősen sajátos élőhelyeket teremtenek.

4.1. kép (felül balra): Tükörfolt tölgy törzsén (©CsGy).
4.2. kép (felül jobbra): Üreges, bekorhadt gyökfő cseren (©CsGy).
4.3. kép (alul balra): Odúsor és tapló termőtestek bükk csonkon (©CsGy).
4.4. kép (alul jobbra): Nagy átmérőjű, magas tölgy csonk (©CsGy).

4.5. kép (felül): Földön fekvő vöröskorhadt luc törzs (©CsGy).
4.6. kép (középen): Fekvő korhadt törzs barna csengettyűgombával (©CsGy).
4.7. kép (alul): Gyökértányérral kidőlt bükkök (©CsGy).

4.8. kép (felül): Vágástéri hulladék viharkár utáni fakitermelést követően (©CsGy).
4.9. kép (alul): Vizes környezetben lévő elhalt fatörzsek (©CsGy).

5. A holtfa lebomlásának folyamata

Csóka György és *Lakatos Ferenc*

Az elhalt fák, illetve elhalt részeik lebomlása időbeni lefolyásában, és a közreműködő abiotikus és biotikus tényezők vonatkozásában is rendkívül változatos folyamat, aminek számos fizikai, kémiai és biológiai összetevője van.

A fa egyes részeinek lebomlása már a fa életében megkezdődhet. A még élő fa elhalt részein megindulnak ugyanis azok a folyamatok, amik később az egész faegyedre kiterjednek. Az elhalt fák lebomlását tulajdonképpen – bár első hallásra talán szokatlan - egy inverz szukcessziós folyamatként is lehet definiálni, aminek fő (de nem kizárólagos) mozgatórugói a szaprotróf gombák, illetve a szaproxilofág rovarok. Lényeges, hogy e két csoport szerepét ne elkülönítve, hanem egymással való kölcsönhatásban értelmezzük, mivel a folyamat nyomon követéséhez a két csoport közötti interakciók bizonyos fokú ismerete nélkülözhetetlen.

A beteg, pusztuló, illetve frissen pusztult faegyedeket tömegesen kolonizáló rovarok (szúk, díszbogarak, cincérek, fadarazsak) már peterakásuk során is fertőzési kapukat nyitnak a parazita, illetve szaprofita gombáknak. A lárvajárataik pedig nagyban megkönnyítik, hogy a gombák a fa belsejébe is eljussanak. A gombák megkönnyíthetik a faanyag emésztését, sok esetben pedig maguk szolgálnak a rovarok táplálékául (xilomycetofág táplálkozás), stb. Természetesen a szaprotróf gombák sok esetben a rovarok közreműködése nélkül is bejuthatnak a fa szöveteibe (kéregsebzések, stb.), de a rovarok tevékenysége általában felgyorsítja, illetve megkönnyíti megtelepedésüket.

A lebomlási folyamatot célszerű szakaszokra osztani, mert az egyes fázisokban más-más élőlényközösség jellemző.

A szukcessziós folyamat első szakaszában kiemelt szerepet játszó rovar- és gombafajok jellemzően a még élő, betegeskedő, vagy frissen pusztult fakéreg alatti szíjácsban telepszenek meg. Meg kell jegyezni, hogy a holtfában fejlődő rovarok jelentős része nem képes a cellulóz közvetlen emésztésére. Pusztuló, illetve frissen pusztult, a gombák által még át nem szőtt faegyedekben így nyilvánvalóan azok a rovarcsoportok képesek kifejlődni, amik képesek a gombák jelenléte nélkül is emészteni a cellulózt. Ez alapján érthető, hogy miért éppen ezek a csoportok játszanak kiemelt szerepet a holtfa lebomlási folyamatának korai szakaszában. Sok esetben a rovarok nem csak hogy közvetve megteremtik a fertőzés lehetőségét, hanem maguk aktív módon is terjesztenek bizonyos gombafajokat. Ezzel egyrészt

gyorsítják a faegyed pusztulását, másrészt pedig sokszor már a faegyed életében beindítják a lebomlási folyamatot. Közismert példát szolgáltatnak erre a szúk (pl. *Ips* spp.) által hordozott, kékülést okozó gombák (*Ceratocystis* fajok – 5.1. kép), vagy az ezekkel közeli rokonságban álló, a szil szíjácsszúk (*Scolytus* spp.) által terjesztett szilpusztulást okozó gombafajok (*Ceratocystis ulmi, C. novo-ulmi*). Ezek a vektorként funkcionáló rovarfajok általában a fa szíjácsából nyerik táplálékukat. A fázis általában rövid ideig tart, mert a szíjács kiszáradását követően már nem alkalmas táplálékforrás számukra. Ennek megfelelően a rovarfajok is jellemzően rövid életciklusúak, sőt akár többnemzedékesek is lehetnek (lásd pl. szúfajok). A lebomlási szakasz első fázisában megjelenő rovarok közül kerülhet ki az a néhány faj, amely a gazdálkodás során károsítóként is felléphet. Többnyire emberi (pl. fakitermelési munkák), vagy egyes természeti hatások (pl. széldöntés) után tömegesen elszaporodva az amúgy pusztulófélben lévő fákhoz köthető rovarok egészséges fákat is megtámadhatnak és esetenként el is pusztítják azokat. Tipikus példa erre a fenyőerdőkben bekövetkező szúkártétel. A szúk által elpusztított fák fellazuló kérge alatt gyorsan megjelennek a gombák micéliumai (5.2. kép).

A második szakaszban domináns szaproxilofág rovarfajok általában a kéreg alatt, a fatest külső felületén fejlődnek. Ilyenek például egyes cincérfajok, díszbogarak, stb. Járataikkal kaput nyitnak számos más lebontó szervezet számára (5.3. kép) Ezt követően a fatestbe hatoló gombák tevékenysége megteremti a feltételeket azon rovarfajok számára, amelyek a lebomlásnak már előrehaladottabb stádiumában lévő faanyagot preferálják.

Egyes rovarcsoportok esetében a társult gombafaj jelenléte nélkülözhetetlen az utódok túlélése szempontjából is. A faanyag egyik fő alkotó elemét képező cellulóz ugyanis nehezen emészthető, hasznosíthatóságát éppen ezek a gombák segítik elő. A fadarazsak (*Siricidae*) által hordozott *Amylostereum* gombák bontani kezdik a faanyagot, a lárvák pedig tulajdonképpen már ezen az „előemésztett" faanyagon táplálkoznak. A *Sirex noctilio* fajjal együtt Új-Zélandra, Ausztráliába, Dél-Afrikába és Észak-Amerikába behurcolt szimbionta gomba nagy károkat okoz *Pinus* ültetvényeken. A penésztenyésztő bogár (*Hylecoetus dermestoides*) már nevével is jelzi ezt a szoros kapcsolatot. A szimbionta gomba (pl. *Endomyces hylecoeti*) spóráit a kikelő és kirajzó nőstények a lerakandó petékre ragasztják. Lárvái már nem is a faanyagot, hanem a nőstény által így megtelepített gomba hifáit fogyasztják (CSÓKA és KOVÁCS 1999). A lárvák egyébként kitakarítják járataikat, hogy a gomba terjedését és szaporodását megkönnyítsék. A járatok fala, illetve körülöttük lévő szövetrészek jól láthatóan megfeketednek (5.4. kép). Több szaproxilofág rovar ún. micetangiummal rendelkezik,

melyben a számára hasznos gomba spóráit tudja tárolni és szállítani, illetve egy új gazdanövény esetén innen telepíti azokat.

Ebben a két stádiumban a faanyag egyébként még eléggé kemény, így az ezekben meghatározó szerepet játszó rovarfajok lárvái általában kitinizált fejtokkal és erős rágókkal rendelkeznek. A rovarlárvák fizikailag is felaprózzák a faanyagot, jelentősen megnövelik annak fajlagos felületét, így szinte „talajelőkészítést" hajtanak végre a rágcsálékukon és ürülékükön megtelepedő mikroorganizmusok számára.

A faanyag gombák általi lebontása (korhadás/korhasztás) tulajdonképpen a gombák „emésztése", az a folyamat, amikor enzimjeik segítségével a növényi sejtfalakat saját maguk számára alkalmas táplálékká formálják. Az egyes gombafajok a faanyag más-más összetevőit bontják le, ennek megfelelően különböző korhadási formákat különíthetünk el. Mindezekről részletesebben tájékozódhatunk a 7. fejezetben.

A legutolsó fázisban már egyre nagyobb szerepet kap a talajfauna is. Ennek tagjai a fa, vagy a rajta kifejlődött taplók felaprózott maradványait elfogyasztva, majd kiürítve beforgatják a talajba. A felaprózott faanyag elfogyasztásához már nem szükségesek erős rágók, így ebben a szakaszban már ízeltlábú csoportok, így a légy- és szúnyoglárvák, egyes bogarak lárvái, ászkarákok (*Isopoda*), ikerszelvényesek (*Diplopoda*), ugróvillások (*Collembola*) és páncélos atkák (*Oribatidae*) a dominánsak.

Megjegyzendő, hogy holtfa fizikai felaprózásában nemcsak a szaproxilofág rovarok játszanak szerepet, hanem más állatfajok is. Ilyenek például az odvakat vágó harkályok (5.5. kép), de rovarlárvák után kutató vaddisznók (sőt akár a borz is) gyakran túrják szét a korhadt tuskókat. Lakóhelyük kialakítása során pl. a lóhangyák (*Camponotus* fajok) járatokat rágnak a fa belsejébe (lásd a 11. fejezetben).

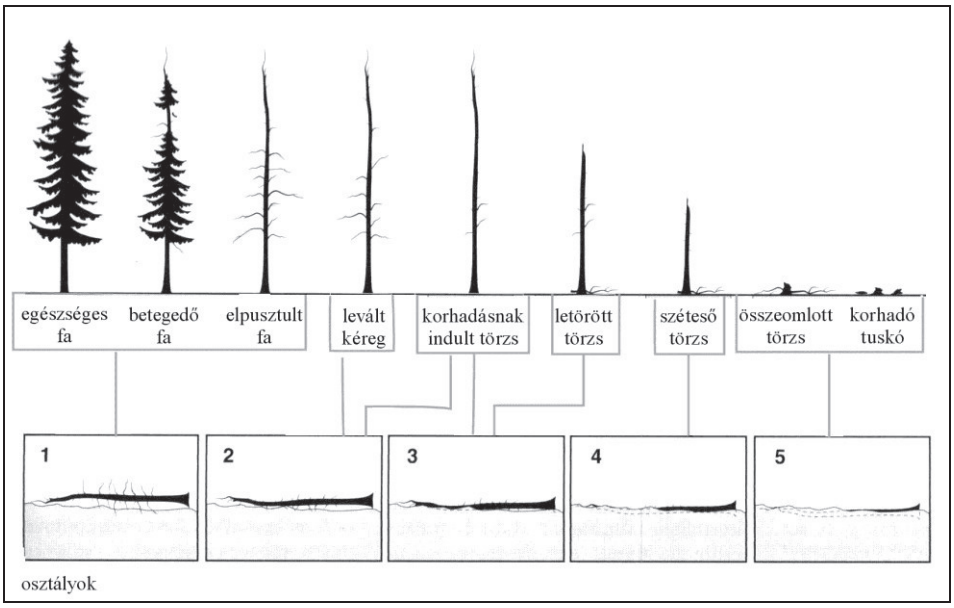
Ahogyan a fentiekből már ki is derült, a lebomlás különböző szakaszaira más-más ízeltlábú fajok, illetve fajegyüttesek a jellemzőek. A szukcesszió korai szakaszában az egyes fafajok között még jelentős különbségek vannak a megtelepedő szaproxilofág fajegyüttes vonatkozásában. Később ezek a különbségek csökkennek, a lebomlás előrehaladott szakaszában (amikor az adott fafajra jellemző vegyületek már nagyrészt lebomlottak) már többnyire csak generalista fajok játszanak jelentősebb szerepet. A szaproxilofág rovaregyütes „szukcessziós sorára" vonatkozóan a 9. fejezetben ismertetünk néhány példát. Némileg hasonló sor állítható fel a szaprotróf gombák vonatkozásában is (lásd a 7. fejezetben). Egyes fajok jellemzően a lebomlás korai (5.6. kép), mások pedig a kései szakaszában kolonizálják a holtfát.

A lebomlást meghatározó fajegyüttesek összetétele jelentős különbséget mutat aszerint, hogy mi okozta az adott faegyed pusztulását (vihar, tűz, árvíz, kompetíció, stb.). Ez a különbség a korai fázisban jelentősebb, később

azonban lecsökken (STOKLAND és mtsai 2012). Megemlíthető továbbá, hogy a bazídiumos gombák fajszáma egy ideig növekszik, míg a szaproxilofág bogaraké csökken a lebomlás előrehaladtával (STOKLAND és mtsai 2012).

A koronás holtfa, illetve törzscsonkok kidőlése (5.7-9. kép), szétesése néhány évtől sok évtizedig terjedő időszakott is igénybe vehet. A teljes lebomlási folyamat (mialatt a frissen pusztult fa felismerhetetlen humusszá alakul) időigénye is rendkívül széles skálán mozog. Függ többek között a fafajtól, a fa pusztulását kiváltó októl, a holtfa méretétől, a mikroklimatikus viszonyoktól és a lebontásban szerepet játszó szervezetektől. Ez az időszak néhány évtől akár több évszázadig is terjedhet. Általában elmondható, hogy a nagyméretű, speciális, a lebomlást lassító vegyületeket (pl. tannin) is tartalmazó holtfa (különösen szárazabb viszonyok között) lassan bomlik (pl. tölgyek, akác). A lágylombos fafajok holtfája, különösen humidabb viszonyok között pedig gyorsabban.

A lebomlási folyamatot, illetve annak fázisait tekinti át az 5.1. ábra, illetve az 5.1. táblázat. Mindkettő BOBIEC és mtsai (2005) munkája után készült.



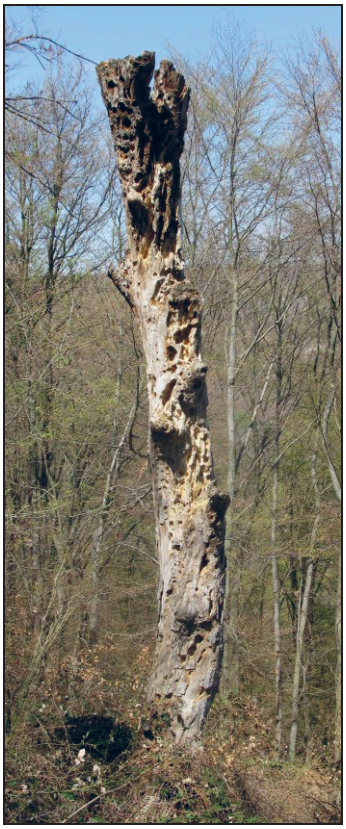
5.1. ábra: Egy álló és földön fekvő luc lebomlásának folyamata és fázisai (BOBIEC és mtsai 2005 után)

5.1. táblázat: A faanyag besorolása korhadási fázisokba (BOBIEC és mtsai 2005)

Korhadási fázis	Kéreg	Ágak	A faanyag puhasága	A faanyag felülete	Fa és talaj határa	Ø alakja
1	intakt, csak foltonként hiányzik, borítása >50%	megvannak	kemény, kés 1-2 mm-re hatol	sima, többnyire kéreggel fedett	éles	kör
2	hiányzik, vagy borítása <50%	csak 3 cm-nél vastagabbak	kemény, kés max. 1 cm-re hatol	sima	éles	kör
3	hiányzik	hiányzik	kezd puha lenni, kés 1-5 cm-re hatol	sima, vékony repedések	éles	kör
4	hiányzik	hiányzik	puha, kés 5 cm-nél mélyebbre hatol	vastag repedések, kis darabok hiányoznak	éles	kör vagy ellipszis
5	hiányzik	hiányzik	puha, kés 5 cm-nél mélyebbre hatol	nagyobb darabok hiányoznak	részben elmosódott	lapos ellipszis
6	hiányzik	hiányzik	puha, kés 5 cm-nél mélyebbre hatol	faanyag megjelenése szigetszerű, humifikálódott	elmosódott	teljesen lapos vagy lapos ellipszis

5.1. kép (felül): Kékülés szúk által elpusztított *Pinus* bütüjén (©CsGy).
5.2. kép (középen): Gombaszövedék elhalt fenyő leváló kérge alatt (©CsGy).
5.3. kép (alul): A nagy hőscincér méretes lárvajáratai kaput nyitnak számos, lebontásban közreműködő fajnak (©KT).

5.4. kép (felül balra): A penésztenyésztő bogár (*Hylecoetus dermestoides*) lárvajáratai körül megfeketedett szövetrészek (©CsGy).
5.5. kép (felül jobbra): A harkályok által szétvájt facsonk (©CsGy).
5.6. kép (alul): A fehérkorhasztó, polifág lepketapló (*Trametes versicolor*) a kidőlés után rövid időn belül megjelenik a holtfán (©CsGy).



5.7. kép (felül balra): Kemény, stabil cser törzscsonk (©CsGy).
5.8. kép (felül jobbra): Összeomlás előtti magas bükk törzscsonk (©CsGy).
5.9. kép (alul): Kidőlt, széteső törzscsonk (©CsGy).

6. Holtfa, mint életfeltétel

Csóka György

Bár egyes fásszárú fajok egyedei meglehetősen hosszú életűek is lehetnek (lásd a 2. fejezetben), előbb-vagy utóbb valamilyen oknál fogva a famatuzsálemek is elpusztulnak (lásd a 3. fejezetben). Az elmúlt néhány ezer évtől eltekintve a jelentős energiamennyiséget raktározó elhalt fák túlnyomó része az erdőben maradt, azt senki nem távolította el onnan. Lebomlásuk az adott fafaj tulajdonságaitól és a környezeti viszonyoktól függően rövidebb-hosszabb idő alatt, természetes körülmények között zajlott le. Azaz a lebomlási folyamat minden stádiumában lévő holtfa, a frissen pusztult faegyedtől a már humifikálódó korhadékig, mindig „megbízhatóan", tömegesen és minden erdőben rendelkezésre álló forrás volt. Ez már önmagában is érthetővé teszi, hogy evolúciós távlatokban miért alkalmazkodott olyan sok élőlény a holtfához, illetve azt is, hogy a holtfához kötődő fajok között miért olyan magas a specialisták aránya.

A specializálódás egyrészt jelenti a táplálék-specializációt, másrészt pedig „lakóhely-specializációt" (fészkelőhely, stb.). A nagyfokú specializáció azonban kockázattal is jár, mivel a gyors és jelentős környezeti változások esetén nehéz, vagy éppen lehetetlen a gyors „átállás". Erre az általánosnak is mondható problémára egyébként éppen a holtfa kérdésköre szolgáltat szemléletes példát. Az emberi népesség gyors növekedésével és technikai fejlődésével egyre nagyobb nyomás nehezedik természetes környezetünkre, így erdeinkre is. Az utóbbi 1–2 évszázad erdőgazdálkodását ráadásul még az elhalt fák jelentős részének szándékos, tudatos eltávolítása is jellemezte. Ez a holtfához kötődő specialista fajok szempontjából villámgyors és drasztikus hatású változást jelent, nevezetesen életfeltételeik egyik pillanatról a másikra való eltűnését.

Az alábbiakban vázlatosan áttekintjük, illetve csoportosítjuk a holtfához kötődő élőlényeket, külön kitérve arra, hogy a holtfához való kötődésük milyen mértékű, erősségű. Néhány helyen arra is utalunk, hogy a holtfa hiánya, illetve eltűnése milyen hatással lehet az adott csoportra.

Elöljáróban megjegyzendő, hogy az alábbiakban bevezetendő „táplálékközösség - lakóközösség" felosztás bizonyos fokig mesterséges, hiszen a két csoport tagjai átfedőek is lehetnek. A harkályok például fészkelnek az elhalt fákban, ugyanakkor táplálékuk egy részét is abból nyerik, azaz mindkét csoportnak „teljes jogú" tagjai. Ugyanez a helyzet pl. a kéreg alatt táplálkozó ragadozó bogarak esetében, ahol a holtfa táplálkozó- és búvóhelyüket egyidejűleg jelenti.

A holtfához kötődő fajok összességét szaproxilofil, vagy szaproxil fajoknak is szokás nevezni. Ezek a kifejezések tehát egyaránt vonatkoznak minden olyan élőlényre, ami számára a holtfa valamilyen forrást, táplálékot, vagy hasznosítható mikrohabitatot jelenthet.

6.1. A holtfa táplálékközössége

A holtfa közvetlenül és közvetve (akár több áttételen keresztül is) biztosíthat táplálékforrást. A holtfára, mint táplálékra alapozott fajokat és fajegyütteseket holtfa-táplálékközösségnek, vagy holtfa-táplálékhálónak is nevezhetjük. E táplálékközösség főbb szereplőit az alábbiak szerint is csoportosíthatjuk:

A holtfát táplálékforrásként közvetlenül hasznosító élőlények:

- gerinctelenek
    - ízeltlábúak
    - puhatestűek
    - ikerszelvényesek, ászkák, férgek, stb.
- makrogombák
- mikroorganizmusok (beleértve a mikroszkopikus gombákat is)
- a holtfán megtelepedő edényes növények

A holtfát táplálékforrásként közvetve hasznosító élőlények:

- szaproxilofág gerinctelenek természetes ellenségei
- szaprotróf gombák fogyasztói (gombabogarak, gombamolyok, stb.)
- a szaprotróf mikroorganizmusok antagonistái

A holtfát közvetlenül fogyasztó fajokat szaproxilofágoknak (állatok), illetve szaprotrófoknak (gombák, mikroorganizmusok) szokás nevezni. A teljesség kedvéért ismételten meg kell említni, hogy pl. a szaproxilofágnak nevezett rovarok jelentős része közvetlenül nem képes a cellulózt emészteni, így nem is magát a fát, hanem annak a gomba által „előemésztett" szöveteit, vagy pedig a gombafonalakat, sprórákat fogyasztja. Ezek számára nélkülözhetetlen a gombák jelenléte. Mindezek alapján ezt a csoportot helyesebb szaproxilomicetofágnak (holtfa-gomba fogyasztó) nevezni. A gombákat fogyasztó szervezeteket pedig micetofágnak, esetleg mikofágnak nevezhetjük. Meg kell említeni, hogy az egyes kategóriák között meglehetősen gyakoriak az „átjárások". Több olyan rovarfaj ismert, ami általában gombafonalakat a fogyaszt, de ha arra lehetősége adódik, átvált ragadozó életmódra.

A holtfához való kötődés szorosságát tekintve mindkét csoport (közvetlen/közvetett) esetén beszélhetünk obligát (kötelező, kikerülhetetlen, specialista), fakultatív és eseti kapcsolatokról. Obligát kapcsolat jellemzi például a szaproxilofágokat, és a szaprotróf gombák jelentős részét is. Ugyanakkor ide sorolhatók a szaproxilofágok ragadozói és parazitoidjai is. A holtfában élő cincérlárvákra specializálódott gyilkosfürkész, ha közvetve is, de nyilvánvalóan obligát módon kötődik a holtfához, hiszen kizárólagos gazdaállatai maguk is obligát szaproxilofágok.

Több élőlénycsoport (pl. ugróvillások, ikerszelvényesek, stb.) fajai gyakran találhatók korhadó fákban/fákon, de jellemzően fakultatív módon fogyasztják azt, humifikálódó avaron, illetve más lebomló szervesanyagon is képesek megélni. A holtfákon megtelepedő mohaflórának csupán néhány faja obligát holtfalakó, a többiek esetében fakultatív, vagy eseti kapcsolatról beszélhetünk. Ugyanez a helyzet a holtfán kicsírázó magvakkal (lágy- és fásszárúak egyaránt). Esetenként a holtfa jelenléte kifejezetten előnyös számukra, ugyanakkor nem jelenti kizárólagos életfeltételüket.

A kötődés szorossága egyébként akár egy éven belül is változhat. Számos harkályfaj például fiókáit jelentős részben lepkehernyókkal eteti, amikor azonban ezek már nem állnak rendelkezésre (különösen télen), sokkal inkább rászorul a holtfára, illetve az abból kinyerhető rovarlárvákra.

A holt faanyagot obligát kötődéssel fogyasztó specialisták semmilyen más táplálékot nem tudnak hasznosítani. Azaz a holtfa léte vagy hiánya számukra lét és nemlét kérdése. Ez egyaránt igaz a szaproxilofág rovarokra, a holtfát bontó szaprotróf gombákra, de ezek specialista fogyasztóira is (ragadozók, parazitoidok, gombafogyasztó rovarok stb.). A holtfa nagy területetekre kiterjedő, „gondos" eltávolítása ezért rájuk nézve egyszerűen megsemmisítő hatású lehet. Az erdőgazdálkodás felelőssége éppen ebből fakadóan óriási, hiszen egyaránt lehetnek jelentős negatív következményei, ugyanakkor megfelelő szemléletmóddal és gazdálkodási gyakorlattal jelentős pozitív hatást is gyakorolhat az ilyen fajok életfeltételeire.

6.2. A holtfa lakóközössége

A holtfa által biztosított mikrohabitatokat a különféle élőlények a legkülönbözőbb módokon hasznosítják. A holtfa „lakóhelyként" való hasznosításának főbb formái a következők:

- fészkelő- és szaporodóhely
- búvóhely
- telelőhely

Általánosságban elmondható, hogy a holtfa lakói némileg lazábban kötődnek magához a holtfához, mint a táplálékközösség tagjai. Ez egyben azt is jelenti, hogy holtfa hiányában rugalmasabbak az alternatív mikrohabitatok elfogadásában. Egyes ragadozó bogarak például holtfa híján az avarban is áttelelhetnek. Számos puhatestű a földön fekvő elhalt fák hiányában kövek alatt is megbújhat. Az eredetileg odvakban hibernáló kisemlősök (pl. pelék) telelésre épületekbe húzódnak. Egyes denevérfajok megfelelő mennyiségű hatalmas odvas fa híján padlásokon, pincékben, tornyokban is megtelepszenek, és ott szaporodni is képesek. Több odúlakó madarat (pl. cinegék) mesterséges fészekodúval is lehet „kárpótolni". A denevérek esetében sokkal kevésbé hatékony a mesterséges odúkkal való megtelepítés, mint egyes madárfajok esetében (DOBROSI 1994). Bár számos további példát lehetne sorolni a holtfához kötődő lakóhely-specialisták bizonyos fokú rugalmasságára, fontos megjegyezni, hogy ezek mind kényszermegoldások, és hosszabb távon meglehetősen kockázatosak. Már csak azért is, mert az emberek sem mindenütt nézik jó szemmel a padláson lévő denevérkolóniákat, vagy éppen a peléket. Ezeken a helyeken egyébként is fokozottan ki vannak téve a ragadozók (nyest, macska, gyöngybagoly, stb.) támadásainak, mint pl. egy hatalmas tölgyfa magasan lévő odvában. Más fajok eleve sokkal kevésbé plasztikusak, és nem képesek ezekre az élőhelyváltásokra. A harkályok álló holtfák híján megritkulnak vagy lokálisan kipusztulnak, ahogy arra már korábban utaltunk is. A denevérek közül is több faj kerüli az ember jelenlétét, számukra az épületek nem jelenthetnek alternatív szállást (DOBROSI 1994).

A következő néhány fejezetben (7-17. fejezet) a teljesség igénye nélkül bemutatunk néhány szaproxil élőlény csoportot. Utalunk fajgazdagságukra, illetve lehetőség szerint táplálék- és élőhely-preferenciáikra is. Több helyütt kitérünk arra is, hogy az erdőgazdálkodás miként hat életfeltételeikre.

7. Az erdei holtfa gombavilága

Folcz Ádám és *Papp Viktor*

A gombák fontos szerepet töltenek be a fák életében és haláluk után is. Egyes csoportjaik kölcsönösen előnyös, mutualista kapcsolatokat tartanak fent fás szárú növényekkel, segítve ezzel tápanyagfelvételüket. Mások a fák pusztulását okozhatják, illetve a holt faanyag lebontásában játszanak meghatározó szerepet. Jelen fejezetben csak a faanyagon élő (lignikol) gombákkal, azok főbb jellegzetességeivel és jelentőségével foglalkozunk.

Jelenleg nagyjából 100 ezer gombafajt ismerünk (HAWKSWORTH 2004; KIRK és mtsai 2008), de egyes kutatók szerint a regnum fajszáma akár elérheti az 5 milliót is (HAWKSWORTH 2001; O'BRIEN és mtsai 2005; BLACKWELL 2011). A gombák lehetnek egysejtűek (pl. *Saccharomyces* spp.), de sejtjeik fonalakat (hifákat) is képezhetnek, amelyek összességét micéliumnak nevezzük. A gombafonalak egyfajta struktúrává szerveződése hozhat létre álszövetes termőtesteket, amelyek a gombavilágon belül a bazídiumos (Basidiomycota) és tömlősgombákra (Ascomycota) jellemzőek.

A gombákat életmódjuk, ökológiájuk alapján is csoportosíthatjuk (funkcionális csoportok). A xilofág gombák a számukra szükséges tápanyagot egyaránt felvehetik élő szövetekből (biotrófok, obligát paraziták), vagy holt faanyagból (szaprotrófok). A fán élő (lignikol szaprotróf) gombák egyik erdészeti szempontból jelentős csoportját alkotják a nekrotróf paraziták (fakultatív paraziták), amelyek képesek enzimeik segítségével az élő szöveteket elpusztítani, majd a már elhalt szöveteket lebontani (pl. *Fomes fomentarius*).

Életmódjuk mellett életstratégiájuk (K-, R-stratégisták) alapján is csoportosíthatjuk a gombákat. Az R-stratégia azt jelenti, hogy az adott faj gyorsan kolonizál egy általában szélsőséges élőhelyet. Ezzel szemben a K-stratégisták egy adott biotópban a lehető legnagyobb populáció kialakítását és annak a lehető leghosszabb távon való fennmaradását célozzák meg. A két szélsőséges eset között számos átmeneti forma ismert.

7.1. A lignikol nagygombák ökológiája

Egyes nagygombák a fák elhalásának kiváltó okai is lehetnek, ugyanakkor az így keletkezett holt faanyag lebontását is legnagyobb részben (~60%-ban) a xilofág gombák végzik (JAKUCS 1996). Egyes esetekben a fa pusztulásában és lebontásában is ugyanaz a gombafaj játszik szerepet. A

növénypatogén nagygombák legnagyobb részét a bazídiumos (Basidiomycota) és kisebb mértékben a tömlős gombák (Ascomycota) taxonjai képezik (BLACKWELL 2011). A legtöbb patogén nagygomba endofiton, vagyis vegetatív micéliumai behatolnak a növényi szövetekbe és ott fejtik ki hatásukat. Viszonylag kevés azon fajoknak a száma, amelyek a gazdanövény felületén képeznek telepet (epifita). A holtfák esetében a legfőbb szerepe az endofiton gombáknak van.

A növény normális életműködése során számos fizikai és kémiai korlátot tart fent a parazitákkal szemben, mind a felületén, mind pedig a belső szöveteiben (viaszos bevonatok, gyanták, illóolajok stb.). Ahhoz, hogy a fertőzés kialakulhasson, olyan ökológiai körülmények szükségesek, amelyek vagy a patogén fajt hozzák előnybe a növénnyel szemben, vagy pedig a növénynek nem kedveznek a védekezés során. Egyes növénypatogén gombák kórokozása előidézheti más paraziták megjelenését is (miko-prediszpozíció), létrehozva az azoknak szükséges biotikus állapotokat a növényben (JAKUCS és VAJNA 2003). Amennyiben a növény nem képes kellő hatékonysággal védekezni a patogének ellen a kórokozási láncolat végzetes lehet számára. Az erdőben kialakult holtfa lebontásában nélkülözhetetlen szerepe van a szaprotróf (sapros=holt, trophy=táplálkozni) gombáknak. A szaprotróf gombák kolonizálják az adott szubsztrátumot és enzimjeik segítségével pedig lebontják azok szerves anyagait. A faanyagon való megjelenésnek azonban számos korlátja, feltétele lehet. Ezek a szubsztrátum tulajdonságok természetesen eltérőek a fák csoportjain belül, de változnak a környezeti tényezők kapcsán is, hiszen különböző klimatikus viszonyok között jelentősen eltérő körülmények uralkodnak (pl. egy boreális fenyvesben vagy egy mediterrán jellegű pionír kopár fenyvesben). A fa szöveti sajátosságai és a környezeti tényezők együttesen alakítják ki azt az ökológiai niche-t, amihez a gombáknak alkalmazkodniuk kell.

Az elhalt faanyagnak a gombák által végzett lebontását alapvetően három korhasztási típusba soroljuk: fehér-, barna- és lágykorhasztás. A korhadás során a fatestet alkotó szilárd sejtfalak legfontosabb építő, szilárdító elemének (cellulóz, hemicellulóz és lignin) bomlását értjük. A cellulóz a földön leggyakrabban előforduló szerves molekula, mivel a növények legnagyobb részét (40-50%) építi fel. A hemicellulózok a növényekben a cellulóz rostok összekötését, rögzítését végzik. A lignin a természetben a második leggyakoribb szénforrás a cellulóz után, mivel a növények 25-30%-át alkotja (DEACON 2006). A fehérkorhadás során a növények minden fontos strukturális alkotó eleme lebomlik (cellulóz a hemicellulóz és a lignin) (STOKLAND és mtsai 2012). Mivel ebben az esetben a lignin bomlik le először, a vissza maradt anyag a cellulóz, ami fehéres, homogén, puha és enyhén rostos struktúrájú (7.1. táblázat).

7.1. táblázat: Gyakori fehérkorhasztó xilofág gombafajok

Tudományos név	Magyar név	ÉM	GN	SZT
Armillaria mellea	gyűrűs tuskógomba	pn	LOF	Éf, Gy, T
Armillaria ostoyae	sötétpikkelyes tuskógomba	pn	FE	Éf, Gy, T
Bjerkandera adusta	szenes likacsosgomba	sh	LOF	Áhf, Fhf, T
Fomes fomentarius	bükkfatapló	pn	LOF	Éf, Áhf, Fhf
Fomitiporia robusta	vastagtapló	pn	LOF (TÖ)	Éf, (Fhf)
Ganoderma adspersum	vastagkérgű tapló	pn	LOF	Éf, Áhf, T
Ganoderma resinaceum	óriás lakkostapló	pn	LOF (TÖ)	Éf
Heterobasidion annosum	gyökérrontó tapló	pn	FE (LOF)	Éf, Áhf, Gy
Hymenochaete rubiginosa	rozsdás sörtésréteggomba	sh	TÖ	T, Fhf
Inonotus nidus-pici	kétalakú csertapló	pn	CST (LOF)	Éf
Kretzschmaria deusta	szenes ripacsgomba	sh	LOF	Áhf, Fhf, T
Perenniporia fraxinea	kőris-tapló	pn	LOF	Éf (Ahf, T)
Phellinus igniarius	parázstapló	pn	FŰZ	Éf, (Fhf)
Pholiota squarrosa	tüskés tőkegomba	sh/pn	LOF	Éf, Fhf, T
Pleurotus ostreatus	kései laskagomba	pn	LOF	Éf, Fhf
Polyporus squamosus	pisztricgomba	pn	LOF	Éf, Áhf
Xylaria polymorpha	bunkós agancsgomba	sh	LOF	Fhf, T
Trametes versicolor	lepketapló	sh	POL	Fhf, T
Trichaptum biforme	lilaszegélyű egyrétűtapló	sh	LOF	Áhf, Fhf, T
Tricholomopsis rutilans	bársonyos fapereszke	sh	FE	T

ÉM (életmód): nekrotróf parazita (pn), lignikol szaprotróf (sh). GN (gazdanövény): lombos fák (LOF), fenyő (FE), tölgyeken (TÖ), csertölgyön (CST), polifág (POL), fűz fajokon (FŰZ). SZT (szubsztrátum típus): gyökereken (Gy), tuskón (T), élő fán (Éf), álló holtfán (Áhf), fekvő holtfán (Fhf), feldolgozott faanyagon (Fdl).

7.2. táblázat: Gyakori barnakorhasztó xilofág gombafajok

Tudományos név	Magyar név	ÉM	GN	SZT
Coniophora puteana	pincegomba	sh	POL	Fdl, Fhf, T,
Daedalea quercina	labirintustapló	sh	TÖ	Fhf, T
Fistulina hepatica	májgomba	pn	TÖ	Éf, T
Fomitopsis pinicola	szegett tapló	pn	FE (LOF)	Éf, Áhf, Fhf, T
Gloeophyllum odoratum	szagos tapló	sh	FE	T
Laetiporus sulphureus	sárga gévagomba	pn	LOF	ÉF, Áhf, Fhf
Phaeolus schweinitzii	fenyő-likacsosgomba	pn	FE	T, Gy
Postia caesia	kékesedő likacsosgomba	sh	FE	Fhf, T
Piptoporus betulinus	nyírfatapló	sh/pn	NYÍ	Éf, Áhf, Fhf
Serpula lacrymans	könnyező házigomba	sh	POL	Fdl

ÉM (életmód): nekrotróf parazita (pn), lignikol szaprotróf (sh). GN (gazdanövény): lombos fák (LOF), fenyő (FE), tölgyeken (TÖ), csertölgyön (CST), polifág (POL). SZT (szubsztrátum típus): gyökereken (Gy), tuskón (T), élő fán (Éf), álló holtfán (Áhf), fekvő holtfán (Fhf), feldolgozott faanyagon (Fdl).

A barna, vagy vörös korhadás jellemzője hogy elsősorban a cellulóz bomlik le, így a visszamaradó anyag a lignin, amely vöröses, barnás, tömbös szerkezetű anyag (7.2. táblázat). A lágykorhadás nevét arról kapta, hogy a lebomlási folyamatok során roncsolódik a sejtfal szerkezete, ami a faanyag szilárdságát adja, így a fa felpuhul, meglágyul (7.3. táblázat). A lágykorhasztó fajok hifái a farostok belseje felé nőve bontják le főként a cellulózt, kismértékben pedig a lignint (SCHWARZE 2007).

7.3. táblázat: Gyakori lágykorhasztó xilofág gombafajok

Tudományos név	Magyar név	ÉM	GN	SZT
Aspergillus niger	fekete kannapenész	sl	POL	Fdl,Fhl,Áhl
Ophiostoma querci	tölgyfavész	pn	TÖ	Éf,Áhl
Chaetomium globosum		sl	POL	Áhl,Fhl,Fdl
Penicillium glaucum	zöld ecsetpenész	sl	POL	Fdl,Fhl,Áhl
Ophiostoma ulmi	szilfavész	pn	SZIL	Éf, Áhl

ÉM (életmód): nekrotróf parazita (pn), lignikol szaprotróf (sh). GN (gazdanövény): lombos fák (LOF), fenyő (FE), tölgyeken (TÖ), csertölgyön (CST), polifág (POL). SZT (szubsztrátum típus): gyökereken (Gy), tuskón (T), élő fán (Éf), álló holtfán (Áhf), fekvő holtfán (Fhf), feldolgozott faanyagon (Fdl).

7.2. A holtfa keletkezésének okai, és azok jelentősége mikológiai szempontból

A gombák szempontjából a holtfa keletkezésének három fő kialakulási módja lehet, amik esetenként együtt, illetve egymásra épülve jelentkeznek (lásd a 3. fejezetet).

- biotikus okok (rovarok, kórokozók, stb.)
- abiotikus okok (viharok, hótörés, stb.)
- antropogén okok (pl. fakitermelés)

A biotikus folyamatok hatására kialakult holtfán a gombák megjelenésének egyfajta szukcessziós folyamata játszódik le. A még élő növényi szöveteket megtámadják az obligát- vagy nekrotróf parazita fajok. Ezekhez csatlakoznak az elhalt faanyagon megjelenő szaprotróf gombák, amelyek humifikálják a már elhalt fatest szöveteit.

Az abiotikus folyamatok hatása miatt keletkezett holtfák esetében ezek a folyamatok általában gyorsabban és részben eltérő módon játszódnak le. A fa pusztulását követően rendszerint hamar, vagy azonnal a talajra kerül.

Ebben az esetben kevesebb szerepet kapnak a parazita gombák és azonnal a szaprotróf fajok kolonizálják a holt faanyagot.

A fakitermelések során, a faanyag felkészítése (darabolása, mozgatása, stb.) közben is jelentős mennyiségű forgács, faanyag, kéregtörmelék, vágástéri hulladék keletkezik, ami szintén egyfajta speciális holtfa készletet képez az erdőben.

7.3. A különböző holtfa típusok gombavilága

Az élő fa pusztulását kiváltó tényező fontos szerepet tölt be a holt faanyagot kolonizáló gombaközösség összetételében (STOCKLAND és mtsai 2012). Megfigyelték, hogy az egyes rönkökön kialakuló gombaközösségek, a növényvilághoz hasonlóan, adott körülmények között hasonlóságot mutatnak. HEILMANN-CLAUSEN (2001) szerint a gombatársulás fejlődésének megindítója a zavarási esemény bekövetkezte (azaz a fa halála), amely néhány látens módon jelenlévő és újabb behatoló, nem specialista, jól alkalmazkodó faj aktivizálódását idézi elő. A folyamat előrehaladtával a fajok közötti versengés általánossá válik, és ez a kompetítorok által erősen befolyásolt gombaközösség kialakulásához vezet. A lignikol nagygombák számára a holt faanyag tekintetében a három leginkább esszenciális paraméter, a szubsztrátum mérete, a korhadás fázisa és a fafaj típusa (KÜFFER 2008). Az álló holtfák gombavilágának kialakulása és összetétele többnyire szoros összefüggésben van azzal, hogy a fa pusztulása előtt mely fajok támadták meg a még élő fát, mivel a nekrotróf gombák a gazdanövény elpusztulása után is tovább folytatják lebontó tevékenységüket. A szaprotróf fajok egy része is jellemzően megjelenik a már öreg, legyengült, de még élő fa elhalt részein, tehát az álló holt fák gombavilágának kialakulása már a fa életében elkezdődik.

7.3.1. Az álló és fekvő holtfák gombavilága

A legjelentősebb, az élő fát is megtámadni képes xilofág nagygomba fajok a bazídiumos gombák (Basidiomycota) közé tartozó, de rendszertani szempontból polifiletikus csoportot alkotó taplófélék közül kerülnek ki (pl. *Fomes, Fomitopsis, Ganoderma, Heterobasidion, Inonotus, Laetiporus, Phellinus*). Ennek, a gombavilágon belül jellegzetes morfológiai csoportnak a tagjai is többnyire szaprotrófok és viszonylag kevés azon fajoknak a száma, amelyek nekrotróf, vagy kifejezetten biotróf életmódot folytatnak. Ezt megerősíti egy Finnországban végzett felmérés (NIEMELÄ 2005), amely alapján az

országban élő taplófajok közül csak 36 faj (16%) képes élő fán megjelenni és ezek közül 20 faj holt faanyagon is megtalálható. A kifejezetten élő fákon megjelenő taplófajok közül az almafa-rozsdástapló (*Inonotus hispidus*) főként urbánus környezetben fordul elő, ahol az egyik leggyakoribb és növénykórtani szempontból is igen jelentős, lombos fafajokon megjelenő polifág taplófaj. Hasonló megjelenésű a vékony rozsdástapló (*Inonotus cuticularis* – 7.1. kép), amelynek termőtesteit inkább erdei környezetben sikerült megfigyelni és egyaránt előfordul élő és holt faanyagon is. A nemzetség tölgyekre specializálódott tagjai, a tőkorhasztó könnyező likacsosgomba (*Inonotus dryadeus*), valamint a ritka tölgyfa-rozsdástapló (*Inonotus dryophilus*), amely jellemzően élő fák törzsén jelenik meg. A rozsdástaplók nemzetségén belül (*Inonotus* s. l.) egy jellegzetes morfológiai csoportot alkotnak az ivaros termőtestet és ivartalan áltermőtestet képző fajok. A terülő rozsdástapló (*Inonotus obliquus*) ivartalan áltermőteste élő nyírfán jelenik meg, míg az ivaros termőtest főként bükkfa faanyagán, ritkábban más lombos fafajokon fejlődik. A terülő rozsdástapló pórusos termőtestéhez nagyon hasonlót fejleszt a kizárólag szilfajokon előforduló *Inonotus ulmicola* és az Európában jellemzően tölgyeken megjelenő, Észak-Amerikából leírt *Inonotus andersonii*. Szintén tölgyeken (esetenként más lombos fafajokon) jellemző a kétalakú csertapló (*Inonotus nidus-pici*) megjelenése, amelynek ivaros és ivartalan alakja is ugyan azon a faegyeden, a törzs kiodvasodott része körül és annak boltozatán jelenik meg. A kétalakú csertaplóhoz nagyon hasonló mind megjelenésében, mind ökológiájában, az évelő ivaros termőtestet képző pilát taplója (*Phellinus pilatii*), amely élő fehér- és szürke nyárak törzsén és odvas részeinek boltozatán jelenik meg. Nyárfajokra két másik konzolos termőtestet képző *Phellinus* faj is specializálódott, a *Phellinus tremulae* és a *Phellinus populicola*. A „*Phellinus robustus* fajkomplex" (syn. *Fomitiporia robusta*) névadó faja, a vastag-tapló (*Phellinus robustus*) többnyire öregebb tölgyek törzsén képez termőtestet, míg a *Phellinus hippophaëicola* az Elaeagnaceae család fajairól, homoktövisről és ezüstfáról ismert. A jegenyefenyő-tapló (*Phellinus hartigii*) főként *Abies*-en, ritkábban más nyitvatermőn (pl. *Juniperus*, *Picea*, *Pinus*, *Taxus*) jelenik meg. A nemzetségen belül hasonlóan bonyolult taxonómiai csoportot alkot a „*Phellinus igniarius* fajkomplex" (*Phellinus alni, P. cinereus, P. igniarius, P. populicola, P. tremulae, P. tuberculosus*). Ezek közül a parázstapló (*Phellinus igniarius*) kifejezetten füzeken fordul elő, amiknek az egyik legjelentősebb tőkorhasztója. Hazánkban főként a szárazabb tölgyesekre jellemző a vörös tapló (*Phellinus torulosus*), amely elsősorban tölgyfajok és akác, de más lombos fák gyökfőjén képez termőtestet.

A fenyők legjelentősebb tőkorhasztó gombái a gyökérrontó-tapló (*Heterobasidion annosum* s. l.) fajklomplexhez tartoznak. A *Heterobasidion*

annosum néven ismert taplónak korábban három, hazánkban is előforduló biotípusát különítették el (PAGONY és SZÁNTÓ 1996), amelyekről később molekuláris módszerekkel is igazolták, hogy faji szinten elkülönülnek egymástól (WOODWARD és mtsai 1998). A *Heterobasidion abietinum* kifejezetten jegenyefenyő fajokra specializálódott és termőtestet jellemzően csak az élő fa elpusztulása után fejleszt. A *Heterobasidion parviporum* lucfenyőn fordul elő, míg a leggyakoribb, polifág *H. annosum* elsősorban a *Pinus* fajokat (*P. nigra*, *P. sylvestris*) támadja meg, de kimutatták más fenyőfélékről (*Abies*, *Larix*, *Picea*, stb.), valamint lombos fafajokról is (*Betula*, *Fagus*, *Carpinus*, stb.). A lombos fáknál a gyökérrontó-taplóéhoz hasonló szerepet tölt be az óriás likacsosgomba (*Meripilus giganteus* - 7.2. kép), amely elsősorban öreg bükkfák vagy ritkábban más lombos fafajok gyökerét korhasztja, ami a fák korai elhalásához vezethet. A *Ganoderma* nemzetség nekrotróf fajai közül a polifág óriás lakkostapló (*Ganoderma resinaceum*) jellemzően tölgyfákon jelenik meg, míg a vastagkérgű taplónak (*G. adspersum*) számos fafajról van ismert hazai adata. A morfológiailag hasonló derestaplóval (*Ganoderma applanatum*) ellentétben ez a faj hazánkban gyakran fordul elő élő fák törzsén, valamint városi környezetben és idegenhonos fafajokon. A szintén évelő konzolos termőtestet képző rézvörös lakkostapló (*G. cupreolaccatum*) viszont jellemzően háborítatlan erdőkben, élő öreg bükkfák tövében található (PAPP és SZABÓ 2013). A kőristapló (*Perenniporia fraxinea*) nevével ellentétben polifág faj és Magyarországon az akác egyik legjelentősebb tőkorhasztó gombája. Szintén gyakran fordul elő akáctörzseken a barnakorhasztó sárga gévagomba (*Laetiporus sulphureus*). Ez a hazánkban igen gyakori, egyéves termőtestet fejlesztő tapló az akác mellett leggyakrabban lágylombos fafajokon (*Populus*, *Salix*) és tölgyeken jelenik meg. A nyírek jellemző barnakorhasztó, egyéves termőtestet képző gombája, a nyírfatapló (*Piptoporus betulinus*), amelynek termőtestei már megjelenhetnek az élő fán is, de a gazdanövény pusztulása után szaprotrófként éveken keresztül újabbakat fejleszt. A pisztricgomba (*Polyporus squamosus*) egy jellegzetes megjelenésű, polifág faj, amely gyakran fordul elő idős bükkösökben, ahol a bükkfatapló (*Fomes fomentarius*) mellett a törzsek erőteljes korhasztását okozza (IGMÁNDY 1991). A bükkfatapló hazánkban az egyik leggyakoribb, szinte minden lombos fán előforduló lignikol nagygomba. Évelő termőtesteinek jelenléte jellemző a talpon álló, kiszáradt öreg fák törzsén, különösen rezervátum jellegű bükkösökben. A fenyőfélék hasonló ökológiájú, de a bükkfataplótól eltérően barnakorhasztó évelő faja, a szegett tapló (*Fomitopsis pinicola* - 7.3. kép), amely ritkábban lombos fákon (pl. *Alnus*, *Betula*, *Fagus*, stb.) is megjelenhet. A *Trametes* nemzetség fajai jellemzően a fa kidőlése után, már az első korhadási fázisban kolonizálják a szubsztrátumot. A kozmopolita elterjedésű lepketapló (*Trametes versicolor*) szinte minden

lombos fafajon és ritkán fenyőféléken is előfordul. Hazánkban hasonlóan gyakori a borostás egyrétűtapló (*Trametes hirsuta* – 7.4. kép), valamint a púpos egyrétűtapló (*Trametes gibbosa*) is, mely utóbbi ugyan polifág faj, de főként bükkön fordul elő (7.5. kép). Az ánizstapló (*Trametes suaveolens*) könnyen felismerhető jellegzetes illatáról, fehéres, krémszínű, főként puhafákon (*Salix*, *Populus*) megjelenő termőtestéről. A termőtestének élénk színe alapján jellegzetes faj a cinóbertapló (*Pycnoporus cinnabarinus* - 7.6. kép), amely hazánkban leggyakrabban madárcseresznye holt faanyagán fordul elő. Szintén ezen a szubsztrátumon gyakori a *Daedaleopsis tricolor* lemezes krusztotéciumainak a megjelenése, amelyet korábban a megnyúlt vagy labirintusos termőrétegtartójú rózsaszínes egyrétűtapló (*Daedaleopsis confragosa*) változatának tekintettek. A *Lenzites* fajokra szintén jellemző a lemezes himénium. Mindkét hazai faj (*Lenzites betulina*, *Lenzites warnieri*) lombos fák rönkjén vagy tuskóján terem. A labirintustapló (*Daedalea quercina*) a tölgyek karakterisztikus, barnakorhasztó gombája, amely ritkán előfordulhat szelídgesztenyén vagy kőrisen is. Hazánkban nagyon gyakori, lombos fákon megjelenő faj a szenes likacsosgomba (*Bjerkandera adusta*), amely könnyen felismerhető szürkés színű pórusfelszínéről.

Többnyire korhadó fenyőfélékre jellemző barnakorhasztó taplógombák, az egyéves, fehéres színű termőtestet fejlesztő *Oligoporus* (pl. *Oligoporus rennyi*, *O. sericeomollis*) és *Spongiporus* (pl. *Spongiporus guttulatus*, *S. stipticus*), valamint *Postia* fajok (pl. *Postia fragilis*, *P. hibernica*, *P. lateritia*, *P. leucomallella*, *P. lowei*, *P. luteocaesia*).

Szintén fajgazdag, barnakorhasztó taplónemzetség, az *Antrodia*. Míg az *Antrodia albida*, *A. macra*, *A. malicola* és *A. pulvinascens* jellemzően lombos faanyagon fordulnak elő, addig a nemzetség fajainak többsége (pl. *Antrodia crassa*, *A. gossypium*, *A. heteromorpha*, *A. ramentacea*, *A. serialis*, *A. sinuosa*, *A. xantha*) fenyőfélékhez kötődik. A hasonló megjelenésű, de fehérkorhasztó *Antrodiella* génusz fajainak termőtestei fejlődhetnek más taplógombákon (pl. *Antrodiella pallescens*, *A. parasitica*), lombos fafajokon (pl. *A. faginea*, *A. foliaceodentata*, *A. fragrans*, *A. romellii*) vagy ritkábban fenyő faanyagán is (*Antrodiella canadensis*). A változékony kéreggomba (*Schizopora paradoxa*) lomberdeink egyik leggyakoribb taplója, amelyet azonban csak mikroszkopikus vizsgálattal lehet biztosan elkülöníteni a *Schizopora flavipora* és *S. radula* fajoktól. A reszupinátus termőtestű és monomitikus hifarendszerű taplók közül fontos xilofág nemzetségek a *Ceriporia* és *Ceriporiopsis*. Ez utóbbi génusz fajaira (pl. *Ceriporiopsis gilvescens*, *C. mucida*) jellemző, hogy hifáik csatosak, míg a *Ceriporia* fajokéi (pl. *Ceriporia excelsa*, *C. purpurea*) csat nélküliek. A jellegzetes cisztidiummal rendelkező *Junghuhnia* nemzetség leggyakoribb hazai képviselője a hajlékony kéreggomba (*Junghuhnia nitida*).

A xilofág gombák vizsgálatánál többnyire a nem lemezes fajok (Aphyllophorales s. l.) kerülnek előtérbe, azonban az egyes szubsztrátumok gombaközösségeinek a lemezes termőtestet képező gombák is állandó tagjai. Az agarikoid termőtestet képező bazídiumos nagygombák között arányaiban viszonylag kevés azoknak a nemzetségeknek a száma, melyek fán fordulnak elő. Ezek között találunk olyan nemzetségeket, melyek kifejezetten (pl. *Crepidotus*, *Lentinellus*, stb.), vagy többnyire (pl. *Flammulaster*, *Pholiota*, *Pleurotus, Pluteus*, *Simocybe,* stb.) holt faanyaghoz kötődnek. Valamint vannak olyan nemzetségek is, amelyek közé elsősorban talajlakó szaprotrófok tartoznak, de egyes fajok jellemzően faanyagon képeznek termőtestet (pl. *Coprinus*, *Hohenbuehelia*, *Mycena*, *Psathyrella*, stb.). A kalapos gombák (agarikoid) között is előfordul több olyan nemzetség, amelyek már az élő fákat is képesek megtámadni, majd szaprotrófként tovább élnek a kidőlt, vagy állva maradt holt faanyagon is. Az egyik ilyen a tuskógombák (*Armillaria*) nemzetsége, amelynek egyes fajai a *Heterobasidion*-okhoz hasonlóan veszélyes gyökérparaziták, ugyanakkor a gyökereken keresztül gyakran felhatolnak a kéreg alatt a fatörzs alsó, legértékesebb részébe. Jelenlétüket a rájuk jellemző vastag rizomorfák alapján, a termőtestek hiányába is észlelhetjük. A génusz fajai közül a sötétpikkelyes tuskógomba (*Armillaria solidipes*, syn.: *Armillaria ostoyae*), valamint az *Armillaria borealis*, illetve a vastaglábú tuskógomba (*Armillaria cepistipes*) jellemzően fenyőféléken jelennek meg, míg a gyűrűs tuskógomba (*Armillaria mellea*), a gumós tuskógomba (*Armillaria lutea*) és a csoportos tuskógomba (*Armillaria tabescens*) lombos fákon képeznek termőtestet.

Öreg bükkösök indikátorfaja a gyűrűs fülőke (*Oudemansiella mucida*), míg a hazánkban gyakori téli fülőke (*Flammulina velutipes*) termőtesteit jellemzően késő ősztől tavaszig lehet megfigyelni különböző lombos fák törzsén. A kései laskagomba (*Pleurotus ostreatus*) termőtestképzéséhez, a téli fülőkéhez hasonlóan, szintén hideghatás szükséges. Csoportos termőtestei nemcsak tuskón vagy rönkön, hanem élő és álló holt fán egyaránt megjelenhetnek. A jóval ritkább pihés laskagomba (*Pleurotus dryinus*) élő vagy elhalt lombos fa anyagán, különösen nyárakon vagy tölgyfajokon terem. Hasonlóan csoportos termőtestet képez a laskás tölcsérgomba (*Ossicaulis lignatilis*), amelytől a makroszkopikusan nagyon hasonló *Ossicaulis lachnopus* kisebb spórái alapján különíthető el. A többnyire tönk nélküli lemezes lignikol nagygombák közül igen fajgazdag a kacskagombák nemzetsége (*Crepidotus*) (CONSIGLIO és SETTI 2007). Hazánkban a génusz leggyakoribb fajai a bordás kacskagomba (*Crepidotus applanatus*), pelyhes kacskagomba (*C. calolepis*), ritkalemezű kacskagomba (*C. cesatii*), kocsonyás kacskagomba (*C. mollis*), valamint a változékony kacskagomba (*C. variabilis*). Lombos fák korhadó faanyagán hozza termőtesteit a sárgalemezű kacskagomba

(*Crepidotus crocophyllus*), amelynek jellemző morfológiai bélyegei a pelyhes, pikkelykés kalapfelszín, valamint a narancssárgás lemezek. A kacskagombákéhoz hasonló többnyire tönk nélküli termőtestet fejlesztenek a *Hohenbuehelia* nemzetség fajai. A génusz jellemzői a kalapbőr alatti kocsonyás réteg, valamint a nagyméretű metuloidok jelenléte. A lombos fákon növő *Hohenbuehelia* fajok közül csak igen kevés hazai lelőhelye ismert a kocsonyás állaskagombának (*H. atrocoerulea*), a bundás állaskagombának (*H. mastrucata*), valamint a szürke állaskagombának (*H. grisea*). A *Hohenbuehelia auriscalpium* egyike annak a 21 nagygombának, amely indikálja az európai bükkösök természetközeliségét (CHRISTENSEN és mtsai 2004). Szintén szerepel ezen a listán a szabálytalanul fogazott lemezeiről felismerhető szöszös fűrészesgomba (*Lentinellus ursinus*) és a hozzá nagyon hasonló *Lentinellus vulpinus* is. Az ánizsszagú fagomba (*Lentinellus cochleatus*) a nemzetség egyik leggyakoribb faja mely jellegzetes ánizsillatáról könnyen felismerhető. Aszimmetrikusan növő kisméretű tönkkel rendelkező fajok a dücskőgombák. Egy gyakori faj a kis áldücskőgomba (*Panellus stypticus*), amely tuskókon, fatörzseken növeszti seregesen apró termőtestét, illetve egy ritkább faj a sárgatönkű kacskagomba (*Panellus serotinus*). A kígyógombák (*Mycena*) között a talajlakó szaprotrófok mellett számos faj xilofág életmódot folytat. Lombos fákon leggyakrabban a sárgatejű kígyógomba (*Mycena crocata*), rózsáslemezű kígyógomba (*M. galericulata*), vérző kígyógomba (*M. haematopus*) vagy sárgástönkű kígyógomba (*M. renati*) termőtesteivel lehet találkozni. Fenyők korhadó faanyagán nő csoportosan a lúgszagú kígyógomba (*Mycena stipata*), valamint szintén főként tölgyek tuskóin terem a cifra kígyógomba (*M. inclinata*) is. A korhadó faanyag jellemző lemezes fajai a csengettyűgombák (*Pluteus* spp.). Ezek közül az egyik leggyakoribb faj a barna csengettyűgomba (*Pluteus cervinus*), amelynek jellemző bélyege a sötétebb szálakkal díszített tönk és a jellegzetes retekre emlékeztető szag. Hasonló faj a világosabb, fehéres vagy krémszínű kalapú, hazánkban szintén gyakori selymes csengettyűgomba (*P. petasatus*). A fenyőféléken, különösen kéttűs *Pinus* fajokon megjelenő feketeélű csengettyűgomba (*P. atromarginatus*) nevét a lemezek élén található sötét színű cisztidiumokról kapta. Nem gyakori faj, de kalapjának eres-ráncos felületéről könnyen felismerhető a szürketönkű csengettyűgomba (*P. thomsonii*).

A holt faanyag lebontásában nagyon fontos szerepet játszanak a korticioid (kéreglakó) nagygombák (Corticiaceae s. l.), amelyek jelen vannak az első korhadási fázistól a már szinte humusszá alakuló utolsó stádiumig. Az Európából ismert több mint 800, ebbe a morfológiai csoportba tartozó faj főként fehérkorhasztó és viszonylag alacsony a barnakorhasztó nemzetségek (pl. *Amylocorticium*, *Dacryobolus*, *Leucogyrophana*, *Serpula*, *Veluticeps*) száma, amelyek többnyire fenyőféléken fordulnak elő

(BERNICCHIA és GORJÓN 2010). Az elhalt és a korhadás kezdetén lévő álló holtfákon a legtöbb esetben szinte még teljes egészében jelen van a kéreg, amely a még élő fák számára az elsődleges védelmet nyújtotta a fabontó gombák ellen. Ez a korhadás folyamata során gyakran elválik a fa többi részétől és a talajon korhad el, de van néhány nagygombafaj, amelyek kifejezetten ennek a védelmi vonalnak a lebontására specializálódtak. A korticioid *Dendrothele* nemzetség fajai közül nagyon gyakori a főként mezei juhar kérgén előforduló *Dendrothele acerina* (7.7. kép), míg a *Dendrothele alliacea* és *Dendrothele commixta* jellemzően tölgyfajokon fordul elő. Csakúgy, mint az *Aleurocystidiellum disciforme*, amelynek kissé kalaposodó, sztereoid termőtestei tölgyfajok kérgén csoportosan teremnek. Kifejezetten öreg hegyi juhar felrepedező kérgének belső oldalán képez termőtestet a *Hymenochaete carpatica*, míg a *Hymenochaete ulmicola* kalaposodó termőtestei elsősorban hegyi szil kérgének barázdáiban jelennek meg (PAPP 2013). Egyes fajok termőtestei jellemzően csak vékonyabb ágakon, gallyakon jelennek meg. Erre jó példa a tölgyfajokon, vagy ritkábban más lombos fán előforduló tölgyfa terülőtapló (*Peniophora quercina* – 7.8. kép) vagy a nagyon hasonló termőtestet képző, kislevelű hársra specializálódott *Peniophora rufomarginata*. Az ágak felrepedezett kérge alatt fejlődnek a *Vuilleminia* nemzetség összefüggő réteget képző termőtestei. A génusz legismertebb faja a főként tölgyeken gyakori *Vuilleminia comedens*, de számos más kevésbé ismert fajt is leírtak a nemzetségből (pl. *Vuilleminia alni*, *V. coryli*, *V. cystidiata*). A holt faanyag, általában iniciális korhadási fázisának jellemző gombái a kalaposodó termőtestet képző *Stereum* nemzetségbe tartozó fajok. Ezek közül különösen gyakori a szinte minden lombos faanyagon megtalálható borostás réteggomba (*Stereum hirsutum*). Hasonló megjelenésű, de himéniuma barnás-szürkés színű a gallyonülő réteggombának (*Stereum ochraceoflavum*). A sebzésre „vérző" *Stereum* fajok közül, fenyőféléken fordul elő a vörösödő réteggomba (*Stereum sanguinolentum*), míg a nemezes réteggomba (*Stereum gausapatum*), valamint az évelő réteggomba (*Stereum rugosum*) lombos fákon terem. Szintén lombos fafajokon képez termőtestet a bársonyos réteggomba (*Stereum subtomentosum*), de az előbbi fajoktól eltérően sérülésre nem piros, hanem sárga színű cseppeket választ ki. Kifejezetten tölgy fajokhoz kötődik a *Stereum*-okhoz nagyon hasonló termőtestet fejlesztő *Xylobolus subpileatus*, valamint a nemzetség másik, hazánkban gyakoribb képviselője, a mozaik réteggomba (*Xylobolus frustulatus*), amelynek termőtestei gyakran jelennek meg a rozsdás sörtésréteggombával (*Hymenochaete rubiginosa*) együtt (PAPP 2011). Ez utóbbi faj a hazai tölgyesek egyik leggyakoribb szaprotróf nagygombája. Lomberdőben szintén nem ritka rokon fajok a reszupinátus termőtestet képző *H. cinnamomea* és *H. fuliginosa*. Korábban szintén a

Hymenochaete nemzetségben tárgyalták a *Pseudochaete tabacina* és a mogyoróbokrok ágait korhasztó *Pseudochaete corrugata* fajokat is (PAPP 2013).

Az agarikoid, poroid és korticioid nagygombák mellett holt faanyagon megjelenhetnek hidnoid (pl. *Climacodon* spp., *Dentipellis fragilis*, *Hericium* spp.) tremelloid (pl. *Exidia* spp., *Tremella* spp.,), ciphelloid (pl. *Henningsomyces candidus*), vagy akár zárt gaszteroid (pl. *Cyathus* spp., *Lycoperdon* spp.) típusú termőtestet képző taxonok is.

A bazídiumos nagygombák mellett számos gyakori és a faanyag lebontásában jelentős szerepet betöltő aszkuszos faj is ismert. Ezek egy része a Xylariaceae családba tartozó taxon: *Biscogniauxia, Daldinia, Hypoxylon, Nemania, Nummularia, Kretzsmaria, Xylaria*. A *Xylaria* nemzetségbe tartozó fajok közül lomberdőkben gyakran lehet találkozni a szarvasagancsgomba (*Xylaria hypoxylon* – 7.9. kép), nyeles agancsgomba (*X. longipes*) vagy a bunkós agancsgomba (*X. polymorpha*) jellegzetes termőtestpárnáival. Lomberdőkben, különösen bükk faanyagán közönséges a vöröses ripacsgoma (*Hypoxylon fragiforme*), valamint a sarkos kéregtörő gomba (*Diatrype disciformis*). Szintén bükkfán lehet gyakran megfigyelni a szenes ripacsgombát (*Kretzschmaria deusta*), amelynek ivaros alakját a fekete hólyagszerű dudros bevonatot képző peritéciumairól lehet felismerni. Szintén feketés termőtestet képez a kocsonyás koronggomba (*Bulgaria inquinans*), amely az egyik leggyakoribb, a faanyag fülledését (különösen tölgyek) okozó nagygomba faj. A korhadó faanyag elszíneződése termőtest hiányában is utalhat a lebontást végző gombafaj taxonómiai hovatartozására. A fatest kékes elszíneződését, a szintén aszkuszos gombák közé tartozó *Chlorociboria* nemzetség két faja is okozhatja. Ezek közül szélesebb körben ismert a rézrozsdaszínű csészegomba (*Chlorociboria aeruginascens* – 7.10. kép), amely elsősorban csak a spórák méretében különbözik a *Chlorociboria aeruginosa* fajtól. Az apotécium típusú aszkokarpiumot képző *Peziza* nemzetség számos faja fordul elő holt faanyagon (BRATEK és ZÖLD-BALOGH 2001). Ezek közül főként lombos fákon gyakran lehet találkozni a változékony csészegomba (*Peziza varia*) termőtesteivel. A szintén diszkoid, de jellemzően kisebb méretű aszkokarpiumokat fejlesztő *Scutellinia* nemzetség (sörtés csészegombák) számos faja szintén lignikol életmódot folytat. A piros csészegomba (*Sarcoscypha coccinea*) és az osztrák csészegomba (*Sarcoscypha austriaca*) termőtestei gyakran jelennek meg a tavaszi hóolvadást követően a talajban lévő faanyagon. A bordás-csapos csészegombácska (*Rutstroemia bolaris*) apró termetű, csapos apotéciumai jellemzően lombos fák gallyain nőnek. A Helotiales rend számos nemzetségébe (pl. *Hymenoscyphus, Bisporella, Tapesia*) tartozó taxon fejleszt, többnyire apró termetű, korhadó faanyagon seregesen megjelenő apotéciumokat. Szintén holt faanyagon jelennek meg a fehér porocos-csészegombácska (*Phaeohelotium geogenum*), vagy a szürke

csészegombácska (*Mollisia cinerea*) termőtestei. Az apró diszkoid „koronggombácskák" között is számos lignikol faj található: pl. aranysárga koronggombácska (*Orbilia delicatula*), vagy *Orbilia luteorubella*.

Szintén kékülést okozó mikrogomba fajok az *Ophiostoma piceae*, ami a lucfenyő, vagy a hasonló tüneteket okozó *Ceratocystis coerulescens*, ami az erdei fenyő fatestét színezi el.

7.3.2. A végső korhadási fázisban lévő holtfa és a visszamaradt faanyagtörmelék gombavilága

A fekvő holtfa a lebomlás egy bizonyos stádiumában elveszti fizikai struktúráját, alakját és törmelékessé válik. Eközben jelentős térfogat- és tömeg-csökkenést is elszenved, egyre jobban beleolvad az erdő talajába. Az így keletkezett fatörmelékre jellemző, hogy porózus szerkezete révén jól megtartja a nedvességet, a humuszsavak és a lebontó szervezetek hatására pedig jelentős szervesanyag utánpótlást biztosít közvetlen környezetének. Ez a többletnedvesség és tápanyagforrás az, ami különösen kedvez számos élőlénycsoportnak (TÓTH 2010), köztük a szaprotróf gombafajoknak is. Ebben a szakaszban egyfajta másodlagos, illetve harmadlagos kolonizáció játszódik le. Itt tehát már nem érdemes külön foglalkozni az adott fajok által okozott korhadás típusával, hiszen a fa már átesett valamelyik korhadási típuson az elsődleges kolonizálók által. A legtöbb ilyen állapotú, degradálódott faanyagon megtelepedő faj a bazídimos nagygombák közé tartozik. Az erősen korhadt holtfán gyakran jelennek meg egyes turjángomba (*Galerina*) fajok. Ezek közül a fenyves turjángomba (*Galerina unicolor*, syn.: *Galerina marginata*) az egyik leggyakoribb, súlyosan mérgező, kistermetű gombafaj. Hazánkban főleg fenyőerdőkben, különösen lucfenyő állományokban fordul elő. Szintén lucosokban gyakori a bársonyos tönkű cölöpgomba (*Tapinella atrotomentosa*, syn.: *Paxillus atrotomentosus*), amely főleg erősen korhadt tuskók mellett jelenik meg. Fontos megemlíteni a tintagomba (*Coprinellus*, *Coprinopsis*) nemzetségeket, amelyek számos faja jelenik meg erősen korhadt fatörzseken, tuskókon. Ilyen fajok például a házi tintagomba (*Coprinellus domesticus*), vagy az ezüstszálas tintagomba (*Coprinopsis insignis*), amely akár élő lombos fák, főleg tölgyek tövében is megjelenhet. A kerti tintagomba (*Coprinellus micaceus*) általában korhadt tuskók mellett terem, úgy mint a kisebb termőtestet képző rokona, a sereges tintagomba (*Coprinellus disseminatus*). Hasonló korhadási fázisú holtfán jelennek meg, leggyakrabban tuskók mellett a *Gymnopus* nemzetség egyes fajai, mint például a vöröstönkű fülőke (*Gymnopus erythropus*), amely általában lomberdőkben terem, míg a csoportos fülőke (*Gymnopus acervatus*) termőtestei

lucfenyvesekben nőnek. A kalapos gombák legapróbb képviselői közé tartozik a fántermő szegfűgombácska (*Marasmiellus ramealis*), vagy a nyakörves szegfűgomba (*Marasmius rotula*), illetve a fenyvesekben sokszor tömegesen megjelenő lószőr szegfűgomba (*Gymnopus androsaceus*, syn.: *Marasmius androsaceus*). Ezekre az apró szegfűgombákra jellemző, hogy általában seregesen hoznak termőtestet. Korhadt tuskók, fatörzsek mellet gyakran jelennek meg a porhanyós gombák egyes fajai (*Psathyrella*), amelyek közül leggyakrabban a csoportosan termő barna porhanyósgomba (*Psathyrella piluliformis*) termőtesteivel lehet találkozni. Emellett nem ritka faj a szintén csoportosan termő *Psathyrella multipedata* sem. A többnyire talajlakó, zárt termőtestű fajok (Gasteromycetes s. lato) közül főként tuskókon fordul elő a körte pöfeteg (*Lycoperdon pyriforme*), amelynek termőtestei tömegesen jelennek meg. A jóval ritkább tüskés pöfeteg (*Lycoperdon echinatum* - 7.11. kép), amely nevét a jellegzetes exoperídiumáról kapta, egyaránt előfordulhat talajon, valamint faanyagon is.

A fekvő holtfa, már erősen korhadt fázisában jelennek meg olyan fajok, amelyek átmenetet képeznek a terrikol és lignikol szaprotróf fajok között és a faanyag lebontásának utolsó fázisait végzik. Ilyen, gyakran megjelenő taxonok előfordulnak a már említett porhanyósgombák között (*Psathyrella*), vagy az általában késő ősszel megjelenő *Stropharia* nemzetségben. A génusz egyik leggyakoribb képviselője a zöld harmatgomba (*Stropharia aeruginosa*), amely főleg lombos állományokban terem, de említésre méltó a kisebb termetű zöldeskék harmatgomba (*Stropharia caerulea*) vagy a pikkelyes harmatgomba (*Leratiomyces squamosus*) is. Szintén faanyagkorhadékon is előfordulhat néhány érdekes megjelenésű faj, mint például a kutyaszömörcsög (*Mutinus caninus*) vagy a fenyőféléken termő kocsonyás álgereben (*Pseudohydnum gelatinosum*). A koralloid termőtestet képző taxonok közül fenyőféléken jelenik meg a narancssárga enyves álkorallgomba (*Calocera viscosa*). A mikorrhiza képző korallgombák (*Ramaria* spp.) egyik faja, a merev korallgomba (*Ramaria stricta*) bazidiokarpiuma, pedig jellemzően lombos fák korhadó faanyagán terem. Az aszkuszos gombák között is vannak olyan fajok, amelyek alapvetően terrikolok, de gyakran jelennek meg erősen korhadt faanyagon. A *Gyromitra* nemzetségben több ilyen faj is előfordul. A génusz más fajától eltérően ősszel termő püspöksüveggomba (*Gyromitra infula*) nyeles apotéciumai főként fenyőerdőben, talajon vagy holt faanyagon jelennek meg. A mikorrihizás fehérsörtés csészegomba (*Humaria hemisphaerica*) termőtesteivel szintén gyakorta lehet találkozni fatörmeléken vagy erősen korhadt fákon. Az a jelenség, hogy egyes terrikol szaprotróf, illetve mikorrhizás gombák termőtestei megjelennek erősen korhadt faanyagon, azzal magyarázható, hogy ebben a fázisban a faanyag jelentős része már teljesen lebomlott, így a tápanyag ezen fajok számára is könnyen

felvehetővé válik (TEDERSOO 2003). Továbbá ezen gombacsoportok között is sok faj kedveli az adott termőhelyen lévő többlettápanyagot és nedvességet (LINDHAL és mtsai 2007).

A nyálkagombák szigorúan véve nem tartoznak a gombák közé, ugyanakkor számos megjelenési formájuk emlékeztethet egyes gomba taxonokra. A leggyakoribb fán növő fajok közé tartozik a húsvörös nyálkagomba (*Lycogala epidendrum*), valamint a cservirág (*Fuligo septica*), illetve a jellegzetes megjelenésű pihe nyálkagomba (*Stemonitis fusca*). A hazánkban előforduló makroszkopikus nyálkagombák többsége holtfaanyagon is előfordul (RÉVAY 2008).

7.3.3. Speciális körülmények hatására kialakul holtfa típusok gombavilága

Az erdőben előfordulnak olyan biotikus vagy abiotikus jelenségek, folyamatok, amelyek során valamilyen speciális holtfa keletkezhet (pl. erdőtüzek, áradások, föld- és hócsuszamlások stb.). A holtfák speciális keletkezésének, hazai viszonyok között két fontos előidézője van, a tűz és a víz. Az erdőtüzek nyomán jelentős mennyiségű faszén, illetve részben elszenesedett faanyag keletkezhet. A részben vagy teljesen megsemmisült lombkorona, cserje és aljnövényzet borítás jelentős mikroklimatikus hatásokkal (szárazodás, melegedés) jár, ami érzékenyen érinti a gombák élőhelyét. Az erdőtüzek után keletkezett holtfaanyagok jelentősen megváltoztatják az adott erdő pionír gombaközösségének struktúráját (BERGLUND és mtsai 2011). Az elhalt faanyagon megjelenő lignikol szaprotróf fajok mellett specifikus taxonok is élőhelyet találnak. Ezeket a gombákat, amelyek kifejezetten, tűznyomon, elszenesedett faanyagon jelennek meg pirikol vagy karbofil gombáknak nevezzük. Ilyen fajok hazánkban is előfordulnak erdőtüzek, vagy akár a tarvágások utáni faanyagtörmelékek elégetése nyomán. A bazidiumos nagygombák közül érdemes megemlíteni a tűznyom szürkefülőkét (*Tephrocybe anthracophila*), a ritkább szenes porhanyósgombát (*Psathyrella pennata*) vagy akár a szenes tőkegombát (*Pholiota highlandensis*). A tömlős gombák közül többek között hazánkban előfordul a sárga tűznyom csészegomba (*Anthracobia maurilabra*) és a lilásbarna csészegomba (*Peziza praetervisa*) is. A tűznyomon megjelenő gombákról, hazai előfordulásukról részletesebben SILLER (2007) tanulmányában olvashatunk.

Az erdőben időnként előfordulhatnak olyan csapadék események, amiknek következtében akár élettelen fák is víz alá kerülnek. Folyók, patakok, lápos területek mentén ezek a jelenségek nem ritkák. A vízbe került

faanyag anaerob körülmények között általában lágykorhadás során bomlik le. E folyamatban a legfontosabb fajok a tömlős és konídiumos gombák közül kerülnek ki. Ezek szárazföldi körülmények között a leggyakoribb, szinte mindenhol jelen lévő *Aspergillus, Fusarium,* valamint a kevésbé ismert *Chaetomium, Ceratocystsis, Ophiostoma* nemzetségek fajai (JAKUCS és VAJNA 2003; DEACON 2006). Nedves, vizes környezetben (pl. úszó lápokban) vagy vízben úszó faanyagtörmeléken számos tömlős, bazídiumos és konidiumos gomba faj jelenhet meg ezekről részletesen pl. ZÖLD-BALOGH és mtsai (2009), vagy GÖNCZÖL és RÉVAY (2003) tanulmányaiban olvashatunk.

7.3.4. Az antropogén hatásra keletkezett holtfa gombavilága

Az erdőgazdálkodási gyakorlatnak szerves része a fakitermelés, amely során mindig keletkezik olyan faanyag, amely az erdőben marad. Ilyen antropogén módon létrejött szubsztrátum a kivágott fák tuskója, amely számos lignikol nagygomba számára szolgál élőhelyül: pl. kénvirággombák (*Hypholoma* spp.). A tuskók amennyiben nem sarjadnak ki, vagy a sarjadás után elpusztulnak hasonló élőhelyet nyújtanak az álló holtfákéhoz. Korhadási folyamataik során pedig a fekvő holtfán majd a faanyagtörmeléken megjelenő fajoknak biztosítanak élőhelyet.

A kitermelt faanyagot általában az erdőben kialakított rakodókon készítik elő a továbbszállításra, illetve feldolgozásra. Az erdei rakodókon a faanyag felkészítése, választékolása eredményeként általában jelentős mennyiségű faanyagtörmelék, forgács, kéregmulcs keletkezik. A nehézgépek faanyagrakodás közben talajtömörödést és süllyedést okoznak, ami lelassítja a víz elszivárgását. Speciális, változatos ökológiai struktúrájuk miatt ezek szintén fontos élőhelyet nyújtanak számos gombának és jelentősen növelhetik a területen élő fajok számát (NORDÉN és mtsai 2004). Az ilyen élőhelyeknek tipikus jelzőfajai vannak, amelyek élőhelytől és környezeti körülményektől függően lehetnek terrikolok vagy lignikolok is. Ilyen többek között a déli tőkegomba (*Agrocybe cylindracea*), amely egy melegkedvelő mediterrán jellegű faj. Szintén gyakran lehet fatörmeléken megfigyelni a ragadós bocskorosgomba (*Volvariella gloiocephala*) a gyakori szemétgomba (*Tubaria furfuracea*) vagy akár a zöldes tőkegomba (*Pholiota gummosa*) termőtesteit. Ritkábban megjelenhet az óriás harmatgomba (*Stropharia rugosoannulata*) is, amely hazánkban egy idegenhonos, gombatermesztésből elszabadult faj, vagy a rézvörös őzlábgomba (*Leucoagaricus bresadolae*) (FOLCZ 2014). A bazídiumos gombák mellett szintén megjelenhetnek a tömlősgombák egyes fajai is, mint a vörösbarna papsapkagomba (*Gyromitra esculenta*) vagy a hegyes kucsmagomba (*Morchella conica*).

Az erdőn kívül a faanyag további feldolgozása során keletkező fűrészpor, kéreg, fűrészipari szélanyag is fontos élőhelyet jelent ipari és urbánus környezetben is a gombáknak. A nedvességet jól megtartó és korhadási folyamatoktól felmelegedő faanyagtörmeléken számos faj akár folyamatosan, egész éven át hozhat termőtesteket. Ilyen gyakori fajok a gatyás tintagomba (*Coprinopsis lagopus*) vagy a selymes csengettyűgomba (*Pluteus petasatus*) (BABOS 1981).

7.4. A holt faanyag szerepe a lignikol nagygombák diverzitásában

A xilofág élőlények, így a lignikol nagygombák számára is nélkülözhetetlen a holt faanyag jelenléte, amely elsősorban azokra az erdőkre jellemző, ahol a természetes folyamatok zavartalanul érvényesülhetnek (ÓDOR és mtsai 2006). A gazdasági erdőkben található holtfa mennyisége többnyire jelentős mértékben alacsonyabb, mint a természetközeli élőhelyeken. Számos vizsgálat során igazolták, hogy a holt faanyag túlzott mértékű eltávolítása negatívan hat a lignikol nagygombák fajdiverzitására (pl. SIPPOLA és RENVALL 1999; PENTTILÄ és mtsai 2004). A holt faanyag mennyiségén kívül számos gombafaj prezenciája szoros összefüggést mutat a szubsztrátum méretével és korhadtságának mértékével is (ABREGO és SALCEDO 2011, 2013). Tehát egy erdő lignikol nagygombáinak diverzitása a területen meghagyott holt faanyag mennyisége mellet, annak változatosságától is függ. A többnyire sztenöcikus, veszélyeztetett gombafajok ökológiai igényeinek biztosítása, az erdő biodiverzitásának megőrzése érdekében ezért fokozott figyelmet igényel. Emellett a még élő vagy holt faanyagon megjelenő gombafajok közül nem csak a veszélyeztetett fajoknak van természetvédelmi jelentősége. Egy tanulmány szerint az évelő termőtestet képző taplók alapján következtetni lehet az adott területen élő ritka, vörös listás, egyéves fajok jelenlétére is (HALME és mtsai 2009). Az évelő termőtestet képző taplóknak ezen kívül, mint mikrohabitatoknak fontos szerepe lehet egyes, a gombák termőtestéhez kötődő rovarfaj megőrzésében is (RUKKE 2002; SCHIGEL 2011). A szaprotróf gombákhoz kötődő rovarokról részletesebb áttekintést találunk a 8. fejezetben.

7.4.1. Védett, vörös listás és ritka lignikol nagygombák Magyarországon

A gombák megőrzéséért tevékenykedő mikológusokat tömörítő szervezet, a European Council for Conservation of Fungi (ECCF) elkészítetett egy 33 nagygombafajt tartalmazó tanulmányt, amelyben azok a fajok szerepelnek, amelyek Európa-szerte ritkák, a legtöbb európai uniós vörös listán megtalálhatók, és különleges figyelmet igényelnek, vagy élőhelyeik megőrzése szükséges a hosszútávú fennmaradásuk érdekében (DAHLBERG és CRONENBORG 2003). A listán kilenc lignikol faj szerepel, amelyek közül hazánkban is megtalálható a védett sáfrányszínű likacsosgomba (*Hapalopilus croceus*), és a szintén védett közönséges süngomba (*Hericium erinaceus*). Magyarországon jelenleg mindösszesen a hazánkból ismert nagygombafajok kb. 2%-a (58 faj) áll törvényes védelem alatt (SILLER és mtsai 2006; MAGYAR KÖZLÖNY 2013), amelyek közül a lignikol fajok száma 12 (7.4. táblázat). A védett terrikol szaprotróf *Agaricus* nemzetségbe tartozó csoportos csiperkét (*A. bohusii*) ugyan nem lignikol fajként tartjuk számon, de termőtestei gyakran humuszban gazdag élőhelyen, a végső korhadási fázisban lévő fatörmeléken vagy erősen korhadt tuskók közelében jelennek meg. A védett, lignikol agarikoid fajok közül a laskaperszke (*Hypsizygus ulmarius*) és az óriás bocskorosgomba (*Volvariella bombycina* -7.12. kép) hazánkban gyakran fordulnak elő urbánus környezetben (pl. parkokban, útsorfákon). Ezzel szemben a fakópikkelyes tőkegomba (*Pholiota squarrosoides*) és a tönkös kacskagomba (*Rhodotus palmatus*) hazai adatai természetszerű erdőkből származnak. Azt, hogy az erdőrezervátumok refúgiumként szolgálnak számos ritka vagy kevésbé ismert lignikol nagygomba számára, jól mutatja, hogy ezeken a területeken végzett fungisztikai felmérések során számos, Magyarországról korábban nem ismert gombafajt sikerült kimutatni (pl. *Antrodiella fragrans*, *Climacodon septentrionalis*, *Dentipellis fragilis*, *Discina parma*, *Frantisekia mentschulensis*, *Hymenochaete ulmicola*, *Steccherinum robustius*, *Xylobolus subpileatus*, stb.) (TRECKER és SZABÓ 2002; SILLER 2004; DIMA és mtsai 2010; PAPP 2011, 2012, 2013).

Hazánkban számos olyan a védett fajok között nem szereplő lignikol gombafaj található, amelynek csak néhány lelőhelyét ismerjük és nemzetközi tapasztalatok, valamint ökológiai igényeik alapján természetvédelmi szempontból fokozott figyelmet érdemelnének. A magyarországi nagygombák veszélyeztetettségének megállapítására szolgáló vörös listára RIMÓCZI és munkatársai (1999) tettek javaslatot. Munkájukban azonban kiemelik, hogy leginkább az Aphyllophorales renden belül – ahová korábban a tágabb értelemben vett taplóféléket sorolták – lesz szükség a

vörös lista kategóriák újragondolására. A listán több olyan védettség alatt nem álló lignikol faj is szerepel, amelyeknek jelenlegi ismereteink alapján is indokolt a veszélyeztetettségi státuszuk fenntartása (pl. *Buglossoporus quercinus*, *Climacodon septentrionalis*, *Eichleriella deglubens*, *Rigidoporus sanguinolentus*). Egyes, vörös listás fajok ugyan jellemzően öreg, háborítatlan erdőkhöz kötődnek (CHRISTENSEN és mtsai 2004), ugyanakkor ezeken az élőhelyeken akár tömegesen is megjelenhetnek (pl. *Flammulaster limulatus*, *Ischnoderma resinosum* - 7.13. kép, *Meripilus giganteus*). Az agarikoid termőtestet képző lignikol gombák között is több hazánkban ritka és veszélyeztetett faj található, mint például a csengettyűgombák (pl. *Pluteus aurantiorugosus*, *P. umbrosus*, *P. variabilicolor*), kacskagombák (pl. *Crepidotus ehrendorferi*, *C. malachioides*) vagy állaskagombák (pl. *Hohenbuehelia auriscalpium*, *H. grisea*, *H. mastrucata*) egyes fajai. Számos xilofág gomba a fenyőfélék faanyagára specializálódott. Természetvédelmi szempontból hazánkban külön figyelmet érdemelnek ezek a fajok, tekintve hogy magashegységek hiányában csak kis területen rendelkezünk fenyves állományokkal. Ezeknek a fenyveseknek viszont jelentős szerepe lehet számos lignikol nagygomba (pl. *Callistosporium luteoolivaceum*, *Ganoderma carnosum*, *Mycena juniperina, Phellinus hartigii*) hazai élőhelyének megőrzésében.

7.4.2. Az erdőgazdálkodás lehetőségei a holt faanyag növelésében

Az erdőgazdálkodás során számos olyan lehetőség adódik, hogy kisebb, gyakorlatilag elhanyagolható gazdasági veszteség nélkül maradjon kellő mennyiségű holtfa az erdőben. Az egyik ilyen lehetőség, hogy a gyérítések során az erősen korhadt álló és fekvő holt faanyagot nem távolítjuk el az erdőből, tekintve, hogy az ilyen természetesen kiszáradt egyedek már úgyis elhanyagolható pénzügyi értékkel rendelkeznek. Emellett minden olyan faanyagot, amelyek méreteik miatt alkalmatlanok a választékolásra, készletezésre, vagy nincs gazdasági hasznuk, szintén célszerű az erdőben hagyni. Ilyenek például a gyökérrontó tapló vagy a májgomba által korhasztott, sok esetben ormós, korhadt tődarabok, vagy az ághelyek, illetve a begyógyult kéregsebek helyén keletkezett odvasodott törzsdarabok. Ezek tő melletti kiejtése nem jelent jelentős gazdasági veszteséget, viszont fontos holtfaanyag mennyiséget biztosíthat az erdei életközösségnek. Ezért lenne fontos az is, hogy a választékolást, darabolást tő mellett végezzük, mert így a keletkezett forgácsanyag, nyesedék az állományban marad, és nem kerül a rakodókra, felkészítő helyekre. A folyamatos erdőborítást megcélzó gazdálkodási módok így a szálalás sajátosságaiból adódóan kedvezően

hatnak az erdei holtfa mennyiségére és változatosságára, így az üzemmód terjedése hazánkban a lignikol gombákra nézve is kedvező hatással lehet.

7.4. táblázat: Védett lignikol nagygombafajok Magyarországon

Tudományos név	Fcs	Szubsztrátum	VL	TVÉ
Ganoderma cupreolaccatum	pn	főként idős, élő bükk tövében, ritkán más lombos fafajon	-	5000
Grifola frondosa	p	többnyire öreg tölgyek tövében, gyökerein	VU	10000
Hapalopilus croceus	pn	jellemzően élő, öreg tölgyek törzsén	-	10000
Hericium cirrhatum	sh	többnyire holt bükkfarönkön vagy tuskón	CR	5000
Hericium erinaceum	sh/pn	többnyire álló, de akár fekvő tölgyön, vagy más lombos fán	EN	5000
Hypsizygus ulmarius	sh/pn	élő vagy elhalt lombos fafajokon	EN	5000
Pholiota sqarrosoides	sh/pn	főként természetszerű erdőkben holt vagy élő lombfákon	-	5000
Pluteus umbrosus	sh	lombos fafajokon rönkjein vagy tuskóján	EN	5000
Polyporus umbellatus	sh	lombos fák tuskóin korhadékán vagy gombakőn	VU	10000
Polyporus tuberaster	sh	elhalt lombos fa anyagán, vagy gombakőn	VU	5000
Rhodotus palmatus	sh	lombos fafajok elhalt anyagán	EN	5000
Volvariella bombycina	sh/pn	álló, idős lombos fákon, gyakran urbánus környezetben	VU	5000

Fcs: Funkcionális csoportok (pn: nekrotróf parazita; sh: fán élő szaprotróf) ARNOLDS és mtsai (1995) alapján; VL: magyarországi nagygombák vörös lista értékei (RIMÓCZI és mtsai 1999) az IUCN kategóriái (VU: sebezhető; EN: veszélyeztetett; CR: kritikusan veszélyeztetett) alapján (DAHLBERG és MUELLER 2011); TVÉ: természetvédelmi érték (Ft) (MAGYAR KÖZLÖNY 2013).

7.1. kép (felül): Vékony rozsdástapló (*Inonotus cuticularis)* (©PV).
7.2. kép (középen): Óriás likacsosgomba (*Meripilus giganteus*)(©PV).
7.3. kép (alul): Szegett tapló (*Fomitopsis pinicola*) (©CsGy).

7.4. kép (felül): Borostás egyrétűtapló (*Trametes hirsuta*) (©CsGy).
7.5. kép (középen): Púpos egyrétűtapló (*Trametes gibbosa*) (©PV).
7.6. kép (alul): Cinóbertapló (*Pycnoporus cinnabarinus*) (©PV).

7.7. kép (felül): Juhar koronggombácska (*Dendrothele acerina*) (©PV).
7.8. kép (középen): Tölgyfa terülőtapló (*Peniophora quercina*) (©PV).
7.9. kép (alul): Szarvasagancsgomba (*Xylaria hypoxylon*) (©PV).

7.10. kép (felül): Rézrozsdaszínű csészegomba (*Chlorociboria aeruginascens*) (©PV).
7.11. kép (alul): Tüskés pöfeteg (*Lycoperdon echinatum*) (©PV).

7.12. kép (felül): Óriás bocskorosgomba (*Volvariella bombycina*) (©PV).
7.13. kép (alul): Gyantás kérgestapló (*Ischnoderma resinosum*) (©PV).

7.14. kép: A bükk korhadásának különböző fázisai és azok jellemző xilofág nagygombái (©PV és FÁ).

1. Élő, beteg fa (fentről le): *Ganoderma cupreolaccatum, Meripilus giganteus, Armillaria gallica.*
2. Kezdeti korhadási stádiumban lévő holtfa (fentről le): *Trameteshirsuta, Oudemansiella mucida, Pleurotus pulmonarius.*
3. Közepesen korhadt holtfa (fentről le): *Calocera cornea, Ischnoderma resinosum, Kretzschmaria deusta, Pholiota adiposa.*
4. Erősen korhadt holtfa (fentről le): *Pluteus cervinus, Lycoperdon pyriforme, Mycenitis alliaceus, Stropharia aeruginosa.*

8. Mikofág gerinctelenek

Csóka György, *Kovács Tibor* és *Lakatos Ferenc*

A holtfán megtelepedő, annak lebontásában meghatározó szerepet játszó szaprotróf gombák termőtesteiben kifejezetten gazdag specialista mikofág gerinctelen fajegyüttes élhet. Ezt a csoportot gyakran az erdők természetességének indikátoraként is említik (FRANC 1997). A velük kapcsolatos hazai ismeretek mégis meglehetősen hiányosak.

A főként bükköseinkben gyakori, sokszor tömeges, nagy termőtestű bükktaplóhoz (*Fomes fomentarius*) számos bogárfaj kötődik. Ilyen a fekete gombabogár (*Mycetophagus ater*), a bordás taplóbogár (*Bolitophagus reticulatus* – 8.1. kép) és a szarvas taplóbogár (*Neomida haemorrhoidalis* – 8.2. kép) is. A *Bolitophagus reticulatus* az álló fákon lévő termőtesteket, különösen a nagyobb méretűeket preferálja (MIDTGAARD és mtsai 1998).

A poszogó taplóbogár (*Diaperis boleti* – 8.3. kép) 6–8 mm-es, gömbölyded, fényes, fekete-sárga színezetű bogár. Gombafonalakkal átszőtt korhadó fában, vagy a gombák termőtestében él. Kedveli a sárga gévagombát (*Laetiporus sulphureus*), amin gyakran tömegesen található (MERKL és VIG 2009). Veszély esetén kellemetlen szagú folyadékot bocsát ki. Feltűnő színezete is valószínűleg erre a tulajdonságára hívja fel a figyelmet, tehát aposzematikus mintázatú.

A taplószúfélék (Ciidae) családjának Magyarországon 35 faja ismert (MERKL és VIG 2005). Apró (1–4 mm-es) bogarak, a legkülönbözőbb taplófajok termőrétegében fejlődnek. Egy-egy nagyobb termőtestből akár 100-as nagyságrendű példány is kikelhet. Egyik tipikus képviselőjük a nagy taplószú (*Cis boleti*). Leggyakoribb hazai gazdafaja a lepketapló (*Trametes versicolor*).

Lombosfák taplógombáinak, közöttük a bükktaplónak is ritka faja az érdes taplóbogár (*Eledonoprius armatus*), ami korábban a Dunántúlról (MERKL és VIG 2009) és a tarnaleleszi Ökör-hegy bükköséből volt ismert (KOVÁCS és mtsai 2009). Újabb nevelések eredményeként a Zemplénből is előkerült (Csóka Gy. publikálatlan adat).

A sávos álkomorka (*Mycetoma suturale*) hazánkban nagyon ritka: a Bakony (KASZAB 1957), a Bükk (SZALÓKI 1993), a Börzsöny, a Mátra és az Upponyi-hegység (KOVÁCS és mtsai 2010) egy-egy pontjáról ismert. Előfordulási adatai az idős, elsősorban bükktörzsek elhalt részén élő gyantás kérgestaplóhoz (*Ischnoderma resinosum*) kötődnek, ez a faj "tápgombája". A későn megjelenő fajok közé tartozik, imágói ősz végén és télen találhatók. Hasonló rajzási idejű a vöröskék álkomorka (*Tetratoma fungorum*).

Legtöbbször bükk és hegyi juhar törzsén lévő kései laskagombáról (*Pleurotus ostreatus*) került elő a Mátrában, egy esetben pedig bükkön levő petrezselyemgombáról (*Hericium clathroides*) (KOVÁCS és mtsai 2010).

A taplók termőtesteiben a bogarak mellett molylepkék hernyói is fejlődnek. Ilyenek például a valódi molyok (Tineaidae) közé tartozó közönséges óriásmoly (*Morophaga choragella*), a raktári gombamoly (*Nemapogon cloacellus*), a magyar gombamoly (*N. hungaricus*), a tarka gombamoly (*Triaxomera parasitella*), vagy a fésűscsápú korhadékmoly (*Euplocamus anthracinalis* - 8.4. kép). Ezek viszonylag generalisták, sok taplógazdában, de a termőtestek mellett a korhadt, gombafonalakkal átszőtt faanyagban is kifejlődhetnek. Megjegyzendő, hogy ezek az átfedő táplálkozási formák meglehetősen gyakoriak nemcsak a lepkék, hanem a bogarak és más rovarcsoportok esetében is, ami megnehezítheti egyes csoportok merev kategóriákba való sorolását. A következetesség kedvéért például mikofágként kell definiálni néhány olyan rovarfajt, illetve csoportot is, amit általában szaproxilofágként szoktak említeni. Ilyenek többek között az úgynevezett ambróziabogarak. Tipikus fajuk a varratos bükkszú (*Xyloterus domesticus*). Ennek nősténye peterakáskor az anyajárat falát egy *Ambrosiella* gombával oltja be. Lárvái ennek fonalaival táplálkoznak. A gombaszövedék kezdetben fehér, később, a lárvák kifejlődése után megfeketedik (8.5. kép).

A holtfán élő bazídiumos gombák termőtesteiben fejlődő rovarfauna fajgazdagságáról egyelőre csak részleges ismereteink vannak. Ennek érzékeltetésre elég megemlíteni, hogy csupán 60 gazdafajból eddig 121 gombaszúnyogot (Sciaroidea) neveltek ki (JAKOVLEV 2011). Több száz további ilyen gombafaj gubacsszúnyog-faunája jelenleg még ismeretlen.

Egészen különleges életmódú az *Agathomyia wankowiczii* nevű gubacsszúnyog, ami kizárólagos gazdája, a pecsétviaszgomba (*Ganoderma applanatum*) termőrétegén okoz púpszerű kinövéseket (8.6. kép).

Mikofág gerinctelenek azonban nemcsak a gombák termőtestén, hanem a korhadó fát átszövő gombafonalakon is táplálkozhatnak. A 4–5 mm-es hosszúcsápú fogasnyakú-lapbogár (*Uleiota planatus* – 8.7. kép) kiválóan alkalmazkodott a kéreg alatti életmódhoz. Felettébb lapos, ez teszi számára lehetővé a mozgást az elpusztult fák elváló kérge alatt. Az elhalt fák lebomlásában közreműködő gombák fonalait fogyasztja (MERKL és VIG 2009). Az állasbogárfélék két ritka hazai képviselője a fogasvállú állasbogár (*Omoglymmius germari*) és a kerekvállú állasbogár (*Rhysodes sulcatus* – 8.8. kép) is elsősorban idős, természetközeli, "őserdő" jellegű állományokból kerül elő, ahol hatalmas álló, vagy kidőlt, korhadó-gombásodó törzsekben találhatók (nyálkagombákkal táplálkoznak), de az előbbit a Mátrában hegyi juhar odújában is találták (KOVÁCS és mtsai 2010). Az utóbbi pedig Sümeg környékéről, földön fekvő fekete fenyő kérge alól is előkerült (Csóka Gy.

publikálatlan adata). A lebomlás előrehaladott stádiumában lévő holtfán tömegesen látható ugróvillások (Collembola) is gyakran táplálkoznak gombafonalakkal, illetve spórákkal.

Az ízeltlábúak mellett számos más gerinctelen faj, illetve csoport is táplálkozik a holtfát bontó gombákkal. Így a fakéreg alatt megbúvó puhatestűek, de ikerszelvényesek (Diplopoda) is, mint például a gombaevő vaspondró (*Cylindroiulus boleti*- 8.9. kép), fonálférgek, stb.

8.1. kép (felül balra): Bordás taplóbogár (*Bolitophagus reticulatus*) (©CsGy).
8.2. kép (felül jobbra): Szarvas taplóbogár (*Neomida haemorrhoidalis*) (©CsGy).
8.3. kép (alul balra): Poszogó taplóbogár (*Diaperis boleti*) (©CsGy).
8.4. kép (alul jobbra): Fésűscsápú korhadékmoly (*Euplocamus anthracinalis*) (©CsGy).

8.5. kép (felül balra): Varratos bükkszú (*Xyloterus domesticus*) járata (©CsGy).
8.6. kép (felül jobbra): *Agathomyia wankowiczii* gubacsai *Ganoderma applanatum* termőrétegén (©LA).
8.7. kép (alul balra): Hosszúcsápú fogasnyakú-lapbogár (*Uleiota planatus*) (©CsGy).
8.8. kép (alul középen): Kerekvállú állasbogár (*Rhysodes sulcatus*) (©CsGy).
8.9. kép (alul jobbra): Gombaevő vaspondró (*Cylindroiulus boleti*) (©CsGy).

9. Szaproxilofág gerinctelenek

Az erdei holtfa meglehetősen sok gerinctelen élőlénycsoportnak biztosít elsődleges táplálékforrást. Ezek a csoportok rendszertanilag, morfológiailag és életmódjukban nagyon különbözőek. Ez a nagyfokú morfológiai és életmódbeli változatosság egyébként még egy-egy taxonómiai csoporton belül is jellemző. Ugyancsak nagyban eltér az egyes csoportokról rendelkezésre álló információ mennyisége és minősége. Amíg egyes csoportok széleskörűen, részletesen kutatottak, addig másokra sokkal kevesebb figyelem és kutatási kapacitás jutott. Valószínűleg nem tévedünk azzal a kijelentéssel, hogy a szaproxilofág táplálékközösségen belül legtöbbet a bogarakról tudunk. Emiatt ebben a fejezetben is velük foglalkozunk a legnagyobb terjedelemben.

9.1. Szaproxilofág bogarak

Kovács Tibor

Erdeink erdőgazdálkodás előtti természetes állapotáról – a xilofág és szaproxilofág bogarak terén – napjainkban sajnos már csupán néhány természetközeli, apró maradványfolt vizsgálata alapján próbálhatunk képet alkotni. Annyi bizonyos, hogy a bogarak nagy fajgazdagsága az élőhelyek sokféleségének volt köszönhető. A különböző fafajok és az egyes fajok élő és elhalt egyedeinek különböző kora és állapota olyan mintázatott alkotott, amely biztosította a szaporodóhelyek folytonosságát.

Az erdőgazdálkodás megjelenésével olyan változások következtek be, amelyek a "paradicsomi állapotokat" megváltoztatták, és a xilofág és szaproxilofág bogarak egy részének létét veszélyeztető tényezők lettek: holtfa hiánya, odvak hiánya, böhöncök hiánya, egykorúság, elegyetlenség, tájidegen fajok megjelenése, rövid vágásforduló, elszigetelődés térben és/vagy időben, a természetközeli idős állományok kis kiterjedése, nagyterületű egykorú fiatalosok esetében összeomlás "utód nélkül", stb.

Élőhelyeik veszélyeztetettsége miatt mind az európai (CORINE 1991; COUNCIL DIRECTIVE 1992; BERNI EGYEZMÉNY 1994; GOOD és SPEIGHT 1996; IUCN 1996; NIETO és ALEXANDER 2010), mind pedig a hazai (VARGA és mtsai 1989; MERKL és KOVÁCS 1997; ANONIM 2012) védettségi listákon igen magas a szaproxilofág bogárfajok száma. A 20 magyarországi közösségi jelentőségű (Natura 2000-es jelölő) bogárfaj közül 8 tartozik ebbe a csoportba: kerekvállú állasbogár (*Rhysodes sulcatus*), nagy szarvasbogár (*Lucanus cervus*), remetebogár (*Osmoderma eremita*), kék pattanóbogár

(*Limoniscus violaceus*), skarlátbogár (*Cucujus cinnaberinus*), nagy hőscincér (*Cerambyx cerdo*), havasi cincér (*Rosalia alpina*), gyászcincér (*Morimus funereus*). A remetebogár és a kék pattanóbogár, illetve a tölgy-díszbogár (*Eurythyrea quercus*) fokozottan védett, 250 ezer és 100 ezer –100 ezer Ft pénzben kifejezett értékkel.

Az alábbiakban elsősorban a fenti listákon szereplő, valamint a hazánkban ritka szaproxilofág fajok segítségével szeretnénk bemutatni a holtfa különböző megjelenési formáinak szerepét és fontosságát a biodiverzitás megőrzésében.

9.1.1. Élő fák elhalt részei

Az idős törzsek tövének sérüléseinél – az élő és holt rész határánál – rágnak a gyászcincér (*Morimus funereus*) és a selymes alkonycincér (*Herophila tristis*) lárvái, bábozódásuk a farészben történik. Hasonló körülmények között, de a magasabb régiókban, elsősorban az élő idős mezei juharok törzsének és törzságainak kérge alatt készít lapos széles járatokat a kékeszöld facincér (*Ropalopus insubricus*) lárvája, maga a bogár is elsősorban a lombkoronában tartózkodik.

A nagy hőscincér (*Cerambyx cerdo*) öreg természetközeli tölgyesek jellemző faja, lárvája különböző tölgyek kérge alatt, majd a törzsében él, négyéves fejlődésű. A nőstény a petéit az élő törzsek kéregrepedéseibe helyezi. A lárvák fejlődésük során több centiméter széles járataikkal komoly elhalásokat okoznak a tápnövényeiken, amelyek a későbbiekben tükörfoltokká, majd odvakká alakulhatnak, és így rengeteg szaproxilofág faj életfeltételeit teremtik meg. Hasonló fejlődésmenetű hazákban a jóval ritkább molyhos hőscincér (*Cerambyx welensii*).

9.1.2. Tükörfoltok, ágcsonkok, odvak

A tükörfoltok és ágcsonkok az egyes szaproxilofág bogarak számára a fatestbe jutás kapui. Különböző lombosfák már lárvákkal fertőzött tükörfoltjaiban fejlődik a Megerle-pattanó (*Brachygonus megerlei*) és a Bouyon-pattanó (*Reitterelater bouyoni*). Az európai álpattanó (*Cerophytum elateroides*) az odúkon kívül néha tükörfoltokban és ágcsonkokban is található. Lárvái legtöbbször juharfajok odvának nedves, de jó megtartású farészben élnek, az odú aljában levő korhadékban és/vagy a talajban bábozódnak. Rajzó példányai május-júniusban találhatók. Az odvak kialakulásában (tükörfolt – > odú) jelentős szerepe van néhány védett cincérfajnak is. Közülük a

leghatékonyabb a nagyméretű, viszonylag gyakori, széles tápnövényspektrumú és általában magas egyedszámú diófacincér (*Aegosoma scabricorne*). Tipikus tükörfolt- és odúlakó ritka fajok még az aranyszőrű fürkészcincér (*Necydalis ulmi* – 9.1. kép), a kétszínű nyárfacincér (*Rhamnusium bicolor*) és a bordó virágcincér (*Stictoleptura erythroptera*) is (KOVÁCS és NÉMETH 2012).

Az odúk – mint mikroélőhelyek – kiemelt természetvédelmi jelentőségét bizonyítja, hogy két közösségi jelentőségű bogárfaj is fák odvában fejlődik. A kék pattanó (*Limoniscus violaceus*) földdel érintkező odvakban (9.2-3. kép), míg a remetebogár (*Osmoderma eremita*) olyanokban, amelyekben nagy mennyiségű korhadó faanyag halmozódott fel (9.4-5. kép). Mindkét fajnál még számos ökológiai tényezőnek (korhadtsági fok, nedvességtartalom, mikroklíma, stb.) kell teljesülnie, hogy az adott odú megfelelő legyen. A kék pattanót leggyakrabban – hazai adatainak 45 százalékában – csertölgyben találták, leginkább tölgyfajokban fejlődik (KOVÁCS és NÉMETH 2012). A remetebogár hegyvidéki adatainak legnagyobb része szintén tölgyekhez (elsősorban kocsánytalan tölgyhöz) kötődik. Jelenlegi ismereteink alapján elmondható, hogy hazánkban e nagyon ritka és veszélyeztetett faj a síkság ártéri puha- és keményfaligetein keresztül, fáslegelőkön át, a domb- és hegyvidék különböző erdőtípusaiban előfordulhat, ahol még odvakban bővelkedő idős természetközeli állományok találhatók (KOVÁCS és NÉMETH 2010).

A földdel érintkező nedves odvak tipikus faja a kék pattanón kívül az éknyakú pattanó (*Ischnodes sanguinicollis*), a két faj lárváit együtt is találhatjuk az odvak korhadékkal keveredő, gombafonalakkal átszőtt talajában. A fűzfapattanó (*Elater ferrugineus* – 9.5. kép) lárvája is leginkább az odúk alsó, nedves, földdel érintkező faanyagának törmelékében található, de előfordul a magasabb részekben is. Imágója nyáron alkonyatkor aktív, fényre repül, gyümölcs- és boroscsapdát is látogat (NÉMETH és MERKL 2009).

A nedves, vörös korhadásos faanyagú odvak egyéb ritkaságoknak is otthont adnak. Ilyenek a már fentebb említett remetebogár, a kardinális pattanó (*Ampedus cardinalis*) és a fűrészescsápú pattanó (*Podeonius acuticornis*).

Tipikus, száraz tölgyodvakban fejlődő fajok a pirosnyakú szívespattanó (*Cardiophorus gramineus*), a tarka pikkelyespattanó (*Lacon querceus*), a sima (*Camptorhinus simplex*) és a bordás (*C. statua*) holttettetős-ormányos. Ez utóbbi kettő sík-, domb- és hegyvidéki idős tölgyesekben (fáslegelőkön, melegkedvelő, cseres és kocsánytalan tölgyesekben) él, imágó alakban telel, rajzási időben nappal rejtőzködik, éjszaka aktív, tölgyágakról kopogtatható és fényre is repül. Környezeti igényeik hasonlósága miatt alkalmanként együtt is találhatók élőhelyükön (KOVÁCS és NÉMETH 2010).

Az elsősorban bükk tápnövényű nedves odvakban élő odúlakó pattanó (*Crepidophorus mutilatus*) és a leggyakrabban – a hazai adatok 33 százalékában – juharfajokban talált hegyesszárnyú pattanó (*Megapenthes lugens*) szintén az odvak réseiben, járataiban tartózkodik és keresi táplálékát. Mindketten igen ritkák, az odúlakó pattanó napjainkban csak a Mátra néhány magasabb pontjáról ismert (KOVÁCS és NÉMETH 2012).

Sok odvakban élő ritka pattanó lárvaként egész évben gyűjthető, és a lárvák egy részének határozása is megoldott háromnézetű ábrák segítségével (KOVÁCS és NÉMETH 2012).

Odúlakó fajok a bogarak számos családjában találhatók, a fent említetteken kívül még kiemelünk néhány védett és ritka fajt. Az odvak nedves, korhadó anyagában több évig fejlődik néhány virágbogarunk is, mint a pompás (*Protaetia speciosissima*), a smaragdzöld (*P. affinis*), a rezes (*P. fieberi*) és a márványos virágbogár (*P. lugubris*). Bábozódásukhoz a faanyagból jellegzetes gubót készítenek maguknak. Az imágók fák kifolyó nedvével táplálkoznak. Gyászbogaraink közül a fogastorkú lisztbogár (*Tenebrio opacus*) leginkább szárazabb tölgyodvakban és a nagy hőscincér járataiban él. A vörösnyakú álcincér (*Ischnomera sanguinicollis*) lárvája különböző lombosfák odvának jó megtartású faanyagában fejlődik.

A zonalitásnak megfelelően a hazai szaproxilofág odúlakó bogarak legtöbbje tölgyben él, de azt mindenképp ki kell emelnünk, hogy számos faj nem, illetve nem csak tölgyben fejlődik. Fő fafajainkon kívül különösen gazdag a faunája a különböző juharoknak, hársaknak, füzeknek.

Az odúlakó fajok többségére jellemző, hogy az adott odút el sem hagyják, teljes életmenetük abban zajlik. Az odvak számos nemzedék fejlődését biztosíthatják, éveken, sőt valószínűleg akár évtizedeken keresztül is, így természetvédelmi szerepük kiemelkedő!

9.1.3. Elhalt ágak

Speciális élőhelyek az élő tölgyek 2–5 cm átmérőjű ágai, amelyeket a szalagos díszbogár (*Coraebus florentinus* - 9.6. kép) lárvái meggyűrűztek. Ezek a szállítóelemek átrágása miatt lassan pusztulni kezdenek, leveleik még nyáron elszáradnak, és télen is fennmaradnak. Az elmúlás szagát érző bogarak előszeretettel fejlődnek bennük, többek között számos ritka cincér is: a kecses selymescincér (*Axinopalpis gracilis*), a vöröscombú facincér (*Ropalopus varini*), a vállfoltos háncscincér (*Poecilium pusillum*), a hosszúcsápú vércincér (*Purpuricenus kaehleri* – 9.7. kép) és a keskeny tölgycincér (*Deroplia genei*).

Az egyéb élő fák vékony elhalt gallyainak és ágainak is megvannak a ritka, alkalmanként monofág cincérei: rezgőnyárban a feketemintás gesztcincér (*Leiopus punctulatus*), mandulában a mandulacincér (*Lioderina linearis*) míg lucban a bársonyos fenyvescincér (*Monochamus saltuarius*) lárvája fejlődik a kéreg alatt és bábozódik a fatestben. Utóbbi faj hazánkban csupán a Kőszegi- és a Soproni-hegységből ismert (KOVÁCS és HEGYESSY 1992). A paratölgyálszú (*Mesothes ferrugineus*) hazánkból csak két helyről ismert. Noszvaj: Síkfőkút lelőhelyű két példányát fénycsapda gyűjtötte, míg a Szentendre: Sztaravoda adatút tölgygallyról kopogtatták (MERKL 2006; KOVÁCS és NÉMETH 2010). A szőrös álkomorka (*Tetratoma desmarestii*) mátrai példányainak nagy részét a kocsánytalan tölgy olyan ágairól kopogtatták októberben, amelyeket benőtt a borostás réteggomba (*Stereum hirsutum*) (KOVÁCS és mtsai 2010). Szintén élő tölgyek elhalt, gombás ágaiban fejlődik a fekete (*Grammoptera abdominalis*) és az aranyszőrű (*G. ustulata*) galagonyacincér. Két ritka orrosbogarunk (*Allandrus undulatus*, *Gonotropis gibbosa*) lárvája különféle lombosfák és fenyőfélék elhalt, gombás ágaiban, vékonyabb gallyaiban fejlődik (KOVÁCS és NÉMETH 2010).

9.1.4. Elhalt törzsek kéreggel

Frissen elhalt fák törzsének és vastag ágainak még jól tapadó kérge alatt (az elhalástól számított 1–2 éven belül), tölgyfajokban fejlődik a tölgy-darázscincér (*Clytus tropicus*) és a sápadt éjicincér (*Trichoferus pallidus*). Előbbi imágója főként a lombkoronaszintben tartózkodik, és alkalmanként élő fák megfelelő vastagságú elhalt ágaira is petézik, míg az utóbbi alkonyatkor aktív és fényre is repül. A szalagos facincér (*Semanotus undatus*) elsősorban luc, míg a nagy daliáscincér (*Acanthocinus aedilis*) lárvája erdeifenyő kérge alatt él. A szalagos facincér a fatestben bábozódik, míg a nagy daliáscincér a fatestben vagy a kéreg alatt, de megfelelő vastagság esetén a kéregben is bábozódhat; mindketten imágó alakban telelnek át. A nyolcpontos cincér (*Saperda octopunctata*) hársak, a díszes nyárfacincér (*S. perforata*) leginkább rezgőnyár, a pettyes szilcincér (*S. punctata* – 9.8. kép) pedig szilek kérge alatt fejlődik. A létracincér (*S. scalaris*) tápnövényspektruma szélesebb, de leginkább vadcseresznyében található. Mind a négy *Saperda*-faj a fatestben bábozódik, a felszíntől 0,3–1 cm-re, és a bábbölcsőt szálas rágcsálékkal zárja le. A kérget lehántva ezek a rágcsálékdugók árulkodnak a még ki nem rajzott cincérek jelenlétéről.

A már kicsit korábbi elhalt, lazább, de még tapadó kérgű fák jellemző kéreg alatti fajai a skarlátbogár (*Cucujus cinnaberinus*) és a gesztenyebarna szegélyeslapbogár (*Notolaemus castaneus*), valamint a bíborbogárfajok is, a kis

(*Schizotus pectinicornis*), közép- (*Pyrochroa serraticornis*) és nagy bíborbogár (*Pyrochroa coccinea*). Mivel ezek a fajok több évig fejlődnek, lárváik egész évben fellelhetők, szemben a rövidebb ideig aktív imágókkal. A skarlátbogár és a hozzá hasonló bíborbogarak lárvájának elkülönítésében VÁVRA és DROZD (2006) munkája nyújt segítséget.

A még kevésbé tapadó, és a különböző gombák számára alkalmas élőhelyet biztosító kérgek alatt található a szarvas gyászbogár (*Cryphaeus cornutus*). A hegy- és dombvidék néhány pontjáról került elő, és az Alföldről is ismert két adata: Szarvas, Túristvándi (MERKL 1998, KOVÁCS és NÉMETH 2010). A fogasnyakú gyászbogár (*Menephilus cylindricus*) a Dél-Dunántúl kevés helyéről, a Börzsönyből és a Kerka-vidékről, különféle tölgyfajokból ismert (MERKL és VIG 2009, KOVÁCS és NÉMETH 2010). Az eddig csak a Dunántúlról ismert lapos sárkánybogár (*Pytho depressus*) lárvái és imágói lábon álló, gombával fertőzött fenyőfák laza kérge alatt találhatók (MERKL és VIG 2009). A rozsdaszínű korongbogarat (*Peltis ferruginea*) a Budai- a Bükk- és a Visegrádi-hegységből (MERKL 1993), valamint a Börzsönyből és a Zempléni-hegységből (KOVÁCS és NÉMETH 2010) mutatták ki. Hegyvidéki faj, mely különféle fák korhadó tönkjeiben, gombás kérge alatt fordul elő. További, kéreg alatti – gyakran gombákhoz kötődő – fajok a bronzfényű (*Thymalus limbatus*) és hosszúkás korongbogár (*Grynocharis oblonga*), a fogasszélű (*Endophloeus markovichianus*) és bordás héjbogár (*Picnomerus terebrans*), a fekete taplóbogár (*Platydema dejeani*).

Bizonyos fajok a már kéreg nélküli, de még nem korhadó, jó megtartású "csontkeménységű" törzseket, törzscsonkokat, elhalt vastag ágakat részesítik előnyben, ezekben fejlődnek. Ilyenek például az elsősorban bükkben élő bükkfa-díszbogár (*Dicerca berolinensis*), a tölgy tápnövényű Arias-díszbogár (*Kisanthobia ariasi* – 9.9. kép) és a fokozottan védett tölgy-díszbogár (*Eurythyrea quercus*). A polifág nagy fürkészcincér (*Necydalis major*) mind kéreg nélküli kecskefűztuskóból (KOVÁCS és mtsai 2000), mind pedig több méter magasan levő elhalt bükk törzságból is előkerült (KOVÁCS és HEGYESSY 1989). A nyírfa-darázscincér (*Isotomus speciosus*) nevével ellentétben elsősorban tölgyeseinkben fordul elő, számos nemzedékének lárvái a kemény faanyagot liszt finomságúra dolgozzák fel. A tövisnyakúbogár-félék lapított testű, kiszélesedő torszelvényű (bupresztiform) lárvájú ritka fajai, mint a kétszínű tövisnyakúbogár (*Isoriphis marmottani*) és a vaskos tövisnyakúbogár (*Otho sphondyloides*), többnyire szárazabb, keményebb fákban fejlődnek.

9.1.5. Elhalt törzsek kéreg nélkül

Viszonylag frissen elhalt, még korhadásnak nem indult törzscsonkok, heverő törzságak és törzsek a kedvelt szaporodási helyei az öreg, természetközeli bükköseinkben helyenként még nem annyira ritka havasi cincérnek (*Rosalia alpina* – 9.10-11. kép). A bükkön kívül előszeretettel fejlődik juharfajokban is. A lárva az elhalt fatestben rág, fejlődési ideje több, valószínűleg 3 év. Bábozódása a felszíntől néhány centiméterre történik, május végétől június végéig. Az imágó a tápnövénye sérült, elhalt törzsein, farakásain található július-augusztusban. A zárt bükkerdők hűvös, nedves klímája kedvez a lebontást végző folyamatoknak. Idős, „őserdő" jellegű élőhelyről ismert a nagy hajnalbogár (*Dyctioptera aurora*). A hazánkban ritka faj a Dél- és Nyugat-Dunántúl hűvös, zárt erdeiből (MERKL és VIG 2009) valamint az Északi-középhegység két pontjáról ismert (KOVÁCS és mtsai 2009, 2012). Szintén a bükkös régió elhalt törzseiben él a tülkös szarvasbogár (*Sinodendron cylindricum* – 9.12. kép) és az alhavasi pattanó (*Denticollis rubens*). Hazánk legnagyobb testű cincére, az ácscincér (*Ergates faber* – 9.13. kép) is nagyméretű elhalt fenyőtörzsekben és tuskókban fejlődik. Ugyancsak ilyenekben él díszbogaraink legnagyobbika, a nagy fenyvesdíszbogár (*Chalcophora mariana*) is (9.14. kép).

Az odvaknál már említett vörös korhadású faanyag (elsősorban tölgy, juharok, vadcseresznye, hársak, éger) a kidőlt törzsek egy részében is kialakul. Ilyenekben található a csupán 5–7 mm nagyságú szőrös szarvasbogár (*Aesalus scarabaeoides*). Ritka faj, viszont ahol a faanyag megbontásával megtaláljuk, ott többnyire nagyobb számban vannak lárvái, bábjai és imágói, akár egyszerre is. A speciális vörös korhadáshoz kötődik még több ritka pattanóbogarunk is: Hjort-pattanó (*Ampedus hjorti*), fekete pattanó (*A. nigerrimus*), rőtvörös pattanó (*A. praeustus*), négyfoltos pattanó (*A. quadrisignatus*). A nyolcpettyes virágbogár (*Gnorimus variabilis*) leginkább a kéreg nélküli, igen kemény, több centiméter vastagságú palásttal rendelkező kocsánytalan tölgytörzsek belsejében, az ott kialakuló vörös korhadású anyagban fejlődik. A nála is jóval ritkább európai fogasállúbogár (*Prostomis mandibularis*) mátrai egyedeit több esetben is igen speciális körülmények között, a kemény és a puha réteg határán találtuk.

9.1.6. Tuskók

A polifág hegedülő csercincér (*Prionus coriarius*) lárvája is elpusztult tuskók gyökérrészében fejlődik, bábozódni a talajba vonul. Valószínűleg hasonló a tölgy tápnövényű szilfacincér (*Akimerus schaefferi*) és a tölgy-

gyökércincér (*Anisorus quercus*) fejlődésmenete is. A hegyi tönkcincér (*Saphanus piceus*), mely a nyugati határszélen elterjedt, bábozódni a farészben marad, elsősorban mogyoróban, égerben és gyertyánban a talajhoz közeli tőrészben fejlődik, imágói alkonyatkor aktívak. Szintén elsősorban tölgytuskókban él az orrszarvúbogár (*Oryctes nasicornis* – 9.15. kép) lárvája is. Természetes élőhelyeinek fogyatkozása miatt azonban emberi települések idős faállományaiban (temetők, parkok) egyéb lombosfákban is megtalálhatjuk. Parazitája, az impozáns megjelenésű óriás-tőrösdarázs (*Megascolia maculata flavifrons*) is védett hazánkban. A nagy szarvasbogár (*Lucanus cervus* – 9.16. kép) Magyarország tölgyeseiben elterjedt, bár csak az idősebb állományokban fordul elő nagyobb számban. Lárvája élő tölgyek elhalt, illetve elpusztult fák vagy azok tuskójának korhadó gyökerében több évig fejlődik, bábozódása a talajban történik, és ott imágó alakban várja a nyár elejét. Késő délután, alkonyatkor aktív, napközben rejtekhelyén, vagy tápnövénye sérüléseinél tartózkodik. A komorkafélék családjába tartozó öves (*Hypulus bifasciatus*) és tölgy-komorka (*H. quercinus*), valamint a vöröslábú komorka (*Melandrya barbata*) korhadó fák tőhöz közeli részében és tuskóiban fejlődik. Mindhármuk ritka, utóbbinak csak néhány hazai előfordulása ismert.

9.2. Szaproxilofág lepkék

Csóka György

Számos lepkefaj lárvái élő fában fejlődnek, mivel képesek a cellulóz közvetlen emésztésére. Ezek némelyikét kertészeti vagy erdészeti kártevőnek tartják. Ilyen például a nagy farontólepke (*Cossus cossus*) és a kis farontólepke vagy alma-farontólepke (*Zeuzera pyrina*). Több ilyen faj tartozik az üvegszárnyú- vagy darázslepkék (Sesiidae) családjába is. Példaként említhető a darázslepke (*Aegeria apiformis*) és a bögölyszitkár (*Paranthrene tabaniformis*). A család fajainak feltűnő jellegzetessége a „darázsutánzás" (fekete-sárga, darazsakra emlékeztető szín és mintázat). Megjelenésük mellett gyors mozgásuk és repülésük is hasonlít a darazsakéra. Ugyanebben a családban több olyan faj is van, ami pusztuló vagy frissen pusztult ágakban, törzsben, általában 1–2 év alatt fejlődik ki. A ribiszkeszitkár (*Synanthedon spuleri*) a család egyik leginkább polifág faja. Nevével ellentétben számos erdei fában (tölgyek, szilek, juharok, füzek, bükk stb.) is kifejlődhet (LASTUVKA és LASTUVKA 2001). Fák, tuskók, facsonkok kérge alatt fejlődik a darázsszitkár (*Synanthedon vespiformis*). Leggyakoribb tápnövényei a tölgyek, ritkábban bükkben és szelídgesztenyében is kifejlődik. Csak tölgyekből

nevelték ki eddig a tölgyfaszitkárt (*Synanthedon conopiformis*). A fenyőszitkár (*Synanthedon cephiformis*) leggyakrabban jegenyefenyőben fejlődik, mégpedig leggyakrabban a *Melampsorella caryophyllacearum* nevű rozsdagomba által okozott tumorokban illetve pusztuló vagy elpusztult farészekben (LASTUVKA és LASTUVKA 2001).

A darázslepkék mellett számos további lepkecsaládban is találhatók szaproxilofág fajok. Több, lepkeként igen látványos faj tartozik a díszmolyfélék (Oecophoridae) közé. Ezek lárvái jellemzően a már erősen korhadt, gombafonalakkal átszőtt, vagy már egészen morzsalékos holtfában fejlődnek. Több fafaj korhadékában találkozhatunk a kis díszmoly (*Oecophora bractella* – 9.17. kép), a korhadékevő díszmoly (*Harpella forficella*), vagy az ólomcsíkos díszmoly (*Schiffermuelleria schaefferella*) lárváival. A kifejlett lepkék ugyan aprók, de a családnévhez méltó módon díszesek. Esetenként taplók termőtesteiből is ki lehet őket nevelni.

9.3. Szaproxilofág hártyásszárnyúak

Csóka György

A holtfához kötődő legjellemzőbb szaproxilofág hártyásszárnyúcsoport a fadarazsak családja (Siricidae). Ezek sajátos megoldással segítik elő az egyébként nehezen emészthető cellulóz emésztését. A petéző nőstények a peterakás helyén gombaspórákkal (pl. *Amylostereum*-fajokkal) oltják be a fát, lárváik ezek segítségével már könnyebben tudják emészteni a viszonylag friss, egyébként még magas cellulóztartalmú közeget. Pusztuló, illetve frissen pusztult fákat kolonizálnak, bizonyos fokú tápnövény-specializációt mutatnak. Lárváik több évig fejlődnek. Fenyőkben fejlődik többek között az óriás-fenyődarázs (*Urocerus gigas*) a kék fenyődarázs (*Sirex juvencus*) és a sötétcsápú fenyődarázs (*Sirex noctilio*). Az *Urocerus* főként lucban, a másik két faj inkább *Pinus*-okban fejlődik. A sárgagyűrűs fadarázs (*Tremex fuscicornis* – 9.18. kép) viszonylag polifág, több lombosfafajban (*Acer, Alnus, Betula, Fagus, Quercus, Ulmus* stb.) is kifejlődhet. Mivel többségükben betegeskedő, illetve már elpusztult fákban fejlődnek, erdővédelmi jelentőségük nem számottevő. Ugyanakkor több, Európában honos fadarázs más kontinensekre behurcolva súlyos kártevővé vált.

9.4. Szaproxilofág kétszárnyúak

Csóka György

A kétszárnyúak rendjének (Diptera) igen sok családjában ismerünk szaproxilofág/szaproxilofil fajokat, annak ellenére, hogy a kétszárnyúak és a holtfa közötti kapcsolatrendszernek még bőven vannak feltáratlan területei. A becslések szerint (DELY-DRASKOVITS és mtsai 1991) az erdei légyfajok (nem számítva a fitofág fajokat) kb. 80 százalékaa a holtfához köthető, azaz a kétszárnyúak fajgazdagságának az elhalt, korhadó fák pótolhatatlan feltételei. Az információhiány miatt lehetetlen megmondani, hogy közöttük milyen arányban vannak valódi szaproxilofágok, mikofágok, illetve ragadozók. Nem túl kockázatos azonban az a kijelentés, hogy a szaproxil közösségben a kétszányúak rendjét képviseli a legtöbb faj.

PAPP (2002) számos szaproxilofil családot sorol fel Magyarországról. A teljesség igénye nélkül említünk néhányat. Korhadó fához köthetők többek között a Xylomyiidae, Micropezidae, Pallopteridae család fajai, vizekben korhadó fában fejlődnek a Stratiomyidae család egyes képviselői. A ritka fatönklegyek (Clusiidae) lárvái az elhalt fák gesztje és szíjácsa közötti nedvesen bomló szubsztrátumban fejlődnek. A tápnövény tekintetében nem igazán specialisták, egy-egy fajuk 2–6 fásszárúfajban is kifejlődhet (ROTHERAY és HORSFIELD 2013). ROTHERAY és mtsai (2001) 22 fafajról (ill. fanemről) 32 családba tartozó 258 szaproxilofil kétszárnyú fajt sorolnak fel.

A zengőlegyeket (Syrphidae) a legtöbben ragadozóként tartják nyilván, ugyanakkor akadnak közöttük szaproxilofágok is. TÓTH (2008) több szaproxil zengőlégy genuszt (például *Belra, Chalcosyrphus, Caliprobola, Xylota, Brachypalpus*) is említ Magyarországról. A *Brachypalpus valgus* (9.19. kép) a vastag, álló facsonkokat, elsősorban a tölgyeket kedveli, különösen nyílt területeken (pl. legelőerdőkben), ahol az imágók megfelelő mennyiségű és minőségű virágport és nektárt találnak, ami a szaporodásukhoz elengedhetetlen.

Erősen korhadt, földön fekvő holtfa lágyabb belsejében, illetve nedvesen korhadó odvakban gyakoriak a lószúnyogok (Tipulidae) különböző méretű (időnként kifejezetten nagy) lárvái (9.20. kép). A kéreg alatti morzsás, nedves korhadékban is fejlődhet a *Dictenidia bimaculata*.

9.5. Egyéb szaproxilofág gerinctelenek

Csóka György

A legtöbb csigafaj búvó- és szaporodóhelyként használja a holtfát, de néhány fogyasztja is azt. Ezek az erősen korhadt faanyaghoz kötődnek. A holtfa és a csigák kapcsolatáról külön fejezetben szólunk. Morzsalékos, nedvesen korhadó fában gyakran találkozhatunk ászkarákokkal (Isopoda), amilyen például a *Trachelipus ratzeburgii* (9.21. kép), vagy az *Armadillidium vulgare*. Az avar lebontásában is fontos szerepet játszó páncélosatkák (Oribatida) számos faja korhadó fát is fogyaszt. Ugyanígy több ikerszelvényes (Diplopoda) is. Ezek a kemény holtfát még nem fogyasztják, de a közepesen korhadt faanyagot már rágóikkal fel tudják őrölni (Korsós Z. szóbeli közlése). Erdőkben gyakori fajuk a *Strongylosoma stigmatosum* (9.22. kép). Kevésbé gyakori az eddig csak a Bakonyból és a Börzsönyből ismert gömbsoklábú (*Glomeris pustulata* – 9.23. kép), ami többek között földön fekvő korhadt törzsekben, illetve facsonkokban fordul elő. A korhadás legvégső fázisában lévő, a talajjal már szinte eggyé váló holtfát gyűrűsférgek (pl. földigiliszták) „dolgozzák" bele a talajba.

9.1. kép: Aranyszőrű fürkészcincér (*Necydalis ulmi*) (©CsGy).

9.2. kép (felül balra): A kék pattanó földdel érintkező odva (©KT).
9.3. kép (felül jobbra): Kék pattanó (*Limoniscus violaceus*) (©CsGy).
9.4. kép (alul balra): Rejtett odvú kocsánytalan tölgy, melyben remetebogarak fejlődnek (©KT).
9.5. kép (alul jobbra): A remetebogár (*Osmoderma eremita*) és lárvája (a nagyobb fehér lárva), valamint ragadozója, a fűzfapattanó (*Elater ferrugineus*) lárvája (a vékonyabb sárga lárva) (©KT).

9.6. kép (felül balra): Szalagos díszbogár (*Coraebus florentinus*) (©CsGy).
9.7. kép (felül jobbra): Hosszúcsápú vércincér (*Purpuricenus kaehleri)* (©CsGy).
9.8. kép (alul): Pettyes szilcincér (*Saperda punctata*) (©CsGy).

9.9. kép (felül): Arias-díszbogár (*Kisanthobia ariasi*) (©CsGy).
9.10-11. kép (alul): A havasi cincér (*Rosalia alpina*) lárvája és bábja (©CsGy).

9.12. kép (felül): Tülkös szarvasbogár (*Sinodendron cylindricum*) (©CsGy).
9.13. kép (középen): Az ácscincér (*Ergates faber)* lárvája (©CsGy).
9.14. kép (alul): Nagy fenyvesdíszbogár (*Chalcophora mariana*) (©CsGy).

9.15. kép (felül): Orrszarvúbogár (*Oryctes nasicornis*) (©CsGy).
9.16. kép (középen): A nagy szarvasbogár (*Lucanus cervus)* lárvái (©CsGy).
9.17. kép (alul): Kis díszmoly (*Oecophora bractella*) (©CsGy).

9.18. kép (felül balra): A sárgagyűrűs fadarázs (*Tremex fuscicornis*) (©CsGy).
9.19. kép (felül jobbra): *Brachypalpus valgus* xilofág zengőlégy (©CsGy).
9.20. kép (alul): Lószúnyog (Tipulidae) lárva (©CsGy).

9.21. kép (felül): *Trachelipus ratzeburgii* ászkarák (©CsGy).
9.22. kép (középen): *Strongylosoma stigmatosum* ikerszelvényes (©CsGy).
9.23. kép (alul): Gömbsoklábú (*Glomeris pustulata*) (©CsGy).

10. Gerinctelen ragadozók és parazitoidok

Andrési Dániel, Kovács Tibor és *Csóka György*

10.1. A holtfa, mint közvetetett táplálékforrás

10.1.1. Ragadozók

A holtfa táplálékközösségéhez kötődő ízeltlábú ragadozók specializáltsága nagyon különböző. Találunk közöttük generalistákat, amelyek csak esetenként fogyasztják a holtfához kötődő fajokat. Gyakran a szélsőségesen mindenevő gerinctelen fajok is fogyasztanak szaproxilofág rovarokat. A német darázs (*Paravespula germanica*) például rendszeresen vadássza a leváló kéreg alatt található rovarlárvákat, ugyanakkor sok mást is elfogyaszt. A hangyák a fakéreg alatt is megeszik az ott zsákmányul ejthető rovarlárvákat, még akkor is, ha ezek jóval nagyobb méretűek náluk. A közönséges bársonyatka (*Trombidium holosericeum*) az élő fákon, de elhalt fák kérge alatt is keresi zsákmányát, az apró rovarlárvákat, petéket.

Ebben a fejezetben azonban nagyobb teret kapnak azok a fajok, illetve csoportok, amelyek a holtfához szorosabban kötődnek. Azaz táplálékukat kizárólag, illetve túlnyomó részben a holtfa táplálékközösségén belülről nyerik. Természetesen a rendkívül fajgazdag ragadozóegyüttes teljességre törekvő ismertetésére nem vállalkozhatunk, csupán néhány példával igyekszünk szemléltetni azt a taxonómiai, morfológiai és életmódbeli változatosságot, ami a holtfához kötődő gerinctelen ragadozókat is jellemzi.

A szúfarkasfélék (Cleridae) családját világszerte több mint 3300, Magyarországon 22 faj képviseli (MERKL és VIG 2009). Lárváik és az imágók is ragadozók. Előbbiek általában a kéreg alatt a szúbogarak lárváit, utóbbiak magukat a szúbogarakat zsákmányolják. A 6–10 mm hosszú fekete szúfarkas (*Tillus elongatus*) teste olyan karcsú, hogy leggyakoribb zsákmányállatai, a 3,5–5,5 mm hosszú fésűscsápú álszú (*Ptilinus pectinicornis*) és a bordás álszú (*P. fuscus*) kirepülési nyílásain keresztül behatolva el tudja érni a még lakott lárvajáratokat (MERKL és VIG 2009). A 11–15 mm hosszú, elálló fehér szőrökkel fedett feketenyakú szúfarkas (*Clerus mutillarius* – 10.1. kép) főként tölgyesekben, a 7–10 mm-es vörösnyakú szúfarkas (*Thanasimus formicarius* – 10.2. kép) inkább fenyvesekben gyakori, ahol jelentős szerepet tölt be a szúk népességének csökkentésben. A bogarak felismerik a szúk által kibocsátott aggregációs feromonokat, ami jelentősen segíti őket a zsákmány megtalálásában. A szúfarkasok egyik ritka faja, a nagyfejű

szúfarkas (*Denops albofasciatus*) vékony tölgyágakon vadászik, gyakori prédája az apró háncscincér (*Poecilium alni*), amihez nem véletlenül hasonló színezetű és méretű. A hengeres szúfarkas (*Dermestoides sanguinicollis*) öreg erdeinkhez kötődő, Európa-szerte ritka és veszélyeztetett faj, mely hazánkban csak néhány pontról ismert: Pécs, Bakonysárkány (KASZAB 1955), Isaszeg, Lenti, Sárvár (KOVÁCS és NÉMETH 2010). Lárvája száraz tölgyekben él, ahol más holtfában fejlődő rovarok lárváit ragadozza.

Hazánkban bíborbogárféléknek (Pyrochroidae) négy faja fordul elő. Nőstényeik kéregrepedésekbe, vagy a kéreg alá rakják. Lárváik ragadozók. A hegy- és dombvidéki erdeinkben gyakoribb nagy bíborbogár (*Pyrochroa coccinea*) lárvája (10.3-4. képek) lapos testével és fejével a kéreg alatti életmódhoz alkalmazkodott. Erős rágóival a kéreg alatt élő rovarok lárváit és bábjait ragadozza (MERKL és VIG 2009). Újabb vizsgálatok szerint (PŘIKRYL és mtsai 2012) két bíborbogárfaj, a nagy bíborbogár (*Pyrochroa coccinea)* és a kis bíborbogár *(Schizotus pectinicornis)* lárvái egyaránt opportunista táplálkozásúak. Az állat táplálék mellett – különösen fiatalabb korban – gombafonalakat is fogyasztanak. A lapbogárfélék (Cucujidae) családjának legnagyobb hazai fajának, a 10–15 mm-es skarlátbogárnak (*Cucujus cinnaberinus* – 10.5. kép) a lárvája (10.6. kép) elhalt fák (leggyakrabban nyárfák) kérge alatt, a kissé nedves faanyagban fejlődnek. Vegyes táplálkozásúak, a bíborbogárlárvákhoz hasonlóan növényi és állati táplálékot egyaránt fogyasztanak (PŘIKRYL és mtsai 2012).

A sutabogárfélék (Histeridae) számos faja is látványosan alkalmazkodott a kéreg alatti ragadozó életmódhoz. Legszélsőségesebb példája ennek a lemez-sutabogár (*Hololepta plana* – 10.7. kép) mely kb. 8 mm hosszú, viszonylag széles, de testének magassága csupán 1 mm (MERKL és VIG 2009). Ez a testalkat teszi lehetővé, hogy egészen kicsi repedésekbe is be tudja magát préselni. Frissen pusztult nyárfák kérge alatt, az erjedő, bomló kambium-floém rétegben vadászik kisméretű, lágyabb testű rovarlárvákra (pl. légylárvákra). A kéreglakó lapossutabogár (*Eblisia minor*) és a közönséges lapossutabogár (*Platysoma compressum*) tölgyesekben él, életmódjuk hasonló a lemez-sutabogáréhoz (MERKL és VIG 2009). A hosszúkás lapossutabogár (*Platysoma elongatum*) kiszáradt fenyők kérge alatt szú- és cincérjáratokban keresi a zsákmányát. Hozzá hasonló életmódot folytat a fenyves-lapossutabogár (*Cylistus linearis*). Ez utóbbi faj Magyarországon nagyon ritka, Európa hegyvidéki fenyveseiben gyakoribb (MERKL és VIG 2009).

A holyvafélék világszerte is nagyon népes (kb. 50 ezer fajt számláló) családja (Staphylinidae) több mint 1200 fajával a legnépesebb magyarországi bogárcsalád (MERKL és VIG 2009). Változatos élőhelyeken fordulnak elő, többnyire nedvességkedvelők. A fajok jelentős része korhadó, bomló faanyagban, törmelékben, elhalt fák kérge alatt található, míg másik részük

hangyák, darazsak, madarak és emlősök fészkében él. A holyvafajok lárvája és imágója is ragadozó, de akadnak közöttük gomba- és moszatfogyasztó fajok is (MERKL és VIG 2009).

Az avarholyvák (Atrecini) egy része talajlakó, míg másik részük elhalt fák leváló kérge alatt él. Kisebb rovarokkal, rovarlárvákkal és légylárvákkal táplálkoznak. Erdei fajok a rovátkásholyvák (Xantholinini). Bizonyos fajaik elhalt fák kérge alatt élnek, többnyire csigákkal, férgekkel és rovarokkal táplálkoznak. Erdei fajok a szúvadászholyvák (Phloeoporini), melyek többnyire elhalt fák leváló kérge alatt, fakárosító rovarok járataiban élnek. Táplálékukat legyek és szaproxilofág rovarok lárvái alkotják. Életmódjuk miatt szintén erdős vidékekhez köthetőek a fanedvholyvák (Thamiaraeini). Fák leváló kérge alatt, farontó rovarok járataiban élnek, kifolyó fanedven fejlődő légylárvákkal táplálkoznak. A tarkaholyvák (Euryusini) többsége erdei faj, melyek elhalt fák gombás kérge alatt élnek. Feltételezhetően a nemzetség minden tagja ragadozó, és főleg légylárvákkal, illetve kisebb rovarokkal és rovarlárvákkal táplálkoznak. Hasonló életmódot folytatnak a gödörkésholyvák (Autaliini) és a gombászholyvák (Bolitobiini) is. Utóbbiak valamennyi faja erdőkhöz kötődik. Elhalt fák leváló kérge alatt, gombák termőtestén élnek. Az imágók ragadozók, gombákban és fanedven fejlődő legyek lárváit zsákmányolják. Feltételezhetően lárváik is ragadozók. A lapholyvák (Piestinae) valamennyi faja erdőkhöz kötődik. Főként elhalt fák leváló kérge alatt, illetve xilofág rovarok járataiban élnek. A legtöbb fajuk korhadékevő, azonban lehetnek ragadozó fajok is. Néhány fajuk szélsőséges mértékben alkalmazkodott a kéreg alatti életmódhoz. A 4–5 mm-es négyszarvú lapholyva (*Siagonium quadricorne*) egészen lapostestű, lombosfák leváló kérge alatt él, valószínűleg ragadozó, de gombafogyasztása sem zárható ki.

A gyászbogarak (Coleoptera: Tenebrionidae) számos faja folytat elhalt fák kérge alatt ragadozó életmódot. A szélesnyakú kéregbújó (*Corticeus fraxini*) lárvái és a kifejlett bogarak (10.8-9. képek) is fenyők kérge alatt fejlődő szúkat fogyasztják. A kifejlett bogarak érzékelik a szúk által kibocsátott aggregációs feromonokat, így könnyebben megtalálják azokat a fákat, amelyeket a szúk kolonizálnak. Azaz maguknak és utódaiknak, ennek révén sokkal bővebb potenciális táplálékbázis áll majd rendelkezésére.

Elhalt fák kérge alatt, illetve magában a korhadó faanyagban gyakran lehet találkozni pattanóbogarak (Elateridae) lárváival. Ezek egy része magát a korhadó faanyagot fogyasztja, mások generalista ragadozók, azaz minden olyan apró rovarlárvát, ugróvillást, fonálférget elfogyasztanak, amit zsákmányul tudnak ejteni. Sok fajuknál előfordul a vegyes táplálkozás is, azaz a lehetőségek függvényében állati és növényi táplálékot egyaránt fogyasztanak. Ilyenek például az *Ampedus* genusz egyes fajai. Lárváik

nehezen különíthetők el. Egyes fajaiknál kimutatható némi fafaj-preferencia. A vérvörös pattanóbogár (*Ampedus sanquineus*) például gyakoribb a fenyőkben, míg a vörösszárnyú pattanó (*A. rufipennis*), a rozsdás pattanó (*A. pomorum*) és a cinóbervörös pattanó (*A. cinnaberinus*) inkább tölgyek elhalt, korhadó faanyagában fordul elő (NÉMETH és mtsai 2009).

A viszonylag nagyobb méretű rombusznyakú pattanóbogár (*Stenagostus rhombeus*) lárvája (10.10. kép) elsősorban lombosfák, néha fenyők kérge alatt, az ott élő cincérlárvákat, bábokat fogyasztja.

A nagytermetű, ritka fűzfapattanó (*Elater ferrugineus*) lárvái idős fák odvaiban, az ott élő rovarlárvák ragadozói. Többek között a szintén odúban fejlődő, ritka és veszélyeztetett remetebogár (*Osmoderma eremita*) lárváit is fogyasztják. A fűzfapattanó mindkét nemének egyedeit egyaránt vonzza a hím remetebogarak által kibocsátott ivari feromon. A hím és nőstény pattanóbogarak egyrészt ilyen áttételes módon, a remetebogár-feromon közvetítésével találnak egymásra, másrészt így találják meg a számukra kedvező élőhelyet jelentő odvakat, ezekkel együtt pedig a lárváik számára majdan táplálékot biztosító remetebogár-szaporodóhelyeket is (SVENSSON és mtsai 2004).

Száraz tölgyüregek lakója a recésszárnyúak (Neuroptera) rendjébe tartozó párducfoltos hangyaleső (*Dendroleon pantherinus*) lárvája, amely nem készít tölcsért, hanem az odvak réseiben, járataiban vadászik. Az ugyanebbe a rendbe tartozó tevenyakú fátyolkák (Raphidiidae) ragadozó lárváival gyakran találkozhatunk elpusztult fák leváló kérge alatt. Gyakori képviselőjük a barna tevenyakú *(Phaeostigma notata)*. A lárva (10.11. kép) szúlárvákat, más, kéreg alatt élő kisebb rovarokat zsákmányol (ASPÖCK 2002).

A *Xylophagus ater* (Xylophagidae) nevű légy lárvája (10.12. kép) a kéreg alatt fejlődő xilofág lárvák ragadozója. Saját magánál jóval nagyobb lárvákat is megtámad. Hegyes, kemény, kitines faroknyúlványával összeszurkálja és valósággal „kivérezteti" zsákmányát. Az így mozgásképtelenné lárvát fogyasztja. Az egyes cincérlárvák által készített bábbölcsők és bábkamrák (10.13. kép) funkciója éppen az ilyen és hasonló támadások elkerülése, a helyváltoztatásra, védekezésre képtelen bábok védelme.

A szúnyoglábúlégy-félék (Dolichopodidae) közé tartozó, az előzőnél jóval kisebb méretű *Medetera*-fajok imágói és lárvái egyaránt ragadozók. A kifejlett legyek kisebb rovarokat zsákmányolnak, a lárvák pedig a kéreg alatt fejlődő szúk természetes ellenségei.

A katonalegyek (Stratiomyiidae) családjának egyes fajai szintén a holtfához obligát módon kötődő ragadozók. A *Zabrachia*-fajok sajátos megjelenésű lárvái (10.14. kép) például fenyők kérge alatt fejlődő szúk petéit és lárváit zsákmányolják.

A ragadozó atkák igen sok faja táplálkozik a holtfa lebontásában szerepet játszó fonálférgekkel, ugróvillásokkal, kisebb atkákkal, parányi rovarpetékkel. Némelyikük entomoforézis útján terjed. Ennek lényege, hogy az atkák felkeresik a holtfában (jellemzően a kéreg alatt) bábozódó bogarakat (cincérek, szúk, díszbogarak). Megkapaszkodnak a testükön, és amikor azok kirepülnek, az atkák potyautasként, a bogarak révén jutnak el más fákig (10.15. kép).

A fentebb röviden bemutatott ízeltlábú ragadozókon túl korhadó fatörzsekben, azok kérge alatt gyakran láthatók gyorsmozgású ragadozó százlábúak (Chilopoda). Egyik gyakori képviselőjük a barna százlábú (*Lithobius forficatus* – 10.16. kép). Éjjel aktív, a kéreg alatt és a nedves avarban is zsákmányol rovarlárvákat, férgeket, kisebb meztelencsigákat. Hasonló életmódúak a vékony, törékeny megjelenésű rinyák (Geophilomorpha), zsákmányállataik azonban eltérőek lehetnek (elsősorban méretben).

10.1.2. Parazitoidok

A parazitoidok általában kevésbé generalisták, mint a ragadozók, azaz jellemzően kevesebb gazdaállatban képesek kifejlődni. Előfordulnak szélsőségesen specialista gazda-parazitoid kapcsolatok is, amikor egy adott parazitoid faj csupán egyetlen gazdában képes megélni. Az alábbiakban 4 példát mutatunk be röviden.

Az *Ibalia leucospoides* (Hymenoptera: Ibalidae) a fenyőkben élő fadarazsak, első sorban a *Sirex noctilio* specializálódott parazitoidja (10.17. kép). A petéző nőstény *Ibalia* a nőstény fadarázs által peterakás céljából fúrt csatornán keresztül parazitálja a fadarázs lárváját. Ezeket a parányi furatokat a fadarázs szimbionta gombájának (*Amylostereum*) jelenlétét felismerve találja meg (MARTINEZ és mtsai 2006). Első lárvastádiumában endoparazitoid (a gazda testének belsejében táplálkozik), később az elpusztult gazdalárva maradványait fogyasztja.

A méretesebb *Rhyssa persuasoria* és a *Megarhyssa emarginatoria* (Hymenoptera: Ichneumonidae) a nagyobb testű cincér- illetve fadarázslárvák parazitoidjai. Utóbbi leggyakrabban a nagytermetű, fenyőkben élő *Sirex gigas* lárvájában fejlődik. Peterakás során akár 2–3 centiméter mélyen elhelyezkedő fadarázslárvát is képes parazitálni (10.18. kép).

A tőrösdarazsak (Scoliidae) lárvái általában lemezescsápú bogarak pajorjainak parazitoidjai. A család legnagyobb hazai képviselője, egyben Európa legnagyobb darázsfaja az óriás-tőrösdarázs (*Megascolia maculata*) nagytermetű szaproxilofág bogarak (orrszarvú bogár, ritkábban

szarvasbogár) lárváinak természetes ellensége. A kb. 20 mm-es hímnél jóval nagyobb termetű nőstény (testhossza akár 40 mm is lehet) tojócsövével a kérget átszúrva megbénítja a gazdalárvát, majd ráhelyezi petéjét, és a darázslárva a bogárlárván táplálkozva fejlődik ki. A kifejlett darazsak nektárt fogyasztanak.

A gyilkosfürkészfélék (Braconidae) közé tartozó *Atanycolus intiator* a kéreg alatt élő cincér- és díszbogárlárvák gyakori parazitoidja (10.19. kép). Élő és holtfában fejlődő szaproxilofág fajok egyaránt lehetnek gazdái.

Más rovarcsoportok esetében szokatlan módon a kifejlett szúbogaraknak is vannak parazitoidjai. Ezek a gyikosfürkészek (Braconidae) Euphorinae alcsaládjába tartoznak.

10.2. A holt faanyag, mint lakóhely

Igen sok gerinctelen ragadozó búvó-, szaporodó- és telelőhelyként használja a holtfát. Az ilyen jellegű kapcsolat szorossága meglehetősen széles skálán mozog. Lehet obligát, fakultatív, illetve véletlenszerű is.

Több más futóbogár mellett a védett kék laposfutrinka (*Carabus intricatus*) imágói gyakran csoportosan telelnek át fekvő holtfában, korhadó facsonkokban, vagy akár elhalt fák leváló kérge alatt (NAGY és mtsai 2004, SZÉL és mtsai 2007, KOVÁCS 2008, MERKL és VIG 2009). Lombos erdőkben hasonló helyeken is átvészelheti a telet az aranyos bábrabló (*Calosoma sycophanta*). A megfelelő mennyiségű és minőségű telelőhelyet biztosító holtfa nagyban befolyásolja telelésük sikerét. Azon túl, hogy az említett két faj védett (sok más futóbogárral együtt), utóbbi a gyapjaslepke egyik jelentős természetes ellenségeként számottevő erdővédelmi jelentőséggel is bír.

A ragadozó ízeltlábúak gyakran szaproxilofág rovarok (pl. cincérek) lárvajáratait használják búvó- vagy szaporodóhelyként. A kaparódarazsak (Sphecidae) gyakran ezekben a lárvajáratokban készítenek cellaszerű fészkeket, amibe zsákmányállatokat (levéltetveket, legyeket, pókokat stb.) hordanak be. Ezután cellánként egy petét raknak, a kikelő lárvák később az itt raktározott zsákmányállatokon fejlődnek ki (STOKLAND és mtsai 2012).

A lódarázs (*Vespa crabro*), több más társas életmódú darázshoz hasonlóan leggyakrabban faüregekben, odvakban készíti fészkét. Növényi maradványokat, többek között apró holtfadarabokat rág péppé, fészkét ebből építi fel.

Számos hangyafaj meglehetős szorosan kötődik a holtfához. A hangyák és a holtfa kapcsolatáról külön fejezetben szólunk.

Az erdei holtfát számos pókfaj is használja. Néhány jellemző képviselőjüket röviden ismertetjük. A furcsapók (*Hyptiotes paradoxus*)

leggyakrabban lucfenyők feltisztuló, alsó száraz ágain él, de megfigyelhető erdei- és feketefenyőn is (SZINETÁR 2006). A fojtópókok (Dysderidae) éjszaka aktív vadászpókok. A nappalt zsákszerű lakószöveteikben töltik, kövek alatt, sziklarepedésekben, fák kérge alatt. Táplálékállatai többnyire szárazföldi ászkarákok (SZINETÁR 2006). A hegyi vitorláspók (*Neriene montana*) tipikus erdei faj, főleg üde lomboserdőkben és ártéri erdőkben fordul elő. A hazai vitorláspókfajok közül ennek a fajnak van a legnagyobb hálója, melyet egyik oldalon fatörzshöz vagy sziklához rögzít. A nappalt rejtekhelyén tölti, amelyek fák odvai, felnyíló kéreg alatti zugok, esetleg sziklahasadékok. Telelni a kifejlett állapotot megelőző, úgynevezett szubadult stádiumban, fák kérge alatt szokott (SZINETÁR 2006). A réskeresztespók (*Nuctenea umbratica*) éjszaka aktív, erősen lapított testű pókfaj. Rejtekhelyéül fák szűk repedéseit és fák kérge alatti zugokat választja (SZINETÁR 2006). Az előző fajhoz hasonlóan a bükkfa-fürgekarolópók (*Philodromus margaritatus*) elő- és utóteste szintén erősen lapított és széles. Fák felnyíló kérgét rejtőzködő- és telelőhelyként használja (SZINETÁR 2006).

A pókszabásúak közé tartozó ragadozó álskorpiófajok (Pseudoscorpionida) gyakran a korhadó fák üregeiben húzódnak meg. Ugróvillásokkal, atkákkal, kisebb legyekkel, férgekkel táplálkoznak (WEYGOLDT 1969).

A ragadozó ízeltlábúak mellett számos parazitoid faj is búvó- és telelőhelyként használja a holtfát. Erősen korhadó faanyagban vagy elhalt fák kérge alatt leggyakrabban telelő valódi fürkészekkel (Ichneumonidae), illetve gyilkosfürkészekkel (Braconidae) találkozhatunk.

10.1. kép (balra): Feketenyakú szúfarkas (*Clerus mutillarius*) (©CsGy).
10.2. kép (jobbra): Vörösnyakú szúfarkas (*Thanasimus formicarius*) (©CsGy).

10.3-4. kép (felső sor): A nagy bíborbogár (*Pyrochroa coccinea*) és lárvája (©CsGy).
10.5-6. kép (alsó sor): A skarlátbogár (*Cucujus cinnaberinus*) a lárvája (©CsGy).

10.7. kép (felül): Lemez-sutabogár (*Hololepta plana*) (©CsGy).
10.8-9. képek (középen): A *Corticeus fraxini* és lárvája (©CsGy).
10.10. kép (alul): A *Stenagostus rhombeus* pattanóbogár lárvája (©CsGy).

10.11. kép (felül): A barna tevenyakú *(Phaeostigma notata)* lárvája. (©CsGy).
10.12. kép (középen balra): A *Xylophagus ater* ragadozó lárvája (©CsGy).
10.13. kép (középen jobbra): A fenyves tövises cincér (*Rhagium sycophanta*) bábbölcsője (©CsGy).
10.14. kép (alul): A *Zabrachia*-legyek ragadozó lárvái (©CsGy).

10.15. kép (felül): „Potyautas" ragadozó atkák (*Leioseius* sp.) fenyves tövises cincéren (*Rhagium sycophanta*) (©CsGy).
10.16. kép (középen): Barna szálábú (*Lithobius forficatus*) (©CsGy).
10.17. kép (alul): *Ibalia leucospoides* (©CsGy).

10.18. kép (felül): Peterakó *Megarhyssa emarginatoria* nőstény (©CsGy).
10.19. kép (alul): Peterakó *Atanycolus intiator* gyilkosfürkész nőstény (©CsGy).

11. Hangyák és a holtfa

Csóka György és *Csősz Sándor*

Bár a hangyák (Hymenoptera: Formicidae) a hozzájuk hasonlóan euszociális életmódú termeszekkel ellentétben nem esznek fát, igen sok fajuk obligát, vagy fakultatív jelleggel mégis kötődik a holtfához. A rendkívül változatos életmódú, ökológiai szempontból is igen jelentős család fajai a hozzájuk kapcsolódó, fajokban és kifinomult interakciókban igen gazdag mirmekofil közösségek révén még tovább növelik a holtfára, mint nélkülözhetetlen forrásra alapozott biológiai sokféleséget. Ehelyütt csak néhány példát mutatunk be a holtfához kötődő hangyákkal, illetve a hozzájuk kapcsolódó fajokkal és fajegyüttesekkel kapcsolatban.

A hangyák főként fészkeik révén kötődnek a holtfa különböző megjelenési formáihoz, táplálkozásuk általában nem korlátozódik a holtfára. Egyes fajaik magába a fába vájják fészküket, mások pedig a holtfa kínálta lehetőségeket (üregek, odvak) és alapanyagot használva építik meg azt.

A faodvasító hangyák (pl. *Camponotus ligniperda*) általában a puhább tavaszi pásztákat rágják, így a faanyag keményebb őszi pásztái szinte válaszfalakként maradnak vissza. E fajok némelyike a beépített faanyagban károkat is okozhat. Hasonló módon rágják ki a fák gesztjét egyes *Formica*- és *Lasius*-fajok is (11.1. kép). A *Camponotus fallax* kolóniái elhalt fák leváló kérge alatt, vagy akár korhadó tuskókban találhatók.

A zengőlegyek (Syrphidae) családjának *Microdon* genuszába tartozó egyes hangyalégyfajok a fák kérge alatt élő hangyakolóniák lárváit fogyasztják. Félgömbszerű, az aljzathoz simuló lárváik és bábjaik felépítése kiváló védelmet nyújt a hangyák támadása ellen, azok gyakorlatilag nem találnak rajtuk fogást (11.2. kép). Ez a forma annyira sajátos és megtévesztő, hogy a *Microdon*-fajok lárváinak némelyikét eredetileg meztelencsigaként írták le. Érdekesség, hogy a levéltetveket fogyasztó zengőlégylárvák, de egyes lombfogyasztó lepkehernyók (pl. *Apoda limacodes* – Limacodidae) esetében is megfigyelhető ez a speciális, a hangyák elleni védelmet szolgáló testalkat. Ez a hasonlóság jó példája az úgynevezett párhuzamos evolúciónak, amelynek lényege, hogy rendszertanilag egymástól távol álló fajok hasonló megoldásokat alakítanak ki hasonló jellegű evolúciós nyomás hatására. Maguk a *Microdon*-imágók egyébként inkább méhekre, mint legyekre emlékeztetnek (11.3. kép).

A fekete fahangya vagy kartonépítő hangya (*Lasius fuliginosus*) kartonszerű fészket készít. Ennek anyagát a hangyák által megrágott és nyálukkal összeragasztott apró holtfadarabok alkotják. A fészkek

leggyakrabban a fák talajhoz közeli odvaiban, kikorhadt üregeiben találhatók (11.4. kép). A dolgozók a fák hajtásain, levelein élő levéltetvek által kiválasztott mézharmatot gyűjtik, ugyanakkor a koronában található kisebb rovarokat is zsákmányul ejtik. Ezzel jelentősen csökkentik a herbivor rovarok hatását, azaz védelmi szolgáltatást nyújtanak a fáknak (ZHANG és mtsai 2012). Fészkeikben egyébként gyakran nem csak maguk a hangyák, hanem mirmekofil (hangyavendég) holyvafajok is élhetnek. Az érdes hangyászholyva (*Pella bumeralis*) hangyatetemekkel, illetve a hangyák zsákmányának maradványaival táplálkozik. Időnként hangyákat is zsákmányol (MERKL és VIG 2009).

Szintén ehhez a hangyafajhoz kötődik a szegélyes hangyászfénybogár (*Amphotis marginata*). A bogarak nappal a *L. fuliginosus* kolóniái közelében rejtőznek, éjszaka pedig a hangyák csapása mellett a fészekbe visszatérő hangyáktól szerzik be táplálékukat (HÖLLDOBLER és WILSON 1990; MERKL és VIG 2009).

A homoki hangya (*Lasius brunneus*) fákban kialakult kolóniáinak Európa-szerte – és hazánkban is – nagyon ritka vendége a hangyász álböde (*Pleganophorus bispinosus*), melynek életmódja ismeretlen (SÁR és mtsai 2004). Szintén főleg *Lasius*-fajok bolyaiban él a vastagcsápú hangyász-tapogatósbogár (*Claviger testaceus*). Az apró termetű, vak, szárnyatlan és depigmentált bogár annyira rá van utalva a hangyákra, hogy nélkülük csak rövid ideig marad életben. Potroha két oldalán, a szárnyfedők vége után, sárgás szőrcsomók láthatók, amelyek mirigyek kivezetőnyílásait rejtik. A mirigyek váladékát a hangyák kedvelik, ezért tűrik el a bogarat a bolyban, sőt etetik is, és a repülő ivaros alakok a terjesztését is végrehajtják. A bogár a hangyák által kibocsátott folyadékcseppel táplálkozik, de kiszívja a hangyapeték tartalmát, és fogyaszthatja a lárvák szekrétumait, ürülékét és a bolyban lévő tetemeket is (BOROWIEC és mtsai 2010).

Több hangyagenusz kolóniáiban, így a holtfához kötődőekben is gyakran lehet találkozni a sertefarkúak ősi rendjébe (Thysanura) tartozó hangyászpikkelykével (*Atelura formicaria* – 11.5. kép). Ez a faj ellopkodja a fészekbe visszatérő dolgozók által kiöklendezett táplálékot (HÖLLDOBLER és WILSON 1990). Kémiai álcázási képessége révén éri el, hogy a hangyák ne támadják meg. Ennek lényege, hogy olyan vegyületeket választ ki, amelyek alapján a hangyák fajtársuknak hiszik és így nem bántják.

A *L. fuliginosus*-nál kisebb termetű *Lasius emarginatus* (dolgozói 3–5 mm-esek) kolóniái a régebbi szakirodalmi hivatkozások (GÖSSWALD 1932; WILSON 1955) szerint szinte kizárólag szárazabb területeken, kövek alatt találhatók. Szárazabb tölgyesekben azonban földön fekvő holtfa fellazult kérge alatt is találkozhatunk velük. A faj dolgozói levéltetvek mézharmatát is gyűjtik, de kisebb rovarlárvákat is zsákmányolnak.

Több más faj mellett leggyakrabban a fentebb említett két *Lasius*-faj dolgozóit parazitálják a púposlegyek (*Phoridae*) *Pseudacteon* genuszának fajai (PORTER 1998; MASSCHWITZ és mtsai 2008). Áldozatukat valószínűleg a kolóniából kiáramló hangyasav szaga alapján találják meg. A parányi nőstények a petéiket a hangya testébe injektálják. A néhány nap után kikelő lárva fúrni kezdi magát a fej felé. A kifejlett lárva a hangya fejében bábozódik, úgy, hogy közben a fejet el is választja a testtől. Ezért „hangyafejező" legyekként is szokták említeni őket. Így a parazitoid tulajdonképpen az áldozat erősen szklerotizált fejtokját használja saját bábhéjaként. Ez pedig megvédi a hangyáktól, sőt maguk a hangyák szállítják az elpusztult társaikat, illetve testrészeiket a boly szemétdombjára. A genusz több faját egyébként az inváziós hangyafajok elleni biológiai védekezés keretében is használják (PORTER 1998).

A tölgyfahangya (*Liometopum microcephalum* – 11.6. kép) leggyakrabban tölgyesekben fordul elő, de fészkeit vadgesztenyén, hársakon, nyárakon is magtalálták (ZETTEL és mtsai 2004; FARKAS és TÁNCZOS 2009). Megtelepedésének szükséges feltétele a korhadó faanyag jelenléte. Élő fák korhadó üregeiben, illetve elhalt fákban épít kartonfészket. Kedveli a nagyobb testű xilofág rovarok, pl. a nagy hőscincér (*Cerambyx cerdo*) járatait, melyek leginkább nagyméretű álló holtfákban találhatók (11.7. kép). ZETTER és mtsai (2004) szerint kolóniái azért fogyatkoztak meg, mert ezek a nagy elhalt fák egyre ritkábbak lettek az erdőkben. A tölgyfahangyák kifejezetten agresszív, aktív vadászok. Egyesek szerint még kisebb repülő rovarokat is képesek megfogni. Szintén fák üregeiben, korhadó faanyagban él a hangyákra specializálódott *Tracheliodes varus* nevű ragadozó darázsfaj is, amelynek éppen a tölgyfahangya a leggyakoribb zsákmánya (ZETTEL és mtsai 2004).

A nagytermetű *Formica*-fajok látványos fészkeiket (11.8. kép) leggyakrabb tuskókra, illetve földön fekvő holtfára építik. Levéltetvek mézharmatát gyűjtik, ugyanakkor aktívan vadásznak is. Ennek eredményeként a *Formica aquilonia* bolyai közelében pl. a nyírfák még a lombfogyasztó lepkehernyók tömeges megjelenése esetén is alacsonyabb lombvesztést szenvednek, mint a hangyák által nem, vagy csak kevésbé járt területeken. Ennek hosszabb távú következményeként a hangyabolyok közelében álló fák között alacsonyabb az ismétlődő lombvesztés következményeként bekövetkező pusztulás (KARHU 1998).

11.1. kép (felül): Hangyák által kirágott tölgygeszt (©CsGy).
11.2-3. kép (alul): A *Microdon analis* hangyalégy bábja és a kifejlett légy (©CsGy).

11.4. kép (felül): A kartonépítő hangya (*Lasius fuliginosus*) kartonszerű fészke öreg tölgy talajközeli korhadt üregében (©CsGy).
11.5. kép (alul): Hangyászpikkelyke (*Atelura formicaria*) elhalt fenyő kérge alatt, *Lasius brunneus* kolóniában (©CsGy).

11.6-7. kép (felül): A tölgyfahangya (*Liometopum microcephalum*) dolgozói és a kolóniájuknak otthont adó, nagy hőscincér lárvajáratokkal teli, elpusztult öreg tölgyfa (©CsGy).
11.8. kép (alul): Az erdei vöröshangya (*Formica rufa*) kidőlt feketefenyő tövére települő bolya (©CsGy).

12. Puhatestűek és a holtfa

Páll-Gergely Barna és *Varga András*

A szárazföldi csigák kötődése a holtfához nem olyan szoros, mint a szaproxilofág rovaroké. A csigák elsősorban búvóhelyül és másodsorban táplálékként használják a különféle korhadási állapotban lévő holtfát. Egyedfejlődésüknek nincs olyan specifikus szakasza, amely meghatározóvá tenné a jelenlétüket ebben a közegben, ennek ellenére a holtfának rendkívül fontos a szerepe az erdei csigaközösségek kialakításában. A korhadás során a fa kérge fellazul, elválik a fatesttől, s a kéreg alatt a csigák számára előnyösebb mikroklíma alakul ki. Ez a tér tökéletes búvóhelyet és védelmet biztosít sok fajnak. A fa korhadásának előrehaladtával, amikor a lebomló faanyag és az azt átszövő gombafonalak már táplálékforrásul is szolgálnak, az itt élő csiga-együttesek fajszámában, mennyiségi összetételében sajátos változások történnek. Ilyenkor egyes fajok eltűnnek, újabb fajok megjelennek, több faj már mélyebben behatolhat a korhadó fatestbe. A holtfa közvetve is hat a talaj felszínén és a kevéssel alatta élő (szubterrán) csigákra, mert vízmegtartó képessége révén nedves közeget biztosít, és az avart is nedvesen tartja. A holtfában élő csigapopulációk szerkezetének változásait számtalan tényező befolyásolja. Szoros az összefüggés a holtfa fajával, a korhadási szinttel, az alapkőzettel, a tengerszint feletti magassággal és még sok más ökológiai tényezővel.

A szárazföldi csigákról feltételezhető, hogy őseik elsődlegesen avarban és növényi törmelékben éltek (HELLER 1987). A holtfához való kötődésük mértéke csoportonként eltérő lehet. a korhadó fa jelenléte pozitív hatású bizonyos avarlakó szárazföldi csigafajok abundanciájára, az avarban előforduló csigaegyüttesek fajgazdagságára és tömegességére. Bükk és fenyő dominanciájú erdők esetén a fajgazdagság és az egyedszám egyaránt magasabb a korhadó fához közeli avarban, attól távolodva ez csökken (KAPPES és mtsai 2006; SÓLYMOS és PÁLL-GERGELY 2007; SÓLYMOS és mtsai 2009; PÁLL-GERGELY 2009).

A csigafajok holtfa-preferenciáját megvizsgálva kiderült, hogy a fajok egy része kimondottan a korhadó fához kötődik (főleg az orsócsigák), míg más részük nem keresi, de nem is kerüli azt. Olyan fajok, amelyek szinte kizárólag a holtfa rostjai között élnek és szaporodnak, csak határainkon túl, legközelebb a Keleti-, Északi- és Déli-Kárpátokban élnek (pl. *Argna bielzi*, *Serrulina serrulata*, *Soosia diodonta*). A hazai fajok elsősorban a kéreg alatt lelhetők fel, illetve esetenként nagy számban találhatók a holtfától távol is.

A korhadó fával kapcsolatos preferencia összefügg a taxonómiai hovatartozással – legjobban család és alcsalád szinten mutatnak egyezést a fajok. Az Oxychilidae család (korábban a Zonitidae család egyik alcsaládja) tagjai vékony, átlátszó héjú, viszonylag mozgékony fajok. Az ide sorolt *Aegopinella* genusz fajai nem kötődnek szorosan a holt fához, viszont az *Oxychilus* genuszba tartozó fajok igen. A két genusz fajainak életmódja alapvetően a táplálkozásban tér el. Míg az előbbiek „avarfogyasztók", addig az *Oxychilus*-fajok főleg dögevők ill. ragadozók (FRÖMMING 1954). A Zonitidae rokonságának másik családjába (Pristilomatidae) tartoznak a *Vitrea*-fajok, amelyek dögöt és növényi táplálékot is fogyasztanak (FRÖMMING 1954). Sok esetben ez utóbbiak is holtfától távol magas egyedszámban jelennek meg. Az *Aegopinella*-fajokhoz hasonlóan viselkednek (vagyis nem mutatnak különösebb holtfa-preferenciát) a „félmeztelencsigák", melyek egymással nem feltétlenül állnak közeli rokonságban. Ide tartozik a *Daudebardia* genusz (Daudebardiidae család), valamint a *Vitrina* és a *Semilimax* genuszok (Vitrinidae család). A Clausiliidae család tagjai (az orsócsigák) jellemzően a kéreg alá tojják tojásaikat (néhány faj ál-elevenszülő), és a fiatalok is nagyrész itt, ill. a holtfához közel fejlődnek. A kifejlett egyedek is elsősorban a korhadó fa közvetlen környékén láthatók. Csupán kevés fajuk függetlenítődik részlegesen a korhadó fától, talán az *Alinda biplicata*, a *Cochlodina laminata*, a *C. orthostoma*, a *Pseudalinda stabilis* és a *Ruthenica filograna* nevezhető részlegesen avarlakónak.

Lábon álló holtfák kérge alatt hasonló fajegyüttest és egyedszámot tapasztalhatunk (elsősorban juvenilis orsócsigákat). Ezek az élőhelyek hamarabb kiszáradnak a függőleges „aljzat" miatt, így felmerül, hogy a nedvességnél nagyobb szerepet játszik a védelem és a búvóhely megléte. A csigák héjának alakja összefügg az életmóddal: a megnyúltabb héjú fajok a függőlegeshez közeli aljzatokat részesítik előnyben, míg a gömbölyded vagy lapított házú fajok a vízszinteshez közeli aljzatokat kedvelik (HELLER 1987). Ez esetünkben úgy jelentkezik, hogy a megnyúlt házú fajok (pl. az orsócsigák) a holtfa felszínén, a kéreg alatti mozgáshoz alkalmazkodtak, a lapítottabb, gömbölyded házú fajok (Gastrodontoidea és Helicoidea fajai) pedig az avarban zajló életmódra rendezkedtek be. Számos érv szól amellett, hogy az erdei avar (ill. a vele analóg növényi törmelék) jelenthette az első szárazföldi csigák számára az elsődleges élőhelyet (HELLER 1987). A ma ismert szárazföldi csigák feltételezhető első szétrajzása a legújabb ismeretek tükrében a középidőben (a mezozoikumban) játszódott le (WADE és mtsai 2006). Mivel a középidő növényzete nem a ma megszokott széles levelű típus volt, az avar szerkezete inkább a mai fenyvesekéhez hasonlíthatott. A korhadó fa jelenléte azonban ezekben az ősi erdőkben is biztosra vehető, bár a kéreg struktúrája egészen más volt. A holtfához kötődés tehát a

szárazföldi csigák evolúciójának már a legkorábbi szakaszában kialakulhatott.

A holtfának az erdei életközösségekben betöltött fontos szerepe ellenére, az erdőkezelés miatt a korhadó fa mennyisége általában csökken, szélsőséges esetben a holtfa teljes eltávolítására is sor kerül (DEBELJAK 2006). Ennek hátterében az áll, hogy a korhadó fa jelenléte hátráltatja az erdészeti beavatkozásokat, illetve elterjedt tévhit, miszerint kártevők szaporodási gócpontja is lehet. A korhadó fa eltávolítása következtében a korhadó fához kapcsolódó élőlények közül mára sok faj veszélyeztetetté vált (SIMILÄ és mtsai 2003). Ez a beavatkozás alapvetően módosítja az évmilliók alatt a holtfa-avar-talaj komplex és a csigák (és más gerinctelen állatok) között kialakult kapcsolatrendszert. Az erdészetileg kezelt erdőkben a holtfa hiánya, mennyiségének csökkenése mindenképpen a csigafauna elszegényedését, a fajok abundanciájának csökkenését vonja maga után, hiszen a legtöbb faj szorosan kötődik a holtfához. A kapcsolatrendszer további vizsgálata izgalmas alapkutatási problémakör, a hatások mértékének feltárása és kezelési irányelvek megfogalmazása pedig természetvédelmi szempontból sürgető feladat (PÁLL-GERGELY 2009).

12.1. A holtfához köthető magyarországi fajok

Aciculidae:
Platyla polita (sima hegyescsiga), *Platyla banatica* (bánáti hegyescsiga).

Agriolimacidae:
Deroceras sp. (televénycsiga faj).

Arionidae:
Arion sp. (lantoscsigafaj).

Clausiliidae:
Alinda biplicata (kétlemezes orsócsiga), *Bulgarica cana* (fehérlő orsócsiga), *Bulgarica (Strigilecula) vetusta* (sudár orsócsiga), *Clausilia cruciata* (félkeresztes orsócsiga), *Clausilia dubia* (rácsos orsócsiga), *Clausilia pumila* (bunkóvégű orsócsiga), *Cochlodina laminata* (fényes orsócsiga), *Cochlodina orthostoma* (egyenesszájú orsócsiga), *Laciniaria plicata* (soklemezes orsócsiga), *Macrogastra borealis bielzi* (ritkabordájú orsócsiga), *Macrogastra plicatula* (vörösesbarna orsócsiga), *Macrogastra ventricosa* (hasas orsócsiga), *Pseudalinda stabilis* (körteszájú orsócsiga), *Ruthenica filograna* (karcsú orsócsiga), *Vestia gulo* (tömzsi orsócsiga), *Vestia turgida* (északi orsócsiga).

Enidae:
Ena montana (hegyi csavarcsiga).

Helicidae:
Isognomostoma isognomostoma (háromfogú szőröscsiga).

Hygromiidae:
Euomphalia strigella (nagy bokorcsiga), *Helicodonta obvoluta* (szögletesszájú korongcsiga), *Monachoides incarnatus* (vörösínyű bokorcsiga), *Monachoides vicinus* (zártköldökű bokorcsiga).

Limacidae:
Bielzia coerulans (kék meztelencsiga), *Limax maximus* (óriás meztelencsiga), *Limax cinereoniger* (fehércsíkos meztelencsiga), *Lehmannia marginata* (fáramászó meztelencsiga), *Lehmannia nyctelia* (éjszakai meztelencsiga), *Malacolimax tenellus* (kecses meztelencsiga).

Orculidae:
Orcula dolium dolium (nagy kascsiga), *Sphyradium doliolum* (kicsi kascsiga).

Patulidae:
Discus perspectivus (tarajos diszkoszcsiga), *Discus ruderatus* (barna diszkoszcsiga), *Discus rotundatus* (tarka diszkoszcsiga).

Strobilopsidae:
Aspasita triarius (háromkaréjú bordáscsiga).

Vitrinidae:
Vitrina pellucida (átlátszó üvegcsiga).

Zonitidae (tág értelemben véve):
Aegopinella minor (gyakori kristálycsiga), *Aegopinella nitens* (mosoni kristálycsiga), *Aegopinella pura* (rácsos kristálycsiga), *Aegopinella ressmanni* (szélesszájú kristálycsiga), *Aegopis verticillus* (óriás gombcsiga), *Daudebardia brevipes* (kurta félmeztelencsiga), *Daudebardia rufa* (húzotthéjú félmeztelencsiga), *Mediterranea depressa* (lapos kristálycsiga), *Oxychilus draparnaudi* (nagy kristálycsiga), *Morlina glabra* (nagy sima kristálycsiga), *Oxychilus orientalis* (keleti kristálycsiga), *Vitrea contracta* (tágköldökű gyöngycsigácska), *Vitrea diaphana* (köldöktelen gyöngycsiga), *Vitrea subrimata* (szűkköldökű gyöngycsigácska).

12.2. Néhány jellemző faj rövid bemutatása

Helicodonta obvoluta – szögletesszájú korongcsiga (12.1. kép): A szögletesszájú korongcsiga lombos erdeinkben él, viszonylag gyakori, nem védett faj. 11–15 mm-es, barna, lapos héját kb. 1 mm-es szőrök borítják. Kifejlett és fiatal egyedei gyakran találhatók korhadó faágak illetve a kéreg alatt. A párzási és tojásrakási periódus áprilistól június elejéig tart, bár ez területenként kissé változhat a tengerszint feletti magasság, az észak-déli kitettség és a földrajzi elhelyezkedés függvényében. A párzás után mindkét "szülő" egy-két tucat, kerekded, hófehér, vékony mészhéjú, kissé átlátszó tojást rak 4–6 mm-rel a felszín alá. Legtöbbször földbe ássák a tojásokat, de előfordul, hogy a korhadt, puha fába rejtik őket. A legtöbb esetben egy csiga csak egyszer rak tojásokat az élete során. A tojásból kikelt kis csigák kb. egy év alatt érik el a kifejlettséget. Egy csiga átlag 4–5 métert halad egy hónapban, ami más fajokkal összehasonlítva kifejezetten gyorsnak számít.

Alinda biplicata – kétlemezes orsócsiga (12.2. kép): Magyarországon az egyik legnagyobb termetű és leggyakoribb orsócsiga faj. Leggyakrabban lombos erdeinkben, holtfák kérge alatt található, néha igen nagy egyedszámban. Márciustól szeptemberig tart a szaporodási időszak, melynek folyamán a csigák több alkalommal hoznak világra néhány, általában 2–3 kiscsigát. A faj ál-elevenszülő, tehát már az "anya" testében kifejlődnek a kiscsigák a tojás burkában. Az elmúlt évtizedben egyre több adat gyűlt össze az orsócsigák élettartamával kapcsolatban. Úgy tűnik, hogy a fajok többsége (így a kétlemezes orsócsiga is) akár 8 évnél is tovább élhet a szabadban.

Limax cinereoniger – fehércsíkos meztelencsiga (12.3. kép): Nálunk általánosan elterjedt és gyakori. Nagytermetű (160–190 mm) faj. A hagyományos művelésű öreg erdőket kedveli, szívesen tartózkodik korhadó tuskókban, kidőlt fatörzsek laza kérge alatt. Éjjeli állat. A szaporodási időszak június-júliusra esik, 400–800 tojást rak, a fiatalok egy hónap után kelnek ki, teljes nagyságukat 1,5–2 év után érik el, és 3 évig élnek.

Malacolimax tenellus – kecses meztelencsiga (12.4. kép): Az idős erdőket részesíti előnyben, leggyakrabban kidőlt fatörzsek leváló kérge alatt találkozhatunk vele. Magyarországon szórványos előfordulású, a Nyugat-Dunántúlon gyakoribb. A szaporodási időszaka az őszi hónapokra esik, 15–35 tojást rak, melyből a fiatalok maximum 120 nap után kelnek ki, ivarérettségüket 7–9 hónap után érik el. Testhossza 40–50 mm.

12.1. kép (felül balra): *Helicodonta obvoluta* – szögletesszájú korongcsiga (©VA).
12.2. kép (felül jobbra): *Alinda biplicata* – kétlemezes orsócsiga (©VA).
12.3. kép (középen): *Limax cinereoniger* – fehércsíkos meztelencsiga (©VA).
12.4. kép (alul): *Malacolimax tenellus* – kecses meztelencsiga (©VA).

13. Kététűek, hüllők és a holtfa

Rendes Nikoletta és *Velekei Balázs*

A holtfa és a herpetofauna kapcsolata gyengén kutatott terület, ezért ismereteink meglehetősen hézagosak. Különösen igaz ez Közép-Európában, ugyanis a témára irányuló kutatások túlnyomó része észak-amerikai (DEMAYNADIER és HUNTER 1995; MOSELEY és mtsai 2004; MOSELEY és mtsai 2005; MCKENNY és mtsai 2006). E kutatások jelentős része egyébként sem kifejezetten a holtfával foglalkozik, hanem elsősorban a különböző erdőkezelések hatásaival, és csak azon belül vizsgálja a területen hagyott holtfának, vagy annak elszállításának hatását az erdei ökoszisztémára. A legtöbb publikáció megfigyeléseken, leírásokon alapszik, kevés a kvantitaív eredmény (WHILES és GRUBAUGH 1996). OTTO (2013) áttekintő tanulmányában 25 észak-amerikai kutatást összegez, melyek mindegyike megfogalmazza kétéltűek és a fekvő holtfa pozitív kapcsolatát.

A kétéltűek közül a szalamandrák (Salamandridae) leginkább kutatottak a témában, de a velük kapcsolatos adatok többsége szintén Észak-Amerikából származik. Ezek szerint a szalamandrák és gőték számára fontos, hogy az erdőkben elegendő mennyiségű korhadó faanyag álljon rendelkezésre. DEMAYNADIER és HUNTER (1995) az észak-amerikai szakirodalmat áttekintő publikációjukban ismertetik, hogy a fakitermelés kétéltűekre gyakorolt hatása fajonként jelentősen eltérő lehet. Legérzékenyebbek a szalamandrák. Ez azonban mérsékelhető, ha a mikrohabitatok szerkezete érintetlen marad a kezelések során. Ilyen mikrohabitat-elem a holtfa is. Felhívja a figyelmet ennek, valamint a vízparti zónák védelmének jelentőségére az erdészeti munkák során. Ezt GURNELL és mtsai (2005) szintén kiemelik.

ROTHERMAL és LUHRING (2005) a Salamandridae családba tartozó vakond-harántfogúgőtén (*Ambystoma talpoideum*) tanulmányozta a különböző erdőművelési módszerek hatásait. A kiszáradás a fiatal egyedek mortalitásának egyik legjelentősebb oka. A lombkoronaszint záródásának, illetve a talajfelszín borítottságának a megváltozása (a különböző vágások, kezelések során) okozhatja a fiatal egyedek kiszáradását, migrációs sikerük csökkenését. A visszahagyott holtfa javítja ezt a helyzetet. A holtfa egyébként a nálunk is honos foltos szalamandra (*Salamandra salamandra* - 13.1 kép) számára is nélkülözhetetlen élőhelyi elem (BOBIEC és mtsai 2005).

Az erdészeti munkák közvetett hatása lehet a talajtömörödés is. Ez azért káros, mert számos kétéltű a talajba ássa be magát, ott vészeli át a kedvezőtlen körülményeket, főleg, ha búvóhelyként nem áll rendelkezésre

elérhető és megfelelő mennyiségű minőségű holtfa. RITTENHOUSE és mtsai (2009) szintén felhívják a figyelmet a ragadozókkal szembeni megnövekedő kitettségre és a kiszáradás kockázatára.

A szalamandrák mellett az észak-amerikai *Nyctibatrachus sylvaticus* erdei békafaj is bizonyítottan a minél összetettebb, strukturáltabb talajfelszínt preferálja, és lehetőség szerint a holt faanyagot keresi. Megfelelő búvóhelyek (holtfa, avar) hiányakor ugyanis a kétéltűek aktivitása megnő, emiatt jobban ki vannak téve a predációnak és a kiszáradásnak (MOSELEY és mtsai 2004). MOSELEY és munkatársai (2004) szerint célszerű lenne az avar és a földön heverő holtfa optimális mennyiségét számszerűsíteni, és ha lehetséges, a különböző erdészeti kezelések során ezt előírni.

A földön fekvő korhadó fatörzsek, az üreges tuskók, a sarjeredetű faegyedek korhadt gyökfői az erdei kétéltűeknek és hüllőknek (barna varangy, gyepi béka, erdei béka, erdei sikló stb.) búvó- és telelőhelyei lehetnek (CSÓKA és mtsai 2000). A földön fekve korhadó fa nedvességtartalma általában magasabb a környezeténél, így megfelelő tartózkodási helyet biztosít a kiszáradásra érzékeny kétéltűek számára (BOBIEC és mtsai 2005). A megfelelő denzitásban jelenlévő holtfa a ragadozók elől menekülő kétéltűeknek és hüllőknek biztosít életmentő alkalmi menedéket (BOBIEC és mtsai 2005).

A célirányos hazai kutatási eredmények ugyan még váratnak magukra, de a fentebb leírtakból is egyértelmű, hogy a holtfa a kétéltűek számára is igen jelentős élőhely szerkezeti elem.

A herpetofauna (kétéltűek, hüllők) szempontjából jelentős, holtfa által nyújtott szolgáltatások:

- az élőhely szerkezetének gazdagítása, a heterogenitás növelése;
- az álló- és folyó vizekben változatos feltételeket, élőhelyeket teremt (pl. nagy sodrású patakban a kis öblök kialakításának a szalamandra és gőték szaporodásában, fejlődésében nagy szerepe lehet);
- a mikroklíma alakítása: a termoreguláció, a magasabb relatív páratartalom a poikilotherm állatok számára fontos (megakadályozza a kétéltűek érzékeny bőrének kiszáradását, a hüllők vedlését, napozását segíti);
- multifunkcionális élőhelyet nyújt: fészkelőhely, búvóhely, szaporodóhely, menedék, táplálkozóhely, leshely, vadászterület, pihenőhely, találkozóhely, termoreguláció, hibernáció és napozás helyszíne, alom, kifejlődés színtere, fiatal állatok védelme, vedlés és fejlődés helyszíne stb.

A magyarországi kétéltűek és hüllők holtfa használatának négy fő módját a 13.1. táblázatban mutatjuk be.

13.1. táblázat: A hazai herpetofauna egyes fajainak holtfa használata (Velekei Balázs megfigyelései alapján)
Jelölések: + = a jelenség erősen feltételezhető az adott fajra, ++ = a fajra az adott holtfa használati mód jellemző, +++ = az adott funkció általánosan, gyakran megfigyelhető a faj esetén, ? = nincs információ vagy nem egyértelmű az összefüggés

Faj	Rejtekhely	Táplálkozás	Szaporodás	Hibernáció, termoreguláció
Foltos szalamandra (*Salamandra salamandra*)	+++	+	++	++
Alpesi gőte (*Mesotriton alpestris*)	++	+	?	+
Pettyes gőte (*Lissotriton vulgaris*)	++	+	?	+
Közönséges tarajosgőte (*Triturus cristatus*)	++	+	?	+
Alpesi tarajosgőte (*Triturus carnifex*)	++	+	?	+
Barna ásóbéka (*Pelobates fuscus*)	+	+	?	+
Barna varangy (*Bufo bufo*)	+	+	?	+
Zöld varangy (*Bufo viridis*)	+	+	?	+
Zöld levelibéka (*Hyla arborea*)	+	?	?	+
Gyepi béka (*Rana temporaria*)	++	+	+	++
Mocsári béka (*Rana arvalis*)	+	+	?	++
Erdei béka (*Rana dalmatina*)	++	+	?	++
Zöld gyík (*Lacerta viridis*)	+++	+	++	++
Fürge gyík (*Lacerta agilis*)	++	+	++	++
Közönséges lábatlangyík (*Anguis fragilis*)	++	+	?	++
Kékpettyes lábatlangyík (*Anguis colchica*)	++	+	?	++
Kaszpi haragossikló (*Dolichophis caspius*)	+++	+	+	+++
Erdei sikló (*Zamenis longissimus*)	+++	+	+	+++
Rézsikló (*Coronella austriaca*)	++	+	+	++
Vízisikló (*Natrix natrix*)	++	+	?	++
Kockás sikló (*Natrix tessellata*)	++	+	?	+

13.1. kép (felül): Foltos szalamandra (*Salamandra salamandra*) (©CsGy).
13.2. kép (középen): Zöld gyík (*Lacerta viridis*) hím és nőtény (©CsGy).
13.3. kép (alul): Fiatal erdei sikló (*Zamenis longissimus*) (©CsGy).

14. A holtfa szerepe az odúlakó madárközösségek kialakulásában

Ónodi Gábor és *Winkler Dániel*

A különböző korhadtsági fokú holtfa számos állatfaj szempontjából kiemelkedő jelentőségű. Egyes fajok életéhez nélkülözhetetlen, mivel pihenő-, szaporodó-, táplálkozó- vagy búvóhelyül szolgál. Az álló, a fekvő és a föld felett, más fákon nyugvó fák más-más funkciót tölthetnek be az állatok egyes élettevékenységei során; a holt és korhadó fákban levő odvak védelmet nyújthatnak az időjárás hatásaitól, illetve a ragadozóktól. Bizonyos faodvakban összegyűlhet a csapadékvíz (ezek a dendrotelmák), amely egyes fajoknak ivóvízforrást is jelenthet, és amelyben számos gerinces és gerinctelen faj fejlődhet. Faodvakban a gerincesek szinte minden nagyobb csoportjából találunk képviselőket a kétéltűektől a madarakon át az emlősökig (ROSE és mtsai 2001; GIBBONS és LINDENMAYER 2002; CORNWELL és mtsai 2009; LARRIEU és mtsai 2012).

14.1. A holtfa, mint közvetett táplálékforrás

A holftákat több rovarevő gerinces állatfaj használja táplálékszerzés közben, hiszen sok gerinctelen tölti egy-egy életszakaszát vagy egész életét holtfában. Ilyen rovarevő faj lehet például a csuszka (*Sitta europaea* – 14.1. kép) vagy a különböző fakuszfajok (*Certhia*). A fából előbújó ízeltlábúakkal sünök (*Erinaceus*-fajok), cickányok (Soricidae) táplálkozhatnak, a kirajzó repülő rovarokat pedig légykapók (Muscicapidae) zsákmányolhatják.

A harkályfélék (Picidae) a holt faanyag jellegzetes forráshasznosítói. Vésésükkel hozzáférhetővé tehetik más fajok számára is a táplálékállatokat, ebből adódik az úgynevezett „pathfinder" szerepük. A különböző harkályfajoknak eltérő táplálékpreferenciáik, ebből következően eltérő élőhely-preferenciáik vannak mind a mikro-, mind a makrohabitatok skáláján. Más élőhelyeken fordulnak elő, és sok esetben más fafajokat használnak, más mikrohabitatokban. Egyes fajok nagyobb, mások kisebb mértékben táplálkoznak korhadó, illetve holtfákban élő ízeltlábúakkal (DEL HOYO 2002). A harkályok táplálkozási szokásai sokszor szezonálisan is változnak. A költési időszakban egyes fajoknak az élő farészek nagyobb arányban jelenthetnek táplálékforrást, míg télen inkább a holt faanyaghoz kötődnek, s a száraz fák, elhalt farészek biztosítják fennmaradásukat (TÖRÖK 1987).

A küllőfajok (*Picus*) főként hangyákkal (Formicidae) táplálkoznak. Míg a zöld küllő (*P. viridis*) főleg síkvidéki tisztásokon, erdőszéleken fordul elő, addig a hamvas küllő (*P. canus*) a domb- és hegyvidéki idős, kisebb záródású és dúsabb aljnövényzetű elegyes lomberdőket részesíti előnyben (NÉMETH és SZENTIRMAI 2009). Mindkét faj főként földön lévő hangyabolyokból szerzi táplálékát. A zöld küllő nagyobb termetű faj, ezért még vastagabb hótakaró esetén is hozzá tud férni táplálékállataihoz. Szinte kizárólag a földön táplálkozik. Ezzel szemben a hamvas küllő táplálékspektruma szélesebb, főleg télen a hótakaró, illetve a fagyott talaj miatt fákon táplálkozik, különböző, kéreg alatt élő ízeltlábúakkal. Ekkor sok esetben használ holtfákat is (GORMAN 2004).

A fekete harkály (*Dryocopus martius*) egyre szélesebb körben elterjedt fajunk, már városi parkokban is megjelent. Táplálékát fatörzsekből szerzi, előszeretettel használ holtfákat. Az olyan élőhelyeken, ahol nagy denzitással jelen vannak a fatörzsben élő lóhangyafajok (*Camponotus*), szinte 100 százalékban azokkal táplálkozik (GORMAN 2004; GORMAN 2011).

A nagy fakopáncs (*Dendrocopos major* – 14.2. kép) generalista, minden hazai fás élőhelytípusban előfordul, a telepített fenyvesektől a városi parkokig. A holtfát illetően nincs határozott preferenciája. Táplálékát főként a törzsből, illetve a vastagabb ágakból szerzi, de előszeretettel fogyaszt magvakat, gyümölcsöket, illetve kistermetű gerinceseket is (GORMAN 2004).

A balkáni fakopáncs (*D. syriacus*) a zártabb erdőket kerüli. A leginkább kultúrakövető harkály fajunk, gyakran látható városi parkokban, gyümölcsösökben. Táplálékspektruma nagyban hasonlít az előbbi fajéhoz (GORMAN 2004).

A közép fakopáncs (*D. medius* – 14.3. kép) élőhely-specialista, főként öreg, zárt tölgyesekben fordul elő, erősen preferálja a holtfákat (GORMAN 2004).

A kis fakopáncs (*D. minor*) az öregebb, zárt erdőket kedveli. Főként a gallyakon mozog, ahol előszeretettel használ holt ágakat (GORMAN 2004).

A fehérhátú fakopáncs (*D. leucotos*) a hegyvidéki gyertyános-tölgyesek, bükkösök-fenyvesek specialistája. Főként nagytermetű cincérlárvákkal (Cerambycidae) táplálkozik, amelyeket holtfákból szerez meg, éppen ezért élőhelyén nagy mennyiségű holtfát igényel (GORMAN 2004).

A nyaktekercs (*Jynx torquilla*) nem tekinthető tipikus harkályfajnak. A fákat nagyon ritkán vési, főként a kéreg alól szerzi táplálékát. A nyíltabb, ligetesebb erdőket kedveli (GORMAN 2004).

A háromujjú hőcsik (*Picoides tridactylus*) előfordulása hazánkban nem bizonyított. Hegyvidéki lucosok, illetve a tajga specialistája, leginkább közönséges betűzőszúval (*Ips typographus*) táplálkozik, amely főként korhadó,

illetve holtfákban él, így e harkályfaj is preferálja a holt faanyagot (BÜTLER és mtsai 2004a, 2004b; GORMAN 2004).

A harkályok mellett számos énekesmadár is előszeretettel táplálkozik holtfán. A légykapófajok (*Muscicapa*, *Ficedula*) – a „klasszikus" levegőben zsákmányolás mellett – rendszeresen gyűjtenek rovarokat, pókokat a fák törzséről és ágairól is. A csuszka és a fakuszfajok szinte kizárólag a fák törzsén és vastagabb ágain keresik táplálékukat, ahol a hajlatokban és kéregrepedésekben megbúvó ízeltlábúakat szedegetik össze. A cinegefajok (*Parus*) elsősorban a lombkoronában táplálkoznak, ősszel azonban gyakorta megfigyelhető, amint a fák törzsén „csipegetnek", kihasználva a holtfák nyújtotta bőséges táplálékkínálatot is.

14.2. Odvak kialakulása

A faodvak kialakulásában különböző korhasztó gombák, illetve odúkészítő állatfajok játszanak szerepet. A fa korhasztását a fizikai sérüléseken bejutó, illetve különböző állatok által a fába bevitt gombák végzik. A sérülések számos különböző módon keletkezhetnek (törések, villám, stb.). Bizonyos gombafajok a gyökérzet, mások az ágak sérülésein jutnak be, de sokszor a törzsön is kialakulhatnak kolonizációra alkalmas felületek. A korhadás során a lebomló faanyag összeesik, és a fában üregek képződnek. A korhadás előrehaladtával az odú térfogata növekszik. A korhadás sebességét befolyásolja az adott fa anyaga, keménysége, a korhasztók fajösszetétele és denzitása. Az odú alján összegyűlő törmelék idővel bomlani, komposztálódni kezd, ennek során bizonyos mennyiségű hő termelődik, így a hidegebb hónapokban az odúlakó fajok egyedeit melegen tarthatja. A nyári melegben az élő fában, a floémben és a xilémben áramló nedv hűtő hatása pedig szigetelheti az odú belsejét, ezzel megvédi az odúlakókat a túlhevüléstől (GIBBONS és LINDENMAYER 2002; LINDENMAYER 2002). Az odú térfogata meghatározza az odút használó állatfajok körét, azonban ugyanaz az állatfaj más méretű odút használhat pihenő- és búvóhelyül, mint szaporodóhelyül (GORMAN 2004; REGNERY és mtsai 2013a, 2013b). Ahhoz, hogy a fában a nagyobb gerinceseknek is megfelelő méretű odvak alakuljanak ki, lényegesen több idő szükséges. Ez az időtartam a különböző fafajok esetében eltérhet. Az üregek évtizedekig is növekedhetnek, mire az odúlakó állatok számára megfelelővé válnak. Minél idősebb korú egy erdőállomány, annál több és változatosabb odú található benne, így különböző állatfajok számára nyújthat pihenő-, búvó- és táplálkozóhelyet (DRAPEAU és mtsai 2002; GIBBONS és LINDENMAYER 2002; COCKLE és mtsai 2011; WESOŁOWSKI 2012; ZAHNER és mtsai 2012).

14.3. Odúkészítők, odúlakók

A fák korhadásán kívül az odvak keletkezésében az odúkészítő fajok játszanak nagy szerepet. Az odúlakó állatközösség szempontjából nagy előnye az odúkészítő fajoknak, hogy az adott méretű odvaikat olyan fákban is el tudják készíteni, amelyekben hasonló méretű odvak korhadás útján csak sokkal később, akár évtizedek múlva alakulnának ki (COCKLE és mtsai 2012).

Számos állatfaj képes faodvakat készíteni. A legtöbb odúkészítő faj a harkályalakúak rendjébe tartozik (Piciformes), de találunk ilyeneket az énekesmadarak (Passeriformes) között is, jó példa erre néhány cinegefaj. A különböző odúkészítő fajok eltérő röpnyílású és térfogatú odvakat vésnek. Az elhagyott odvak elősegítik az úgynevezett másodlagos odúköltők megtelepedését. Ezek a fajok más-más méretű odút használnak. Néhány másodlagos odúlakó faj a saját szükségleteinek megfelelően tovább is alakíthatja az odvakat. A csuszka a tág röpnyílású odút sárral szűkíti be, míg egyes rágcsálók rágásukkal tágíthatják a túl szűk bejáratot. Bizonyos másodlagos odúköltők obligát, mások fakultatív módon használják az odúkészítők elhagyott odvait (GORMAN 2004; COCKLE és mtsai 2011; COOKE és HANNON 2012).

A harkályok, mint legjelentősebb odúkészítők, odvaikat különböző keménységű fákba is véshetik, a puhafájú fajokat – pl. a fűz- és nyárfajokat (Salicaceae) – azonban jóval kisebb ráfordítással tudják megmunkálni. A különböző méretű harkályfajok más-más keménységű fafajokat képesek kivésni, a kisebb fajok általában a puhább fákat, a nagyobb fajok a keményebbeket is. A kisebb testű fajok a keményebb fájú fafajokat csak abban az esetben képesek megmunkálni, ha azok fáiban jelentős térfogatban korhadt a faanyag. Többek között ezzel magyarázható a kis és a közép fakopáncs jelentős holtfaigénye. E két harkályfajunk mind a táplálkozást, mind az odúkészítést tekintve a holt vagy korhadó faanyagra van utalva. A nagy keménységű fafajokat, mint amilyen a bükk, még a legnagyobb faj, a fekete harkály is nagy ráfordítással vési ki. Így elsősorban olyan bükkfákban készíti odúját, amelyekben a belső, holt szövetek korhadása már kiterjedt. Több harkályfaj, mint a kis, közép és fehérhátú fakopáncs kimutathatóan preferálja az olyan fákat a költőodvak készítésére, amelyeken már megjelentek a kérgen a korhasztó gombák termőtestjei (DEL HOYO 2002; GORMAN 2004; ZAHNER és mtsai 2012).

Számos vizsgálatban kimutatták, hogy a harkályfélék nem pusztán követik a gombák jelenlétét, hanem azzal, hogy fáról fára járnak táplálkozni, odút vésni, csőrük felületén a gombaspórákat át is viszik más fákra, és azok mélyebb rétegeiben vésve, be is juttatják a spórákat, így hozzájárulnak a

korhasztó gombák kolonizációjához (FARRIS és mtsai 2004; JACKSON és JACKSON 2004). Mivel a harkályok táplálékkeresésük során is vésik a fákat, az ekkor készített lyukakba is juttatnak be spórákat, így elősegítik a korhasztó gombák megtelepedését, amelyek tovább bővítik az új üregeket. Ezekben később a xilofág rovarok ismét megjelenhetnek, majd ezt követően a már nagyobb üregeket a harkályok is újra felkereshetik, és újabb spórákat juttatnak be. A harkályok által táplálékkereséskor készített ilyen üregek így később, akár évek, évtizedek múlva olyan méretűek lehetnek, hogy azokban már más odúlakó állatok, akár nagyobb méretű gerincesek is megtelepedhetnek (GIBBONS és LINDENMAYER 2002; COCKLE és mtsai 2011; WESOŁOWSKI 2012; ZAHNER és mtsai 2012).

Az odúkészítő és odúlakó állatok kapcsolatrendszerei alkotják a költési hálózatokat, amelyek kulcsszereplői a Föld fás területeinek tekintélyes részén az odúkészítő harkályfajok. Odvaik készítésével rengeteg élőlény megtelepedését segítik elő, melyek az odvakban nevelik fel utódaikat, pihennek, ott telelnek át és halmozzák fel készleteiket (CRAMP 1985). Odúlakó állat lehet sok gerinctelen faj is, mint például a darazsak (Hymenoptera) vagy a lepkék (Lepidoptera). A gerinceseken belül a másodlagos odúköltők elsősorban a madarak közül kerülnek ki. Ilyen jellegzetes fajok a cinegék, a légykapók, a baglyok (Strigidae), a papagájok (Psittacidae), valamint egyes galambfélék (Columbidae). Ismerünk odúlakó vízimadárfajokat is, ilyenek a kerceréce (*Bucephala clangula*) valamint a kis bukó (*Mergus albellus*). Az európai odúlakó madárfajok áttekintését az 14.1. táblázatban adjuk meg.

Megtelepedhetnek faodvakban emlősök is, elsősorban a denevérek (Chiroptera), egyes rágcsálófajok (Rodentia) – például a mókusok (Sciuridae), pelék (Myoxidae), erdeiegerek (*Apodemus*-fajok) –, valamint néhány ragadozófaj, nevezetesen a vadmacska (*Felis silvestris*) és a nyuszt (*Martes martes*) (DEL HOYO 2002; BAI és mtsai 2005- lásd a 15. fejezetet). Az élőhely, a fafaj és a faegyedek kondíciójának függvényében ezek az odvak akár évtizedekig is menedék- illetve szaporodóhelyet biztosíthatnak a másodlagos odúlakóknak.

Az odúkészítő harkályfajok jelentősége Észak-Amerikában különösen kiemelkedő. Az Amerikai Egyesült Államok és Kanada erdőterületeinek tekintélyes részét fenyvesek borítják, és a fenyők magas gyantatartalmuk miatt köztudottan nagyon nehezen odvasodnak. Így az odúlakó állatok szinte kizárólag a harkályodvakra vannak utalva (COCKLE és mtsai 2011). További érdekesség, hogy az indonéz szigetvilágot északkelet-délnyugati irányban átszelő biogeográfiai határvonaltól (Wallace-vonal) délkeletre található területeken ez idáig nem honosodtak meg harkályfajok. Ezeken a szigeteken, illetve Ausztráliában nincsenek hagyományos értelemben vett

odúkészítők, az odúlakó állatok teljes egészében a korhadás útján keletkezett odvaktól függenek. Ausztrália erdőségei túlnyomórészt különböző eukaliptuszfajokból (Myrtaceae) állnak. Az odúkészítő gerincesek a faunából teljesen hiányoznak, az odvakat a korhasztó gombák, illetve bizonyos élőhelyeken a termeszek (Isoptera) alakítják ki. Általában egy eukaliptuszfának 100–150 évre van szüksége ahhoz, hogy odú képződjön benne. Ahhoz, hogy benne akkora odú alakulhasson ki, amekkorát a mosómedve nagyságú közönséges rókakuzu (*Trichosurus vulpecula*) is használhat, újabb 150–200 évnek kell eltelnie. Az odúlakó gerincesek legfeljebb csak az odú bejáratán tudnak alakítani. Ezekkel az állatokkal számos, szintén odúlakó ragadozó táplálkozik, például a baglyok, ragadozó erszényesek, kígyók, varánuszok. Sok odúlakó állat időszakosan megjelenő táplálékforrásokat használ, pl. virágokat, gyümölcsöket. A predációs nyomás és a táplálék szezonalitása miatt a legtöbb faj a territóriumon belül egy odúfát csak néhány napig használ. Számos faj kisebb-nagyobb csapatokban él, így a pihenőhelyüket néhány naponta változtató egyedek sokszor több odút is elfoglalnak. Ezek miatt kulcsfontosságú, hogy az erdészeti kezeléseknél megfelelő mennyiségű öreg és holtfát hagyjanak az erdőben, mert ez biztosítja az egyes fajok életmódjához szükséges megfelelő mennyiségű pihenő-, búvó- és szaporodóhelyet (GIBBONS és LINDENMAYER 2002; LINDENMAYER 2002; COCKLE és mtsai 2011).

14.4. Odúkészítő fajok hazánkban

Európában és Magyarországon a harkályféléken kívül él néhány úgynevezett „gyenge odúkészítő" faj, amely puha holtfában képes csak odvakat vésni. Ilyen például a búbos cinege (*Parus cristatus*) és a kormosfejű cinege (*P. montanus*). Ezek a madarak főként hegyvidéki fenyveseinkben költenek. Odvaikban más hasonló, kisméretű énekesmadárfajok (például egyes légykapók) is fészkelhetnek. A különböző harkályfajok különféleképpen hasznosítják a holtfákat költőodúk készítésére. Általánosságban elmondható, hogy az adott faj testmérete, az adott élőhelyen élő fafajok gyakorisága, valamint azok fájának keménysége meghatározza, hogy az odúkészítő faj élő fába, élő fa korhadt részébe vagy holtfába készíti-e az odúját (SMITH 2007).

A nyaktekercs (*Jynx torquilla*) általában nem készít odút, hazai megfigyelések azonban bizonyították, hogy nagyon ritkán, erősen korhadt fában ez a faj is képes odút vájni (VARGA 1978, 1981).

Az európai odúkészítő harkályfajok közül a legkisebb a veréb nagyságú kis fakopáncs. Odvait elsősorban nagyobb területű erdők belső részeiben,

holt vagy erősen korhadó faanyagba vési, röpnyílása kb. 3 cm átmérőjű, kör alakú. Csupán kistermetű énekesmadaraink tudnak benne költeni, mint a légykapók és kisebb cinegefajok (DEL HOYO 2002; GORMAN 2004; CHARMAN és mtsai 2010).

A közép fakopáncs az előző fajnál nem sokkal nagyobb, így főként korhadt, holt faanyagba képes csak odút vésni. Ahogy a kis fakopáncs, e faj is inkább az erdők belsejében költ. Az általa készített odú röpnyílása mintegy 4 cm, ezekben az odvakban az imént említett fajokon kívül már nagyobb cinegefajok is költhetnek (GORMAN 2004; PASINELLI 2007).

A nagy fakopáncs és a balkáni fakopáncs nagyobb méretű, rigó nagyságú harkályok. Odvaikat sok esetben élő fákba készítik, amelyek az adott élőhelyen előforduló legpuhább fájú fajok közül kerülnek ki. Az élő fákat az erősebb szelek már nehezebben károsítják, így kevéssé szorulnak rá arra, hogy az erdők belsejében költsenek. Éppen ezért a szegélyhatásra kevésbé érzékenyek, sok esetben fasorokban, városi parkokban költenek. Odúik röpnyílása kb. 5 cm átmérőjű, a már ismertetett fajokon kívül nyaktekercsek, seregélyek (*Sturnus vulgaris* – 14.4. kép), valamint verebek (*Passer*-fajok) is megtelepedhetnek bennük. A seregélyek jelentős kompetíciós nyomást gyakorolnak más odúköltőkre, a nagy és balkáni fakopáncsokkal egyetemben. Mindkét faj jelentős fészekpredátora lehet számos másodlagos odúköltő fajnak, emiatt ezek közül többen kerülik a nagy illetve a balkáni fakopáncs elhagyott odvait, és helyettük szűkebb bejáratú odvakat használnak. Ilyen fajok a kék cinege (*Cyanistes caeruleus*), a fenyvescinege (*Parus ater*) és a barát cinege (*Parus palustris* – 14.5. kép) (MAZGAJSKI 1998; DEL HOYO 2002; GORMAN 2004; SMITH 2005, 2006; WESOŁOWSKI 2007; TAO és mtsai 2008; HEBDA 2009).

A fehérhátú fakopáncs főként a középhegységi bükköseinket és tölgyeseinket részesíti előnyben. Mind táplálkozáskor, mind költéskor holtfát igényel. Bár az európai *Dendrocopos*-fajok közül ez a legnagyobb méretű, odúját mégis holtfában készíti, ugyanis az élőhelyén előforduló fafajok legtöbbjének fája igen kemény, így csupán azok erősen korhadt faanyagába képes odút vésni. Sok esetben előfordul, hogy taplók termőteste alá készíti el az odú röpnyílását. Mivel holtfaigénye az európai harkályfajok között a legnagyobb, e faj kötődik leginkább az öreg, háborítatlan, nagy kiterjedésű fás élőhelyekhez. Speciális élőhely-preferenciái miatt az ilyen típusú élőhelyek minőségének jó indikátora ez a faj, és esernyőfajnak tekinthető: számos más faj védelme is biztosított lehet, ha a fehérhátú fakopáncsnak megfelelő élőhelyeket fenntartjuk. Nagyobb testmérete miatt nagyobb másodlagos odúköltők telepszenek meg az általa készített odvakban (SCHMIDT 2000; DEL HOYO 2002; MELLETTI és PENTERIANI

2003; GORMAN 2004; CZESZCZEWIK és WALANKIEWICZ 2006; GARMENDIA és mtsai 2006).

A hamvas küllő odvainak röpnyilása 5–6 cm átmérőjű. Főként elhagyott odvakat foglal el. Ha maga készít odvat, akkor puhafájú fajok, például a bibircses nyír (*Betula pendula*), legkorhadtabb részeit választja. Fő másodlagos odúköltői a törpekuvik (*Glaucidium passerinum*), a szalakóta (*Coracias garrulus*), a kerti rozsdafarkú (*Phoenicurus phoenicurus*), különböző cinegefajok, a seregély és a csuszka (DEL HOYO 2002; GORMAN 2004).

A zöld küllő által ácsolt odú röpnyílása 6–7 cm átmérőjű, enyhén ovális alakú. Az odvat legtöbbször korhadt vagy holtfában készíti. Előszeretettel foglal el korábbi, részint a fekete harkályok, részint a fajtársai által készített és elhagyott odvakat. Legjellemzőbb másodlagos odúköltői a hamvas küllőnél említett fajok mellett a gatyáskuvik (*Aegolius funereus*) és a búbos banka (*Upupa epops*) (DEL HOYO 2002; GORMAN 2004).

A fekete harkály a legnagyobb harkályfaj Európában. Élő bükkfákban is képes odút ácsolni, akkor, ha megfelelő kiterjedésű korhadt rész van benne. Előszeretettel használja korábbi odúit. Az odú bejárata függőleges ellipszis alakú, röpnyílása akár 12 × 15 cm nagyságú is lehet. Egy-egy költőfába az évek során számos odút készíthet. Egy odúnak több bejárata is lehet, amelyekre akkor van a madaraknak szüksége, ha például egyik fő predátora, a nyuszt elől kell menekülnie. Az ilyen költőfát akár több mint tíz éven át használhatják az egyedek. Fő másodlagos odúlakója a kék galamb (*Columba oenas*), a kerceréce, a macskabagoly (*Strix aluco*), illetve a csuszka, amely sokszor agyagos földdel szűkíti le az odú röpnyílását. További jelentős odúlakó még az említett nyuszt is (DEL HOYO 2002; GORMAN 2004).

14.5. Költési hálózatok

A holt és korhadó faanyagot, mint lakhelyet hasznosító állatok kapcsolatrendszere az adott élőhelyre jellemző gráfot alkot. Ezt az angol nyelvű irodalom „nest web”-ként említi, amelyet költési hálónak fordíthatunk. Az ilyen hálózat számos kategóriából áll. Az egyik kategória a használt szubsztrát, azaz az adott fajhoz tartozó adott korhadtsági fokú fa. A következő kategória az odúkészítők csoportja. Ennek két alcsoportját különítik el, az elsődleges és a gyenge odúkészítőkét. Előbbibe az odúkészítő harkályfajokat, utóbbiba az egyéb odúkészítő állatokat sorolják. Számos szerző azonban a gyenge odúkészítők csoportjába sorolja a kistermetű harkályokat, mert ezek a fajok csak jelentősen korhadt fákban képesek odút készíteni. Az utolsó csoport a másodlagos odúlakók csoportja.

Ezek a fajok nem készítenek odvakat, csupán már meglévőket foglalnak el (MARTIN és EADIE 1999; MARTIN és mtsai 2004; COCKLE és mtsai 2012).

Az adott élőhelyen található potenciális szubsztrátok, azaz a jelenlevő fafajok, azok keménysége, gyakorisága, a holtfák mennyisége, méret szerinti eloszlása nagyban befolyásolja azt, hogy milyen odúkészítő fajok tudnak az élőhelyen megtelepedni. A gyenge odúkészítők csupán a legpuhább fákat tudják megmunkálni, de előszeretettel elfoglalnak már meglévő odúkat is. A másodlagos odúlakók, odúköltők legtöbbje nem képes odúkészítésre, csupán az odú bejáratán tudnak bizonyos fajaik alakítani, ilyenek például a csuszka vagy a széncinege (*Parus major* – 14.6. kép). Egyes fajok szinte kizárólag a korhadás útján keletkezett odvakat használják. Számukra kiemelkedően fontos, hogy az élőhelyen legyen elegendő mennyiségű korhadó és holtfa, különböző méretű odvakkal. Számos faj kerüli a harkályodvak használatát, mivel sok élőhelyen a nagy fakopáncs komoly fészekpredátora lehet az odúlakó fajoknak, más fajok pedig egyszerűen nagyobb méretük miatt nem tudják használni a harkályodvakat a röpnyílás korlátos mérete miatt. Ez utóbbira példa a vadmacska, amely sok esetben még a fekete harkályok odújának széles röpnyílásán sem tud bejutni. Természetesen a preferenciák nem ennyire egyértelműek. Az odúkészítő harkályfajok is szívesen elfoglalnak régebbi harkályodvakat, amelyeket akár más, hasonló méretű fajok egyedei készítettek. Azok az odúköltők pedig, amelyek harkályodvakat használnak, elfoglalnak korhadás útján keletkezett odvakat is, de több faj esetében határozott preferenciát mutattak ki egyik vagy másik odútípus felé. Általánosságban elmondható, hogy az odúköltő közösségek fajösszetételét és denzitását is befolyásolja, hogy milyen arányban vannak jelen a korhadó és holtfák, milyen a térbeli eloszlásuk a területen, illetve ezekben milyen méretű korhadt fatérfogatok, odvak vannak (MARTIN és EADIE 1999; MARTIN és mtsai 2004; SPIERING és KNIGHT 2005; COCKLE és mtsai 2011).

14.6. Jellegzetes hazai fás élőhelyek odúlakó közösségei

14.6.1. Síkvidéki fűz-nyár ligeterdők

Az alföldi természetközeli erdők tekintélyes része puhafás fűz-nyár ligeterdő. Megtalálhatók síkvidéken a folyók, holtágak partján, magasabb talajvízszintű területeken. A fűz-nyár ligeterdők a síkvidéki árterek közepesen mély és mély fekvésű részein, alacsony tengerszint feletti magasságnál jönnek létre, az elöntésekből eredő vízborítás rendszeres, évente 1/2–2 hónapig tart. Az elöntések miatt jelentős a nitrogén és a vízzel

szállított ásványi anyagok felhalmozódása. Emiatt nagyon produktív élőhelyek. Emellett mind álló, mind fekvő holtfában gazdagok az ilyen erdők. Fő faállományukat a fehér és törékeny fűz, valamint a fehér és a fekete nyár alkotja. E fajok fája meglehetősen puha, és jól odvasodik. Főként az öreg fűzfákon találhatók különböző méretű odvak, amelyek pihenő- illetve szaporodóhelyül szolgálnak számos gerincesfajnak. A harkályfélék közül megtalálható a nyaktekercs és az odúkészítő zöld küllő, a fekete harkály, valamint a nagy és kis fakopáncs. Utóbbi fajok odvait, valamint a kikorhadt odvakat használja az árterek egyik jellegzetes kétéltűje, a zöld levelibéka (*Hyla arborea*), valamint számos énekesmadár, mint a szürke légykapó (*Muscicapa striata*), a kerti rozsdafarkú, a rövidkarmú fakusz (*Certhia brachydactyla*), a csuszka, a kék cinege, a széncinege és a seregély. A nagyobb odvakban erdei fülesbaglyok és macskabaglyok is megtelepednek, utóbbi sokszor olyan faodvakban, amelyeknek tetejét egy széldöntés eltávolította.

14.6.2. Fenyvesek

Hazánkban a fenyvesek területaránya 11,2 százalék (ORSZÁGOS ERDŐÁLLOMÁNY ADATTÁR 2013). A kis területen, reliktum jelleggel előforduló erdeifenyveseink mellett leginkább az ültetett erdei- és feketefenyvesek, valamint egyéb ültetett fenyvesek (lucfenyvesek, vörösfenyvesek) jellemzők. Odúkészítő fajok ezeken az élőhelyeken a hamvas küllő, a fekete harkály, a nagy fakopáncs, a kormosfejű cinege (*Parus montanus*) és a búboscinege (*Parus cristatus*). A tűlevelű erdők architektúrája jellemzően eltér a lombhullató erdőkétől. Az ágak vastagsága jelentősen kisebb, mint a törzs vastagsága, odvak keletkezésére csak a törzsekben lehet számítani. A magas gyantatartalom miatt az élő fák nagyon nehezen odvasodnak. Az odúlakó állatok tehát főként a holtfáktól függnek, illetve az odúkészítők elhagyott odvaitól. A fenyők fája meglehetősen puha, így a holtfákban akár a búbosfejű és a kormosfejű cinege is készíthet odúkat. Az odúlakók legtöbbje elfoglal mind kikorhadt üregeket, mind odúkészítők által készített odvakat. Jellemző másodlagos odúlakók az uráli bagoly (*Strix uralensis*), amely főleg letört végű odvas fákat kedvel, a gyakran harkályodúkban költő törpekuvik és gatyáskuvik, ezen kívül a fenyvescinege, a széncinege, a csuszka és a hegyi fakusz (*Certhia familiaris*). A fekete harkály előszeretettel táplálkozik a fenyvesekben előforduló lóhangyákkal, amelyek a fákat a törzs alsó részét kolonizálják, és rágásukkal fokozatosan haladnak felfele a törzsben. A fekete harkály e fák törzsének alsó részét bontja meg apró lyukakat készítve, amelyeken táplálkozik. Ezek a kis „odvak” szintén menedékül-lakhelyül szolgálhatnak néhány említett odúlakó fajnak.

14.6.3. Bükkösök

Bükkösök hazánk hegy- és dombvidékein fordulnak elő. A lombkoronaszintben a bükk mellett elegyfajok lehetnek a kocsánytalan tölgy, a juharok, a hársak, a magas kőris és a gyertyán. Őshonos fafajaink közül a bükk fája a legkeményebb. Más, puhább fájú fajoknál nehezebben korhad, lassabban odvasodik, ezt azonban elősegíthetik a villámcsapások, valamint széltörések. Az odúkészítő fajok, a hamvas küllő, a fekete harkály, a nagy és a fehérhátú fakopáncs főként a holt vagy korhadó térfogatokba vésik odúikat. A másodlagos odúlakó állatok főként a holtfáktól, illetve az odúkészítők elhagyott odvaitól függenek. A bükkösökben jellegzetes másodlagos odúlakó madarak a macskabagoly, az uráli bagoly és a kék galamb; egyes légykapófajok, mint a kis légykapó (*Ficedula parva*), az örvös légykapó (*F. albicollis*) és a kormos légykapó (*F. hypoleuca*), emellett a barát- és a széncinege, valamint a rövidkarmú és a hegyi fakusz.

14.6.4. Középhegységi tölgyesek

Domb- és hegyvidékeink jellegzetes erdőtársulásai a gyertyános- és a cseres- kocsánytalan tölgyesek. A felső lombkoronaszintben domináns a kocsánytalan tölgy, elegyfajként előfordulhat a csertölgy, a gyertyán, a madárcseresznye, a kislevelű hárs, a mezei és korai juhar, a magas és a virágos kőris. A legtöbb felsorolt fafaj fája nagyon kemény, így nehezebben is odvasodnak. Éppen ezért mind az odúkészítőknek, mind a másodlagos odúlakó fajoknak elsősorban öreg állományú erdőre van szüksége. Jellegzetes odúkészítők ezekben a tölgyesekben a hamvas küllő, a fekete harkály, a nagy, a kis és a közép fakopáncs. Tipikus másodlagos odúköltő madarak az örvös légykapó, a barát-, a kék és a széncinege, a rövidkarmú fakusz és a csuszka.

14.6.5. Urbán- és agrárélőhelyek

A kultúrtájak fás élőhelyei lehetnek gyümölcsösök, fasorok, parkok, mezővédő erdősávok. Általában legfeljebb néhány hektáros folt- vagy sávszerű fás élőhelyek, amelyek a fajösszetétel szerint sokszor nagyon változatosak, hiszen számos tájidegen fafajt előszeretettel ültetnek parkokba, út menti fasorokba, gyümölcsösökbe. Mivel legtöbb esetben művelés alatt álló területekről van szó, a földön fekvő holt faanyag általában minimális, a korhadt és holtfákat, holt ágakat a legtöbb esetben balesetvédelmi okok

miatt eltávolítják, így az odúlakó állatok sok esetben az urbanizálódott harkályfajok odúira vannak utalva. Ezeken az élőhelyeken odúkészítő fajok lehetnek a zöld küllő, a fekete harkály, a nagy és a balkáni fakopáncs. Közülük a leggyakoribb és a leginkább urbanizálódott a nagy és a balkáni fakopáncs, így e fajok biztosítják az odvak döntő részét. Emiatt sok esetben csak azok a kisebb méretű odúköltő fajok telepedhetnek meg, amelyek e két harkályfaj odvait tudják hasznosítani. Az ilyen élőhelyeken előforduló odúlakó gerincesekre jellemző, hogy elsősorban a nyíltabb élőhelyeket preferálják, illetve közülük sok faj urbanizálódott. Jellegzetes másodlagos odúköltők a füleskuvik (*Otus scpos*), a kuvik (*Athene noctua*), a búbosbanka (*Upupa epops*), a szalakóta, a nyaktekercs, a kerti és a házi rozsdafarkú (*Phoenicurus ochruros*), a szürke légykapó, a kék és a széncinege, a csuszka, a csóka (*Corvus monedula*), a seregély, a házi veréb (*Passer domesticus*) és a mezei veréb (*P. montanus*).

14.7. A harkályok indikátor szerepe

Az odúkészítő harkályfajok élőhelyük egészségi állapotának, jóságának, fajgazdagságának indikátorai (WÜBBENHORST és SÜDBECK 2002; ROBERGE és ANGELSTAM 2006; DREVER és mtsai 2008). Minden harkályfaj csak a preferenciáinak megfelelő élőhelyen tud megtelepedni. Ez a szemlélet az ellenkező irányban is igaz. Ha ismerjük az élőhely különböző biotikus és abiotikus jellemzőit, akkor meg lehet becsülni, milyen harkályfajok élnek ott, és ezeknek mely másodlagos odúköltőire lehet számítani (SHACKELFORD és CONNER 1997; MARSDEN és WHIFFIN 2003; GENTRY és VIERLING 2007; MCWETHY és mtsai 2009; COOKE és HANNON 2012). Ha például egy középhegységi bükkösben megfelelő mennyiségű a holtfa, akkor ott jó eséllyel költ a fehérhátú fakopáncs, mivel a holtfában élő nagy bogárlárvákkal táplálkozik (CZESZCZEWIK és WALANKIEWICZ 2006; SCHMIDT 2009a). Ha a területen még öreg állományú, aránylag érintetlen tölgyes is található, akkor magas egyedszámban élhet ott a közép fakopáncs is (SCHMIDT 2009b). Ha ez az erdő több helyen tisztásokkal tarkított, sok hangyabollyal, akkor a hamvas küllő szintén költhet (NÉMETH és SZENTIRMAI 2009; TÖRÖK 2009). Adott erdőterületen előforduló harkályfajok és azok denzitása információt nyújt az erdő állapotáról, az erdő szukcessziós stádiumáról, az erdészeti kezelésről, a kezelés fenntarthatóságáról (MIKUSINSKI és ANGELSTAM 1998; WÜBBENHORST és SÜDBECK 2002; WINKLER 2005; DREVER és mtsai 2008; SUNDELL-TURNER és RODEWALD 2008; DREVER és MARTIN 2010; EDMAN és mtsai 2011; KUMAR és mtsai 2011; ÓNODI és CSÖRGŐ 2011, 2012, 2013a, 2013b), az

emberi zavarás mértékéről, valamint arról, hogy érdemes-e egy területet védetté nyilvánítani, milyen természetvédelmi kezelések szükségesek (GUNN és HAGAN III 2000; ALAVALAPATI és mtsai 2002; STAINBACK és ALAVALAPATI 2004; VAN LEAR és mtsai 2005; GARMENDIA és mtsai 2006; KIRKMAN és MITCHELL 2006; ROBLES és mtsai 2007; ROBERGE és mtsai 2008a; COOKE és HANNON 2011).

A harkályfajok megtelepedése jól előrejelzi a hozzájuk kötődő más fajok megtelepedését is. Ha egy adott harkályfaj költ a területen, jó eséllyel azok az állatok is megtelepednek, amelyek specifikusan ennek a harkálynak az elhagyott odúit foglalják el. Minél több harkályfaj költ egy erdőben, annál több harkályokhoz kötődő állatfaj találja meg életfeltételeit (MIKUSINSKI és mtsai 2001; THINH 2006).

Az említett tényezők miatt a harkályfélék kulcsfajok az ökoszisztéma számára (JOHNSSON 1993; GORMAN 2011). Természetvédelmi szempontból esernyőfajoknak tekintik őket, mert védelmükkel számos velük kapcsolatban álló faj védelme is biztosítható (ROBERGE és mtsai 2008a, 2008b; EDMAN és mtsai 2011; GORMAN 2011). Ha egy ritka másodlagos odúköltő madárfajt szeretnénk egy élőhelyen megvédeni, akkor olyan feltételeket kell biztosítanunk – például célzott erdészeti kezelésekkel –, amelyek megfelelőek az odúkészítő fajok számára is (DEL HOYO 2002; VIRKKALA 2006; GORMAN 2011).

14.8. Erdőkezelés

Az odúhoz kötődő állatok megőrzése szempontjából elengedhetetlen a harkályok élőhelyeinek védelme (CARLSON és mtsai 1998; MARTIN és EADIE 1999; MARTIN és mtsai 2004; KOSIŃSKI és KSIT 2006; KOSIŃSKI és mtsai 2006; SMITH 2006; KOSIŃSKI és KEMPA 2007; WESOŁOWSKI 2011; SHURULINKOV és mtsai 2012). Az előzőekben taglaltak alapján elmondható, hogy a legtöbb hazai odúlakó és számos ízeltlábúakkal táplálkozó gerinces állatfaj szempontjából a holtfa jelenléte kiemelkedő jelentőségű. A holtfa térfogata azonban az átlagos európai erdőkben meglehetősen csekély, csupán 5–10 százaléka az ember által nem bolygatott természetes erdőkben tapasztalható mennyiségnek (HAHN és CHRISTENSEN 2004). Ez részben azzal is magyarázható, hogy erdeinket sokszor nem kezelik megfelelően.

Az egyes fahasználatok (tisztítás, gyérítés, végh asználat), valamint különösen az úgynevezett „száradéktermelés" közvetlen hatásúak a korhadó és holtfák előfordulására és mennyiségére (CSÓKA és mtsai 2000), jelentősen csökkentve a fás élőhelyek diverzitását (DU PLESSIS 1995). Több európai harkályfaj (hamvas küllő, fehérhátú fakopáncs, közép fakopáncs, kis

fakopáncs), és közvetve számos másodlagos odúlakó faj állománycsökkenéséért a jelenlegi erdőgazdálkodás okolható (SANDSTÖRM 1992; MIKUSINSKI és ANGELSTAM 1997). Az erdei biodiverzitás megőrzése szempontjából fontos lenne az erdészeti kezeléseket úgy megtervezni, hogy minél több korhadó és holtfa maradjon az élőhelyen. Mind az öreg élő, mind az erősen korhadó, mind a holtfáknak nagyon fontos a szerepük, így célszerű mindháromból megfelelő mennyiséget hagyni az adott élőhelyen (ROSE és mtsai 2001; RANIUS és FAHRIG 2006; REGNERY és mtsai 2013a).

Szintén nagy szerep jut a vágásforduló megválasztásának is, hiszen fontos, hogy az adott élőhelyen hosszútávon legyen megfelelő mennyiségű idős fa. Egyes vizsgálatok kimutatták, hogy a hosszabb vágásfordulóval kezelt erdők esetében a nagyobb letermelt fatömeg miatt nem történik bevételkiesés a rövidebb vágásfordulóval szemben (HANSEN és mtsai 1995). Ha lehetőség van rá, a nagyobb, egykorú erdőkben a végvágásokat célszerű időben eltolva, több lépcsőben elvégezni (SOMOGYI és CSÉPÁNYI 2000).

Az idős, a korhadó és a holtfák eltávolítása az erdészeti kezelések során jelentősen csökkenti az adott ökoszisztéma diverzitását, s a fajközösségeket a hozzájuk nem kötődő fajok irányába tolja el. A változatosság csökkenésével a rendszer hatásokkal szembeni ellenálló képességét, robusztusságát csökkenti. Minden holt faanyaghoz kötődő faj esetében beszélhetünk egy hipotetikus küszöbértékről, amelynél kevesebb megfelelő holtfa az adott faj kipusztulásához vezet az adott élőhelyről. A küszöbértéknél nagyobb holtfamennyiség már elegendő lehet a faj megtelepedéséhez, mígnem elérhet a holtfamennyiség egy optimális értéket, amelyet stabil, nagyobb denzitású populáció jelez. Mivel a különböző fajoknak eltérő mértékben van szükségük holt és korhadó fákra, valamint azokat eltérő módon hasznosítják, az említett küszöbértékek fajonként is eltérhetnek. Emiatt nehéz megállapítani adott élőhely típusra olyan hektáronkénti holtfamennyiség-értéket, amely minden faj számára megfelelő. Nagy hangsúlyt kell fektetni a még élő idősebb fák állományban hagyására, hogy legyen jövőbeni utánpótlása a jelenkori holtfáknak. Ezáltal az erdő architektúrája, struktúrája bonyolultabb lesz, változatosabb mikroélőhelyekkel és táplálékforrással (RANIUS és FAHRIG 2006; JAKOBY és mtsai 2010; RANIUS és ROBERGE 2011; LARRIEU és mtsai 2012; LINDEN és mtsai 2012; LOHMUS és mtsai 2013).

Az erős szél jelentős károkat okozhat a fás élőhelyeken, ágakat törhet le, akár fákat is kidönthet. Ennek főként a korhadó és holtfák esnek áldozatul, mivel az élő fák sokkal ellenállóbbak az erős széllel szemben. Az ilyen szélviharok hatására a holt és korhadó fák által nyújtott mikrohabitatok jelentősen csökkenhetnek. A széltörések gyakoribbak a nyíltabb, fragmentáltabb erdőkben, fasorokban, hiszen a szegélyhatás miatt a szél

eróziója itt jobban érvényesül. Ebből a szempontból a kevésbé szabdalt, kisebb terület-kerület arányú állományok megfelelőek, mivel így nagyobb területen maradnak fenn a táplálkozásra, utódnevelésre alkalmas holtfák (ZMIHORSKI 2010).

Számos élőhelyen mesterségesen is előállítanak holtfákat (FRANK 2014). Ezeket a holtfákat a fák gyűrűzésével, égetésével, kivágásával állítják elő. Eközben ügyelni kell ezek mennyiségére, térbeli eloszlására, és arra, hogy többféle korhadtsági fokú, többféle pozíciójú holtfa legyen az erdőben, biztosítandó a megfelelő mikroelőhelyeket a különböző méretű és élőhely-preferenciájú odúlakó fajoknak. Ezeknek a mesterségesen előállított holtfáknak főként az intenzív erdőművelés alatt álló területeken van jelentőségük.

Egyes élőhelyeken nagy problémát jelent a különböző inváziós fafajok terjedése, amelyek sok esetben átalakítják az élőhelyek architektúráját, nem biztosítanak megfelelő mikroélőhelyeket és kevesebb táplálékot nyújtanak. Fájuk sokszor lényegesen keményebb az őshonos fafajokénál, nehezebben odvasodnak, így az élőhelyet átalakító hatásuk miatt csökken a megfelelő odvas fák száma, megváltoznak az élőhelyhez kötődő őshonos fajközösségek. Jó példa erre két észak-amerikai, inváziós fafaj, az amerikai kőris (*Fraxinus pennsylvanica*) és a zöld juhar (*Acer negundo*) jelenléte ártéri ligeterdeinkben. Ezek az alacsonyabb termetű fák másodlagos lombkoronaszintet alkotva leárnyékolják az őshonos fafajok újulatát, másrészt allelopatikumaikkal a talajban gátolják is az autochton fafajok magvainak csírázását. Az erdőkezelés során fontos lenne az inváziós fafajok terjedésének visszaszorítása, figyelembe véve az adott élőhely természetes folyamatait, fenntartva annak architektúráját is (ÓNODI és CSÖRGŐ 2013b, 2014a, 2014b).

Ugyanakkor hazai fafajaink között számos olyan könnyen korhadó, lágy lombos elegyfajt is felsorolhatunk (kecskefűz, rezgőnyár, nyír, madárberkenye), amelyeket kevésbé értékes faanyaguk miatt erdészeti-ökonómiai szempontból leginkább gyomfának tekintenek, és már az előhasználatok során kitermelnek (SZMORAD 2000). Az említett elegyfajok, valamint az álló és fekvő holtfa megtartására a nevelővágások során feltétlenül törekedni kell (SZMORAD 2014).

14. 1. táblázat: Az európai odúköltő madárfajok áttekintése

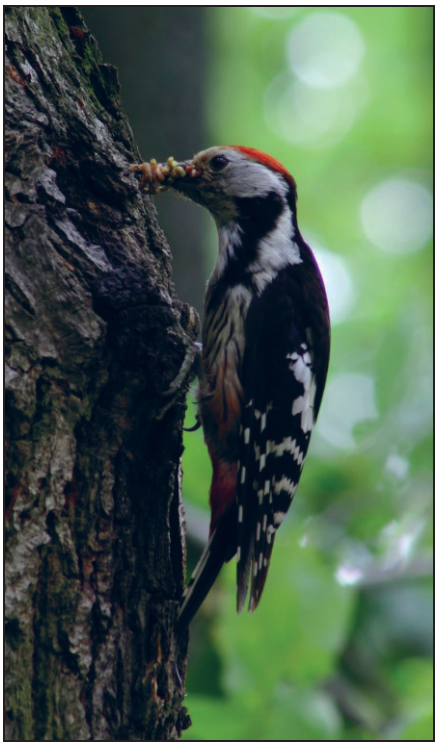
Tudományos név	Magyar név	Odú-készítő	Másodlagos odúlakó	Odú típusa	Hazai fészkelés	Holtfa-kötődés
ANSERIFORMES	Lúdalakúak					
Anas plathyrhynchos	tőkés réce		+	korhadásos és harkályodvak	+++	+
Bucephala clangula	kerceréce		+++	korhadásos és harkályodvak		
Mergus albellus	kis bukó		+++	korhadásos és harkályodvak		
Mergus merganser	nagy bukó		++	korhadásos és harkályodvak		
STRIGIFORMES	Bagolyalakúak					
Otus scops	füleskuvik		+++	korhadásos és harkályodvak	++	
Surnia ulula	karvalybagoly		+++	korhadásos és harkályodvak		++
Glaucidium passerinum	törpekuvik		++	korhadásos és harkályodvak	+	++
Athene noctua	kuvik		++	korhadásos és harkályodvak, épületek	+++	+
Strix aluco	macskabagoly		++	korhadásos és harkályodvak	+++	++
Strix uralensis	uráli bagoly		++	korhadásos és harkályodvak	++	++
Aegolius funereus	gatyáskuvik		++	korhadásos és harkályodvak	+	++
CORACIIFORMES	Szalakótaalakúak					
Coracias garrulus	szalakóta		++	korhadásos és harkályodvak	++	++
PICIFORMES	Harkályalakúak					
Jynx torquilla	nyaktekercs	+	+++	korhadásos és harkályodvak, ritkán odút készít	+++	+++
Picus canus	hamvas küllő	++	+	maga készítette odú, más harkályodvak	++	++
Picus viridis	zöld küllő	++	+	maga készítette odú, más harkályodvak	+++	+
Dryocopus martius	fekete harkály	+++	+	maga készítette odú	+++	++
Dendrocopos major	nagy fakopáncs	+++	+	maga készítette odú, más harkályodvak	+++	+
Dendrocopos syriacus	balkáni fakopáncs	+++	+	maga készítette odú, más harkályodvak	+++	+
Dendrocopos medius	közép fakopáncs	+++	+	maga készítette odú, más harkályodvak	++	+++
Dendrocopos leucotos	fehérhátú fakopáncs	+++	+	maga készítette odú, más harkályodvak	++	+++
Dendrocopos minor	kis fakopáncs	++	+	maga készítette odú, más harkályodvak	+++	+++

Jelmagyarázat: + ritkán előfordulhat; ++ jellemző; +++ legjellemzőbb, gyakori

A **14.1. táblázat** folytatása

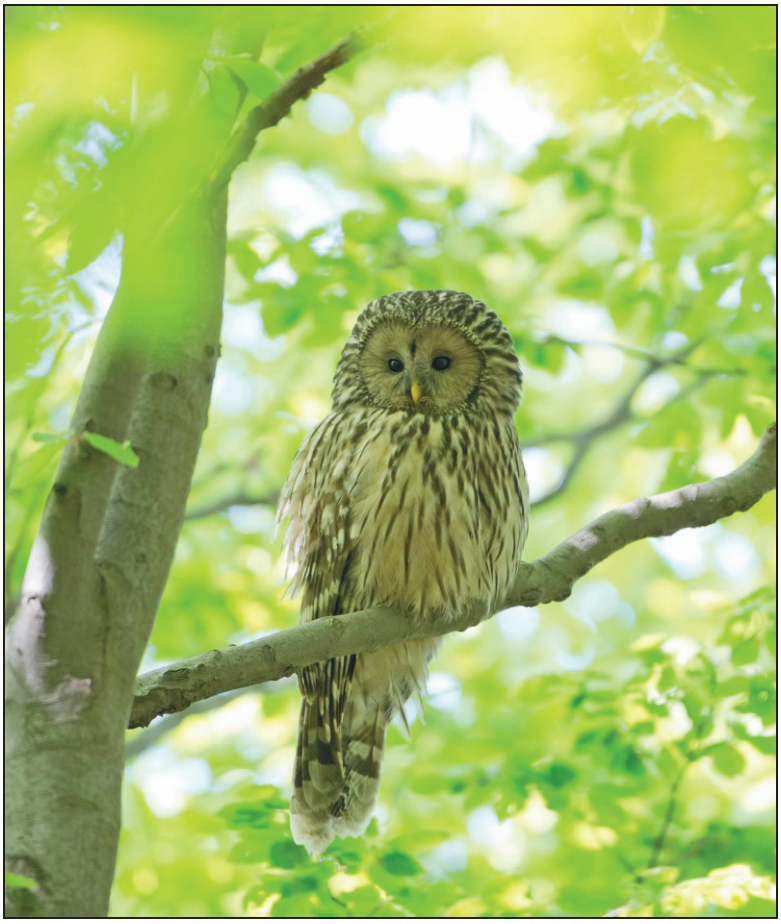
Tudományos név	Magyar név	Odú-készítő	Másodlagos odúlakó	Odú típusa	Hazai fészkelés	Holtfa-kötődés
PASSERIFORMES						
Erithacus rubecula	vörösbegy		+	korhadásos és harkályodvak	+++	+
Phoenicurus phoenicurus	kerti rozsdafarkú		++	korhadásos és harkályodvak	++	++
Phoenicurus ochrurus	házi rozsdafarkú		++	korhadásos és harkályodvak, épületek	+++	+
Muscicapa striata	szürke légykapó		++	korhadásos és harkályodvak	+++	++
Ficedula parva	kis légykapó		++	korhadásos és harkályodvak	++	++
Ficedula albicollis	örvös légykapó		+++	korhadásos és harkályodvak	+++	++
Ficedula hypoleuca	kormos légykapó		+++	korhadásos és harkályodvak	++	++
Cyanistes caeruleus	kék cinege		+++	korhadásos és harkályodvak	+++	+
Parus palustris	barátcinege		+++	korhadásos és harkályodvak	+++	++
Parus montanus	kormosfejű cinege	+	++	korhadásos és harkályodvak	++	+++
Parus cristatus	búbos cinege	+	++	korhadásos és harkályodvak	++	+++
Parus ater	fenyvescinege		+++	korhadásos és harkályodvak	++	++
Parus major	széncinege		+++	korhadásos és harkályodvak	+++	+
Sitta europea	csuszka		+++	korhadásos és harkályodvak	+++	++
Certhia familiaris	hegyi fakusz		+	korhadásos és harkályodvak, kéregrepedések	++	++
Certhia brachydactyla	rövidkarmú fakusz		+	korhadásos és harkályodvak, kéregrepedések	+++	++
Corvus monedula	csóka		+	korhadásos és harkályodvak, épületek	+++	+
Sturnus vulgaris	seregély		+++	korhadásos és harkályodvak	+++	+
Passer domesticus	házi veréb		+	korhadásos és harkályodvak, épületek	+++	+
Passer montanus (	mezei veréb		++	korhadásos és harkályodvak, épületek	+++	+

Jelmagyarázat: + ritkán előfordulhat; ++ jellemző; +++ legjellemzőbb, gyakori



14.1. kép (felül): Csuszka (*Sitta europea*) (©FT).
14.2. kép (alul balra): Nagy fakopáncs (*Dendrocopus major*) (©WD).
14.3. kép (alul jobbra): Közép fakopáncs (*Dendrocopus medius*) (©FT).

14.4. kép (felül balra): Seregély (*Sturnus vulgaris*) (©WD).
14.5. kép (felül jobbra): Barát cinege (*Parus palustris*) (©WD).
14.6. kép (alul): Széncinege (*Parus major*) (©FT).



14.7. kép (felül): Kis légykapó (*Ficedula parva*) (©SKA).
14.8. kép (alul): Uráli bagoly (*Strix uralensis*) (©SKA).

15. Emlősök és a holt fa

15.1. Kisemlősök és ragadozók

Rendes Nikoletta és *Csóka György*

A kistestű rágcsálóktól kezdve a medvékig számos emlősfaj kötődik a holtfához (BOBIEC és mtsai 2005; TÓTH 2010; MACIUCA és ROIBU 2012). Az odvakat, faüregeket használó emlősök általában éjszakai életmódot folytatnak (BUNNEL és mtsai 2002; STOKLAND és mtsai 2013), de nemcsak nappali búvóhelyként, hanem szaporodóhelyként is használják azokat. Az ilyen fajok közül azonban csak kevés képes kialakítani az üreget, járatot saját magának, így az elsődleges odúlakók által készített vagy az egyéb természetes módon (például korhadással) létrejött odvakra, üregekre vannak utalva. Becslések szerint a Földön ismert emlősök mintegy egyötöde használ odvakat (STOKLAND és mtsai 2013). A hazai fajok közül a pelék, a nyuszt, a vadmacska és a denevérek használják leggyakrabban a fák üregeit és odvait (CSÓKA és mtsai 2010).

A mogyorós pele *(Muscardinus avellanarius)* különböző, jellemzően faodvakban készített fészkekben szaporodik és telel. A kölykezőfészek általában a fatörzsön lévő odvakban található, a telelőfészek pedig a talajfelszínen, illetve akár a talajfelszín alatti üregekben. A nagy pele (*Glis glis*) leggyakrabban tölgyesekben fordul elő. A mesterséges fészekodúkat is gyakran elfoglalja. Ez valószínűleg főként azért történik, mert szabadon elfoglalható természetes eredetű odvak (főként harkályodvak) sokhelyütt nem állnak rendelkezésére. Ott, ahol akad megfelelő mennyiségű odú, ott a pelék ritkábban költöznek be a mesterségesekbe (JURCZYSZYN 2001). A szaporodásra és utódnevelésre szolgáló üregekben, odvakban gyakran több nőstény utódai együtt találhatók. Egyesek szerint ennek magyarázata az alkalmas odvak hiányában keresendő. A másik magyarázat a közeli rokon nőstények (anya és lánya) együttműködése, ami saját „vérvonaluk" sikerességét javíthatja (PILASTRO 1992). A nagy pele a mogyorós peléhez hasonlóan a talajfelszín alatti üregekben, gyakran csoportosan telel (MORRIS és mtsai 1992). A védett erdei pele (*Dryomys nitedula* – 15.1. kép) általában ágakra építi fészkét, de a természetes odvakat is szívesen elfoglalja. Magokat, rovarokat fogyaszt.

A nyuszt (*Martes martes*) optimális búvóhelyei a faodvak. Ezek híján más helyeket is elfoglal (kövek közötti üregeket, erdei építményeket stb.), ezek azonban sokkal kedvezőtlenebbek számára. A faodvak egyrészt jobb

védelmet biztosítanak a természetes ellenségek ellen, másrész jobb a hőszigetelésük, azaz csökkentik az energiaveszteséget, ami a kevéssé „energiahatékony" nyusztok szempontjából fontos szempont (BRAINERD és mtsai 1995; BIRKS és mtsai 2004). Skandináviában a nyusztok szaporodási és utódnevelési időszakban főként korhadó facsonkokat, illetve azok üregeit, téli búvóhelyként pedig inkább a föld felszíne alatti üregeket használják, amelyek a hideg ellen jobb védelmet biztosítanak (BRAINERD és mtsai 1995). A nyuszt megritkulásának okát egyébként többen éppen az öreg fák és alkalmas faodvak hiányában látják (BIRKS és mtsai 2004, 2005; MEINIG és BOYE 2009)

A vadmacska (*Felis silvestris*) búvóhelyként számos holtfához kötődő mikrohabitatot is használ (JEROSCH és mtsai 2010). Ilyenek például a kidőlt fák gyökértányérjai, földön fekvő üreges fatörzsek, korhadt tövű fák. A vadmacska megtelepedéséhez, illetve állományainak megmaradásához az ilyen élőhelyi elemek megfelelő mennyisége és változatossága alapvető jelentőségű.

A legtöbb hazai denevérfaj az év egy részében lakja a faüregeket, odvakat. Róluk az alábbiakban részletesebben is szólunk.

15.2. A holtfa és a denevérek

Dobrosi Dénes

15.2.1. A denevérek számára alkalmas búvóhelyek keletkezése

Az erdő a denevérek számára búvó-, pihenő-, szaporodó- és táplálkozóhely is. Általában minél idősebb és minél természetesebb egy erdő, annál több denevérfaj, annál nagyobb egyedszámban fordul elő benne. Az optimális állapot kialakulásához és fennmaradásához feltétlenül szükséges, hogy a sérült és pusztuló, vagy a már teljesen elhalt, korhadó fák is az erdő részei maradjanak, és onnan az erdőgazdálkodási beavatkozások során ne kerüljenek ki maradéktalanul. Az odúácsoló harkályok számára ugyanis a holtfa minimumfaktor, vagyis megfelelő mennyiségű holtfa nélkül nincs harkály az erdőben (CSÓKA és mtsai 2000). Ha pedig nincs harkály, akkor nincs, vagy nagyon kevés számú nyitott üreg keletkezik az erdő fáiban, s így búvó- és fészkelőhely nélkül marad sok odúlakó madárfaj (lásd a 14. fejezetet) és az odúlakó emlősök, köztük a denevérek is.

Holtfa nemcsak az egyes fák teljes pusztulásával jön létre, hanem feltisztulással, ág- illetve koronatöréssel vagy részleges koronapusztulással is,

ahol az elhaló farészek mind a harkályok éléskamráivá válnak. A részleges faelhalások és a természetes mechanikai sérülések révén olyan üregek, hasadékok keletkeznek, amelyek a denevérek számára ideális búvóhelyként szolgálnak. Ily módon tehát a holt faanyag megjelenésének kezdeti fázisa már a fiatal-középkorú erdőben is nagyon jelentős lépcső a denevérek számára. A fák törzsében, a gesztben, a kor előrehaladtával gyakran revesedés indul meg, ahol a farostok széthullanak, s így a törzsben üregek keletkeznek. A revesedést okozó gombafajok spórája kéregsebzésen keresztül vagy rovarok közreműködésével jut a fatestbe. Az üregek a kambium sérülése révén a külvilág felé kinyílhatnak, s ezzel az odúlakó fajok számára szabaddá válik a bejárás. Az odvak viharos szél, villám vagy egyéb mechanikai behatás során is kinyílhatnak a szabadba, a leggyakrabban azonban mégis a harkályok által vésett lyukakkal tárulnak ki, amikor ezek a madarak vagy költőüreget faragnak vagy táplálkozónyílást vésnek maguknak. Az erdőben tehát a fák öregedésével a fatörzsekben és a vastag ágakban az üregek száma rohamosan nő, ám ahhoz, hogy ezeket az üregeket az odúlakó állatok birtokba vehessék, szükség van a harkályok nyíláskészítő tevékenységére is. A harkályok pedig azokban az erdőkben élnek, ahol sok az álló és a fekvő holtfa, hiszen nagyrészt ezek biztosítják számukra a táplálékot.

A még élő fában lévő belső üregeket egyébként a kambium igyekszik lezárni. Ha kellően aktív ez a hegesedés, úgy külső behatás hiányában ezek a terek ismét bezáródhatnak. A bebúvónyílások „karbantartásáról" azonban a fakopáncsok illetve az odúlakó állatfajok egy része önállóan gondoskodik.

15.2.2. A denevérek holtfához kötődő búvóhelyei és búvóhely-foglalási szokásai

A bialowiezai „őserdőben" előforduló 13 denevérfajból 11-nek a nyári szállása holtfához kötődik. A további 2 faj pedig esetenként faodvakban is telelhet (BOBIEC és mtsai 2005). A Magyarországon regisztrált denevérfajok (jelenleg 28) túlnyomó része használja, illetve használná a holtfa által biztosított élőhelyeket (DOBROSI 1994; CSÓKA és mtsai 2000).

A denevérszállás egyaránt lehet élő és holtfában. A denevérek általában álló fában tanyáznak, de előfordul az is, hogy a fekvő holtfa üregei nyújtanak menedéket számukra. Ha tehetik, akkor a magasban húzódnak meg, hogy az éjszakai kirepülésük során a ragadozó emlősök (pl. a nyuszt) minél nehezebben tudják őket elkapni (RUCZYNSKI és BOGDANOWICZ 2005). A denevérek egy erdőn belül is gyakran változtatják pihenőszállásaikat, ezért nagyon fontos, hogy a közelben – úgy 100–200 méteren belül - több

alkalmas alternatív búvóhely kínálkozzon a számukra. A megfelelő búvóhelyekért sok odúlakó állatfaj folytat versenyt, és e fajok jó része nem is társul szívesen a denevérekkel, ezért gyakran el is űzik onnan őket. Az odúlakó madarak különösen április és május hónapokban erőszakosabbak az odúfoglalások során, de május második felétől, június elejétől kezdve – az első fészekaljak kirepülése után – sok faodú felszabadul. A tavaszi hónapokban a denevérek az alkalmi szállásokra – szűkebb hasadékokba, kéregelválások alá, a sok holtfa által kínált kisebb üregekbe – szorulnak ki, s ott várják az átmeneti időszak leteltét, amikor is náluk kezdődik meg a kölykezés. Az álló holtfa jelenléte ezért a kora tavaszi időszakban a denevéreknek nagyon fontos. Nyár derekán, a kölykök kirepülésének időszakában, amikor a denevérek szülőcsoportjai kezdenek felbomlani, szintén megnő a holtfa iránti igényük, ugyanis ekkor kisebb csoportokra szóródnak szét a kolóniák. Ilyenkor a nőstények szívesebben töltik a nappalt a kölykeiktől külön, egy közeli hasadékban, s csak az esti kirepüléskor keresik fel őket, hogy az éjszakai vadászatra együtt induljanak. Ebben az időszakban tehát szintén előnyös, ha az erdőben sok a száraz fa – s különösen az álló holtfa –, mert azok biztosítják a sok kis hasadékot, ahol a denevérek meghúzódhatnak.

Vannak denevérfajok (pl. a *Plecotus auritus*), amelyek ultrahangos tájékozódásukat is felhasználják a búvóhelyek után kutatva, míg mások (pl. a *M. daubentonii*) a fatörzseken mászva keresik azokat (RUCZYNSKI és mtsai 2009). Egyes denevérfajok még a búvóhelyet „szolgáltató" fafajok vonatkozásában is mutatnak némi preferenciát. A Bialowiezai Nemzeti Parkban végzett vizsgálatok eredményei (RUCZYNSKI és BOGDANOWICZ 2008) szerint a *N. noctula* a tölgyeket, a *N. leisleri* a tölgyeket és a kőriseket kedveli, de mindkét faj kerüli a gyertyánt és az égert. A denevérek bizonyos határok között képesek alkalmazkodni a környezeti változásokhoz, de a megfelelő mennyiségű és minőségű búvóhely mindenképpen nélkülözhetetlen a számukra. A korábban már említett „váltóodú" szükséglete miatt az idős facsoportok jelenléte sokkal előnyösebb nekik, mint egy-egy magányos idős fa (RUCZYNSKI és mtsai 2010). A denevérek gyakran választanak tisztások szélén, illetve kifejezetten magasan, kiemelkedő fákon lévő búvóhelyeket. Ez ugyanis megkönnyíti a ki- és berepülésüket (BOBIEC és mtsai 2005).

A következőkben néhány holtfához köthető jellemző búvóhely- típust ismertetünk. A búvóhely-preferencia kapcsán meg kell azonban jegyezni, hogy ismereteink meglehetősen korlátozottak, hiszen számos faj életmódját csak felületesen ismerjük.

Harkályodvak: Azokat az odvakat soroljuk ide, amelyeket a harkályok költő- vagy éjszakázó üregnek készítenek maguknak. A magyarországi 9 harkályfaj közül 8 ácsol üreget a fák törzsébe vagy ágaiba. Ezek a fajok évente ugyan csak egyszer költenek, de minden évben új költőüreget készítenek, sőt ezen felül akár több pihenőüreget is vájnak maguknak. Ezek a harkályodvak kezdetben csak lefelé üregesek, ám évek múltával az odú környezetében a fa gesztje a gombák révén rohamosan revesedni kezd, majd a farostok szétesésével az odú tágul. A felső, elkorhadó rétegek lehullanak az odú aljába, így az odú leginkább felfelé terjed. Ilyenkor nyílik meg a szállás a denevérek számára, amelyek elsősorban a nyílás fölötti tereket kedvelik. Hazai fajaink közül ilyen odvakat kedvel a nagyfülű denevér (*Myotis bechsteinii* – 15.2 kép). A Bialowiezai Nemzeti Park erdeiben a rőt koraidenevér (*Nyctalus noctula*) szinte kizárólag harkályok által készített odvakban tanyázik, míg a szőröskarú koraidenevér (*Nyctalus leisleri*) inkább elhalt fákon bekorhadás révén létrejött odvakban (BOBIEC és mtsai 2005).

Faragott nyílású faodvak: Ezeket az üregeket is a harkályok nyitják meg, de ezek az odvak a gombafonalak fabontása révén keletkeznek. Az üregek reves törmelékében rovarlárvák tenyésznek, amelyeket nagy igyekezettel bányásznak ki egyes harkályfajok. Ilyenkor a harkályok először csak szűk nyílást vágnak, hiszen hosszú nyelvükkel ki tudják húzni a lárvák egy részét, ám ha sok lárva van a korhadékban, akkor tágítják a nyílást, s szó szerint kibányásszák a törmeléket, amiből kicsemegézik a lárvákat. Ezeket az éléskamrákat rendszeresen látogatják a harkályok, s ezzel gyakorlatilag karbantartják ezeket az üregeket. Az ilyen nyitott üregekben pedig szívesen tanyát ütnek a denevérek.

Kirágott faodvak: A faodvakban szívesen laknak rágcsálók is, például különféle egerek és pelék. Ezek a kisemlősök az odú nyílását rendszeresen kirágják, hogy könnyen mozoghassanak ki és be. Gyakran nagyobbra is tágítják, mint amekkora a saját testüknek elég lenne, hiszen a raktározni kívánt eleség könnyebb becipelése is szempont náluk. A tágra nyitott járatok így már a denevérek bejutását is biztosítja. Az odúnyílásokat egyébként rovarok is tágíthatják, például méhek vagy darazsak. Különösen nyáron, a melegebb napokon jellemző, hogy a népes rovarkolónia a szükséges szellőzés érdekében serény nyílástágításba kezd.

Felhasadó üregek: A tavaszi aktív lombnövekedéskor gyakori az ágak vagy a törzsek megroppanása, széthasadása. Ugyanez történik viharok vagy villámcsapások idején is, vagy akkor, amikor egy fa rázuhan a szomszédos fára. Ilyenkor általában hasadékok vagy szilánkosan felszakadt sebek

keletkeznek a fatörzsön, melyeket hegesedéssel később igyekszik ugyan benőni a fa, de a sérülés nagy kiterjedése miatt általában ez a gyógyulás csak részleges lesz, s így nyitott üregek alakulnak ki. Ha ezek az üregek felülről zártak, a denevérek szívesen tanyát ütnek bennük.

Csavarodott faüregek: A fák koronájának formálódása során – főleg instabil állapot bekövetkezésekor – egyes ágak vagy akár a fatörzs is megcsavarodhat. Ilyenkor a külső szíjácsréteg gyakran meggyűrődik, s a nagyobb ráncok között üregek alakulhatnak ki. A törzs vagy az ágak térbeli növekedése révén ezek az üregek változnak, esetenként számuk akár nőhet is. Az ilyen üregeket szívesen használják búvóhelyül a denevérek.

Kéregelválások: Az alászorult, betegeskedő, vagy az idős, elhalóban lévő faegyedeken a legjellemzőbb ezek előfordulása. A vastagon parásodott kérgű fákon éveken, sőt akár évtizedeken át is a fán maradhat a fatestről leváló kéreghéj. A héj alatt kiváló búvóhelyet találnak maguknak a bőregerek, sőt egyes denevérfajok kifejezetten erre a búvóhelytípusra specializálódtak. A kéregelválásokat legfőképpen a nyugati piszedenevér (*Barbastella barbastellus* – 15.3. kép), a közönséges törpedenevér (*Pipistrellus pipistrellus* – 15.4. kép), a szoprán törpedenevér (*Pipistrellus pygmaeus*), a durvavitorlájú denevér (*Pipistrellus nathusii*), a szürke hosszúfülű-denevér (*Plecotus austriacus*) és a barna hosszúfülű-denevér (*Plecotus auritus*) foglalja el.

Ággöcsös bekorhadás: A feltisztuló törzsön keletkező ággöcsök időnként bekorhadnak. Amennyiben az itt bekorhadó részt a harkályok kivájják, úgy alkalmas odú alakulhat ki az odúlakó állatfajok számára. Ezeket az üregeket előszeretettel használják a denevérek is. Jellemző, hogy ezek a nyílások könnyen bezáródnak, tehát ha a harkályok vagy a rágcsálók nem elég intenzíven „koptatják a küszöböt", a szállás idővel bezárul.

Lárvajáratok: A fában telelő denevérek nemcsak csoportosan pihennek, hanem egyesével is. Ilyenkor célszerű szűk, jól szigetelt járatba húzódniuk az állatoknak, hogy nagy hidegben meg ne fagyjanak. A kis testméretű törpedenevérek (*Pipistrellus*-fajok) ilyen esetben akár lárvajáratokba is behúzódhatnak. Különösen a füzekben élősködő nagy farontólepke (*Cossus cossus*) lárvajáratai lehetnek alkalmas telelőzugok, főleg, ha a harkályok még egy kicsit tágították is ezeken a járatokon.

Tágas odúlakás: Gyakran tőkorhadást követően, több évtized leforgása alatt, öreg fákban olyan nagy kiterjedésű üreg is keletkezhet, amely az odú aljától indulva akár tíz méter magasságba is felcsúcsosodhat. Ezek a magas

boltozatú üregek általában nemcsak a tőnél, hanem fentebb is kisebb nyílásokkal, ablakokkal nyitnak a külvilág felé. Különösen a fekete nyárra, a fehér fűzre, a kocsányos és kocsánytalan tölgyre illetve a bükkre jellemző ez a nagy méreteket öltő odvasodás. Sajnos kevés ilyen hatalmas odvas fa található manapság a magyar erdőkben, mert ezeket a betegnek titulált fákat már a nevelővágások során kitermelik. Pedig ezek valaha a legfontosabb kölykező szállásai lehettek az erdőlakó denevéreknek. A tágas odúlakások megléte a kis patkósorrú-denevér (*Rhinolophus hipposideros*), a csonkafülű denevér (*Myotis emarginatus*), a hegyesorrú denevér (*Myotis blythii*), a közönséges denevér (*Myotis myotis*) és a tavi denevér (*Myotis dasycneme*) számára a legfontosabb. Ezek a fajok ugyanis csak a tágas üregekben tudnak kedvezően nagy létszámú kölykező csoportokat kialakítani.

A 15.1. táblázatban összefoglaljuk a rendelkezésre álló információt arra vonatkozóan, hogy a denevérek milyen természetes üregeket használnak, és ezek közül az egyes fajok melyeket részesítik előnyben. Ha hiányosak is az ilyen irányú ismereteink, az mindenképpen nyilvánvaló, hogy a különböző fajok meglehetősen különböző búvóhelyeket használnak. Ez pedig egyértelműen alátámasztja azt a más szaproxilofil élőlénycsoportoknál is említett tényt, hogy az erdei holt faanyag mennyiségén túlmenően, a különböző, változatos megjelenési formák megléte is fontos.

15.1. kép: Erdei pele (*Dryomys nitedula*) (©FT).

15.1. táblázat: Az erdőlakó denevérek által szívesen választott búvóhelytípusok
(+++: legjellemzőbb előfordulási hely; ++: alternatív szállás; +: ritkán előfordulhat; szürke kiemelés: hazai megfigyelés is van)

Tudományos név	Magyar név	Tágas odúlakás	Lárva-járatok	Kéreg-elválás	Harkályodú, kirágott faodú, ággöcsös bekorhadás, stb.
Barbastella barbastellus	nyugati piszedenevér	+	+	+++	++
Eptesicus serotinus	közönséges késeidenevér	++		+	+++
Myotis alcathoe	nimfadenevér	++		++	+++
Myotis bechsteinii	nagyfülű denevér	++		+	+++
Myotis blythii	hegyesorrú denevér	+++			+
Myotis brandtii	Brandt-denevér	++		++	+++
Myotis dasycneme	tavi denevér	+++		+	++
Myotis daubentonii	vízi denevér	++		++	+++
Myotis emarginatus	csonkafülű denevér	+++		++	+
Myotis myotis	közönséges denevér	+++			+
Myotis mystacinus	bajuszos denevér	+		+	+++
Myotis nattereri	horgasszőrű denevér	++		+	+++
Nyctalus leisleri	szőröskarú koraidenevér	++		+	+++
Nyctalus noctula	közönséges koraidenevér	++		+	+++
Pipistrellus kuhlii	fehérszélű törpedenevér	+		++	+++
Pipistrellus nathusii	durvavitorlájú törpedenevér	+		+++	++
Pipistrellus pipistrellus	közönséges törpedenevér	+	+	+++	++
Pipistrellus pygmaeus	szoprán törpedenevér	+	+	+++	++
Plecotus auritus	barna hosszúfülű-denevér	+	+	+++	++
Plecotus austriacus	szürke hosszúfülű-denevér	+	+	+++	++
Rhinolophus hipposideros	kis patkósorrúdenevér	+++			
Vespertilio murinus	fehértorkú denevér	+		+	+++

15.2. kép (felül): Nagyfülű denevér (*Myotis bechsteinii*) (©DD).
15.3. kép (alul): Nyugati piszedenevér (*Barbastella barbastellus*) (©DD).

15.4. kép (felül): Közönséges törpedenevér (*Pipistrellus pipistrellus*) (©DD).
15.5. kép (alul balra): Több denevér faj által búvóhelyként kedvelt kéregleválás kocsányos tölgyön (©DD).
15.6. kép (alul jobbra): „Többszintes odúlakás” (©DD).

16. A korhadó faanyag szerepe az erdei növények biodiverzitásában

Ódor Péter

16.1. A holtfán élő növények főbb csoportjai

A holtfához kötődő élet jelentős része a fa belső, korhadó anyagában zajlik, ezt furkálják a rovarok és atkák, ebben fejlesztik micéliumaikat a gombák. Felszíne azonban aljzatként szolgál számos fotoszintetizáló szervezetnek is, így megjelenhetnek rajtuk edényes növények, mohák, zuzmók és algák. A holtfákon megjelenő edényes növények a páfrányok (*Monilophyta*), a fenyőfélék (*Pinophyta*) és a zárvatermők (*Magnoliophyta*) törzsébe tartoznak (PODANI 2007), funkcionális szempontból viszont a fás növények újulatát és a lágyszárúakat érdemes megkülönböztetni.

A zuzmókat csak funkcionális szempontból lehet egységes csoportként kezelni: mindannyian gombák és algák tartós szimbiózisa során létrejött organizmusok. Mivel esetükben egyedül a gombapartner képes ivaros szaporodásra, jelenleg nem kezelik őket önálló rendszertani egységként, hanem a gombák rendszerébe sorolják őket, hivatalos nevük lichenizált gombák. A gombapartner alapján legtöbb fajuk az aszkuszos gombákhoz tartozik (*Ascomycota*), de vannak bazídiumos gombapartnerrel (*Basidiomycota*) rendelkező zuzmók is. Az algapartner a legtöbb zuzmó esetében a zöldalgák törzséhez (*Chlorophyta*) tartozik, de a kékbaktériumok (*Cianobacteria*) is képezhetnek zuzmókat. Szerveződésüket tekintve lehetnek az aljzathoz szorosan rögzülő kéregtelepű zuzmók (16.1. kép), lazán kapcsolódó, lapított lombos telepű zuzmók, és az aljzattól elálló bokros telepű zuzmók (16.2. kép). Különleges formát képeznek a kéreg- és lombos telepű zuzmók közötti átmenetet jelentő pikkelytelepű zuzmók, és a kéregtelepű zuzmókhoz tartozó, az aljzatból kiemelkedő fejecskéket képező tűzuzmók. A zuzmók felépítéséről és rendszertanáról bővebben olvashatunk FARKAS (2007) könyvében.

Szárazföldi körülmények között elsősorban zöldalgák jelenhetnek meg önállóan a holtfák felszínén, vízi körülmények között azonban szinte az összes bentikus (szilárd aljzaton megtelepedő) algacsoport képes kolonizálni a holtfákat, valamint mikroszkopikus vastagságú filmréteg formájában különböző baktériumok is meg tudnak jelenni a felszínükön.

A holtfákon nagy tömegben találkozunk mohákkal, amelyek szintén nem képeznek egységes rendszertani csoportot. Párhuzamos evolúciójuk miatt önálló törzsként kezelik a májmohákat (*Marchantiophyta* vagy

Hepatophyta), a lombosmohákat (*Bryophyta*) és a becős mohákat (*Anthocerotophyta*, ez utóbbiak nem fordulnak elő holtfán). A májmohák vagy telepeket, vagy száras-leveles formákat képeznek (16.3. kép), amelyek többnyire az aljzathoz szorosan tapadó bevonat formájában jelennek meg. A lombosmohákra többnyire száras-leveles forma a jellemző, amelyek előfordulhatnak felálló gyepekben, párnákban, de gyakran az aljzattal párhozamosan növő, ahhoz lazán kapcsolódó, elágazó szövedéket (16.4. kép), vagy szorosabban letapadó bevonatot is képeznek (ORBÁN 1999; GOFFINET és SHAW 2009).

Funkcionálisan az algákat, zuzmókat, mohákat összeköti közös poikilohidrikus vízháztartásuk, vagyis hogy a vizet és a tápanyagokat teljes testfelületükön veszik fel, nincs önálló belső vízszállító rendszerük, a víz szabadon elpárolog a testükből (képesek kiszáradni), de víz hatására rövid időn belül helyreáll az életműködésük (kiszáradástűrők, PROCTOR 2009). Részben e tulajdonságuk miatt kerülhetnek e kriptogám növények előnybe a földben gyökerező edényesekkel szemben a szilárd aljzatokon (mint a fakéreg, sziklák, korhadó faanyag). Ezek a növények nem csak a puha, korhadt faanyagon képesek megjeleni, hanem már az élő fák kérgét is kolonizálják (ezeket hívjuk kéreglakó, vagy epifiton közösségeknek). Mivel a holtfán a korhadás korai állapotaiban még a kéreg is jelen van, a holtfán megjelenő kriptogámok között találunk kéreglakó és korhadéklakó (epixyl) fajokat is. A korhadó fákon találkozunk specialista epifiton és epixyl fajokkal (amelyek kizárólagosan vagy kérgen, vagy korhadékon fordulnak elő), de a legtöbb faj e tekintetben opportunista, vagyis többféle aljzaton megjelenhet.

A korhadéklakó általános értelemben a szaproxyl kifejezésnek feleltethető meg, az epixyl teljesen pontosan ezen belül „a korhadék felszínén lakót" jelent, de mivel ez elég furcsán hangzik egy szövegben, ezt is korhadéklakóként használjuk.

Gyakori, hogy egyes fajok kérgen és korhadékon is előfordulnak, de kéreglakó fajok gyakran megjelennek sziklákon is, illetve egyes korhadékon megjelenő növény talajon is előfordul.

16.2. Holtfák szerepe az edényes növények biodiverzitásában

Ha az edényes növények és a holtfa közötti összefüggéseket keressük az erdőökológiai szakirodalomban, nagyon hamar feltűnik, hogy lágyszárúakra vonatkozó publikációkat alig találunk, ezzel szemben cikkek sokasága foglalkozik a fásszárúak felújulása és a holtfa összefüggéseivel. Ennek az a magyarázata, hogy egyes fafajok sokkal nagyobb valószínűséggel csíráznak a

korhadó faanyagon, mint a talajon, ezáltal a holtfának kiemelt jelentősége van e fafajok regenerációjában. Ezt hívják dajkafa („nurse log") jelenségnek, és mivel elsősorban tűlevelű fafajokra jellemző, különösen a boreális (tajga) zónában és a magashegységi tűlevelű erdők zónájában találkozhatunk vele (HARMON és mtsai 1986). Megfigyelhető még e jelenség a gyakran elárasztott ártéri erdőkben, ahol a holtfa sokkal biztosabb aljzatot nyújt a felújuláshoz, mint a gyakran bolygatott talaj (TITUS 1990). Mivel e könyvben ezt a témakört egy külön fejezet tárgyalja (17. fejezet), ezzel itt részletesen nem foglalkozunk.

A lágyszárú közösségre a holtfa közvetlen hatása kicsi, eddig nem mutattak ki olyan lágyszárú növényfajt, amely specialista módon kötődne a holtfához. Preferenciát is nagyon kevés fajnál találtak, elsősorban páfrányoknál, pl. egy észak-amerikai vizsgálatban egy pajzsikafaj elsősorban a korhadó fákon volt megtalálható (MCGEE 2001). A holtfa által biztosított viszonylag nedves mikroélőhely a páfrányok esetében nemcsak a kifejlett növény esetében jelentős, hanem ideális életfeltételeket teremt a páfrány előtelepek fejlődéséhez (amely funkcionálisan és kinézetében is leginkább egy telepes májmohára emlékeztet). Az erdei lágyszárúak általában csak a már puha faanyaggal jellemezhető, előrehaladott korhadási állapotokban tudják kolonizálni a holtfát, amelyen a lágyszárúak fajszáma és borítása a korhadással folyamatosan nő (LEE és STURGESS 2001a,b; ÓDOR és mtsai 2004). Bár a holtfák lágyszárú közössége az erdőtalajon már jelenlevő fajkészletből „építkezik", a rajtuk megjelenő közösség összetétele eltér a talajszint növényzetétől, különösen a kolonizáció elején (a közepes korhadási állapotokban, LEE és STURGESS 2001a,b; ZIELONKA és PIATEK 2004). Először a viszonylag kis termetű, apró magvakkal, vagy egyéb vegetatív képletekkel terjedő, árnyéktűrő lágyszárúak jelennek meg a holtfán (16.5. kép), tömegességük, gyakoriságuk többnyire folyamatosan nagyobb ezen az aljzaton, mint a talajszinten (LEE és STURGESS 2001a,b; ZIELONKA és PIATEK 2004). Hazai bükköseinkben ilyen faj például az erdei madársóska, a nehézszagú gólyaorr, vagy a különböző páfrányok (pl. hölgypáfrány, ÓDOR és mtsai 2004, 16.6. kép). Később egyre nagyobb arányban jelennek meg az indákkal, felszínközeli rhizómákkal klonálisan jól terjedő lágyszárúak (pl. szagos müge, kerek repkény). A talajszinthez képest a füvek, sások, nagytermetű lágyszárúak kevésbé sikeresek a korhadó fákon. Bár aljzat szempontjából nem tekinthető holtfának, a holtfák képződésekor finom léptékű felszíni bolygatások jelen(het)nek meg az erdőtalajon. A kidőlt fák gyökerei tányérokat, gödröket, dombokat hoznak létre. A finom bolygatások, és az ezekhez kapcsolódó mikroélőhelyek jelentősége nagy az erdei lágyszárúak szempontjából, hiszen e nyers talajfelszínnel borított mikroélőhelyeken teljesen más fajok jelenhetnek meg, mint az avarral

borított erdőtalajon (SCHAETZL és mtsai 1989). Emellett meg kell említeni a holtfa egyéb indirekt hatásait, amelyek befolyásolják az erdők lágyszárú szintjét. A holtfa hosszú távú tápanyagraktárnak tekinthető, a benne felhalmozódó gombák és rovarok révén a korhadt faanyag az erdőtalajnál jelentősebb nitrogén- és foszforforrásnak tekinthető. A tápanyag-felhalmozódás mellett a korhadó faanyag porózus tulajdonságai miatt a holtfák környékén nedvesebb, párásabb mikroklíma jellemző, amely (a dőlések során keletkező koronahiányok miatt) gyakran kedvező fényviszonyokkal is párosul. Ezek mind hozzájárulnak egy változatosabb, térben heterogén lágyszárú szint kialakulásához (STANDOVÁR és mtsai 2006). Emellett van még a holtfának egy viszonylag kevéssé feltárt hatása az aljnövényzetre: mérsékelni képes a nagytestű herbivórok rágását, mivel a holtfa a rajta és a körülötte megjelenő növények körül egyfajta fizikai akadályt képez (különösen ha több törzs borul össze egy-egy bolygatáshoz köthetően, BOBIEC és mtsai 2005). A lágyszárúak szempontjából még nagyobb jelentősége lehet a korhadó faanyagnak a gyakran elárasztott ártéri és láperdőkben, mint a mezofil erdőkben. Az elárasztásból adódó gyakori bolygatásokat csak a nedves erdei (mocsári, lápi) elemek képesek elviselni, a mezofil jellegű fajoknak egyedül a holtfán van túlélési esélye.

Összességében elmondható, hogy a korhadó faanyag az erdei lágyszárúak esetében nem biztosítja egy a talajszinttől teljesen eltérő közösség kialakulását, azonban nagymértékben hozzájárul az erdő aljnövényzetének változatosságához.

16.3. Holtfa szerepe az erdei moha- és zuzmóközösségekben

Bár a mohák és a zuzmók rendszertanilag igen távol vannak egymástól, egy fejezetben tárgyaljuk őket, mivel gyakran közösen képeznek gyepeket a korhadó fák felszínén és hasonló tényezők határozzák meg előfordulásukat. Mindkét csoportra jellemző, hogy az edényes növényekkel ellentétben számos fajuk kifejezetten a fán, illetve a korhadékon élő életformához adaptálódott, vagyis specialista kéreglakó és korhadéklakó fajok jelennek meg közöttük. SPRIBILLE és mtsai (2008) áttekintése alapján Észak-Amerika és Európa boreális régiójában összesen 1271 zuzmófaj fordul elő fán, ennek 57%-a tekinthető specialista epifitonnak, 10%-a specialista epixylnek és 33%-uk opportunista az aljzat szempontjából (vagyis kérgen, korhadékon illetve más aljzatokon egyaránt előfordul). A különböző aljzat-specificitású fajcsoportok között eltér a különböző növekedési formák aránya: a specialista epixyl fajok között főleg kéregzuzmókat és tűzuzmókat (vagyis

többnyire kistermetű mikrozuzmókat) találunk, míg a kéreglakó és opportunista fajok között fordulnak elő a nagyobb termetű lombos és bokros zuzmók. Az epixylek esetében nagyobb az ivarosan szaporodó formák aránya. A mohák esetében a különböző aljzat-specificitású fajok megállapításánál DIERSSEN (2001) munkájára támaszkodhatunk, amely az összes európai mohafaj esetében igyekszik jellemezni azok ökológiai igényeit. Ez alapján az 1276 európai lombosmoha fajból 176 fordul elő fán, ezek közül 43 tekinthető specialista epifitonnak, 8 specialista epixylnek és 125 faj opportunista. A 403 európai májmohából 81 fordul elő fán, ebből 20 specialista epixyl, 8 specialista epifiton, a többi opportunista. Vagyis a májmoháknál a specialista korhadéklakó fajok száma (és aránya) jóval magasabb, mint a lombosmoháknál. Az igazából nem tisztázott, hogy milyen fiziológiai mechanizmusok okozzák, hogy egy faj csak korhadékon tud megjelenni, egy másik pedig többféle aljzaton is sikeres. Bár vannak funkcionális eltérések a specialista epixylek és az opportunisták csoportjai között, teljesen hasonló felépítésű mohákat bőven lehet találni mindkét csoportban. Mindenesetre e kriptogám csoportoknál a holtfa jelenléte nagymértékben megnöveli (pontosabban a holtfa hiánya lecsökkenti) a biodiverzitásukat, hiszen esetükben egy specialistákból és opportunista fajokból álló közösség kötődik e szerkezeti elemhez.

Az magától értetődő, hogy a gazdálkodás alatt álló erdőkben a holtfa mennyisége jóval kisebb, mint a természetes referenciaként tekinthető erdőkben. Természetes referenciának azokat az erdőket tekintjük, amelyekben régóta a természetes bolygatási folyamatok uralkodnak, az emberi hatások minimálisak. Ez leginkább az angol „old-growth" kifejezésnek feleltethető meg, amely alapvetően az erdő természetes folyamatokra utaló szerkezeti jellemzői alapján definiálható, míg az őserdő (pristine forest, virgin forest) kifejezések az emberi hatások kizárásának történeti bizonyítékait igénylik. Magyarországon a természetes erdő, természetközeli erdő kifejezések ennél sokkal tágabban értelmezettek, sokan ide sorolnak jelenleg is (vagy a közelmúltban még) gazdálkodás alatt álló erdőket, ezért használjuk a rosszabbul hangzó „természetes referenciát" e kifejezések helyett.

A holtfa mennyisége a gazdasági erdőkben sok esetben gyakorlatilag nulla, még az elsődlegesen természetvédelmi rendeltetésű gazdasági erdőkben is többnyire a természetes referencia 1-20%-át éri el. A holtfa mennyiségével a kötet 21. fejezete külön foglalkozik, s további áttekintésre javasolható még SIITONEN (2001), HARMON és mtsai (1986), BOBIEC és mtsai (2005) és CHRISTENSEN és mtsai (2005) munkája is. Rengeteg olyan tanulmánnyal találkozhatunk, amely a természetes referencia és a gazdasági erdők moha- és zuzmóközösségeit hasonlítja össze különböző biomokban

és erdőtípusokban (SÖDERSTRÖM 1988a; ANDERSSON és HYTTEBORN 1991; LESICA és mtsai 1991; ÓDOR és STANDOVÁR 2001; STANDOVÁR és mtsai 2006; PAILLET és mtsai 2010; NASCIMBENE és mtsai 2013). Ezek alapján általánosan elmondható, hogy a gazdasági erdőkben a holtfa hiánya miatt e közösségek jelentős mértékben elszegényedtek, a specialista epixyl fajok hiányoznak, a moha- és zuzmóközösség szerkezete nagymértékben leegyszerűsödött, biodiverzitása lecsökkent. A holtfa hiánya miatt e közösségek egy jelentős szegmense eltűnt erdeinkből, illetve visszaszorult a kis kiterjedésű, izolált, referenciának tekinthető állományokba. Ez az elszegényedési folyamat az epixyl fajok regionális visszaszorulásában is megjelenik, számos ilyen növényt találunk a különböző országos, illetve kontinentális léptékű vörös listákon a kihalással veszélyeztetett fajok között (ECCB 1995; PAPP és mtsai 2010) – ilyen például a hazánkban még egy-két állományban előforduló, törvényesen védett zöld koboldmoha (*Buxbaumia viridis*, vagy a felálló hegyesmájmoha (*Lophozia ascendens*). Az alábbiakban tekintsük át, hogy milyen tényezők határozzák meg a holtfán megjelenő moha- és zuzmóközösségek szerkezetét, faji összetételét és diverzitását.

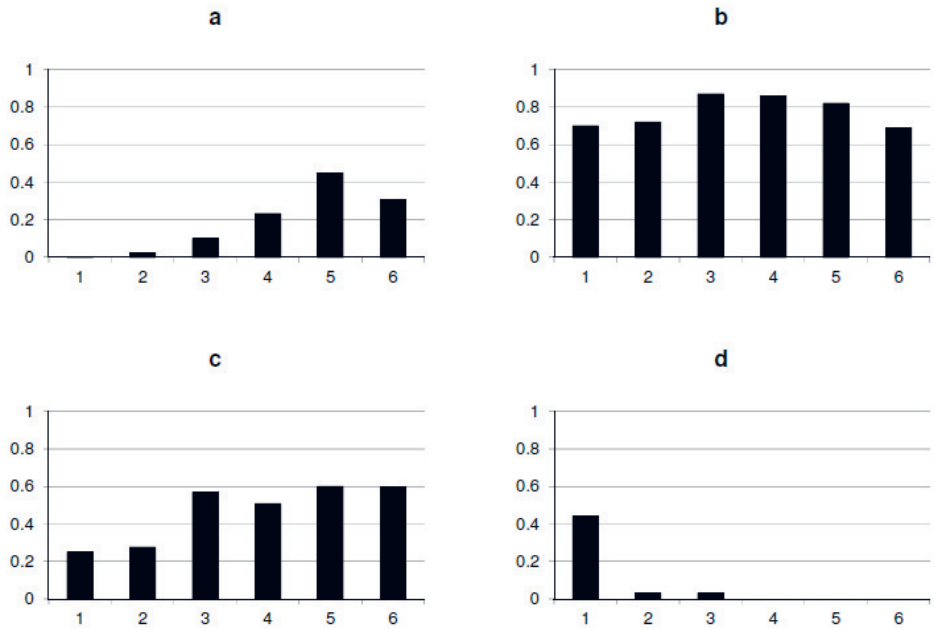
Ha egy erdőállományon belül megvizsgáljuk a korhadó fákon megjelenő moha- és zuzmóközösséget, a legfeltűnőbb tényezőnek a korhadási állapot bizonyul. Már az élő fákat kolonizálják a kéreglakó közösségek, amelyek folyamatosan jelen vannak a kidőlt fákon is mindaddig, amíg kéreg borítja őket. A kéreg leesése után a lassan puhuló korhadó faanyagon jelennek meg az epixyl fajok (16.3. és 16.4. kép), amelyek a korhadás végső stádiumában átadják helyüket a talajlakó moháknak és edényes növényeknek (16.6. kép). A korhadás utolsó fázisai némiképp eltérnek a tűlevelű fák által uralt és a lombos erdők esetében. A tűlevelű erdőkben a talajt egy többé-kevésbé zárt mohaszőnyeg borítja, emiatt a korhadás előrehaladtával a talajlakó mohák beborítják a fa felszínét. A lombos erdőkben a lombavar gátolja a talajlakó mohaszint kialakulását, ezért a fák elkorhadása után a talaj lágyszárú aljnövényzete válik uralkodóvá. A korhadó fákon a specialista fajokon kívül folyamatosan jelen vannak az opportunista fajok, amelyek széles aljzat-specificitásuk miatt a korhadás változatos állapotait tudják kolonizálni (kéreg, korhadó faanyag, talaj), sőt gyakran ezek a közösség domináns növényei. A fent leírt folyamat az elsődleges szukcessziónak egy szép példája: propagulum-mentes aljzaton, több közösség átalakulása során megfigyelhető irányult változás. A különböző esettanulmányok a fajok, illetve a közösségek korhadási fázisokhoz viszonyuló preferenciájával írják le ezt a folyamatot. Korhadási fázisokkal lehet viszonylag egyszerűen leírni a korhadó törzsek korhadási állapotát, sorba rendezhető diszkrét állapotokba sorolva azokat, terepen könnyen megállapítható szerkezeti jellemzők (pl. kéregborítás, faanyag puhasága, repedezettsége, töredezettsége, a körvonal

alakja) alapján. Természetesen a szakirodalomban sok ilyen rendszert találhatunk, amely fafajtól, erdőtípustól függően eltér. Általában 3-8 fázist szoktak megkülönböztetni, ahol a legkisebb érték a frissen kidőlt (elhalt) törzseket jelenti, a legnagyobb pedig a már szinte felismerhetetlenségig elkorhadtat. A korhadást követő szukcessziót sok biomban és erdőtípusban leírták, a legtöbb tanulmány a boreális (tajga) és a mérsékelt övi lombos erdők zónájából származik (McCollough 1948; Raschendorfer 1949; Fehér és Orbán 1981; Söderström 1988b; McAlister 1997; Ódor és van Hees 2004; Kushnevskaya és mtsai 2007). Hazai bükkösök esetében ezt reprezentálja az 16.1. és a 16.2. ábra. Az első ábrán egy specialista epixyl, egy indifferens, egy preferenciális epixyl és egy specialista epifiton előfordulási valószínűsége látható különböző korhadási fázisokban. A specialista epixyl fajok onnantól kezdve kezdenek megjelenni a törzseken, amikor már megtalálható rajtuk a puha, korhadt faanyag (harmadik-hatodik korhadási fázis). Az utolsó stádiumban gyakoriságuk csökken, mivel a faanyag jelentős része addigra eltűnik, az aljzat a talajba süllyed, és edényes növények borítják. A specialista kéreglakók csak addig tudnak megjelenni a holtfán, amíg azon megtalálható a kéreg (elsősorban az első korhadási fázisban). Az opportunista fajok közül megkülönböztetjük azokat, amelyek gyakorlatilag ugyanakkora valószínűséggel fordulnak elő minden korhadási fázisban (indifferens fajok) és azokat, amelyek statisztikailag preferálják a későbbi korhadási fázisokat, de jelenlétük nem olyan kizárólagos, mint a specialista epixylek esetében. A természetes referenciának tekinthető hazai erdőkben elsősorban az indifferens és preferenciális epixyl fajok tömegesek a holtfákon, a specialista epixyl mohák inkább a boreális erdőkben és a magashegységi lucosokban, jegenyefenyves bükkösökben tömegesek (elsősorban mikroklimatikus okok miatt). Hazai bükkösökre vonatkozóan, a fajok egyéni korhadási fázis preferencia alapján képzett csoportjait mutatja be a 16.2. ábra, sematikusan jelezve azok előfordulási valószínűségét a különböző korhadási állapotokban.

Még mindig egy-egy erdőállományon belül maradva, más közösségeket találunk a különböző holtfa-típusokon: facsonkokon, tuskókon és a fekvő holtfán. A holtfa különböző megjelenési formáiról a 4. és 5. fejezetben találunk további információkat.

A fent leírt korhadási fázisokat követő szukcesszió elsősorban a fekvő törzseken figyelhető meg. A csonkokon, tuskókon álló helyzetükből adódóan a fekvő törzseknél szárazabb, melegebb és fényben gazdagabb viszonyok jellemzőek. Ezeken előnyösebb helyzetben vannak a zuzmók, amelyek jobban tudnak alkalmazkodni a szárazabb viszonyokhoz, és fényigényesebbek, mint a mohák (Nascimbene és mtsai 2008; Ódor és mtsai 2013; Nascimbene és mtsai 2014; 16.1. és 16.2. kép). Árnyasabb,

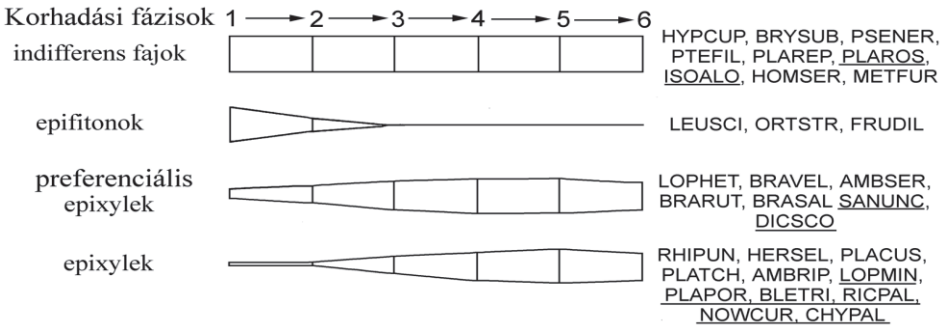
párásabb viszonyok között a mohák a zuzmókat többnyire túlnövik, pl. boreális lucosokban a gazdasági erdőkben visszamaradó tuskók vágásfelületét csak 4–20 éves korig képesek beborítani a zuzmók: az első négy év a kolonizációhoz szükséges időszak, 20 év után pedig kiszorítják őket a mohák (CARUSO és RUDOLPHI 2009; SVENSSON és mtsai 2013).



16. 1. ábra (ÓDOR és VAN HEES 2004 alapján): Különböző mohafajok várható előfordulási valószínűsége a korhadó fatörzsek különböző korhadási fázisaiban Vízszintes tengely, 1: frissen kidőlt, 6: teljes mértékben korhadt). a: specialista epixyl mohafaj (*Herzogiella seligeri*), b: indifferens mohafaj (*Hypnum cupressiforme*), c: preferenciális epixyl mohafaj (*Brachythecium velutinum*), d: specialista kéreglakó májmoha (*Frullania dilatata*)

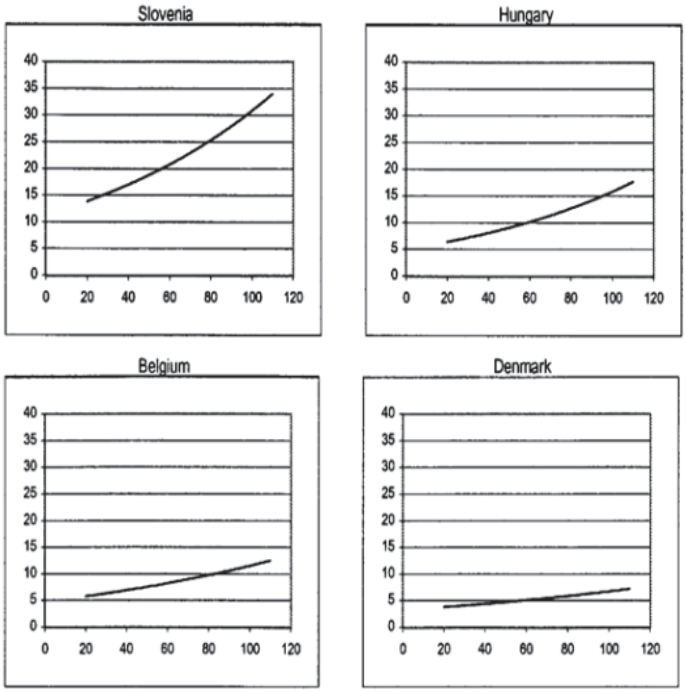
Továbbra is az állományon belül ható tényezőket feltárva, megfigyelhető a fák méretének a hatása, amely viszont a korhadási állapoténál többnyire kisebb. Vannak fajok, amelyek csak a nagyméretű fákon képesek megjelenni, mások a vékonyabb törzseket, ágakat is benövik. Emiatt a legtöbb állományban pozitív összefüggést találunk a törzsön megfigyelt fajszám és a törzs mérete (átmérője vagy térfogata) között (ÓDOR és VAN HEES 2004; ÓDOR és mtsai 2006; NASCIMBENE és mtsai 2009; 16. 3. ábra). Ez a jelenség mind a korhadó fákon, mind az élő fákon megjelenő epifiton közösségeknél megtapasztalható. A fajszám-terület összefüggés az ökológia egy jól ismert jelensége, ebből adódóan pusztán neutrális viszonyokat feltételezve is elvárható, hogy a nagyobb fákon (a

nagyobb felület miatt) több faj jelenjen meg. A korhadéklakó közösségek esetében azonban ennél többről van szó. A nagyméretű fákat preferáló fajok terjedőképessége többnyire viszonylag gyenge, általában rosszabbul szállítódó, vegetatív szaporítóképletekkel, vagy viszonylag nagyméretű spórákkal kolonizálják a fatörzseket. Ez a kolonizáció egy sztochasztikus (véletlenszerű) folyamat, vagyis minél hosszabb idő áll a faj rendelkezésére a kolonizációhoz, annál nagyobb a valószínűsége, hogy az bekövetkezik. A korhadó faanyag, mint aljzat élettartama véges, azonban a nagyobb méretű fákon a kolonizálható időszak jóval hosszabb, hiszen lassabban korhadnak el. A vékony ágak anélkül „tűnnek el" (süllyednek a talajba, vagy növik be a talajlakó növények), hogy a korhadéklakó fajoknak ideje lenne kolonizálni őket. Ennek a „kolonizációs idő" hatásnak a meglétét szépen bizonyították azok a vizsgálatok, ahol külön tudták kezelni a fák méretének és korának hatását a rajtuk megjelenő kriptogám közösségre, kimutatva a kor mérettől független diverzitásnövelő hatását (FRITZ és mtsai 2008). A nagyobb fákon megfigyelhető nagyobb fajgazdagság azonban azok nagyobb mikroélőhely-gazdagságával is összefügg. Egy nagyobb fán egyszerre több korhadási állapot, speciális mikroélőhely lehet jelen, megnövelve az epixyl közösség fajszámát. Emiatt nagyon lényeges a nagyméretű fák biztosításának jelentősége az erdőkben, mert ezeken olyan fajok tudnak megjelenni, amelyek a vékonyabbakon nem. Igazán fajgazdag korhadéklakó közösség csak a nagyméretű korhadó törzseket is tartalmazó erdőkben maradhat fenn, ezért ezek megmaradt állományainak megőrzése kulcskérdés a természetvédelem számára. Ugyanakkor más vizsgálatok arra hívták fel a figyelmet, hogy ha a holtfa mennyisége regionálisan alacsony (kevesebb pl., mint 10 m^3/ha), akkor adott térfogatot sok kisméretű mennyiségben eloszlatva magasabb biodiverzitást kaphatunk, mintha az ritkán megjelenő, nagyobb egységekben van jelen (KRUYS és JONSSON 1999). Emiatt ezekben az erdőkben a vékonyabb ágak, valamint a tuskók természetvédelmi szerepe megnő, ugyanis ezeken is számos korhadéklakó faj képes túlélni (KRUYS és JONSSON 1999; SVENSSON és mtsai 2013). Ezek biztosíthatják a „gazdasági erdők mátrixában" a korhadéklakó fajok túlélését és terjedését. A 16.3. ábrán látható, hogy a holtfák „mérethatása" kevésbé kifejezett a hollandiai bükkösökben, mint a többi régióban. Ezekben a másodlagos erdőkben a holtfa jelenléte viszonylag hosszú ideig szünetelt, a specialista, terjedésében korlátozott fajok regionális szinten kihaltak, vagyis a napjainkban már jelenlevő holtfát csak egy opportunista fajokból álló fajkészlet tudja kolonizálni. Ezek a fajok a vékonyabb törzseken éppúgy meg tudnak jelenni, mint a vastagabbakon. Ez felhívja a figyelmet a holtfa időben folytonos biztosításának fontosságára.



16.2. ábra: A korhadó fákon előforduló négy moha fajcsoport általánosított előfordulási valószínűsége a különböző korhadási fázisokban (ÓDOR és VAN HEES 2004 alapján)

A szalagok vastagsága a valószínűségeknek feletethető meg. Az ábra jobb oldalán feltüntettük a csoportokhoz tartozó mohafajok rövidítését: a rövidítések első három betűje a genusz, második három a fajnév eleje (a fajok teljes neve az eredeti forrásban található). Aláhúzással jelöltük a szurdok jellegű élőhelyeket preferáló fajokat.



16. 3. ábra: A mohák korhadó fatörzsön várható fajszámának értéke (függőleges tengely) a fatörzs mellmagassági átmérőjének (vízszintes tengely, cm) függvényben Európa különböző országai természetes referenciának tekinthető bükkös erdőrezervátumaiban (ÓDOR és mtsai 2006 alapján)

Egy másik fontos lokálisan ható tényező a fafaj, mint aljzat. Az epifiton közösségek esetében rengeteg irodalom tárja fel, hogy a különböző fafajok kérge jelentős mértékben eltér az epifitonok szempontjából, emiatt teljesen más kéreglakó közösségek jelennek meg a különböző fafajokon egy állományon belül (SCHMITT és SLACK 1990; ÓDOR és mtsai 2013; NASCIMBENE és mtsai 2013). A fafajok korhadó faanyaga közötti különbségek kisebbek, mint a kéreg esetében, de alapvetően a tűlevelű és a lombos fafajok közötti eltérés mindvégig megmarad, eltérő korhadéklakó mohaközösségeket alakítva ki. Ez különösen a kevert erdőkben (pl. jegenyefenyves bükkösökben) szembetűnő, ahol megfigyelhető, hogy sok specialista epixyl moha, különösen a májmohák, sokkal nagyobb gyakorisággal és tömegességgel jelennek meg a tűlevelű fafajokon, mint a lombosokon (JANSOVA és SOLDAN 2006).

A korhadéklakó mohák és zuzmók ökológiai igényeinek összevetésekor már említettük, hogy a mohák előnyben részesítik az árnyas, párás mikroélőhelyeket. Különösen igaz a specialista epixyl májmohákra (16.3. kép), hogy igen érzékenyek a kiszáradással szemben, hűvös, párás mikroklímát igényelnek. Emiatt elterjedésüket regionálisan nem csak a holtfa, hanem a megfelelő mikroklíma is limitálja, hiába áll valahol rendelkezésükre az alkalmas szubsztrát, bizonyos élőhelyeket termőhelyi korlátok miatt nem tudnak kolonizálni. Európában a legfajgazdagabb korhadéklakó mohaközösségeket a magashegységek jegenyefenyves-bükkös, illetve lucos régiójában megmaradt őserdő-maradványokban találjuk, valamint a boreális régió hasonló referenciaerdeiben (ÓDOR és mtsai 2006). A Kárpát-medence zonális bükköseinek mikroklímája már nem ideális e fajoknak, amit például jól mutat, hogy a holtfa szempontjából egyaránt kedvező bükki Őserdő Erdőrezervátum és Leány-völgy Erdőrezervátum korhadéklakó moha fajkészlete jelentősen eltér, pedig térbelileg e területek igen közel helyezkednek el. A párásabb, hűvösebb mikroklímájú Leány-völgy fajkészlete jóval gazdagabb, számos specialista epixyl májmoha csak az ilyen szurdok jellegű erdőkben válhat gyakorivá hazánkban, amit a 16.2. ábra is szemléltet (ÓDOR és VAN HEES 2004). A mikroklíma a fajok korhadás szerinti preferenciáját is befolyásolhatja, megfigyelhető, hogy egyes mohák szárazabb viszonyok mellett specialista epixylként, kedvezőbb (párás) mikroklíma esetében pedig preferenciális epixylként, vagy indifferensként viselkednek (ÓDOR és VAN HEES 2004).

Kontinentális léptékben vizsgálva a korhadéklakó közösségeket, mind Európában (HEILMANN-CLAUSEN és mtsai 2014), mind Észak-Amerikában (QUIAN és mtsai 1999) megfigyelhető, hogy a nagyobb régiók, növényföldrajzi zónák korhadéklakó mohaközösségének fajkészlete jelentős mértékben eltér, vagyis a fent említett lokális, illetve regionális hatások

leginkább egy-egy zónán belül érvényesek. A mohákat általában jó terjedőképességgel rendelkező élőlényeknek gondoljuk, azonban ez pont sok epixyl fajra nem igaz, ráadásul specifikus mikroklíma- és aljzat-igényeik miatt sok esetben térbelileg izolálódtak. Európában a bükkös zónán belül a korhadéklakó mohaközösség esetében élesen elkülönülnek a főbb növényföldrajzi régiók, azonban nem lehet eldönteni, hogy ezt inkább klimatikus, vagy történeti tényezők alakították ki, ugyanis mind a klimatikus, mind a történeti változók hasonló, ÉNY-DK irányú gradienst mutatnak. Érdekes azonban, hogy a szaproxyl gombaközösségben ez a fajta regionális elkülönülés kevésbé érvényesül, a gombák esetében európai léptékben is a korhadási állapot bizonyult a legfontosabb tényezőnek a faji összetétel esetében (HEILMANN-CLAUSEN és mtsai 2014).

Amikor a korhadéklakó és kéreglakó közösségek folyamatait szeretnénk megérteni akár ökológiai, akár konzervációbiológiai szempontból, nem szabad elfeledkeznünk róla, hogy ezek olyan aljzaton élnek, amelynek élettartama időben korlátos. Egy-egy holtfán kifejlődő lokális populáció évtizedeken belül halálra van ítélve, a populáció csak úgy tud fennmaradni, ha biztosított a kolonizációra alkalmas holtfa térbeli és időbeli kontinuitása. Nem véletlen, hogy a legfajgazdagabb közösségek azokban az őserdőkben maradtak fenn, ahol ezek a körülmények régóta rendelkezésre állnak. Ha a holtfa időbeli kontinuitása megszakad, hiába áll később rendelkezésre a megfelelő aljzat, azt sok faj már nem képes kolonizálni (ÓDOR és mtsai 2006). Mind az élő fák, mind a holtfák kriptogám közösségei jól modellezhetők a metapopulációs folyamatokkal, amelyek a többé-kevésbé izolált lokális populációk kolonizációjával, eltűnésével és a populációk közötti migrációval igyekeznek leírni a teljes populáció folyamatait (SÖDERSTRÖM és HERBEN 1997; LÖBEL és mtsai 2006; CARUSO és mtsai 2010). Ezek a vizsgálatok felhívják a figyelmet arra, hogy sok kéreg- és korhadéklakó növény jelenlegi terjedését alapvetően korlátozza a potenciális élőhelyük fragmentációja, mind a megmaradt populációk megnövekedett kihalási valószínűsége, mind a térbelileg korlátozott terjedésük miatt. Számos korábban feltehetőleg regionálisan gyakori és lokálisan tömeges epixyl fajt ma a kihalás veszélyeztet, lokális populációik kicsik és sérülékenyek, regionálisan pedig ritkákká váltak. Természetvédelmi szempontból egyrészt nagyon fontos, hogy biztosítsuk a megmaradt korhadéklakó populációk védelmét. Ezt elsősorban a holtfában gazdag, természetes referenciának tekinthető erdők védelmével tudjuk elérni. Ezekben az erdőkben a fajok életképes populációi alakulhatnak ki, amelyek képesek forrásul szolgálni azokak a területeknek a meghódításához, ahol a természetvédelmi tevékenység hatására újra megfelelő mennyiségben és minőségben rendelkezésre áll aljzatuk: a holtfa. Fontos, hogy biztosítsuk

ennek az aljzatnak a térbeli és időbeli kontinuitását. A holtfa mennyisége mellett kiemelt jelentősége van a holtfa minőségi jellemzőinek. Az eltérő holtfatípusok (álló és fekvő holtfa), a holtfa eltérő méretű formái és a különböző korhadási állapotok más-más közösségeknek nyújtanak életteret, a teljes szaproxyl közösség megőrzéséhez az összes ilyen szerkezeti elem folyamatos megőrzése szükséges. De ezeknek a közösségeknek a megőrzése nem valósítható meg pusztán izolált erdőrezervátumok („holtfa-szigetek") biztosításával. Nagyon fontos, hogy az ezeket körülvevő gazdasági erdők mátrixa rendelkezzen annyi holtfával, ami biztosítja a lokális populációk közötti terjedést, illetve a létrejövő újabb élőhelyek kolonizációjának lehetőségét. Emiatt is fontos egy korlátozott mennyiségű holtfa visszahagyása gazdasági erdeinkben, természetesen figyelembe véve ezen erdők faanyagtermesztési rendeltetését is. A megfelelő mennyiségű és minőségű holtfa visszahagyásának lehetőségeivel a gazdasági erdőkben részletesen foglalkozik a könyv 22. fejezete.

16.1. kép: Többnyire még kemény, száraz faanyagon forduló specialista epixyl kéregzuzmó, a *Lecanora saligna* (©NJ).

16.2. kép (felül): Az előrehaladott korhadású faanyagon megjelenő, széles elterjedésű specialista epixyl *Cladonia macilenta* zuzmó (©NJ).
16.3. kép (alul): Viszonylag gyakori specialista epixyl májmoha, a *Lophocolea heterophylla* (©ÓP).

16.4. kép (felül): Specialista epixyl lombosmoha faj, a laza szövedéket képező *Herzogiella seligeri* (©ÓP).
16.5. kép (alul): Az erdei szamóca (*Fragaria vesca*) indáival kolonizálja a még viszonylag korai korhadási fázisban levő, kéreggel borított fekvő törzs felszínét (©ÓP).

16.6. kép: A korhadt tuskón, a holtfán leggyakrabban megjelenő árnyéktűrő lágyszárúak: erdei madársóska (*Oxalis acetosella*), erdei pajzsika (*Dryopteris filix-mas*) és a nehézszagú gólyaorr (*Geranium robertianum*). (©ÓP).

17. A holtfán történő felújulás jelentősége az erdőkben

Tóth Viktória

A korhadó faanyagnak bizonyos körülmények között fontos szerepe lehet az erdők felújulásában. A holtfára hulló magok kicsíráznak a fa repedéseiben, és ha annak korhadtsági állapota megfelelő, a csemeték gyökeret eresztenek a holt faanyagba (dajkafák, „nurse logs") (BOBIEC és mtsai 2005). Ilyenkor az újulat gyakran sűrűn egymás mellett, egy vonal mentén helyezkedik el, ezért a jelenséget egyesek lineáris felújulásnak is nevezik (SCHERZINGER 1996; SVOBODA és mtsai 2010). Később, amikor a korhadás teljesen végbe megy, terpesztett gyökereken álló idősebb fák maradnak hátra („lábas fák" - 17.1. kép) (KOVÁCSIK 1933; BOBIEC és mtsai 2005; SVOBODAés mtsai 2010). A dajkafákon történő csírázás és felújulás jelensége régóta ismert, de csak az utóbbi 20-30 évben kezdték komolyan kutatni. A felújulás szempontjából nagy jelentőséggel bírnak még más, a holtfa által képzett speciális mikrohabitatok, úgymint: gyökértányér komplex vagy a fa halálával képződő lék. Speciális eset, amikor a holt faanyag lejtőfogó szereppel bír a meredélyeken, így megtartva a termőréteget és segítheti a nagyobb magmérettel rendelkező fafajok akkumulációját (BOBIEC és mtsai 2005).

A holtfa újulat általi, sikeres kolonizációját befolyásoló paramétereket a következőképpen (is) lehet csoportosítani:

- abiotikus tényezők
- a holtfa tulajdonságai
- az újulat tulajdonságai
- egyéb biotikus tényezők

A különböző paraméterek általában egymásra is jelentős hatnak, illetve hatásuk gyakran összegződik is. Az alábbiakban néhány példa segítségével ismertetjük a felsorolt tényezők egyes hatásait, illetve jelentőségét.

17.1. Abiotikus tényezők

A dajkafák magashegységi és boreális fenyvesekben bírnak legnagyobb jelentőséggel. Magát a jelenséget is ezeken a területeken kutatták leginkább (KOVÁCSIK 1933; TAYLOR és SHAW 1983; HARMON és mtsai 1986;

STANDOVÁR és KENDERES 2003; ZIELONKA és PIATEK 2004). Közép-Európa természetes lomberdeiben és fenyőelegyes lomberdeiben, illetve számos helyen megfigyelhető a dajkafák, illetve a lábasfák jelenléte (STANDOVÁR és KENDERES 2003). Elsősorban olyan helyeken játszhatnak fontos szerepet, ahol szélsőségesek a termőhelyi körülmények. Ilyen szélsőségek lehetnek pl. a talaj magas nedvességtartalma (égeres és kőrises lápok, mocsarak), és a gyakori áradások (HARMON és mtsai 1986; HEUNEKE és SHARITZ 1986). Európa boreális és szubmontán fenyveseiben az újulat 40-60%-a holtfán található (HOFGAARD 1993; BOBIEC és mtsai 2005; MOTTA és mtsai 2006). Fenyőelegyes lomberdőkben is elsősorban a fenyők, illetve a pionír fafajok (*Betula* spp., *Populus* spp., *Salix* spp.) felújulásában játszanak szerepet a dajkafák (FÖLDVÁRY 1933; KOVÁCSIK 1933; SZEWCZYK és SZWAGRZYK 1996; LEE és STURGESS 2002). A Nyugati-Kárpátok fenyő elegyes bükköseiben kimutatták, hogy a holt fákon egységnyi területen kevesebb magonc (177 egyed/100 m², – az érték az összes fafajra vonatkozik) található, mint a gyepszintben (240 egyed/100 m²), viszont a csemeték túlélési esélyei jobbak a holtfán, mint a talajon (SZEWCZYK és SZWAGRZYK 1996).

Mocsarakban, lápokban, folyóparti ligeterdőkben a csírázásra alkalmas, víz felszíne fölé emelkedő, szárazabb mikrohabitatok jelentős részét a korhadó fatörzsek képezik (HARMON és mtsai 1986; HEUNEKE és SHARITZ 1986; BOBIEC és mtsai 2005), ezért pl. mocsarakban, vizes területeken az éger felújulásában jelentős szerepük van (BOBIEC és mtsai 2005 – 17.2. kép). A legújabb földtörténeti kutatások eredményei is arról adnak számot, hogy már a Paleozoikum mocsaraiban is nagy jelentősége volt a dajkafákon történő felújulásnak (CÉSARI és mtsai 2010). Hazánkban is eddig elsősorban patakmenti éger ligetekből mutattak ki dajkafákról többéves újulatot, illetve éger lápokból lábas fákat (TÓTH 2010).

Egyéb termőhelyeken a dajkafáknak „színező elemként" van fontos szerepük. Észak-amerikai tölgyerdőkben is kimutatták a jelenséget, itt elsősorban a kontinensen honos fenyőkhöz viszonyított kisebb holtfa átmérőknek és a szárazabb termőhelynek tulajdonítják a dajkafák kisebb jelentőségét (PYLE és BROWN 2002).

A holt faanyag által létrehozott különböző mikrohabitatok kolonizációs sikerében eltérések lehetnek. Lengyelországi bükkösökben vizsgálták a fekvő holtfán, korhadt fatuskókon, valamint a gyökértányérokon megjelenő bükk (*F. sylvatica*) magoncokat. A legnagyobb gyakorisággal gyökértányérokról mutatták ki (40%), de viszonylag nagy gyakorisággal (24–25%) kolonizálták a földön fekvő korhadó törzseket és a tuskókat is (CHMURA 2008).

17.2. A holtfa tulajdonságai

A dajkafák kedvező közeget biztosítanak a csírázáshoz (tápanyagforrás, víztárolás). A korhadás első fázisában le kell bomlania az allelopatikus anyagoknak (alkaloidoknak, tanninoknak stb.), amik a csírázást, illetve a megtelepedést akadályozzák (BOBIEC és mtsai 2005), valamint a sejtes szerkezetnek és a sejtfalnak is fel kell tárodnia (MASER és TRAPPE 1984), a csíranövény számára hozzáférhetővé kell válnia. PYLE és BROWN (2002) szerint észak-amerikai tölgyesekben inkább a holtfa faja határozza meg a magoncok és edényes növények megtelepedését, mint a korhadási stádium.

A faanyag bomlásának előrehaladtával repedések, kisebb üregek és mélyedések jelennek meg a fa felszínén, és ezekben szervesanyag-felhalmozódás jön létre, hozzáférhetővé válik a geszt, nő a víztároló kapacitás. Ezzel egyidejűleg emelkedik a holtfán megtelepedő edényes növények, mohák, illetve bizonyos körülmények között a csemeték borítása, illetve száma (MASER és TRAPPE 1984; LUSK 1995; LEE és STURGESS 2002; PYLE és BROWN 2002; ÓDOR és mtsai 2004; IIJIMA és mtsai 2007; – lásd a 16. fejezetet). SZEWCZYK és SZWAGRZYK (1996) kimutatta, hogy a korhadási folyamat előrehaladtával a legalacsonyabb korhadási osztálytól (6 egyed/m²) a legmagasabb korhadási osztályig (177 egyed/m²) folyamatosan nő a holtfán megtelepedő magoncok száma.

A kolonizáció a korhadás ütemének függvényében különböző hosszúságú időt vesz igénybe, amit elsősorban mikroklíma és a korhadó törzs fafaja határoz meg. A Tátra szubalpin fenyveseiben végzett kutatások szerint (ZIELONKA és PIATEK 2004) az első edényes növények megjelenése átlagosan 20 évvel a fa pusztulása után következik be, és a legtöbb növényfaj csak, mintegy 50 év után telepszik meg a korhadó faanyagon.

A korhadás mértéke mellett a holtfa mérete (térfogata, átmérője) is meghatározó paramétere a különböző élőlénycsoportok kolonizációjának (ÓDOR és mtsai 2004). A vékonyabb törzsek kisebb felületük miatt kevesebb élőlény megtelepedését teszik lehetővé, mint a nagyobb átmérőjűek (HEUNEKE és SHARITZ 1986), mivel rajtuk kisebb a megtapadás esélye és általában kevesebb ideig is állnak rendelkezésre az erdőben, mivel gyorsabban lebomlanak. Így a fa mérete nemcsak térbeli, hanem időbeli korlátot is jelent a kolonizálhatóság szempontjából. LEE és STURGESS (2002) kutatásai szerint boreális nyár erdőkben a korhadó fákat kolonizáló edényes növényfajok 95%-a a 20 cm-nél nagyobb átmérőjű fekvő holtfákon található meg, az ennél kisebb átmérőjű kidőlt fákon mindössze két lágyszárú faj fordult elő. Hasonló eredményre jutottak BOBIEC és mtsai (2005) is, a 20 cm-nél kisebb átmérőjű törzseket csak ritkán, míg a 40 cm-nél vastagabbakat rendszeresen kolonizálják a csemeték.

17.3. Az újulat tulajdonságai

A kisméretű magvakkal rendelkező fajok általában nagyobb gyakorisággal találhatóak meg korhadt fákon, mint a nagyobb magvúak (LUSK 1995; PYLE és BROWN 2002). A magméreten túl a csíranövények morfológiája (pl. a gyököcske hossza), és bizonyos (pl. allelopatikus hatású) vegyületekkel szemben mutatott toleranciája is befolyásolja a felújulás sikerét (TAYLOR és SHAW 1983; NAKAMURA 1992; TSENG és mtsai 2007).

A dajkafákon és tuskókon leggyakrabban a fenyők felújulása figyelhető meg (17.3. kép). Ezek általában kismagvúak, így könnyebben tapadnak meg a repedésekben. Kisebb a kompetíciós képességük, és szükségük van mikorrhiza gombapartnerre is. Így általában jobb feltételeket találnak a földön fekvő korhadó fákon (PYLE és BROWN 2002; TÓTH 2011). A lombos fák, különösen a nagyobb magvúak (pl. juharok, tölgyek, bükk) holtfán történő felújulása sokkal korlátozottabb ilyen módon (17.4. kép). HARMON (1988) egy észak-amerikai erdő folyóparti szukcessziós mintázatát vizsgálta korhadó faanyagon. A holtfán található egyedek mindössze 1%-át tették ki a lombhullató fák és cserjék. A Nyugati-Kárpátok fenyőelegyes bükköseiben a bükk felújulása, bár jóval alacsonyabb a dajkafákon (10 egyed/m²), mint az avarrétegben (42 egyed/m²), de a többi mikrohabitathoz képest (gyepszint, sziklák, kövek mohabevonata) jelentős (SZEWCZYK és SZWAGRZYK 1996).

A holt fa különféle magpredátorok és magdiszperzerek raktáraiként is szolgálhat, ezáltal segítheti a nagy magvú fafajok csírázását és túlélését, mint, ahogyan csuszka és bükk makk (PEREA és mtsai 2011) esetén bizonyították, vagy ahogyan az erdei egér és a szajkó pozitív szerepét igazolták egyes tölgyfajok (*Quercus robur*, *Q. petraea*) makkjának terjesztése kapcsán (DEN OUDEN és mtsai 2005; BOBIEC és mtsai 2011).

Nagy magméretű fajok esetén a holtfának elsősorban nem is dajkafaként lehet nagy szerepe, hanem inkább közvetett módon hat a felújulásra, például a lékek képződése révén.

17.4. Egyéb biotikus tényezők

Korai korhadási fázisban a magasabb rendű növények számára felvehető tápanyagok mennyisége még alacsony. Ezért az edényes növények megtelepedéséhez nélkülözhetetlenek a holtfát kolonizáló mikorrhiza gombák (MASER és TRAPPE 1984). Ezek különösen a nyitvatermők túléléséhez és növekedéséhez fontosak, s közöttük vannak olyanok, melyek kizárólag a holtfákhoz kötődnek (KROPP 1982). A korhadási folyamat előrehaladtával a faanyagon egyre több a mikorrhiza gomba, aminek

eredményeként megnő a magoncok túlélési esélye (HARVEY és mtsai 1979; MASER és TRAPPE 1984). Ugyanakkor a holtfákon kevesebb a magvakat és csíranövényeket károsító patogén gomba, mint a talajban (MCKEE és mtsai 1982; O'HANLON-MANNERS 2004; TSENG és mtsai 2007), ami számottevően javíthatja a csíracsemeték korai túlélési esélyeit.

A korhadás folyamata során nő a nitrogénfixáló baktériumok mennyisége is, s így a növények számára felvehető nitrogén is. Ez a másik fontos szempont, ami hozzájárul a későbbi korhadási fázisok sikeresebb kolonizációjához (MASER és TRAPPE 1984; HENDRICKSON 1991).

A holtfát borító moharéteg struktúrája is hatással van a magoncok túlélésére. Azok a fenyők, melyek csíranövényei hosszú gyököcskét fejlesztenek, könnyebben hatolnak át a vastagabb moharétegeken is, így elérve a humuszt. Ezért ezek a fajok minden mohastruktúra-típuson jól újulnak. Ezzel szemben a rövidebb gyököcskével rendelkezőek kevésbé sikeresek (NAKAMURA 1992). A vastag, sűrű moharétegek azért is kedvezőtlenebb, mert eltolja a magoncok gyökér-hajtás arányát a hajtásnövekedés rovására, míg a vékonyabb moharétegek esetén a gyökér- és hajtásnövekedés kedvező marad (IIJIMA és mtsai 2004).

A holtfa fizikai akadályt is jelenthet a herbivor emlősök számára, így csökkentve a vadkárosítás mértékét (PETERSON és PICKETT 1995; STEVENS 1997; DE CHANTAL és GRANSTRÖM 2007). A durva fatörmelék ilyen vadkár csökkentő szerepét írták le pl. közép-európai lomberdőkben kocsányos tölgy (*Q. robur*) újulat esetén (BOBIEC és mtsai 2011). Ugyanakkor, ahol magas a vadlétszám és vékony a hóréteg a lékekben lezajló gyorsabb hóolvadás miatt, a holtfa sem nyújt megfelelő védelmet a rágási kártól (KUPFERSCHMIDT és BUGMANN 2005).

17.1. kép: Holtfán megtelepedett „lábasfa" (©CsGy).

17.2. kép (felül): Tóban (Gyilkos-tó, Hargita megye) maradt tuskókon megtelepedő fásszárúak (©CsGy).
17.3. kép (középen): Korhadó tuskón megtelepedő luc csemeték (©CsGy).
17.4. kép (alul): Tatár juhar magonc erősen korhadt, fekvő törzsön (©CsGy).

18. A holtfa szerepe az erdőállományok anyagforgalmában és talajfejlődésében

Bidló András és *Szűcs Péter*

A természetes erdei ökoszisztémákat kiegyenlített anyagáramlási folyamatok jellemzik. Ezen állományokban bio-geokémiai körfolyamatokról beszélünk, amely egyrészt jelenti az ökoszisztémán belüli anyagáramlási körfolyamatokat (pl. a tápelem körforgalmát), de jelenti ezen ökoszisztémák kapcsolódását a nagy, földi geokémiai körfolyamatokhoz (pl. a víz áramlását) (MÁTYÁS 1996). Ezen körfolyamatokat, egy-egy természeti „katasztrófa" (pl. tűz, szélsőséges időjárási körülmények, rovarkárosítás) kivételével, kiegyensúlyozottság jellemzi, így az erdőn belüli szervesanyag-lebontási folyamatok egyensúlyban vannak a növények tápelemfelvételével, illetve szervesanyag-felépítésével. Ezen folyamatok kiegyensúlyozottsága fontos feltétele az erdei ökoszisztémák rövidebb és hosszabb távú stabilitásának. Az ember az erdő „használatával" ezen folyamatokba avatkozott be. E beavatkozás egyik legjelentősebb része a faanyag eltávolítása, amellyel nagymennyiségű szervesanyag kerül ki az erdőből. A következőkben áttekintjük, hogy az erdőben elpusztult és ott maradt holtfa milyen szerepet játszik az erdei ökoszisztémák anyagforgalmában és a talajok fejlődésében.

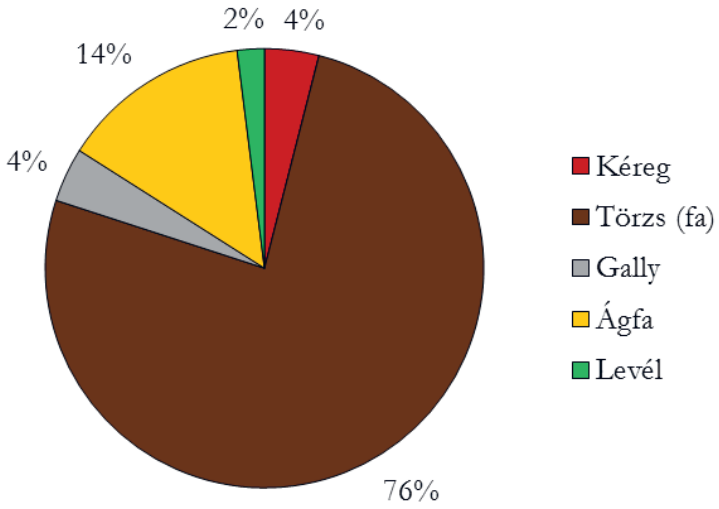
18.1. A holtfa jelentősége az erdei ökoszisztémák anyagkörforgalmában

A holtfa, mint az erdei ökoszisztémák fontos szerkezeti eleme, jelentős szerepet játszik az erdőállományok szén- és tápelem-körforgalmában (CSÓKA és mtsai 2001). Ezt a szerepet talán úgy tudjuk legjobban meghatározni, ha megvizsgáljuk milyen mennyiségű szerves anyagot, illetve tápelemet tartalmaz a faanyag.

A Soproni-hegység egy bükkös állományában végzett felmérés azt mutatta, hogy az erdőállományok föld feletti szárazanyag-tartalmának legnagyobb részét a törzs adja (18.1. ábra), lényegesen kisebb az ágfa, a gally, illetve a levél és a kéreg mennyisége. Természetesen az arányok a korral is változnak, így a középkorú bükkösben felvett adataink csak tájékoztató jellegűek.

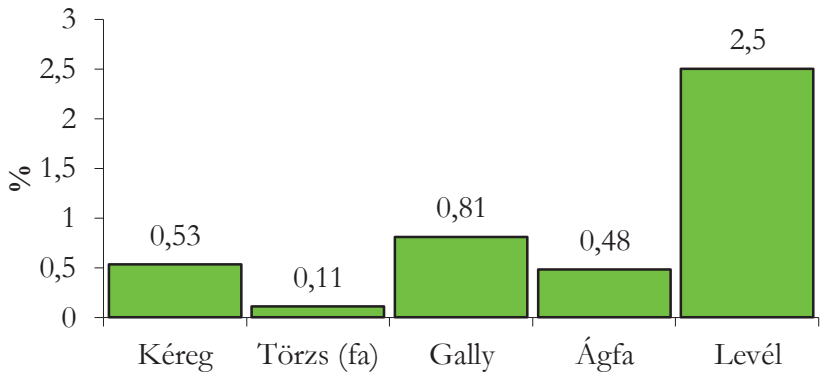
Az egyes fákban mért arányokat a koron kívül több más tényező is meghatározza. Az alászorult, kis koronával rendelkező fákban a törzsben

tárolt szárazanyag mennyisége arányaiban nagyobb, mint a jó fejlett koronájú törzsekben. Az alászorult egyedek esetén lényegesen kisebb az ágfa és a levél, így az asszimilációs felület aránya. Ezzel szemben a kiemelkedő törzseket nagyobb korona, így több ágfa és levél jellemzi, ami nagyobb asszimilációt, így jobb növekedést eredményez. Az erdőállományok anyagkörforgalmában nem a szervesanyag abszolút mennyisége, hanem az egyes részekben tárolt tápelemek mennyisége fontos. Vannak olyan elemek (pl. szén, hidrogén, oxigén), amelyekhez a növény „korlátlanul" hozzájut a környezetéből, így ezek hiányával nem kell számolnunk. Más elemek az alapkőzet mállása, vagy biológiai folyamatok során kerülnek be a körforgalomba és mindaddig ott vannak, amíg pl. az erdőhasználatok során az ember el nem viszi azokat.

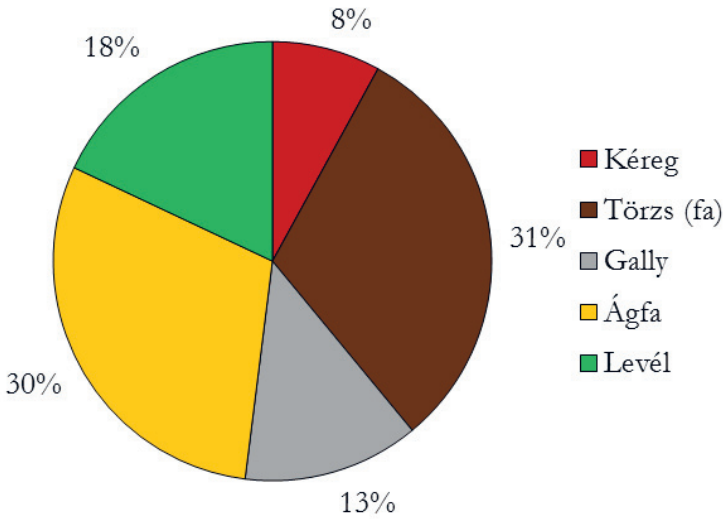


18.1. ábra: A szárazanyag átlagos megoszlása egy középkorú soproni bükkösben

Az elemkörforgalom szempontjából az egyik legfontosabb komponens a nitrogén, s bár az utóbbi évtizedekben a légszennyezés hatására a levegőbe került nitrogén-oxidok miatt a hiányával kevésbé kell számolnunk, még mindig ez az egyik legszűkebb arányban jelenlévő elem. Ezért érdemes megvizsgálnunk, hogy a fa, illetve a holtfa egyes részei mennyi nitrogént tartalmaznak. A korábban említett soproni bükkös állományban megvizsgáltuk, hogy a fa egyes részeiben milyen a nitrogén koncentrációja (18.2. ábra). Ahogyan az várható is volt, a levelek nitrogén-koncentrációja átlagosan 25-szerese a faanyagnak és ötszöröse az ágnak, illetve a kéregnek.



18.2. ábra: A fa egyes részeinek átlagos nitrogéntartalma



18.3. ábra: A nitrogén mennyisége a fa egyes részeiben

A koncentráció mellett fontos az egyes tápelemek abszolút mennyisége is (18.3. ábra). A vizsgált fákban átlagosan 1015 g nitrogén volt, ennek mintegy harmada volt az ágakban és a törzsben, és 18%-a a levelekben. Figyelembe véve, hogy a levelek csak az összes föld feletti szárazanyag 2%-át teszik ki, kiemelendő a levelekben tárolt nitrogén nagy mennyisége. Hasonló, viszonylag kis arányt mutatott egy nyugat-amerikai erdőkben végzett vizsgálat, amely szerint a faanyagban tárolt tápelem a teljes nitrogénkészlet 0,3–4,4%-át teszi ki (TRISKA és CROMACK 1980). Más

vizsgálatok azt mutatták, hogy éves szinten 4–15-ször több nitrogén jut vissza a talajfelszínre a falombozatról, mint a faanyagból (FRANKLIN és mtsai 1986). Ez a magasabb tápelem-koncentráció és a levelek faanyaghoz képest gyorsabb lebomlásának következménye (FRANKLIN és mtsai 1986; PRESCOTT és mtsai 1989).

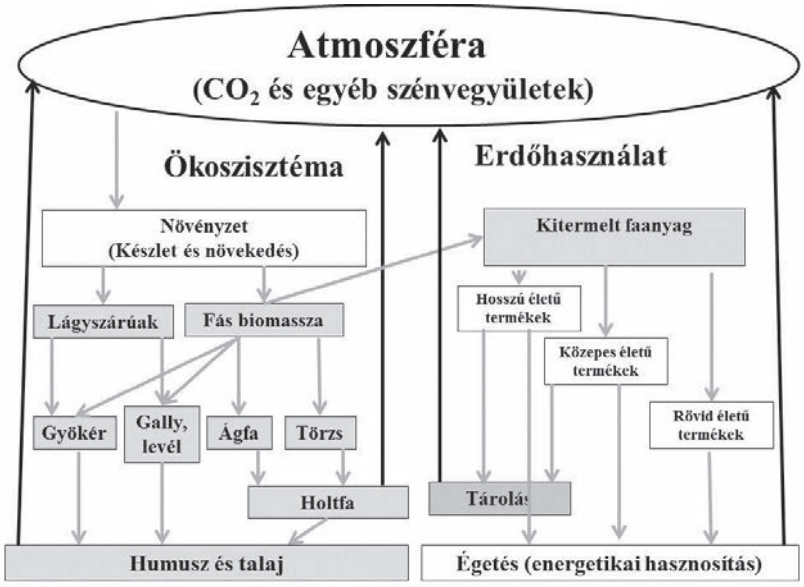
A többi tápelem vizsgálata során ilyen nagy különbséget nem tapasztaltunk a fa egyes részei között. Jelentős volt még a különbség az egyes részek foszfor-, kálium- és kéntartalmában, s eredményeinket megerősíti, hogy egy nyugat-amerikai erdőkben végzett vizsgálat szerint a faanyagban tárolt tápelem az összes foszfor 4,2–10,6%-át teszi ki (TRISKA és CROMACK 1980). Más elemeknél (Ca, Cu, Fe, Zn) is kimutatható, hogy elsősorban a levélben és a kéregben nagy a koncentrációjuk.

A fenti vizsgálataink kiemelik, hogy bár az egyes elemeknél eltérő mértékben, de nagy jelentősége van a holtfának az erdőállományok anyagforgalmában. Egyes szerzők a holtfát tápelem és szervesanyag tekintetében egy takarékbetéthez hasonlítják (TRISKA és CROMACK 1980), mely hosszú ideig forrása az erdei ökoszisztémák tápelemeinek. Ugyanakkor ki kell emelni, hogy a fatest hozzájárulása a teljes tápelem-készlethez nagymértékben ökoszisztéma-függő (ROSE és mtsai 2001). A fa alacsony tápelem-koncentrációja miatt, a levélhez tartozó ágak és gallyak és a holt faanyag alacsony aránya esetén kicsiny szerepet játszanak az erdő tápelem-tartalmában (ARTHUR és FAHEY 1990).

Nagymértékű zavarások után (pl. tűz, vagy széldöntés) az a tápanyagkészlet, ami elraktározódott a fákban, ágakban, gallyakban, ismét hozzáférhetővé válik a feltörekvő újulat számára. A nagy mennyiségű fekvő faaanyag ilyen módon bőséges tápelemforrást jelenthet egy másodlagos szukcesszió számára (O'NEILL és mtsai 1975). A lebomló faanyagból lassan felszabaduló tápelem-készlet képes szinkronizálni a tápelem-hozzáférést az erdő tápanyagigénye szerint, és a folyamat minimalizálja a tápanyagvesztést is (HEDIN és mtsai 1995; ALLEN és mtsai 1997). A földön fekvő elhalt fatörzsek a bennük felhalmozódott ásványi anyagokkal és megtelepedő nitrogénkötő baktériumok által megkötött nitrogénnel, szétmállásuk, lebomlásuk folyamán lassan és folyamatosan „trágyázzák" az erdő talaját (CSÓKA és mtsai 2001). A nagyméretű holtfák jól és hosszú ideg tárolják a nitrogént, a kalciumot és a magnéziumot, de a foszfort és a káliumot kevésbé képesek tárolni (GRIER 1978; LAMBERT és mtsai 1980; FOSTER és LANG 1982; CHEN 1989). A tápelem-immobilizáció és a mineralizáció, valamint a fekvő fában változást okozó egyéb lebontási folyamatok menete nem teljesen tisztázott (ROSE és mtsai 2001). A lebontási folyamatok, különösen a nitrogén mineralizációja, a külső tényezők mellett szoros összefüggésben áll a szén/nitrogén arányával is (DIAZ és mtsai 1993). A

lebontás során, a nitrogén és egyéb elemek, amelyek raktározva vannak mikrobiális szövedékekben, folyamatosan szabaddá válnak a növények számára (EDMONDS 1987; DIAZ és mtsai 1993). HARMON és mtsai (1986) leírják a holtfából származó legfontosabb tápelemek felhalmozódásának és felszabadulásának hosszantartó folyamatát. Újabb tanulmányok ugyanakkor kimutatták, hogy a faanyagból származó tápelemek felszabadulása gyorsabb folyamat, mint azt korábban gondolták. A korhadási mechanizmusok sokfélesége összekapcsolódik lebontó mikrobák (pl. gombaspórák, mikorrhiza, gyökérzet, kimosódás, felaprózódás és rovarok) segítségével (SOLLINS 1982; YAVITT és FAHEY 1985; HARMON 1992). HARMON (1992) azt találta, hogy a korai korhadási fázis bomlása során a lebontó szervezetek a nitrogén, a kálium és a foszfor lebontására koncentrálnak (ROSE és mtsai 2001).

A feltalajban lejátszódó avar lebomlási folyamatok a legfontosabb helyszíne a tápelemek körforgásának a vizsgált erdőkben (ABER és MELILLO 1991). A talaj szerves anyaga és a faanyag kémiailag képes visszatartani nagy mennyiségű nitrogént és más elemet az erdei ökoszisztémákban. A nitrogén jelentős frakciói a talaj szerves anyag készletében vannak jelen (VITOUSEK és MATSON 1985; JOHNSON 1992; STRICKLAND és mtsai 1992; MAGILL és mtsai 1997).



18.4. ábra: A szén tárolása az erdei ökoszisztémákban PISTORIUS és mtsai (2006) nyomán. A szürke nyilak mutatják az egyik „tárolóból" a másikba áramlást, a fekete nyilak a széndioxid légkörbe kerülését

Az utóbbi időkben a holtfában tárolt szervesanyagok jelentősége mellett kiemelt figyelmet kap a holtfában tárolt szén mennyisége is. A holtfa lassú lebomlása miatt jelentős széntároló lehet, amivel hozzájárulhat a légköri széndioxid szint csökkentéséhez. Németországi adatok (DUNGER és mtsai 2009) szerint az erdők átlagosan 120 t/ha-nyi szenet tároltak, amelynek 80%-át adta a föld feletti rész, 20%-át a gyökérzet. A legtöbb szenet a 30 és 40 cm közötti fák tárolták. A holtfában tárolt szén mennyisége 3,25 t/ha volt, ami egész Németországra számítva 35 millió tonna szenet tett ki. A holtfában tárolt szén 60%-a fenyőkben, 9%-a tölgyekben, 31%-a pedig egyéb lombos fafajokban volt. Természetesen a holtfában tárolt szén mennyiségét – a keletkező holtfa tömege mellett – elsősorban a lebomlás üteme határozza meg. Az erdei ökoszisztémákban tárolt szén áramlását a 18.4. ábra foglalja össze.

18.2. A holtfa hatása a talajfejlődési folyamatokra

A természetes ökoszisztémákban igen szoros kapcsolat van a növényzet és a talaj között. Nem csak a talaj hat a növényzetre, hanem a növényzet is hat a talajra. A talajra, illetve a talajba kerülő elhalt növényi maradványok jelentősen hozzájárulnak a talajképző folyamatok alakulásához. A talajfejlődési folyamatok nagy része a talajokban lejátszódó anyagáramláshoz, illetve a különféle biológiai folyamatokhoz kapcsolódik. A holtfa és a hozzá kötődő biológiai sokféleség kulcsszerepet játszik az erdőben zajló biológiai folyamatok fenntartásában (pl. anyag- és energiaforgalom, termőhely-stabilizáció, regeneráció, széndioxid-megkötés), amelyek nélkülözhetetlenek az erdő fatermőképességének és környezetvédelmi szolgáltatásainak biztosításához is (DUDLEY és mtsai 2004). Az irodalmak szerint a holtfa-felhalmozódás hatással van az ökoszisztémák alapvető folyamataira, mint pl. a talajfejlődés és -termőképesség, tápelem-immobilizáció és mineralizáció, valamint a nitrogén fixáció (CORNABY és WAIDE 1973; FOGEL és CROMACK 1977; MACMILLAN és mtsai 1977). A következőkben érdemes áttekintenünk, hogy az egyes talajképző folyamatokra milyen hatással van az erdőben maradó holtfa. Természetesen a holtfa hatását nehéz elválasztani a holtfa keletkezésekor az erdőben lejátszódó egyéb folyamatoktól, hiszen ha egy fa elhal, akkor sok esetben lék is keletkezik, amely azt eredményezi, hogy a talajra több fény és nedvesség jut, s ez szintén hatással van a talajképző folyamatokra. Nem tárgyaljuk a holtfa, mint speciális termőhely jelentőségét sem, annak ellenére sem, hogy ez fontos szerepet játszhat a felújulásban (lásd a 17. fejezetet).

18.2.1. Humuszosodás

A talajfejlődési folyamatok közül az egyik legfontosabb a humuszosodás. A talajba kerülő szervesanyag felhalmozódása hatással van a talaj szerkezetére, a talaj víz- és tápanyag-gazdálkodására, valamint a talajban lejátszódó biológiai folyamatokra is (CSÓKA és mtsai 2001). A talaj termőképességében bekövetkezett veszteség szoros kapcsolatban áll a talaj szervesanyag-tartalmában bekövetkezett veszteséggel (POWERS 1990). A faanyag lebomlása egy hosszú humifikációs folyamat, melynek során humusszá, talajjá alakul át (DUDLEY és mtsai 2004). Érdemes áttekintenünk, hogy a talajra holtfaként kerülő szervesanyag milyen bomlási folyamatokon megy át.

A holtfa lebontási folyamatait a következő részekre szokták felosztani:

- Elsődleges lebontási szakasz, melyben a fatest elhalása után megindulnak a lebontást jelentő biokémiai folyamatok. Ezzel egyidőben elsődleges lebontó szervezetek kolonizálják a fatestet. A lebontási folyamat megindulásában nagy szerepe van a fizikai feltárásban szerepet játszó rovaroknak és egyéb állatoknak, illetve a gombáknak. A holtfa falakó rovarok, pl. bogarak, faodvasító lóhangyák és a termeszek (AUSMUS és mtsai 1975; CROSSLEY 1976) által segített feldarabolódásával a lebomlási folyamatok korai stádiuma befejeződik. Hasadások, repedések jönnek létre a fában, melyekben a gerinctelen állatok tovább végzik az aprító tevékenységet (százlábúak, csigák). A talajban található sokféle állat bősége (nematódák, giliszták, és kisebb ízeltlábúak) hozzájárul a holt faanyag további lebomlásához, mivel a felszín jobban ki lesz téve a mikrobiológiai támadásoknak (JOHNSON 1992).
- Másodlagos lebontási szakasz, amelyben az elsődleges lebontók mellett megjelennek a fatest átalakuló anyagaival táplálkozó lebontó szervezetek, illetve a különböző ragadozók és paraziták.
- Humifikációs szakasz, amely során a fatest humusszá alakul át. Ebben a szakaszban a „humuszképző" szervezetek, így atkák, ugróvillások, ikerszelvényesek, giliszták játsszák a fő szerepet. Ebben a szakaszban a fatest átalakulási folyamatai nagyban megegyeznek a „szokásos" humuszképződési folyamatokkal, a talajlakó és talajlebontó szervezetek a megfelelően átalakított fahulladékokat belekeverik a talajba (DUDLEY és mtsai 2004).

A talajra kerülő holtfa lebontási idejét több tényező határozza meg. Az első a fafaj: míg a bükk lebontási idejét mintegy 50 évre teszik, addig a tűlevelű fák, illetve a tölgyek korhadása ennél sokkal lassabb, átlagosan 100–200 év. A fafaj mellett meghatározó tényező a holtfa nagysága, elsősorban átmérője: minél vastagabb volt a kidőlt fa, annál hosszabb ideig tart

lebomlása, s természetesen ennek megfelelően a faegyed kora is meghatározó, hiszen az idősebb, nagyobb fák lassabban bomlanak le. A lebontási folyamatokat nagyban befolyásolja továbbá, hogy az elhalás után a fa mikor dőlt ki, az álló fák lebomlása ugyanis lényegesen lassabb, mint a talajra kerülő fáké. Hasonló igaz az egymásra dőlő fák esetén is: a talajjal történő közvetlen érintkezés meggyorsíthatja a lebontási folyamatokat. Egy türingiai vizsgálatban azt találták, hogy míg a *Fomes fomentarius* károsítása miatt kidőlt bükk törzsek lebomlása átlagosan 40 évig tartott, addig a széldöntés által kidőlt törzseké 120 évig (KAHL 2008). A holtfa lebomlásának folyamata a termőhelyi viszonyoktól (azon belül elsősorban a humiditástól) is erőteljesen függ (DUDLEY és mtsai 2004).

A hosszú lebontási idő azt jelenti, hogy több évtizeden át folyamatosan kerül be a talajba a holtfából szerves anyag. Ez a folyamatos utánpótlás kiegyenlítő szerepet játszhat a talaj szervesanyag-utánpótlásában. Megjegyezzük azonban, hogy az évenkénti avarhullással, illetve egyéb részek (pl. termés, vékony gallyak, cserjék, lágyszárú növények) elhalásával, a holtfához képest sokkal több a talajra kerülő szerves anyag mennyisége. Egyes szerzők szerint (MCFEE és STONE 1966) a nagyméterű fák az egyik legfontosabb forrásai a humusznak és a szerves anyagoknak, jelenlétük nagyban javítja a talajfejlődést. Az oregoni kísérleti erdőben a talajalkotók 20-30%-a holtfa, mely gyakran keveredik az avarral. Mivel a faanyag relatíve mozdulatlan anyag, azáltal, hogy lassítja a talajfolyamatokat és ellenáll a talajkémiai tulajdonságokban bekövetkező gyors változásoknak, képes segíteni a szervesanyag-készlet stabilizációját az erdőkben. A fekvő fák és a talaj szervesanyagának tartalma a korlátozott tápelem-hozzáférés által képes szabályozni a termőképességet az erdei ökoszisztémákban (ROSE és mtsai 2001). Az egyes termőhelyeken eltérő a humusz- és a szervesanyag-képződés, a száraz, valamint a rendkívül vizes és hideg élőhelyeken a szervesanyag-lebomlás gátolt lehet (UGOLINI és MANN 1979; VAN CLEVE és mtsai 1983).

A mérsékelt övi erdőkben a talaj szerves széntartalmának (soil organic carbon) lebomlása lassú (a holtfa lebomlásánál lényegesen lassabb) folyamat: a szervesanyag összetételétől függően pár évtizedtől több évezredig tart (CHAPIN és mtsai 2002). Ennek megfelelően klímavédelmi megfontolásból is igen nagy jelentőségű lehet, ha a holtfából a talajba kerül a szerves szén, mivel ez igen hosszú tárolási időt jelenthet.

A holtfa lebomlását a fafaj (YATSKOV és mtsai 2003), a környezeti feltételek (HARMON és mtsai 1986) és a lebontó szervezetek összetétele (MATTSON és mtsai 1987) határozza meg. A lebontást elsősorban a cellulóz- és a ligninbontó szervezetek végzik, amelyek közül elsősorban a gombák (*Basidiomycetes*) képesek a tápanyagokban szegény faanyag lebontására

(RAYNER és BODDY 1988). Ezek mellett igen jelentős szerepet játszanak a rovarok is, amelyek a „fúró" tevékenységük eredményeképpen előkészítik a holtfát a gombák megtelepedésére.

A holtfából eredő oldott szerves anyag, ezen belül is oldott szerves szén (DOC – dissolved organic carbon) talajba kerülését többen is vizsgálták. HAFNER és mtsai (2005) egy lombos erdőben 15-ször nagyobb oldott szerves széntartalmat mért a holtfa alatti avarszintben, mint a holtfa nélküli avartakaróban. Ugyanakkor a talaj szerves széntartalmának változása ellentmondásos eredményeket mutat, így egyesek (KRZYSZOWSKA-WAITKUS és mtsai 2006) szignifikánsan nagyobb szerves széntartalmat találtak a holtfa alatt, míg mások (BUSSE 1994) a talaj szerves széntartalmának csökkenését mérték. Azokban a kezelt erdőkben, ahol az elmúlt évszázadokban nem volt jelentős mennyiségű holtfa, illetve esetleg a talajra kerülő szerves anyagot más módon is eltávolították (pl. avarhasználat az Őrségben), számolhatunk azzal, hogy a talajra kerülő holtfa növeli a talaj szerves széntartalmát, így humusztartalmát is. Ilyen folyamatot figyeltek meg a Hainich Nemzeti Park (Türingia) magterületén, ahol a talaj felső 15 cm-es rétegének szerves széntartalma lényegesen nagyobb volt (átlagosan 48 t C / ha), mint a gazdaságilag kezelt erdő területeken (átlagosan 42 t C / ha) (BENECKE 2002).

Más vizsgálatokban (KAHL 2008) azt találták, hogy a holtfa alatt nem nőtt meg a talaj szénkészlete, sőt a nagyobb térfogattömeg miatt a felső 0-5 cm-es rétegben kisebb volt. Ebben a türingiai vizsgálatban állapították meg, hogy a holtfa talajra kerülése után, kb. 20 évig nő a holtfából a talajba kerülő szén aránya a talaj összes szerves széntartalmában, egészen kb. 20 %-os arányig, utána azonban ez az arány nem változik. Ez azt jelenti, hogy a holtfából a talajba kerülő szerves szén teljes mértékben mineralizálódott.

ZALAMEA és mtsai (2007) vizsgálataik során két fafaj (*Dacryodes excelsa, Swietenia macrophylla*) 20 tuskóját választották ki egy szubtrópusi erdőben, olyan módon, hogy két korhadási osztályba essenek és a tuskók alól (a tuskóktól 50 cm távolságban) talajmintákat gyűjtöttek. Ezeknek a mintáknak nézték a szervesanyag-tartalmát (NaOH és vízoldható szervesanyag) és más tulajdonságát, pl. az aromásságát. Az eredmény az lett, hogy a széntartalom magasabb volt a 15 éves tuskók alatt, míg az aromásság a 6 éves tuskók alatti talajban bizonyult magasabbnak. A tuskók különböző hatással voltak a talajtulajdonságokra a két fafaj esetében. A *D. excelsa* tuskói alatt magasabb szén-értéket mértek, míg az idősebb *S. macrophylla* alatt magasabb aromás értékeket kaptak. Ez az eredmény felveti azt, hogy az ilyen hatások révén változás állhat be a talaj szervesanyagának mennyiségében és minőségében, valamint fajonként eltérő lehet a lebomlás folyamata. A szervesanyag és tápelem-dinamika ilyesfajta változása miatt a holtfa képes hozzájárulni a

talajtulajdonságok térbeli heterogenitásához, és képes befolyásolni a talajképződési és tápelem-körforgási folyamatokat.

KLINKA és mtsai (1995) két erdőállományban vettek talajmintákat British Columbia délnyugati részén, egy oregoni hemlokfenyő erdőben és egy duglászfenyvesben. A mintáknak bevizsgálták a kémiai paramétereit, melyek által lehetséges volt azt megnézni, hogy a korhadó faanyag milyen hatással van a talaj tápelem-tartalmára és a talajfejlődési folyamatokra. Többféle különbséget találtak a talajfelszín és a kilúgozási szint kémiai paraméterei között. A leginkább felismerhető jellemzője a korhadt fának a huminsav magas koncentrációja volt. A kilúgozási szint kevesebb káliumot, kalciumot és magnéziumot tartalmazott. Az oregoni hemlokfenyvesben az amorf szervetlen alumíniumnak nagyobb akkumulációja volt a korhadt faanyag alatti kilúgozási szintben. A duglászfenyvesben nagyobb hajlam mutatkozott az amorf szervetlen alumínium és fém előfordulására korhadt fa alatti talajban. Feltűnő volt, hogy a holtfa hatása a talajokra termőhelyfüggő és kapcsolatban áll a talajfelszín tulajdonságaival pl. a pH-val, a lipidek értékével, a humin- és fulvin-savakkal.

18.2 2.Kilúgzás

Kilúgzás alatt a kalcium-karbonát és az annál könnyebben oldható sók talajszelvényből való kimosódását értjük (STEFANOVITS és mtsai 1999). A kilúgzás mértéke elsősorban a csapadék mennyiségétől és ennek lefelé való áramlásától függ. Erdők alatt, az erdei alomtakaró savanyú bomlástermékei miatt a kilúgzás lényegesen erősebb, mint a lágyszárú vegetációval borított területeken. A növényekben felhalmozott és a talaj felszínére kerülő szerves anyag csökkenti a kilúgzás mértékét.

SPEARS és mtsai (2003) azt vizsgálták egy oregoni (USA) kísérleti erdőben, hogy a fatörmelék milyen hatással van az ásványi talajfelszínre. A faanyag tápelem-kilúgozását hasonlították össze a talajfelszínnel (kontroll), továbbá összehasonlították a bomlási sorozatokat, valamint 4 különböző fajnál nézték a faanyag tápelem-kilúgozást. Csak kis különbséget mutattak ki a faanyag tápelem- és az erdei talajfelszín kilúgozása között. A fatörmelék alatti talaj melegebb volt, de nem volt nedvesebb a kontrollként használt erdei talajfelszínnél. A vízben oldható szerves szén magasabb volt a fatörmelék alatt, mint a kontroll talajszintben (5–15 cm), de a talajok szén-koncentrációi nem voltak különbözőek. A nitrogén-mineralizáció gyorsabb volt a kontroll talajban. A nitrogén- és foszfortartalomban, valamint a mikroba-biomasszában nem találtak szignifikáns különbséget. A tápelem-kilúgozás közötti különbség a négy faj esetében csekélynek bizonyult. A

tápelem oldódás-felbomlás különbsége a fatörmelék alatti talaj és a kontroll talaj között a középső korhadási stádiumban volt a legnagyobb. A tanulmány azt erősítette meg, hogy a fatörmelék hosszú távon nincs hatással a talajra, és jelentős mértékben nem járul hozzá a talajszelvény szerves szén tartalmához, valamint a fatörmelék hatása olyannyira hosszantartó, hogy térbelileg nem megfigyelhető, mivel az összes talaj valamiféleképpen ki van téve a fatörmelék hatásának.

18.2.3. Savanyodás

A talajokban a savanyodás a lejátszódó biológiai folyamatok hatásaként jön létre, amelyek eredményeképpen a talaj kémhatása (pH-értéke) savassá változik. A savanyúság származhat a talaj szervetlen és szerves alkotórészeitől is, attól függően, hogy a protonleadás szerepét mely vegyületcsoport látja el (STEFANOVITS és mtsai 1999). A savanyodási folyamatok alapvetően kedvezőtlenek a növények tápanyag-ellátottsága szempontjából, de a legtöbb fafajunk a gyengén savanyú talajokon érzi jól magát.

Bár a savanyodási folyamatok nem választhatóak el a többi talajképződési folyamattól, ennek ellenére több szerző tett megállapítást a holtfának a talajsavanyodásban játszó szerepéről. SPEARS és LAJTHA (2004) megállapította, hogy a földre kerülő faanyag-törmelék a szén-tartalom és a szervesanyag lebomlásából eredő savanyodás tekintetében képes egy térbelileg tarka mintázatot létrehozni egy adott terület talajában. A szervesanyag felbomlásából eredő savanyodás folyamatában benne foglaltatik többek között humuszképződés, a tápelem-immobilizáció, a podzolosodás és a talajásványok oldódása. A faanyag alatti talajban a pH-érték alacsonyabb volt és több polifenolt és szerves szenet (DOC-ot) tartalmazott a kontroll parcellához képest, bár a kémiai DOC-frakciók azonosak voltak a vizsgált két helyen. Az ásványi talajfelszín pH-ja alacsonyabb volt a fatörmelék alatt és magasabb volt a kicserélhető savanyúság értéke, valamint a kicserélhető alumínium- és fémtartalma is. 5 cm-nél nagyobb talajmélységnél nem mutatkozott különbség a kontroll és a fatörmelékes talaj változói között. A vizsgálatok rámutatnak arra, hogy a közepes korhadási stádiumú fakorhadék savanyítja a talajfelszínt, és növekszik a kicserélhető savanyúság, valamint az alumínium-koncentráció. A korhadt fatörmelék alatti mélyebb talajrétegek nem állnak a fatörmelék hatása alatt. A szerzők hipotézise az volt, hogy a korhadt fatörmelék egyértelmű térbeli elkülönülést okoz a talajban, ugyanakkor a konklúzió azt

mutatja, hogy a fakorhadék csak csekély hatással van az ásványi talajfelszín kémiai tulajdonságaira.

Bár a holtfa talajsavanyító hatása az irodalmak és a tapasztalatok alapján valószínűsíthető, hazai viszonyok mellett ennek káros hatásával nem kell számolnunk.

18.2.4. Erózió

A talajdegradációs folyamatok közül az egyik legdrasztikusabb hatású az erózió, amely a talaj teljes pusztulását is magával vonhatja. Szűkebb értelemben erózió alatt a víz okozta talajpusztulást értjük, de tágabb értelemben ide tartozik a szél okozta erózió, a defláció is (STEFANOVITS és mtsai 1999). A holtfának kedvező hatása lehet az erózió elleni védelemben (CSÓKA és mtsai 2001), így érdemes ezt a hatást külön is megvizsgálni.

A holtfa vízerózióra gyakorolt hatása közvetlen és közvetett tényezőkre vezethetők vissza. Közvetlen hatásként jelenik meg a földön fekvő holtfának a csapadék csepperóziót okozó hatásának a csökkentése. Mivel a holtfa „védi" a talajt, a csepperózió nem tud a talajban kárt tenni. Hasonló közvetlen hatásként jelenik meg a holtfának a hó, illetve a víz visszatartásában játszott szerepe. A földön fekvő holtfa tagolja a talajfelszínt, így csökkenti a lejtők hosszát és meredekségét, ezzel lassítja a víz felszíni lefolyását, amivel megkönnyíti a víz talajba beszivárgását, s így nagyban hozzájárul az erózió csökkentéséhez. A lejtőre merőleges, közel szintvonalban fekvő holtfa csökkentheti a barázdák kialakulását, illetve a kisebb barázdákat „elgátolhatja". Ugyanakkor meg kell jegyezni, hogy a közel lejtőirányban, felszínen fekvő holtfa „összegyűjtheti" a felszín vizeit, így elősegítheti a felszíni barázdák kialakulását. Utóbbi miatt igen nagy jelentősége van a holtfa „elhelyezkedésének" a vízeróziót csökkentő hatások tekintetében.

A holtfának közvetett hatásai is van az erózióra, bár ezen hatások nehezen elválaszthatóak a holtfát „létrehozó" erdőállományok hatásától. A szakirodalomban régóta ismert, hogy az erdőállományok – különösen a többszintes erdőállományok – alatt az erózió lényegesen kisebb, mint egy mezőgazdasági területen (STEFANOVITS és mtsai 1999). Ennek főbb oka a növényzet (a levelek) vízcseppek energiájának csökkentésében, illetve a talajfelszín (pl. avartakaró általi) borításában játszott szerepe. Ugyanakkor az erdők alatt lényegesen kedvezőbb a talaj szerkezete, porozitása és így víznyelő- és víztároló-képessége, ami nagyban csökkenti az eróziós károk kialakulásának veszélyét. A kedvező talajtulajdonságok létrehozásban – a

korábban tárgyaltaknak megfelelően – tehát a holtfának is jelentős szerepe lehet.

Mivel Magyarországon a vízeróziós károk mellett jelentős kárt okoz a szélerózió (defláció) is, érdemes néhány szóban kiemelni, hogy ebben milyen szerepet játszhat a holtfa. A defláció kialakulását a szél sebessége és örvénylése mellett, jelentősen befolyásolja a felszín tulajdonsága (STEFANOVITS és mtsai 1999). A felszínre kerülő holtfa növeli a felszín érdességét, illetve a talaj nedvességtartalmát, valamint lebomlása során javítja a talaj szervesanyag-tartalmát, illetve szerkezetességét. Ezzel hozzájárulhat a deflációs károk csökkentéséhez. Természetesen ebben az esetben sem választható el a hatás az erdőállományok általános, deflációt is csökkentő hatásától.

Összefoglalva megállapítható, hogy a holtfának jelentős szerepe van/lehet a talajerózió csökkentésében (DUDLEY és mtsai 2004), de ez a szerep nagyban függ a holtfa elhelyezkedésétől és az állomány szerkezetétől. Ugyanakkor ezen hatások a többszintes, természetközeli erdőállományokban – azok kedvező tulajdonságai miatt – kevésbé jelentősek, mint a kezelt, gazdasági erdőkben. Ennek ellenére elmondhatjuk, hogy a holtfának a felszín tagolása, a változatosság növelése miatt kedvező hatása lehet, mind a vízerózió, mind a defláció tekintetében.

18.1. kép: Erősen bomlott holtfa a bükki „Őserdőben” (©BA).

18.2. kép (felül): Az idős fák kidőlése jelentős talajbolygatással jár (Kékes Erdőrezervátum) (©BA).
18.3. kép (alul): Földön fekvő holtfa akadályozhatja a víz lefolyását (Csáfordjánosfa – tőzikés erdő) (©BA).

19. A holt faanyag hatása a vízfolyásokra

Gribovszki Zoltán, Kalicz Péter és *Kucsara Mihály*

A vízfolyásokba kerülő holt faanyag esetében „nagyméretű holt faanyag”-nak (NHF) nevezzük (19.1. kép) a nagyobb méretű ágakat, főgyökereket, törzseket vagy teljes fákat, amelyet érdemes megkülönböztetni az akkumulálódott kisebb ágak, gallyak és avar alkotta „faanyagú törmelék”-től (FT) (19.2. kép).

A holt faanyag vízfolyások életében betöltött szerepe az utóbbi időben – ahogy vízfolyásaink természetességének és jó ökológiai állapotának kérdése egyre nagyobb figyelmet kapott – egyértelműen felértékelődött. A vízfolyásokba természetes úton bekerülő holt faanyag egy fontos alkotóelemét adja a vízfolyások életének, eltávolítása pedig nagymértékben ronthatja a vízfolyás természetességét, mind morfológiai, mind kémiai szempontból (BILBY és WARD 1991). Ezen folyamatok tanulmányozása az 1980-as évektől kezdve egyre inkább előtérbe került és jelenleg is növekvő számú vizsgálat tárgyát képezi. A holt fa megjelenése a vízfolyások medrében a következő előnyös hatásokkal bír (MOTT 2006):

- Stabilizálja a partokat és a vízfolyás medrét (jól funkcionálhat természetes mederlépcsőként és partvédő műként);
- Élőhelyet hoz létre különböző halfajoknak és más vízi élőlényeknek;
- Táplálékul és szaporodási helyül szolgál;
- Javítja a vízminőséget;
- Jó alapot ad a rekolonizációnak;
- Nagyobb vízfolyások esetében elősegítheti a természetes kanyarulatfejlődést.

A továbbiakban a vízfolyások természetszerű rehabilitációjának példáján keresztül alaposabban is nézzük meg ezeket a funkciókat, illetve ezen holt faanyag kezelésével kapcsolatos elveket.

19.1. A különböző hatások elemzése

19.1.1. A part stabilizálása

A nagyobb méretű fák a mederbe kerülve, illetve a mederben célszerűen elhelyezve – az áramlás megfelelő irányításával terelőműként funkcionálva –

stabilizálhatják a partot és a vízfolyás medrét. Nem szabad elfeledni viszont, hogy nagyobb árhullámok esetén a nagyméretű rönkök magával ragadása sokszor okozza keresztirányú vízépítési művek, csőáteresztők, hidak megrongálódását, esetenként teljes tönkremenetelét (19.3. kép). Éppen ezért kívánatos, hogy a természetes úton, vagy mesterséges módon mederbe került nagyméretű fadarabok a nagyvízi jelenségek során is a helyükön maradjanak.

19.1.2. Mini tározó létrehozása

A NHF vízvisszatartó hatású, így növeli a vízfolyás medrében tározódó vízkészletet. A vízfolyásba kerülő nagyméretű faanyag (általában fatörzs) a kisvízfolyásokban keresztben elhelyezkedve egy kisebb tározóteret hoz létre a fatörzs mögött. A tározótérben csökken a vízsebesség és nő a víz tartózkodási ideje az adott vízfolyás-szakaszon, vagy ha több ilyen van, az egész vízgyűjtőben. Az adott átbukási ponton, mivel duzzasztóként funkcionál, a vízfolyás energiáját egy pontra koncentrálja és így segít az adott szakaszon az energia disszipációjában és az átlagsebesség csökkentésében (19.4. kép).

19.1.3. Élőhelyek létrehozása

Mivel az áramló vízben lévő nagyobb méretű holt faanyag mögött egy kisebb elragadó-erővel bíró, alacsonyabb sebességű áramlási tér jön létre, ezért az ilyen „akadályok” a mederben jó pihenő-, táplálkozási és ívóhelyek, de jó menedéket jelenthetnek a ragadozók elől is. Egy egyesült államokbeli vizsgálat szerint a lazacok ívó és tartózkodási helyéül 50%-ban ezek a vízfolyásban lévő fatörzsek és ezek környezete szolgál. A vízben elhelyezkedő nagyméretű holt faanyag a változatosság növelésével, a hordalék átrendeződésével és új hordalékzátonyok, meder-alávágódások, tározótérként funkcionáló tavacskák létrehozásával növeli a vízfolyások medrének természetességét. Míg a vízben lévő fatörzsek mögött egy kisebb áramlási sebességű, idővel feltöltődő tér, ún. böge jön létre, a természetszerű mederlépcső alatt (azon a szakaszon, ahol az energia disszipálódik) a finom hordalék kimosódik a mederből és merőben másfajta élőhelyként egy durvaköves mederszakasz alakul ki.

19.1.4. A kolonizáció elősegítése

A vízbe kerülő finom faanyagú törmelék és nagyméretű holt fás részek összetett üregekkel és résekkel tagolt felületeket jelentenek, amely az algák, a mikrobák és a gerinctelenek számára kolonizációs felületként szolgálnak. Ezek az apró szervezetek igen fontosak, mert a tápláléklánc első láncszemeiként az összes magasabbrendű vízi állatfajnak táplálékul szolgálnak – beleértve a kérészeket, tegzeseket (WALLACE és mtsai 1993), rákokat, pisztrángféléket és esetlegesen az olyan emlősöket is, mint a cickányfélék vagy a vidra.

19.1.5. A vízminőség javítása

A vízben lévő holt faanyag egyik fő funkciója, hogy kivonja a finomabb hordalékot az áramlásból és az általa képzett alacsony áramlású térben a hordalék csapdázódik. A vízfolyás vize a nagyméretű holt fán átbukva oxigénnel gyorsabban telítődik, így javul a vízfolyás oxigénellátása. A hordalékdepóniák átrendeződésének elősegítésével a mederanyag átlevegőzését és folyamatos keveredését is biztosítja (MOTT 2006). Ha azonban (pl. fakitermelés következtében) nagy mennyiségben kerül finom faanyagú törmelék a vízfolyásba, a bomló szerves anyag oxigénelvonása miatt az jelentős mértékben leronthatja a vízminőséget.

19.2. Mit tegyünk a vízfolyásban lévő holt fával?

A síkvidéki vízfolyások igen nagy része szabályozott (kiegyenesített medrű, egységes vízmélységgel a kereszt-szelvényben és hossz-szelvény mentén). Mivel holt tereket és hordalékcsapdákat létrehozva módosítja a meder „mérnöki" geometriáját, a vízfolyások medrében a NHF és FT általában nem kívánatos, ezért eltávolítására sok helyen nagy energiákat fordítanak. A faanyag-eltávolítás és a medermorfológia vele együttjáró egyszerűsödése azonban általában nem kedvez a vízi élőlényeknek, ezért a vízfolyás faunája sokszor igen jelentős mértékben szegényedik az ilyen munkálatokat követően (ZAPZALKA 1997).

Ökológiai szempontból a számos kedvező hatás miatt legjobb, ha benne hagyjuk a holt fát a mederben. Csak abban az esetben érdemes eltávolítani, ha mennyisége olyan nagy, hogy az ronthatja a vízminőséget (pl. egy közvetlenül a meder mellett zajló fakitermelés esetében), vagy ha közvetlenül egy műtárgy (híd vagy csőáteresz) felett nagyobb

hordalékdepóniákat képez. Utóbbi szituáció egy nagy árvíz esetén fokozottabb árvízveszéllyel járhat, vagy maga a depónia az uszadékkal együtt megindulva a műtárgy tönkremenetelét okozhatja.

A mederben már meglévő NHF helyzetének esetleges módosításakor a holt faanyagot a meder hossztengelyéhez képest egy 20–40 fokos szögben célszerű lerögzíteni, így kevésbé veszélyezteti a meder nagyvizeket levonultató kapacitását, de élőhelyeket még nagy számban tud létrehozni.

A nagyméretű holt faanyagból egyébként kisebb vízfolyások esetében partvédő műveket vagy mederlépcsőket is kialakíthatunk. Az előbbiek alapján mesterségesen, de természetes anyagokat felhasználva védhetünk meg valamilyen műtárgyat vagy vízfolyás mentén haladó utat, illetve alakíthatunk ki új élőhelyeket a vízfolyás medrében (19.5. kép).

A faanyagú természetes vagy mesterséges keresztgátak fokozzák a zúgó-kistó szekciók kialakulási lehetőségét, amelynek különösen az időszakos (szemisztatikus) vízfolyások esetében van jelentősége, mivel az így létrejövő mélyedések biztosítják a vízi élővilág számára a vízhiányos időszakok átvészelését.

A NHF mederbe való beépítésével kapcsolatban a következő alapvetések az irányadók:

- A faanyag legalább olyan hosszú legyen, mint amilyen széles a meder;
- A fák átmérője minimum 0,1 m, vagy a meder szélességének 5%-a;
- Az elsodródás veszélyének csökkentése érdekében a NHF-ot gyakran szükséges a vízfolyás medrébe bekötni.

Összegezve a fent leírtakat megállapítható, hogy természetes körülmények között a mederbe kerülő holt faanyag több szempontból is fontos szerepet tölt be egy vízfolyás ökológiájában, tehát annak eltávolítása a vízi ökoszisztéma szempontjából kimondottan kedvezőtlen. A szakirodalomban számos példát találunk a NHF mederben való újbóli elhelyezésére, elsősorban élőhely-fejlesztési, de mederstabilizálási szempontból is. Megjegyzendő azonban, hogy a vízfolyások medrébe mesterségesen bevitt túlzott mennyiségű holt fa már bizonyos ökológiai funkciókat zavarhat, sőt érdemes arra is kitérni, hogy egyes építési szempontból kritikus helyzetű műtárgyak közelében a NHF eltávolítására is szükség lehet.

19.1. kép (felül): Nagyméretű holt faanyag a mederben (©BCs).
19.2. kép (középen): Faanyagú törmelék a Rák-patak medrében (©GZ).
19.3. kép (alul): A nagy árhullámok megmozdítják a mederben az uszadékot, ami a műtárgyak eltömődését és tönkremenetelét okozhatja (©GZ).

19.4. kép (felül): Természetes mini tározó létrejötte egy keresztbedőlt fatörzs fölött (©BCs).

19.5. kép (alul): Holt faanyagból készült mesterséges mederlépcső a Bükkös-patakon (©BCs).

20. A holtfa és az erdő egészsége

Lakatos Ferenc és *Csóka György*

Az erdei holtfát nyilvánvalóan más szemmel nézi a tulajdonos, az erdőgazdálkodó, a természetvédő és az erdőben sétáló laikus is. Tovább lehet színezni az egyébként is színes, összetett kérdéskört, ha a holtfa és az erdő egészsége közötti összefüggéseket vesszük nagyító alá. Már csak azért is, mert az erdei holtfa eltávolítása mellett szóló egyik alapvető érv hosszú időn keresztül éppen erdővédelmi jellegű volt. Nevezetesen az, hogy az erdőben bennmaradó, ott lebomló holtfa erdővédelmi kockázatokat hordoz, kórokozók járványainak, károsítók tömegszaporodásainak kiinduló pontja lehet. Valóban így lenne ez? E fejezet célja, hogy az esetleges tévhiteket eloszlassa, és megalapozott információt szolgáltasson a kérdés megválaszolásához.

Az erdők egészségi állapotát az abiotikus és biotikus hatások sokasága, illetve ezek egymásra hatása határozza meg. Az abiotikus hatásokat (aszály, vihar, fagy, hőség, stb.) nem, vagy csak kisebb mértékben tudjuk kivédeni. Egy széldöntés, hótörés, jégkár ellen nehéz védekezni. Megfelelő erdőszerkezet kialakításával, faállománynevelésssel, elegyítéssel javíthatjuk ugyan az erdők állóképességét, de ez az esetek többségében önmagában még nem feltétlenül elegendő. A fellépő károsítók és kórokozók (biotikus hatások) ellen viszont már több dolgot is tehetünk. Azok a bonyolult kölcsönhatások, amik a gazdanövény – károsító/kórokozó – természetes ellenség kapcsolatokból adódnak, lehetővé teszik, hogy a természetes ellenségek életfeltételeinek biztosításával, védelmével erősítsük szabályzó képességüket. Ezzel pedig érdemileg is csökkenthetjük a problémát okozó fajok népességét, és javíthatjuk erdeink egészségi állapotát. Ez a lehetőség sokkal inkább adott a károsítók, mint a kórokozók esetén. Az utóbbiak esetében a környezeti tényezők (pl. hőmérséklet, páratartalom) a jelenlét és fertőzőképesség döntő meghatározói.

Az elhalt faanyag, illetve annak változatos megjelenési formái tömegesen fellépő kártevők természetes ellenségeinek biztosítanak nélkülözhetetlen életfeltételeket. Erre a vonatkozóan a teljesség igénye nélkül mutatunk be néhány kiemelt példát.

A magyarországi erdőlakó madarak kb. harmada odúlakó, azaz ők nem nélkülözhetik a korhadó, odvas fákat és facsonkokat (lásd a 14. fejezetben). E fajok jelentős része rovarevő. Fiókanevelés idejében szinte kizárólagosan, de azon túl is jelentős mértékben rovart fogyasztanak. Táplálékukban nyilván a tömeges és ennél fogva kárt okozó fajok egyedei dominálnak. A

rovarevő énekesmadarak növényvédelmi/erdővédelmi jelentőségét számtalan szerző hangsúlyozza (CHERNEL 1899; MATUSOVITS 1934; BARTOS 1959; SZONTAGH 1980; KRIŠTÍN 1994, 2002; KRIŠTÍN és PATOČKA 1997; CEIA és RAMOS 2014).

A harkályokról kevésbé közismert, de fiókáikat nem kizárólag xilofág lárvákkal (cincérek, fadarazsak, díszbogarak, stb.), hanem lepkehernyókkal is táplálják, s fészkelési időszakukban ezek meghatározó jelentőségűek is lehetnek (TÖRÖK 1987). Erdővédelmi szempontból (is) azonban még tovább növeli jelentőségüket, hogy odúkészítésükkel sok más faj számára teremtenek kizárólagos életfeltételeket (lásd a 14. fejezetben). Éppen ezért nevezik a harkályokat „kulcsfajoknak". Harkályok pedig csak ott tölthetik be ezt a nélkülözhetetlen szerepet, ahol megfelelő mennyiségű és minőségű holtfa áll rendelkezésre.

A rovarevő madarak a rovarok minden, számukra elérhető fejlődési stádiumát fogyasztják. A széncinegékről, mint a gyapjaslepke peték jelentős fogyasztóiról már CHERNEL (1899) is említést tesz. REICHART (1959) mellettük a kékcinegét, a csuszkát, a harkályokat is említi. 1957-1958-ban a Börzsöny-hegységben végzett vizsgálatai során azt találta, hogy a petecsomóknak 33,8-76,3%-át kezdték ki a madarak (20.1. kép).

Az énekesmadarak közül elsősorban a cinegéket (*Parus* spp.) és a légykapókat (*Ficedula* spp.) kell kiemelni, mint a lepkehernyók legfőbb fogyasztóit. Lomberdeinkben főként az araszolók és a sodrómolyok szerepelnek tömegesen a fiókák és a szülők étrendjében. Ha figyelembe vesszük, hogy egy cinege pár egy fészekalj (20.2. kép) felneveléséhez 1–1,5 kg (!) hernyót (tízezres nagyságrendű egyed) gyűjt össze, egyértelművé válik jelentőségük. Megjegyzendő, hogy ez a madarak által megtestesített ökológiai szolgáltatás jóval hatékonyabb a változatos szerkezetű, odvakkal, holtfával is rendelkező erdőkben (BERECZKI és mtsai 2014).

A teljesség kedvéért megemlítendő, hogy a szőrös lepkehernyókat (pl. gyapjaslepke) az énekesmadarak csak kevésbé kedvelik, azokat (különösen a kifejlett hernyókat) csak néhány madárfaj (pl. kakukk) fogyasztja tömegesen. Ugyanakkor számos korábbi munka sorol fel további olyan madárfajokat, amelyek ugyan kisebb mennyiségben, de viszonylag rendszeresen fogyasztják a gyapjaslepke hernyóit tömegszaporodásukkor, illetve a közöttük lévő időszakban is (UJHELYI 1926; TURČEK 1948).

Az erdei odúlakó gerincesek közül a madarak mellett a denevérek erdővédelmi jelentősége külön is említést érdemel. Éjszakai lepkék szerepelnek több denevérfaj táplálékában is, de az erre vonatkozó számszerű adatok ritkák (BAUEROVA 1978, 1982, 1986). JONES és RYDELL (2003) a denevérek táplálékspektrumát áttekintve megállapították, hogy a legjelentősebb lepkefogyasztók az ún. "lepkespecialisták". E fajok a barna

hosszúfülű denevér (*Plecotus auritus*), a szürke hosszúfülű denevér (*P. austriacus*) és a pisze denevér (*Barbastellus barbastellus*) (RYDELL és mtsai 1996; SIERRO és ARLETTAZ 1997; VAUGHAN 1997). A szürke hosszúfülű denevér (20.3. kép) egyébként tipikus "nyomozó" denevér, táplálékát nem csak a levegőben, hanem a fák ágain is kutatja. A lepkék mellett időnként hernyókat is zsákmányol, s a táplálékban gazdag erdőkbe akár 10 km-es körzetből is koncentrálódik (Dobrosi D. szóbeli közlése). A denevérek a lepkék mellett természetesen bogarakat is zsákmányolnak. A nagyobb termetűek akár cserebogarakat is, a kisebb termetűek pedig például szúkat is fogyasztanak. A denevérek rovarfogyasztásának volumenére vonatkozóan kiváló, közvetett információt nyújtanak azok a guanó kupacok, amiket templomtornyokban, padlásokon – ahol a denevérek óriási odvas fák híján kényszerből tanyát vernek – találhatunk. Egy néhány százas létszámú közönséges denevér (*Myotis myotis*) kolónia (20.4. kép) 3–4 év alatt mázsányi guanót termel (Dobrosi D. szóbeli közlése). A denevérguanó pedig nem más, mint a zsákmányolt rovarok emészthetetlen maradványa. A teljesség kedvéért megemlítendő, hogy a denevérürülék egy része nem is jelenik meg a pihenőhelyen, mivel azt az állatok már röptükben elszórják.

Sok olyan ízeltlábú faj is kötődik a lebomlási folyamat különböző stádiumában lévő holtfához (lásd a 10. fejezetben), ami közvetlen erdővédelmi jelentőséggel is bír. Ezek egy része ragadozó, másik része pedig parazitoid. Az előbbi csoport generalista fajai (pl. futrinkák) elsősorban a tömegességüknél fogva károkozásra hajlamos növényevő rovarfajok egyedeit fogyasztják, tehát közvetlenül hozzájárulnak az erdők egészségi állapotának javításához. Több más futóbogár fajhoz hasonlóan gyakran korhadó holtfában telel az aranyos bábrabló (*Calosoma sycophanta* – 20.5. kép), a gyapjaslepke (*Lymantria dispar*) egyik jelentős ragadozója.

Műhernyós kísérletük során FERRANTE és mtsai (2014) arra jutottak, hogy az esetek 28,8%-ában a hernyókat ért támadások ragadozó ízeltlábúaknak tulajdoníthatók. A generalista ragadozó ízeltlábúak közül erdővédelmi szempontból talán a hangyák (különösen a nagytermetű *Formica* fajok) a legjelentősebbek (20.6–7. képek). Ezt felismerve bolyaikat többfelé aktívan védik is (20.8. kép). A hangyákról a 11. fejezetben már szóltunk.

Az ízeltlábú ragadozók más csoportjai már sokkal inkább specialisták. Ilyenek például a szúfarkasok, amik egy meghatározott életmódú rovarcsoport (szúbogarak) természetes ellenségei.

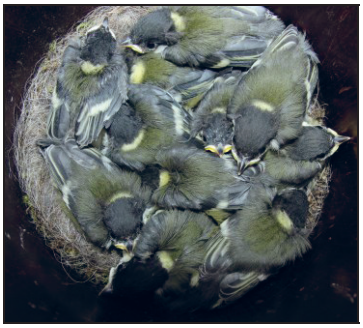
Általában még ennél is szűkebb gazdakörrel rendelkeznek a parazitoid rovarok (pl. fürkészdarazsak), melyek szintén jelentősen hozzájárulnak egyes rovarfajok egyedszámának csökkentéséhez. A holtfa számukra egyrészt búvó- és telelőhelyet biztosít, másrészt pedig az alternatív gazdaállat táplálékforrását is jelentheti. Az *Atanycolus intiator* nevű gyilkosfürkész

(*Braconidae*) holtfában fejlődő szaproxilofág és élőfában fejlődő xilofág lárvákat is parazitál. Utóbbiak között számos erdővédelmi szempontból jelentős faj is van, mint amilyen például több karcsúdíszbogár faj (*Agrilus viridis, A. angustulus, A. biguttatus*, stb.). A holtfa jelenléte, a benne fejlődő, erdővédelmi szempontból nem jelentős fajokon (pl. darázscincérek) keresztül alternatív gazdákat biztosít a gyilkosfürkésznek. Azaz akkor is magasabb szinten maradhat populcióinak népessége, amikor az élőfában fejlődő kártevő xilofágok népessége alacsony. Vagyis azok népességének növekedését a parazitoid populáció népessége sokkal gyorsabban követheti.

Valójában egyetlen olyan területe van a holtfa – erdővédelem kérdéskörnek, ahol az egyes érdekelt felek (tulajdonos/gazdálkodó – felügyelő/hatóság) gyakran különböző véleményt képviselnek, ez pedig a pusztulófélben lévő és a frissen elpusztult fák kérdésköre. Ezek bizonyos esetekben valóban fertőzési forrásként szolgálhatnak és innen kiindulva további fák, facsoportok és erdőrészek károsodása vagy pusztulása következhet be (LAKATOS 2003, 2006). Fontos kiemelni azonban, hogy mindez a frissen elpusztult faanyaghoz köthető csupán. A helyzet megítélésénél alapvetően tehát azt kell figyelembe venni, hogy ezen a frissen elpusztult fán van-e olyan károsító vagy kórokozó, amely potenciális veszélyforrást jelent a környező erdő fáira. Korábban a szil- és tölgypusztulás kapcsán lombos állományokban is vélelmeztek ilyen (utólag nem igazolt) kockázatokat, de manapság az ilyen problémák szinte kizárólag a fenyvesekre korlátozódnak (nemcsak hazánkban, hanem külföldön is). A teljesség kedvéért említendő az is, hogy a fenyvesekben kétségtelenül meglévő kárkockázat elsősorban a nagy kiterjedésű, elegyetlen állományokban jelentős.

A pusztuló fák, frissen pusztult fák általános „üldözése" és maradéktalan eltávolítása tehát alapvetően hibás döntés. Különösen, ha figyelembe vesszük, hogy a probléma „megoldása" általában jelentős késéssel követi annak megjelenését. Azaz a holtfát csak akkor távolítják el, amikor az számottevő kockázatot már egyébként sem jelent.

Összefoglalva megállapítható, hogy a holt faanyag jelentős mértékben hozzájárul az erdőkben zajló természetes folyamatok működéséhez, az erdővédelmi problémákat okozó rovarok populációnagyságát érdemben befolyásolni képes természetes ellenségek megmaradásához, elszaporodásához. Ezért, néhány speciális erdőállományt (fenyvesek) és holt faanyag típust (frissen elpusztult fa) leszámítva, nem veszélyt jelent a visszamaradó erdő egészsége szempontjából, hanem éppen ellenkezőleg, nagyban javítja azt. Az erdei holtfa tehát nemcsak ökológiai és természetvédelmi, hanem erdővédelmi megfontolások alapján is nélkülözhetetlen.



20.1. kép (felül balra): Gyapjaslepke cinkék által megbontott petecsomói (©CsGy).
20.2. kép (felül jobbra): Széncinege népes fészekalja (©FT).
20.3. kép (középen): A „lepkespecialista nyomozó" szürke hosszúfülű denevér (©DD).
20.4. kép (alul): A közönséges denevér népes kolóniája (©DD).

20.5. kép (felül): Aranyos bábrabló (*Calosoma sycophanta*) (©CsGy).
20.6. kép (középen balra): *Lasius emarginatus* fiatal gyapjaslepke hernyót zsákmányol (©CsGy).
20.7. kép (középen jobbra): *Formica rufa* a *Mesoneura opaca* levéldarázs lárváját zsákmányolja (©CsGy).
20.8. kép (alul): Hangyaboly védelme kerítéssel (©CsGy).

21. Mennyi holtfa van az erdőkben?

21.1. A holtfa mennyisége a mérsékelt övi erdőkben

Bölöni János és *Ódor Péter*

A korhadó faanyag mennyisége (területegységre vonatkoztatott darabszáma, térfogata vagy tömege) a holtfaviszonyok egyik legfontosabb jellemzője, ami csaknem minden, a holtfához kapcsolódó élőlényre alapvető hatással van, befolyásolva a megjelenő életközösségek faji és funkcionális összetételét, tömegességét stb. A holtfa mennyiségén leggyakrabban az elhalt álló fák és facsonkok, a fekvő halott törzsek és ágdarabok összesített mennyiségét értjük (HARMON és mtsai 1986). Leggyakrabban adott minimum átmérőnél vastagabb holtfák egységnyi területre, általában 1 ha-ra vonatkoztatott térfogatát vagy tömegét határozzák meg.

Az álló és a fekvő holtfát külön, gyakran eltérő módszerrel mérik. Az álló holtfa (ide értve a tuskókat is) felvétele többnyire területalapú mintavétellel történik, vagyis adott alakú és nagyságú területen minden mérethatárt meghaladó álló holtfa egyedet megmérnek. A terület többnyire kör vagy négyzet, esetleg téglalap (ide érve az adott szélességben, vonal mentén mért fákat használó transzekt módszert is). A megmért jellemző rendszerint a mellmagassági (1,3–1,37 m) átmérő vagy kerület, amiből körlapot számolnak. Amennyiben magasságmérés vagy becslés is történik, akkor számolható a holtfák térfogata. Facsonkok és tuskók esetében többnyire hengert, vagy csonkakúpot feltételezve számolják a térfogatot, teljes álló holtfák esetében többnyire az erdészeti gyakorlatban elterjedt, fafajspecifikus famagasság-függvényeket használják (ezekkel a mellmagassági átmérő és a famagasság alapján meghatározható a faegyed térfogata, SOPP és KOLOZS 2000). A holtfa egységek térfogatát egyenként kiszámolják, a kapott adatokat összesítik és területegységre vetítik. Mivel magasságmérés nem mindig történik, ezért a szakirodalomban gyakran csak körlap (m^2/ha) vagy tőszám (db/ha) adatokkal találkozunk. Az eltérő mérési módszerek és mennyiségek miatt sajnos a szakirodalomban megadott holtfaadatok sokszor nem összevethetőek.

A fekvő holtfa felvételére a területalapú mérés mellett más módszereket is szoktak használni. Ezek közül a vonal menti mintavétel a leggyakrabban alkalmazott (WARREN és OLSEN 1964; WAGNER 1968), mivel módszertani összehasonlító vizsgálatok igazolták, hogy legalább olyan megbízható, mint a területalapú mérés, viszont sokkal gyorsabb (STÅHL és mtsai 2001). A

mérés során egy kiválasztott pontból, adott irányba kihúzott, adott hosszúságú vonal mentén rögzítik azoknak a fekvő fáknak az átmérőjét, amelyeket a vonal metszett, és meghaladtak egy minimum átmérőt. Mind a minimum átmérő, mind a rögzítendő átmérő arra a pontra vonatkozik, ahol a fát a vonal metszette. Az átmérő adatok alapján a területre vonatkoztatott térfogat az alábbi képlet alapján számolható ki:

$$V = \frac{\pi^2 \sum d^2}{8L},$$

ahol „V" az egységnyi területre eső térfogat, „d" a fák átmérője és „L" a vonal hossza. Fontos, hogy az átmérőt és hosszt azonos egységben mérjük, ha pl. mindkettőt méterben adjuk meg, akkor a területre vonatkoztatott térfogatot m^3/m^2 egységben kapjuk meg (ezt 10000-rel megszorozva kapunk m^3/ha-t). A kapott érték az adott pontra vonatkozik, ahonnan a vonal elindul. A fekvő holtfák sok esetben egy irányba rendeződve helyezkednek el a lejtő kitettsége, vagy a szélirány miatt. Ennek hatását úgy lehet ellensúlyozni, ha egy pontból nem egy, hanem több vonalat húzunk (pl. 3-at 120°-os szögeltéréssel), és a vonal összesített adatát használjuk a pontra vonatkozó térfogat meghatározására. Az álló és a fekvő holtfa együttesen adja az összes holtfát, rendszerint m^3/ha-ban. A holtfa mennyiségét ezen kívül kifejezhetjük a területegységre vonatkozó száraz tömeggel is. Ez kevésbé elterjedt, bár az erdei ökoszisztémák anyagforgalmának a leírásánál ezt szokták megadni. A terepi mérések során ez esetben is térfogatot állapítanak meg, ebből számolják ki a tömeget a holtfa sűrűsége alapján. Mivel a faanyag sűrűsége a korhadás során csökken, ezt különböző korhadási fázisok esetében külön meg szokták mérni (HARMON és mtsai 1986).

Vizsgálatonként eltérő, hogy mekkora az a minimum átmérő, ami felett rögzítik a holtfa egységek adatait, a leggyakrabban ez 10 cm, általában 5 és 20 cm közötti. Gyakran elkülönítik a „vékony" és a „vastag" holtfát (fine woody debris – FWD, illetve coarse woody debris – CWD), vékonynak általában az 5 vagy 10 cm-nél vékonyabb egységeket tekintik. A minimum átérőnél vékonyabb faanyagot, illetve a fákon lévő elhalt ágakat a legtöbb tanulmány figyelmen kívül hagyja, ezért a továbbiakban a közölt holtfa adatok, ahol külön nem jelezzük, a vastag holtfa mennyiségét jelentik. Egy vizsgálat alapján egyébként a vékony, 1-5 cm átmérőjű holtfa az összes holtfa 18%-át adta, a fákon lévő összes, 1 cm-nél vastagabb elhalt ág pedig a 6%-át tette ki egy holtfában nem nagyon gazdag (átlagosan 26,4 m^3/ha) dél-svédországi felhagyott erdőkben (NORDÉN és mtsai 2004).

21.1 táblázat: A holtfa átlagos mennyisége bükk uralta őserdő jellegű állományokban (CHRISTENSEN és mtsai 2005 alapján)

Típus (mintaszám)	Jellemző fafaj	Holtfa (m^3/ha) [min.-max.]			Élőfakészlet m^3/ha [min.-max.]	Álló holtfa/ összes holtfa arány, % [min.-max.]	Holtfa/összes föld feletti faanyag arány, % [min.-max.]
		Álló	Fekvő	Összes			
Szubmontán (18)	1	38 [5-104]	102 [25-211]	134 [33-285]	517 [201-681]	26 [6-47]	21 [6-46]
Montán (16)	2	92 [33-283]	153 [16-269]	229 [69-552]	616 [362-813]	37 [16-88]	27 [10-45]
Összes (34)		62 [5-283]	125 [16-269]	179 [33-552]	568 [201-813]	31 [6-88]	24 [6-46]

Jellemző fafaj: (1) *Fagus sylvatica*, (2) *F. sylvatica, Abies alba, Picea abies*

21.2. táblázat: A holtfa átlagos mennyisége néhány bükk uralta őserdő jellegű erdőrezervátumban (Típus: m=montán; sz=szbubmontán)

Erdőrezervátum	Típus	Holtfa (m^3/ha)			Élőfa-készlet, m^3/ha	Álló/ összes holtfa arány, %	Holtfa/ös szes föld feletti fa aránya, %	Forrás
		Álló	Fekvő	Össz.				
Ausztria								
Rothwald	m	92	164	256	547	36	32	a
Csehország								
Boubín	m	74	185	259	772	29	25	b
Mionsi	sz	63	108	172	590	37	22	c
Razula	m	89	199	288	592	31	33	d
Zofin	m	54	87	141	666	38	17	e
Dánia								
Strødam Reservatet	sz	38	101	139	490	27	22	f
Suserup Skov	sz	9	154	163	674	6	19	f
Franciaország								
La Tillaie	sz	55	165	220	260	25	45	g
Lengyelország								
Bieszczady	sz	34	148	182	496	19	23	h
Magyarország								
Kékes	sz	14	92	106	454	13	19	i
Őserdő	sz	23	152	175	765	13	19	i
Németország								
Fauler Ort	sz	104	156	260	481	40	35	j
Heiligen Hallen	sz	74	211	285	506	26	36	j
Vilm	sz	44	109	153	561	29	21	k
Szlovákia								
Badin	m	42	228	271	627	16	30	l
Dobrocs	m	65	191	256	687	25	27	m
Stuzica	sz	50	40	60	647	56	12	n
Szlovénia								
Pecka	m	283	269	552	687	51	45	o
Rajhenavski Rog	m	119	16	134	813	88	14	p

Forrás: (a) MAYER és NEUMANN 1981, (b) VRŠKA és mtsai 2001c, (c) VRŠKA és mtsai 2001b, (d) VRŠKA és mtsai 2001a, (e) PRUSA 1982, 1985, (f) CHRISTENSEN és HAHN, in: CHRISTENSEN és mtsai 2005, (g) WIJDEVEN 2003, (h) JAWORSKI és mtsai 2002, (i) ÓDOR és STANDOVÁR, in: CHRISTENSEN és mtsai 2005, (j) WINTER, in: CHRISTENSEN és mtsai 2005, (k) SCHMALTZ és LANGE 1999, (l) SANIGA és SCHÜTZ 2001, (m) SANIGA és mtsai 2011, (n) KORPEL 1997, (o) DEBELJAK 1999, (p) HARTMAN 1987.

A holtfa összes mennyisége mellett fontos lehet az álló, illetve fekvő holtfa aránya is. A holtfa mennyisége mellett az összes faanyaghoz – célszerűen az összes föld feletti élő és holt faanyaghoz – viszonyított aránya is jellemző.

A holtfa mennyiségét alapvetően a lebomlás és a keletkezés sebessége határozza meg (HARMON és mtsai 1986). A lebomlást leginkább meghatározó tényező a fafaj és a fa mérete. A nagyobb fák lebomlási ideje sokkal lassabb, mint a vékonyaké. Jelentősen eltérnek a bomlás sebességében a fafajok: általában a tűlevelű fák sokkal lassabban bomlanak le (a nagyobb másodlagos anyagcseretermék- és ligninmennyiség miatt), mint a lombosok. A lombos fák közül a tölgyek lebomlása lassabb, mint bükké, illetve a legtöbb elegyfafajé. A holtfa keletkezését, továbbá megjelenésének tér- és időbeli mintázatát természetes viszonyok mellett az erdő bolygatási rezsimje határozza meg (ez alatt közösségre jellemző bolygatások típusait, tér- és időbeli eloszlásukat, intenzitásukat, jósolhatóságukat értjük, ÓDOR és mtsai 2007). Emellett meghatározó a termőhely produktivitása, a fák növekedési sebessége. Egyes bolygatási típusok elsődlegesen inkább álló holtfát eredményeznek (tűz, rovarok, betegségek), mások (leginkább a szél) alapvetően fekvő holtfát (HARMON és mtsai 1986). Ahol időszakosan nagyobb kiterjedésű és erősségű bolygatások jellemzőek (nagy viharok, tüzek), ott gyakran egyszerre nagy kiterjedésű területen, viszonylag egyenletes térbeli eloszlásban igen nagy mennyiségű holtfa keletkezik. Többnyire ez jellemző a tajga tűlevelű erdeire, ahol a tűz a legfontosabb bolygatási tényező. Ha a bolygatás térléptéke viszonylag kicsi – ez jellemző a legtöbb mérsékelt övi lombos erdőre is –, akkor a holtfa térbeli eloszlása többnyire igen heterogén, azaz nagyobb területen alig van, míg kisebb foltokon jelentős mennyiségű lehet (HARMON és mtsai 1986; MULLER és LIU 1991).

A mérsékelt övi erdők legnagyobb része emberi kezelés, illetve erdőhasználat alatt áll (vagy állt, ami még a jelenlegi szerkezetre is kihat). Ezeknél az állományoknál a holtfaviszonyokat sokkal jobban meghatározza a kezelés, mint a természetes bolygatási rezsim. Az erőteljes emberi hatás alatt álló, kezelt erdőkben sokkal kevesebb a holtfa, mint a természetes referenciának tartható erdőkben, hiszen a gazdálkodás alapvetően a faanyagra irányul, megakadályozva a holtfa felhalmozódását. Természetes referenciának azokat az erdőket tekintjük, amelyekben régóta a természetes bolygatási folyamatok uralkodnak, az emberi hatások minimálisak. Ez az eset leginkább az angol „old-growth" kifejezésnek feleltethető meg, amely alapvetően az erdő természetes folyamatokra utaló szerkezeti jellemzői alapján definiálható, míg az őserdő (pristine forest, virgin forest) kifejezések az emberi hatások kizárásának történeti bizonyítékait igénylik (az

egyszerűség kedvéért a továbbiakban mégis az „őserdő” kifejezést használjuk). Az emberi hatások tér- és időbeli erélyének függvényében a rendszeresen kezelt erdők és az emberi hatásoktól gyakorlatilag mentes őserdők között széles az átmenet. Napjainkban egyre gyakoribbak az olyan erdők, ahol a korábbi jelentős emberi hatás az elmúlt évtizedekben, többnyire természetvédelmi okokból megszűnt, vagy jelentősen mérséklődött. Így közvetlen emberi hatásoktól régóta mentes, ún. felhagyott erdők jöttek létre, ahol az elmúlt évtizedekben a természeti folyamatok – az Európa sok részén jelentkező intenzív vadhatást leszámítva – ismét zavartalanul működhettek, befolyásolva a holtfa felhalmozódását is. A továbbiakban áttekintjük a különféle összetételű, elsősorban mérsékelt övi (európai és részben észak-amerikai) erdőkre jellemző holtfaviszonyokat, az emberi hatás erőssége alapján, őserdők – kezelt erdők – felhagyott erdők tagolásban.

Európában legjobban a bükk, valamint a boreális övi luc- és erdeifenyő uralta őserdők dokumentáltak. Az európai bükkös erdőrezervátumok holtfaviszonyairól írt összefoglaló munka (CHRISTENSEN és mtsai 2005) adatai alapján az európai bükkös őserdőkben az álló holtfa 50–70 m^3/ha, a fekvő 110–140 m^3/ha, az összes holtfa 160–200 m^3/ha körüli (21.1. táblázat). Átlagosan az összes holtfa mintegy harmada álló holtfa, és az összes holtfa az összes föld feletti faanyag mintegy negyedét teszi ki. Az alacsonyabb tengerszint feletti magasságban található, fenyőkkel többnyire nem elegyes (szubmontán) bükkösökben az átlagos holtfamennyiség alacsonyabb, mint a hegyvidéki, jegenye- és lucfenyővel elegyes (montán) bükkösök esetében (110–150, ill. 210–250 m^3/ha). Magyarországon két bükkös őserdőnek, illetve referenciának tekinthető állomány található, a Kékes és a bükki Őserdő Erdőrezervátumban. A Kékesen az összes holtfa 106 m^3/ha, az Őserdőben 175 m^3/ha (21.2. táblázat). Az USA bükkelegyes őserdeiben is hasonló a holtfa mennyisége (120–180 m^3/ha, FORRESTER és RUNKLE 2000; BUSING 2005).

A bükkös öv feletti, lucfenyő uralta állományokban Közép-Európában az összes holtfa mennyisége a szubmontán bükkösökéhez hasonló, 140–170 m^3/ha (SANIGA és SCHÜTZ 2002; JANKOVSKÝ és mtsai 2004), aminek 30-40%-át teszi ki az álló holtfa (JANKOVSKÝ és mtsai 2004). Skandináviában, a boreális öv déli részén a lucos őserdőkben már kevesebb, átlagosan 100–130 m^3/ha a holtfa, észak felé haladva ez 60–80 m^3/ha értékre csökken (LINDER és mtsai 1997; LINDER 1998; KUULUVAINEN és mtsai 1998; SIITONEN és mtsai 2000), északon, az erdőhatár közelében pedig még kevesebb (20–40 m^3/ha, SIPPOLA és mtsai 1998; SIITONEN és mtsai 2000). A boreális lucosokban azonban magasabb a fekvő holtfa aránya, az álló holtfa többnyire az összes holtfa egynegyedét adja. Hasonló holtfamennyiséget

találtak a boreális erdeifenyvesekben is (LINDER és mtsai 1997; SIPPOLA és mtsai 1998). Az összes holtfa az európai fenyves őserdőkben is csaknem mindig legalább az összes föld feletti faanyag 20%-át adja.

A tölgyes őserdők holtfaviszonyairól sokkal kevesebb adattal rendelkezünk Európából. Ez nyilván nem véletlen, Európában alig maradt őserdőnek, illetve holtfa-erdődinamika szempontjából referenciának tekinthető állomány. Üde tölgyesekre referenciának a lengyelországi Białowieża erdő gyertyános-tölgyesei (BOBIEC 2002) és a romániai Zarándi-hegységben található Runcu-Grosi Nemzeti Rezervátum bükkel elegyes tölgyesei (PETRITAN és mtsai 2012) tekinthetők Európában. Az összes holtfa mennyisége mindkét erdőben 130 m^3/ha feletti, az álló-fekvő holtfa arány azonban jelentősen eltér (21.3. táblázat). A két erdőben az összes holtfa a bükkösökénél kisebb arányát teszi ki az összes föld feletti faanyagnak, azaz 25% alatti (23, illetve 19%, BOBIEC 2002; PETRITAN 2102). Észak-Amerikából több adatot találni, ezek azonban elég heterogének, az álló holtfát az USA-ban gyakran csak m^2/ha-ban vagy db/ha-ban mérik, így az összes holtfa adat gyakran hiányzik (21.3. táblázat). Még kevesebb referenciának tekinthető adattal rendelkezünk a száraz-félszáraz tölgyesekre vonatkozóan. Európában egyedül Szlovákiában, Zólyom mellett található referenciának tekinthető cser- és kocsánytalan tölgy uralta állomány, itt az összes holtfa az utolsó mérések alapján átlagosan 55 m^3/ha, aránya nem éri el az összes föld feletti faanyag 15%-át (SANIGA és SCHÜTZ 2002). A szintén nem sok észak-amerikai adat gyakorlatilag ugyanerre utal (21.4. táblázat).

A letörpülő-felnyíló, gyepekkel mozaikos tölgyesekben az összes holtfa – egyetlen észak-amerikai tanulmány alapján – még kevesebb, 20 m^3/ha alatti és nagyobb részét, mintegy 60%-át az álló holtfák adják (POLO és mtsai 2013). Érdekességként megemlítjük a másik végletet is. A legtöbb holtfát az USA északnyugati pacifikus régiójában található duglász- és hemlokfenyő által uralt tűlevelű erdők tartalmazzák. Ezekre a nagy tüzek okozta bolygatások jellemzőek, az ottani őserdő jellegű állományok mind korábbi tüzek után jöttek létre. Az idősebbek (800-900 évesek) átlagosan 500 m^3/ha feletti holtfát tartalmaznak, de előfordulnak 1000 m^3/ha-t meghaladó értékek is (SPIES és mtsai 1988; HARMON és mtsai 1986).

A sok adatból néhány általánosság megállapítható. Az őserdő jellegű állományokban a holtfa mennyisége nagyon nagy változatosságot mutat, de többnyire soknak tekinthető. Üde erdőkben a holtfa mennyisége általában meghaladja az összes föld feletti faanyag 20%-át. Száraz tölgyesekben ez az arány a kevés (valójában egyetlen egy) adat alapján kisebbnek tűnik, de ez az adathiánnyal is magyarázható.

A kezelt erdőkben nyilván sokkal kevesebb a holtfa, mint az őserdő jellegű állományokban. Hogy pontosan mennyi is az a „kevés”, arra viszont

kevés adatot, felmérést találni. A legjobban ez esetben is a bükkösökről és fenyőállományokról lehet tájékozódni. Az európai és kisázsiai bükk, illetve keleti bükk állományokban az álló és fekvő holtfa együttes mennyisége nem haladja meg az átlagosan 25 m^3/ha-t (21.5. táblázat). Ehhez jöhetnek még a tuskók, amelyek mérése azonban ritkaságnak számít. Pedig a vágott tuskók faanyaga gazdasági erdőben az összes holtfa jelentős mennyiségét adhatja, ritkán meghaladhatja az álló és a fekvő holtfa összesített mennyiségét is (DEBELJAK 2006)! Az álló és a fekvő holtfa aránya a gazdasági bükkösökben többnyire az álló holtfa felé tolódik el, összesített mennyisége pedig 5% alatt marad. A kevés kezelt tölgyesre vonatkozó adat még kevesebb, többnyire 15 m^3/ha alatti holtfát jelez (21.5. táblázat). A közép-európai kezelt lucosokban az összes holtfa 12 (BRETZ GUBY és DOBBERTIN 1996; REID és mtsai 1996; LOMBARDI és mtsai 2008), a boreális lucosokban 20 m^3/ha körüli (SIITONEN 1994; JAKKOLA 1995; SIITONEN és mtsai 2000). Az USA-ban, a teljesen eltérő erdőgazdálkodási módok miatt a kezelt erdők is jelentős mennyiségben tartalmaznak holtfát (50–80 m^3/ha, MCCARTHY és BAILEY 1994; JENKINS és PARKER 1997; HALE és mtsai 1999; MCGEE és mtsai 1999; IDOL és mtsai 2001; JENKINS és mtsai 2004; WEBSTER és JENKINS 2005; MORONI és RYAN 2010).

A hazai erdők összesített holtfaviszonyairól a 21.2. fejezet ad áttekintést. A hazai kezelt és felhagyott, cser- és kocsánytalan tölgy uralta erdőkben a jelenleg folytatott kutatásaink alapján, az Északi-középhegységben 11 m^3/ha holtfát találtunk (álló és fekvő, 21.5. táblázat), amelynek átlagosan 36%-a az álló holtfa. A holtfa az összes föld felett faanyagnak 4%-át adja. A vizsgált hegységek (Pilis-Visegrádi-hegység, Börzsöny, Mátra, Bükk) között alapvető eltérést nem találtunk. A Mátra gazdasági erdőiben egy másik jelenleg folyó felmérés alapján a holtfa mennyisége 24 m^3/ha-nak adódott, ennek 39%-a volt álló holtfa, s a különböző korosztályok, valamint a főbb erdőtípusok között nem volt szignifikáns eltérés (Ódor szóbeli közlés). Összességében a gazdasági erdőkben található holtfa mennyiségével kapcsolatban a legfontosabb adat talán az, hogy az összes föld feletti faanyag 5%-át csak kivételesen haladja meg Európában.

Végül érdemes megnézni, hogy a gazdasági erdők holtfaviszonyai hogyan alakulnak át több évtized alatt-után, ha felhagyunk a gazdálkodással. A több évtizede felhagyott erdőkben Európában az átlagos holtfamennyiség eléri a 30–70 m^3/ha-t, aránya az összes föld feletti faanyag 10%-a körül mozog (21.6. táblázat). A tuskók még mindig 2–7 m^3/ha, ritkán még több holt faanyagot jelentenek (GREEN és PETERKEN 1997; NORDÉN és mtsai 2004; OHEIMB és mtsai 2007; MOTTA és mtsai 2006; LOMBARDI és mtsai 2010), de arányuk már többnyire nem jelentős. Hazánkban a felhagyott erdők holtfaviszonyait két program segíti megismerni. Egyrészt a kezelt

cseres-kocsánytalan tölgyesekkel párhuzamosan vizsgáljuk a felhagyott hasonló állományokat is, másrészt a hazai erdőrezervátum-hálózat felmérése során is jelentős mennyiségű adathoz jutunk. Az Északi-középhegység cser- és kocsánytalan tölgy uralta erdeiben átlagosan 40 m^3/ha a holtfa (21.7. táblázat). Az erdőrezervátumok közül a bükki Vár-hegy erdőrezervátum adatai vannak teljesen feldolgozható állapotban. Itt az összes átlagos holtfa 20 m^3/ha-tól (felnyíló molyhos tölgyesek) 80 m^3/ha-ig (bükkösök) terjed. Néhány további erdőrezervátumban a fekvő holtfa mennyisége átlagosan 20–40 m^3/ha, élőhelytől függően (21.8. táblázat). A felhagyott erdőkben tapasztaltak alapján látható, hogy a közvetlen emberi beavatkozások megszüntetése után kettő-öt évtizeddel az állományokban már jelentős mennyiségben található holtfa. Ez a holtfa mennyiség a gazdasági erdőkben találhatóknak már többszöröse, de az őserdő jellegű állományokénak csak mintegy fele. A felhagyott erdőkben az összes holtfa aránya többnyire 10–20% közötti, és a fekvő holtfa az álló holtfához képest magasabb arányban van jelen. Kivételt a felnyíló-letörpülő molyhos tölgyesek jelentenek, ahol az álló holtfa magasabb aránya jellemző.

21.3. táblázat: A holtfa átlagos mennyisége üde tölgyes őserdő jellegű állományokban (Típus: m=montán; sz=szubmontán)

Hely	Jellemző fafajok	Holtfa (m^3/ha) [min.-max.]			Élőfakészlet m^3/ha [min.-max.]	Álló/összes holtfa aránya, %	Holtfa/összes föld feletti fa aránya, %	Forrás
		Álló	Fekvő	Összes				
Lengyelország, Białowieża	1	13 [3-30]	123 [84-157]	132 [87-160]	450 [336-555]	9	23	a
Románia, Runcu-Grosi	2	38 [0-120]	97 [13-189]	134 [32-296]	577	28	19	b
Minnesota, USA	3	27 [0-75]	48 [21-68]	75 [34-143]		36		c
Tennessee, USA	4		94					d
Georgia, USA	5		66					e
Ohio, USA	6		131					f
Illinois, USA	7		102					h

Jellemző fafaj: (1) *Quercus robur, Carpinus betulus, Tilia cordata*, (2) *Q. petraea, Fagys sylvatica,* (3) *Q. rubra,* (4) *Quercus spp.,* (5) *Q. alba, Pinus stobus*, (6) *Q. alba, Fagus grandifolia, Nyssa sylvatica,* (7) *Q. alba, Acer saccharum, Tilia americana*
Forrás: (a) BOBIEC 2002, (b) PETRITAN és mtsai 2012, (c) HALE és mtsai 1999, (d) HARMON és mtsai 1986, (e) HARDT és SWANK 1997, (f) MCCARTHY és mtsai 2001, (h) ROOVERS és SHIFLEY 1997.

21.4. táblázat: A holtfa átlagos mennyisége félszáraz tölgyes őserdő jellegű állományokban

Hely	Jellemző fafajok	Holtfa (m^3/ha) [min.-max.]			Élőfakészlet m^3/ha [min.-max.]	Holtfa/összes föld feletti fa aránya, %	Forrás
		Álló	Fekvő	Összes			
Boky, Szlovákia	1			55 [41-81]	384 [340-470]	13	a
Maryland, USA	2a		54				b
Ohio, USA	2b	19	30	48			c
Illinois, USA	2c			56			d
Missouri, USA	2c	10 [9-14]	35 [24-49]	45 [34-58]			e
Kentucky, USA	2d						f

Jellemző fafaj: (1) *Quercus petraea, Q. cerris,* (2a) *Q. prinus, Q. rubra*, (2b) *Q. alba, Q. prinus*, (2c) *Q. alba, Q. velutina*, (2d) *Q. prinus, Q. velutina, Acer rubrum*
Forrás: (a) SANIGA és SCHÜTZ 2002, (b) DODDS és SMALLIDGE 1999, (c) GOEBEL és HIX 1996, (d) ROOVERS és SHIFLEY 1997, (e) SHIFLEY és mtsai 1997, (f) MULLER és LIU 1991.

21.5. táblázat: A holtfa átlagos mennyisége gazdasági erdőkben

Hely	Jellemző fafaj	Holtfa (m^3/ha) [min.-max.]				Élőfakészlet m3/ha [min.-max.]	Álló/összes holtfa aránya, %	Holtfa/összes föld feletti fa aránya, %	Forrás
		Álló	Fekvő	Tuskó	Összes				
Szerbia	1a	2 [0-9]	10 [1-25]	7 [2-13]	19 [10-30]	385 [290-522]	11 [47*]	5	a
Svájc	1a	0	5		5				b
Olaszország	1a	0	3	9	12				c
Spanyolország	1b	7 [5-10]	10 [4-15]		17 [9-25]	353 [220-485]	41	5	d
Törökország	1b	12 [0-64]	8 [0-48]		20 [1-80]	525 [149-1440]	58	4	e
Franciaország	2a	10	2		12				f
Írország	2b		24	7					g
Lengyelország	2c	3 [0-5]	1 [0-1]		4 [1-6]	253 [239-279]		1	h
Olaszország	3a				5	262		2	i
Magyarország	3b	4 [0-44]	7 [0-30]		11 [0-44]	278 [125-502]	36	4	j

Jellemző fafaj: (1a) *Fagus sylvatica* (1b) *F. sylvatica, Abies alba*, (1c) *Fagus orientalis*, (2a) *Quercus robur, Carpinus betulus, Tilia cordata*, (2b) *Quercus* spp., *Fraxinus excelsior,* (2c) *Q. robur, C. betulus*, (3a) *Q. cerris*, (3b) *Q. petraea, Q. cerris*
* álló holtfa+tuskó együtt
Forrás: (a) KOPRIVICA és mtsai 2013, (b) BRETZ GUBY és DOBBERTIN 1996, (c) BURRASCANO és mtsai 2008, (d) LARRIEU és mtsai 2012, (e) ATICI és mtsai 2009, COLAK és mtsai 2009, (f) LASSAUCE és mtsai 2012, (g) SWEENEY és mtsai 2010, (h) BOBIEC 2002, (i) LOMBARDI és mtsai 2008, (j) BÖLÖNI és ÁDÁM, publikálatlan.

21.6. táblázat: A holtfa mennyisége az európai felhagyott erdőkben

Hely	Jellemző fafaj	Holtfa m^3/ha [min.-max.]				Élőfakészlet, m^3/ha [min.-max.]	Álló/összes holtfa aránya, %	Holtfa/ összes föld feletti fa aránya, %	Forrás
		Álló	Fekvő	Tuskó	Összes				
Olaszország	1a	23 [6-40]	26 [16-43]		49 [23-77]	506 [438-582]	44	9	a
Olaszország	1b	8	9	7	23	479	35 [65*]	5	b
Olaszország	1c	44	7	6	57		77 [88*]		c
Spanyolország	2a	20	29		49	483	72	9	d
Svájc	2b	14	18		32		44		e
Olaszország	2b	20 [4-38]	52 [19-120]	2 [1-4]	73 [27-143]		27 [30*]		c
Németország	2b	33	61	1	94	603	36	14	f
Németország	2b	16 [2-49]	51 [4-139]		67 [9-177]	671 [518-876]	30	8	g
Németország	2b	21 [8-33]	67 [30-126]		88 [38-159]	443 [335-627]	24	17	h
Franciaország	3a	6	23		29		21		i
Svédország	3b	7	17	2	26		27 [35*]		j
Belgium	3c	14 [5-31]	10 [2-32]		24 [8-63]	462 [267-634]	58	5	k
Németország	3c	30 [9-62]	40 [8-163]		70 [17-209]	446 [387-529]	43	14	l
Csehország	3c	49 [20-87]	90 [71-105]		139 [126-158]	574 [549-588]	35	19	m
Anglia	3d	14 [1-42]	45 [11-113]	7 [0-18]	65 [23-121]		22 [32*]		n

A **21.6. táblázat** a következő oldalon folytatódik.

A **21.6. táblázat** folytatása.

Ausztria	3e	23	95	118	293	19	29	o
Ausztria	4a	25	49	74	228	34	25	o
Olaszország	4b			32	398		7	p

Jellemző fafaj: (1a) *Abies alba, Picea abies, Fagus sylvatica*, (1b) *P. abies, (1c) A. alba,* (2a) *F. sylvatica, A. alba,* (2b) *F. sylvatica*, (3a) *Quercus robur, Carpinus betulus, Tilia cordata,* (3b) *Q. robur, Q. petraea, Betula* spp., *Fraxinus excelsior*, (3c) *Quercus* spp., *C. betulus*, (3d) *Q. petraea, F. sylvatica, T. cordata, T. platyphyllos, F. excelsior,* (3e) *Q. petraea, C. betulus*, (4a) *Q. petraea, (4b) Q. cerris*
* álló holtfa+tuskó együtt
Forrás: (a) CASTAGNIERI és mtsai 2010, (b) MOTTA és mtsai 2006, (c) LOMBARDI és mtsai 2010, (d) LARRIEU és mtsai 2012, (e) BRETZ GUBY és DOBBERTIN 1996, (f) OHEIMB és mtsai 2007, (g) KÖLBEL 1999, (h) RÜFFER 2007, (i) LASSAUCE és mtsai 2012, (j) NORDÉN és mtsai 2004, (h) VANDEKERKHOVE és mtsai 2009, (l) MEYER és mtsai 2006, (m) VRŠKA és mtsai 2006, (n) GREEN és PETERKEN 1997, (o) RAHMAN és mtsai 2008, (p) LOMBARDI és mtsai 2008.

21.7. táblázat: A holtfa mennyisége az Északi-középhegység felhagyott cseres-kocsánytalan tölgyeseiben

Hegység	Mintaszám	Holtfa (m3/ha) [min.-max.]			Élőfakészlet m^3/ha [min.-max.]	Álló/ összes holtfa aránya, %	Holtfa/összes föld feletti fa aránya, %
		Álló	Fekvő	Összes			
Börzsöny	33	7 [0-58]	20 [0-100]	27 [0-100]	362 [231-587]	26	7
Mátra	15	6 [0-37]	28 [0-95]	34 [0-132]	226 [150-300]	18	13
Bükk	136	16 [0-131]	28 [0-380]	44 [0-380]	312 [134-586]	36	12
Összes	184	14	26	40	314	35	11

21.8. táblázat: Néhány magyarországi erdőrezervátum holtfaviszonyai

Erdőrezervátum/élőhely	Mintaszám	Jellemző fafaj	Holtfa (m^3/ha) [min.-max.] Álló	Fekvő	Összes	Élőfa készlet (m^3/ha) [min.-max.]	Álló/összes holtfa aránya, %	Holtfa/ összes föld feletti fa aránya, %	Forrás
Vár-hegy (Bükk)									
Bükkösök	26	1a	10 [0-50]	70 [0-322]	80 [0-322]	343 [119-600]	13	19	a
Elegyes üde erdők	187	2a	14 [0-110]	45 [0-433]	59 [0-454]	278 [58-571]	24	18	a
Cseres-tölgyesek	53	3a	12 [0-68]	29 [0-224]	41 [0-239]	312 [162-470]	29	12	a
Molyhos tölgyesek	62	3b	19 [0-85]	30 [0-199]	50 [0-253]	257 [106-415]	38	16	a
Felnyíló tölgyesek	43	3c	13 [0-49]	7 [0-126]	20 [0-127]	146 [66-233]	65	12	a
Alsó-hegy (Aggteleki-karszt)									
Bükkösök		1a	17	23	40	284	43	12	b
Haragistya-Lófej (Aggteleki-karszt)									
Bükkösök	87	1b		32 [5-82]					c
Elegyes üde erdők	145	2b		22 [1-158]					c
Tölgyesek	93	3d		20 [0-105]					c
Hidegvíz-völgy (Soproni-hegység)									
Bükkösök	47	1c		27 [0-161]					c
Elegyes üde erdők	28	2c		20 [0-113]					c
Kőszegi-forrás (Mecsek)									
Bükkösök	39	1b		40 [0-215]					c
Elegyes üde erdők	29	2a		40 [0-233]					c

Jellemző fafaj: (1a) *Fagus sylvatica, Fraxinus excelsior, Carpinus betulus*, (1b) *F. sylvatica, C. betulus, Tilia* spp., (1c) *F. sylvatica, C. betulus, Picea abies, Quercus petraea,* (2a) *Q. petraea, C. betulus, F. excelsior, Acer* spp., *Tilia* spp., (2b) *Q. petraea, C. betulus, Q. robur, Q. pubescens, F. excelsior, F. sylvatica,* (2c) *Q. petraea, C. betulus, F. sylvatica, Betula pendula, P. abies*, (3a) *Q. petraea, Q. cerris*, (3b) *Q. pubescens, Q. cerris*, (3c) *Q. pubescens*, (3d) *Q. petraea, Q. pubescens, Q. cerris*.
Forrás: (a) HORVÁTH és mtsai publikálatlan, (b) ÓDOR és STANDOVÁR, in: CHRISTENSEN és mtsai 2005, (c) HORVÁTH és mtsai 2012 alapadatai alapján újraszámolva.

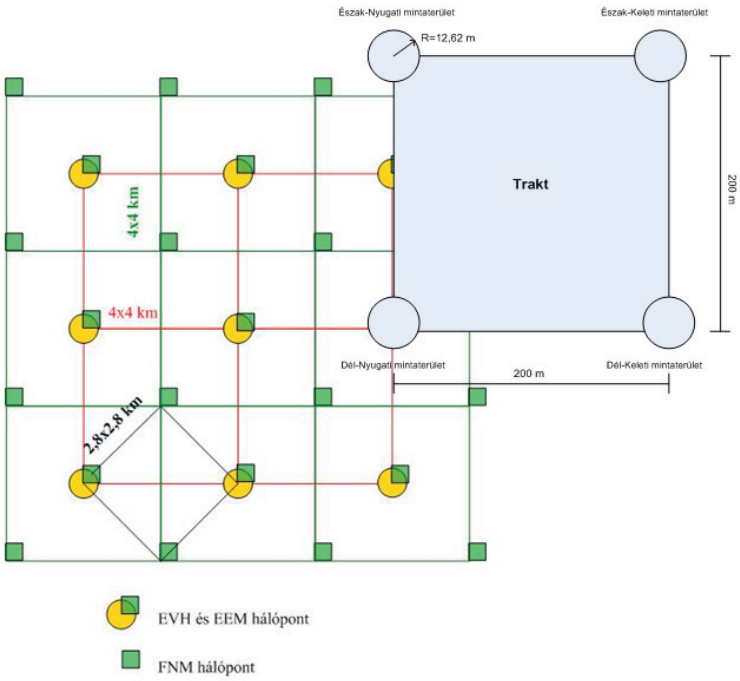
21.2. A magyarországi erdők holtfamennyisége az Egyesített Erdészeti Monitoring adatai alapján

Kolozs László és *Solti György*

21.2.1. A felvételek módszertana

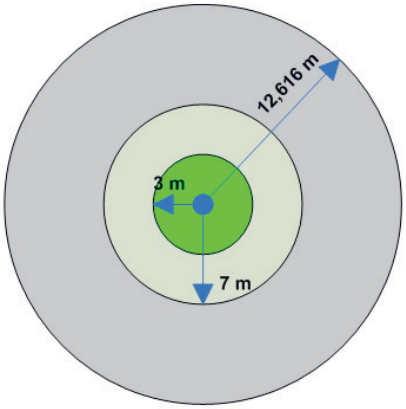
Az Egyesített Erdészeti Monitoring (EEM) az Erdészeti Mérő- és Megfigyelő Rendszer (EMMRE) alrendszere, amit a NÉBIH Erdészeti Igazgatósága 2010 óta működtet. Részben magába foglalja a korábban indított monitoringok, így az Erdővédelmi Hálózat (EVH), a Vadállomány Élőhely Vizsgálata (VÉV) illetve a Faállományok Növedékének Megfigyelése (FNM) egyes elemeit, de ezeken túl közel 120 féle adat, paraméter, köztük a holtfa mennyiségének mérését, becslését is végzi.

A terepi mintavételezés egy 4x4 km-es elméleti háló metszéspontjaihoz illesztett, 200x200 m-es négyzet (ún. trakt) sarokpontjain elhelyezett mintaterületeken zajlik. A hálókiosztást a 21.1. ábra szemlélteti.



21.1. ábra: Az EEM mintavételi háló

A mintaterület egy 500 m^2-es kör, mely további két részterületre, úgynevezett szegmensre osztódik. A szegmensek kialakítása elsősorban a munkavégzés hatékonyságának növelése érdekében történt. Ezáltal nem kell az 500 m^2-en található összes vékony egyedet, hanem csak az adott szegmenshez tartozó mérethatárt elérő egyedeket, mintafákat megmérni. A mintaterület szegmentálását, valamint a mintafák szegmensekbe kerülésének kritériumait a 21.2. ábra mutatja.



	Sugár	Terület	Mintafa átmérő
	m	m^2	cm
1. kör	3	28,3	≥ 7
2. kör	7	154	≥ 12
3. kör	12,6	500	≥ 20

21.2 ábra: Egy mintavételi pont szegmentálása

Az álló élő, illetve elhalt mintafák terepi felvétele tehát a fenti szegmentálás alapján történik, majd a későbbi feldolgozás, kiértékelés alkalmával a teljes (500 m^2 területű) mintaterületre kiterjesztésre kerül. A 70 mm átmérő alatti egyedek – ún. kisfák – felvétele a legkisebb, 3 m-es szegmensben történik. A többi paraméter mérése, meghatározása ténylegesen is a teljes mintaterületen zajlik. A felvételek során a holtfa felmérése az alábbi csoportosításban történik:

- álló holtfa,
- fekvő holtfa,
- tuskó

A korhadtság mértékén alapuló kategorizálás mindhárom csoport esetében az alábbi:

- 1–2 éve halott, ép kéreg és fa (1)
- Fa kemény, kéreg, háncs helyenként levált (2)

- Fa részben korhadt (3)
- A fa nagyobbrészt puha, korhadt (4)
- Csaknem teljesen elkorhadt, mozgatásra szétesik (5)

Álló holtfa: Felvételezése az egyedi mintafára vonatkozó szabályok szerint történik. Így 70 mm-es mellmagassági átmérőtől kezdődően – a szegmentálás szabályainak betartásával – mintafánként meghatározásra kerül a fafaj, az eredet, a mellmagassági átmérő, a magasság, a magassági osztály és a korhadtsági fok.

Fekvő holtfa: A teljes mintaterületre eső holtfák felvételre kerülnek. A felvételezés azokat az egyedeket érinti, melyek átmérő-értéke a fa vékonyabb végénél a 10 cm-t elérik, vagy meghaladják és egyúttal elérik, vagy meghaladják az 1 m-es hosszat. Meghatározásra kerül a fafajcsoportra vonatkozó információ (lomb, fenyő, ismeretlen), a két végátmérő, a hossz, valamint a korhadtsági fok.

Tuskó: Azok a tuskók kerülnek felvételezésre, melyek vágáslapi átmérője eléri vagy meghaladja a 20 cm-t. Meghatározásra kerül a fafajcsoportra vonatkozó információ (lomb, fenyő, ismeretlen), a tuskó átmérője, a tuskó magassága és a korhadtsági fok.

Speciális esetek: A mintaterületen található sarangolt, felkészített holtfa elkülönülten, az összes területfoglalást, valamint a mennyiséget becsülve kerül felvételre. A mintaterületen tömegesen fellelhető, természeti kárként (pl. széldöntés) elpusztult fekvő holtfák adatai is becsléssel és nem egyedi felméréssel kerülnek megállapításra.

21.2.2. A holtfa mennyisége erdeinkben az eddigi felvételek alapján

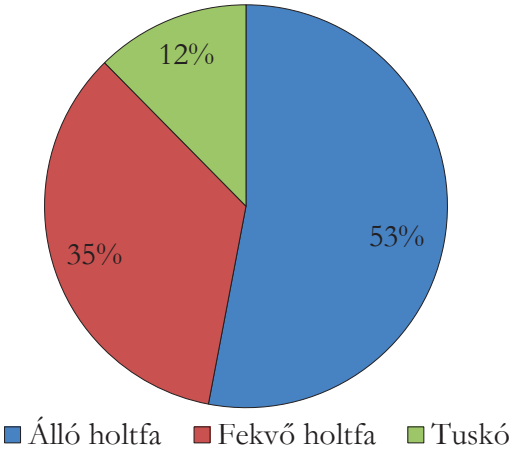
Mivel az EEM teljes felvételi ciklusa 5 év, és jelenleg még csak négy év adatsora áll rendelkezésre, végleges adatsor csak a 2014. év felvételezése és feldolgozása után lesz elérhető. Az alább ismertetésre kerülő értékek ennélfogva csak részeredmények, tájékoztató jellegűek. A teljes feldolgozottsággal ugyanakkor többnyire csak az adatok megbízhatósága fog javulni, míg a tényleges értékekben számottevő változás valószínűleg nem várható.

A fenti értelmezés szerint a magyar erdőkben megtalálható holtfa összes mennyisége mintegy 19,5 millió m^3 (21.9. táblázat), ami összehasonlítva több európai ország erdeiben meglévő holtfa-mennyiséggel,

átlagosnak mondható. A főbb holtfa-típusok (álló holtfa, fekvő holtfa, tuskó) megoszlását a 21.9. táblázat és a 21.3. ábra is szemlélteti.

21.9. táblázat: A holtfa megoszlása az egyes típusok szerint

Holtfa típus	m^3	Konfidencia intervallum (α= 0,05)	
Álló holtfa	10 339 271	9 182 098	11 496 444
Fekvő holtfa	6 757 016	6 128 989	7 385 043
Tuskó	2 416 255	2 257 674	2 574 835
Összesen	19 512 542		



21.3. ábra: A fő holtfa típusok arányai a magyar erdőkben

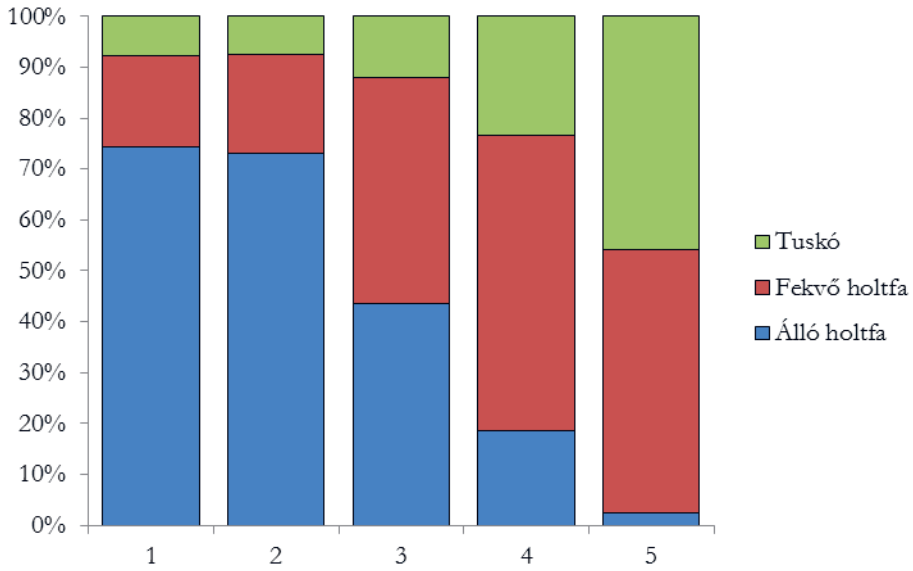
A holtfa típusok korhadtsági fok és fő típusok szerinti megoszlása a 21.10. táblázatban, illetve a 21.4. ábrán látható. A holtfa típusok erdészeti nagytájankénti megoszlása a 21.11. táblázatban látható. A 21.12. táblázat és a 21.5. ábra a fekvő holtfa átmérőosztály és korhadtsági fok szerint megoszlását mutatja be.

21.10. táblázat: A holtfa megoszlása típusok, illetve korhadtsági fok szerint

Korhadtsági fok	Holtfa típusok szerinti fatérfogat (m^3)			
	Álló holtfa	Fekvő holtfa	Tuskó	Összesen
1–2 éve halott, ép kéreg és fa (1)	2 506 770	603 309	259 566	3 369 645
Fa kemény, kéreg, háncs helyenként leválik(2)	4 198 802	1 108 625	432 451	5 739 878
Fa részben korhadt (3)	3 104 883	3 178 293	854 935	7 138 111
A fa nagyobbrészt puha, korhadt (4)	516 741	1 619 266	650 020	2 786 027
Csaknem teljesen elkorhadt (5)	12 076	247 523	219 282	478 881

21.11. táblázat: A holtfa megoszlása típusok, illetve erdészeti nagytájak szerint

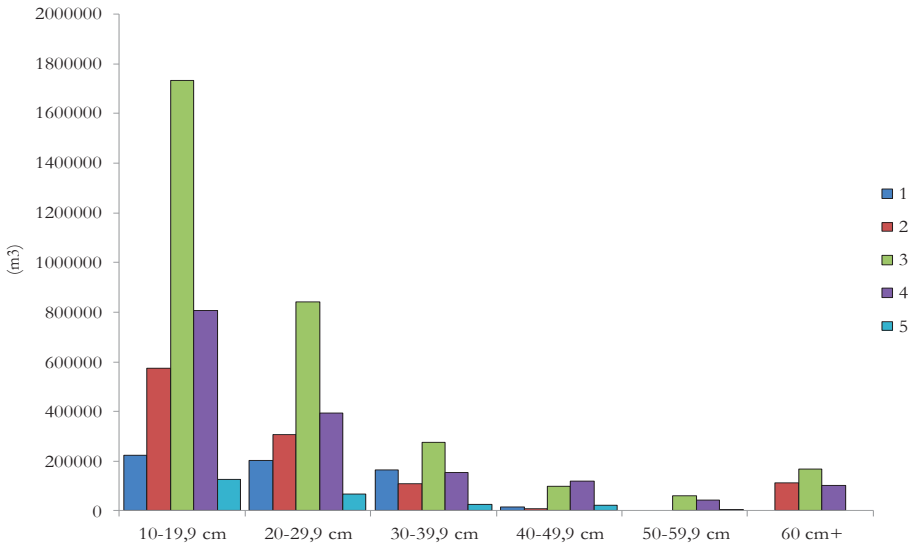
Erdészeti nagytáj	Holtfa típusok szerinti fatérfogat (m^3)			
	Álló holtfa	Fekvő holtfa	Tuskó	Összesen
Nagyalföld (1)	3 009 592	1 030 448	305 346	4 345 386
Északi-középhegység (2)	1 968 876	1 706 315	619 994	4 295 176
Dunántúli-középhegység (3)	1 492 778	1 102 397	403 046	2 998 221
Kisalföld (4)	304 100	203 611	66 873	574 584
Nyugat-Dunántúl (5)	1 116 500	936 678	447 633	2 500 811
Dél-Dunántúl (6)	2 447 434	1 777 566	573 363	4 798 363



21.4. ábra: A fő holtfa típusok megoszlása a korhadtsági fok függvényében. A korhadtsági fokok táblázatban találhatók

21.12. táblázat: A fekvő holtfa átmérőosztály és korhadtsági fok szerinti megoszlása

Átmérőosztály	Korhadtsági fok				
	1	2	3	4	5
10–19,9 cm	222 540	573 228	1 733 197	806 652	127 004
20–29,9 cm	201528	308190	842142	393051	68971
30–39,9 cm	164795	109136	275330	152573	25127
40–49,9 cm	14445	6977	98097	120175	20944
50–59,9 cm	-	-	62094	44403	5477
60 cm+	-	111093	167433	102412	-
Összesen	603309	1108625	3178293	1619266	247523



21.5. ábra: A fekvő holtfa megoszlás az átmérőosztály és a korhadtsági fok függvényében

A fentiek ízelítőt adnak arra vonatkozóan, hogy az erdőleltározás során létrejött adatbázisból meglehetősen sokféle kimutatást lehet készíteni, adott esetben az erdei holtfa magyarországi mennyiségi viszonyaira vonatkozóan is. Ehhez társulhat a társ-szakterületek (pl. mikológia, entomológia, stb.) vizsgálati anyagaival való összevetés, kapcsolatkeresés, mely elemzések remélhetőleg a közeljövőben folytatódnak.

22. Hogyan tartható fent és növelhető a holtfához kötődő diverzitás erdeinkben?

Frank Tamás és *Kovács Tibor*

22.1. A fajokat és élőhelyeiket veszélyeztető tényezők

Ugyan pontos számok nem állnak rendelkezésre, de a becslések szerint az európai erdei fajok közel egyharmada függ a holtfától (DUDLEY és VALLAURI 2006). Ez több ezer fajt jelent a gombáktól a zuzmókon és a mohafajokon át a magasabbrendű növényekig, a gerinctelen állatoktól a gerinces állatokig. Az eddigi fejezetekben már számos példát láttunk arra vonatkozóan, hogy az egyes szaproxilofil élőlénycsoportok hogyan kötődnek a holtfához. Több helyen utaltunk arra is, hogy a gazdálkodás miként befolyásolhatja életkörülményeiket. Ehelyütt, a teljesség igénye nélkül, néhány további olyan problémát sorolunk fel, amiről korábban még nem tettünk említést. Fontosnak tartjuk hangsúlyozni, hogy ezek a kérdések a legtöbb esetben pusztán szemléletváltozással is orvosolhatók.

Mélyen beivódott tévhit, hogy a sok vékony holtfa egyenértékűen helyettesítheti a kevesebb vastag holtfát. Ez a vélekedés felettébb távol áll a valóságtól. A nagytermetű rovarritkaságok, mint például az *Oryctes nasicornis*, az *Eurythyrea quercus*, az *Elater ferrugineus* és a Natura 2000 jelölőfajok egy részének – *Lucanus cervus*, *Osmoderma eremita*, *Rosalia alpina* – fejlődése a nagy (akár száz évnél idősebb) fák elhalt tuskójához, törzséhez, törzságaihoz és odvaihoz kötődik. Az erdő letermelését követően otthagyott gallyak és ágak a legtöbb, természetvédelmi szempontból jelentős szaproxilofág faj számára sajnos nagyobbrészt értéktelenek. Ezek ugyanis nem helyettesíthetik a visszahagyott méretes, földön fekvő, vagy lábon álló elhalt, illetve pusztuló fát. Megjegyzendő továbbá, hogy más-más fajok kötődnek a száraz és a nedves mikrohabitatokban lévő holtfához. Az is fontos, hogy a szaproxilofág fajok egy részének csak speciális korhadási fázisok felelnek meg, sokan közülük csak az úgynevezett "vörös" korhadású faanyagban találhatók.

Hasonlóan helytelen vélekedés, miszerint, ha van elég fekvő holtfa („ami kevésbé bántja a szemet"), akkor nem kell álló holtfa. Valószínűleg szükségtelen túl sok érvet felsorakoztatni ezen vélemény tarthatatlanságára, így csak nagyon röviden említjük meg, hogy az odúlakó fajok túlnyomó része álló holtfához kötődik.

Szintén a mai napig tartó erős berögződés a „gyomfafajok" koncepciózus eltávolítása, holott gyomfafajnak titulált elegyfafajaink

nagyban hozzájárulnak erdeink fajgazdagságához. Tehát egy elegyetlen tölgyes vagy bükkös jóval fajszegényebb, mint a hasonló korú elegyes társa. Számos ritka mono- vagy oligofág faj nem fordul elő erdeink főfajaiban, ellenben kifejezetten kötődik egy-egy elegyfafajhoz: *Xylotrechus pantherinus*, *Saperda similis* – *Salix caprea*; *Saperda punctata* – *Ulmus* spp.; *Saperda octopunctata* – *Tilia* spp.; *Ropalopus insubricus*, *R. ungaricus* – *Acer* spp.; *Leiopus punctulatus*, *Saperda perforata* – *Populus tremula*. Ezen tápnövények hiánya eleve kizárja a fenti cincérfajok jelenlétét. Az elegyfajok további jelentőségét bizonyítja, hogy a polifág szaproxilofág bogarak közül is számos csoport (pattanóbogarak – *Acer* spp., *Tilia* spp.; lemezescsápúak – *Acer* spp., *Cerasus avium*, *Tilia* spp.) előnyben részesíti őket a főfajokkal szemben. Őshonos fafajú erdeink változatos összetételének és elegyességének szerepéről SZMORAD és mtsai (2002) munkája számolt be. A fő- és elegyfafajokhoz kötődő cincérfajok tápnövényenkénti százalékos megoszlását ILONCZAI és mtsai (2000) közölték, kiemelve a ritka és természetvédelmi szempontból jelentős cincéreket. Mint láthatjuk, az elegyfajok nagymértékben hozzájárulnak a biológiai sokféleség meglétéhez.

Sok helyütt a mai napig elterjedt gyakorlat a pusztuló, üregesedő, idős fák, böhöncök eltávolítása. Másként fogalmazva: erdeinkben a kívánatosnál sokkal kevesebb idős, méretes hagyásfa található. Természetvédelmi jelentőségüket SÓDOR és mtsai (2000) foglalták össze. Az akkor leírtakkal kapcsolatban azonban – az új kutatási eredmények tükrében – meg kell jegyeznünk, hogy az odvak, mint élőhelyek jelentősége a xilofág és szaproxilofág bogarak szempontjából nem volt megfelelően kiemelve. Mivel a faodvak leggyakrabban az idős hagyásfákon, böhöncökön jelentkeznek, a visszahagyott, méretes törzsek ökológiai, illetve természetvédelmi jelentőségét mindez tovább növeli. Általános probléma azonban, hogy az idősebb, méretesebb hagyásfák nagy kiterjedésű, összefüggő erdőterületekről hiányoznak, így a bennük élő fajok populációi a terjedési lehetőség hiányában elszigetelődnek egymástól, adott élőhelyeiken belül a rendelkezésre álló kevés böhöncbe koncentrálódnak és idővel – élőhelyük megszűnésével – eltűnnek.

Az odúk – mint mikroélőhelyek – kiemelt természetvédelmi jelentőségét bizonyítja, hogy sok más faj mellett két Natura 2000 jelölőfaj is fák odvában fejlődik. A kék pattanóbogár (*Limoniscus violaceus*) földdel érintkező odvakban, míg a remetebogár (*Osmoderma eremita*) olyan odvakban fordul elő, amelyekben nagy mennyiségű korhadó faanyag van felhalmozódva. Mindkét fajnál még számos ökológiai tényezőnek (korhadtsági fok, nedvességtartalom, mikroklíma, stb.) kell teljesülnie, hogy az adott odú megfelelő legyen a számukra. A pattanóbogarat leggyakrabban (a hazai adatok 45%-ában) *Q. cerris*-ben találták (KOVÁCS és NÉMETH 2012).

Az *O. eremita* hegyvidéki adatainak legnagyobb része szintén tölgyekhez (elsősorban *Q. petraea*) kötődik (KOVÁCS és NÉMETH 2010).

Számos szaproxilofág faj szaglása révén keresi fel az elhalt fatörzseket, párzási és peterakási céllal. Az erdőben levő friss farakások (készletezett faanyag) bogarakat összecsalogató hatása közismert. Az erdőben kinthagyott kitermelt faanyag készletei a vegetációs időszakban ökológiai csapdaként működhetnek. Ez a probléma a Natura 2000 jelölőfajok közül leginkább a *Rosalia alpina*-t érinti. Rajzási időszaka június-augusztus, s ha ekkor a téli, tavaszi időszakban kitermelt faanyag még a területen van, akkor a petéző nőstények nagy eséllyel az elszállítandó fatörzsekbe fognak petézni. Az így lerakott peték, és ezáltal a következő nemzedék gyakorlatilag megsemmisül. Ez igen erős állománycsökkenést okozhat, főként, ha rendszeresen ismétlődik egy adott élőhelyen. Az érintett területeken (jellemzően bükkösökben) a fakitermelések tél végi befejezése mindezek miatt fontos előírás kell, hogy legyen és a készletezett faanyag elszállítását is a legideálisabb a tél végével megoldani. A korai szállítás az ezeken az élőhelyeken szintén előforduló és korábban rajzó (szintén Natura 2000-es jelölő faj) gyászcincér (*Morimus funereus)* védelmét is segíti, hiszen e faj imágói szívesen bújnak el nappal az összerakásolt faanyag között, amelyeket aztán a faanyaggal együtt később elszállítanak a területről (HEGYESSY ÉS MERKL 2014a, HEGYESSY és MERKL 2014b).

Bizonyos helyeken a túlszaporodott vaddisznóállomány is negatív hatással lehet ritka, szaproxilofág bogarakra, ami a korhadó fatörzsek szétbontásában, a fatuskók és odvak környékének feltúrásában nyilvánul meg. A vaddisznó a nagytermetű lemezescsápú bogarak lárváit megeszi, s közülük néhány kiemelt természetvédelmi jelentőségű faj: *Lucanus cervus* – Natura 2000 jelölőfaj, *Oryctes nasicornis* – 50 000 Ft, *Protaetia aeruginosa* – 5000 Ft. A lárva fogyasztásán kívül az adott mikroélőhelyek pusztítása is nagy probléma (KOVÁCS 2014). Ez is egy további szempont (sok más mellett), ami a vaddisznó állománycsökkentésének szükségességét támasztja alá.

22.2. A visszahagyásra ajánlott holtfa mennyiségi és minőségi jellemzői

A visszahagyandó holtfára vonatkozó néhány fontosabb követelmény, illetve javaslat a faállomány által meghatározott adottságokon belül:

- A visszahagyandó álló vagy fekvő holtfa lehetőleg a vastagabb átmérőcsoportból kerüljön ki ($d_{1,3} \geq 30$ cm). Hazai cseres-tölgyesekben folytatott vizsgálatok megállapították, hogy a

fakitermeléssel érintett kezelt erdőkben minimális, csak 1 db/ha vastag ($d_{1,3}$≥30 cm) holtfa található, amíg a több évtizede kezeletlen idős állományokban ez az érték 16 db/ha (!) (ÁDÁM és BÖLÖNI 2014).

- Hektáronként legalább 3–4 db/ha földön fekvő vastag holtfát célszerű visszahagyni, amennyiben a faállomány átmérőeloszlása ezt lehetővé teszi. A fekvő holtfa lehet teljes kidőlt fa és/vagy törzsdarab (min. 4,0 m hosszú) és/vagy vastag koronaág.
- A lehetőségektől függően törekedni kell rá, hogy a visszahagyott összes holtfa legalább 40%-a álló holtfa legyen (22.1. kép). Álló holtfának számít a kidőlt, de a szomszédos fán fennakadt elhalt fa és/vagy a minimum 4,0 méter magas törzscsonk is.
- A visszahagyandó, lábonálló vastag holtfa és/vagy holt faréssszel (elhalt vastag koronaágak, pusztuló, bekorhadt törzsrész) rendelkező nagyméretű faegyed mennyisége legalább 4–6 db/ha legyen.
- A visszahagyandó összes holtfa az erdőrészlet összes fatérfogatának (élő+holtfa) élőfakészletének lehetőség szerint legalább 10%-a legyen. Ebbe beleszámíthatók az egyébként is meghagyandó, hagyásfacsoportban, állományfoltban található, minimum 30%-ban elhalt faréssszel (elhalt koronarészekkel, vastag koronaágakkal és/vagy elhalt törzsrészekkel) rendelkező nagyméretű még élő faegyedek is.
- Törekedni kell rá, hogy a holtfa félárnyékos-árnyékos záródási viszonyok között legyen visszahagyva, mert így biztosított a korhadási, lebontási folyamatoknak és számos szaproxilofág fajnak a kedvező, nedvesebb mikroklíma.

22.3. A holtfa fenntartása, képződésének elősegítése, kezelési javaslatok

Az erdőterületen már jelenlévő, különböző minőségű és megjelenési formájú holtfa fenntartásának és a holtfa kialakulásának elősegítése több módon lehetséges. Az alkalmazható megoldásokat, mint faállomány-szerkezeti változatosságot növelő beavatkozásokat újabban FRANK és SZMORAD (2014) rendszerezte. Az említett forrásban leírtakat kiegészítettük KOVÁCS (2014) ajánlásaival, s a következőkben a legfontosabb (a holtfa tudatos „előállítását" is magába foglaló) beavatkozási lehetőségeket adjuk közre.

- Lehetőség szerint a vágásos erdőgazdálkodásról minél nagyobb területen át kell állni a nem vágásos, hanem a folyamatos idős erdőborítást fenntartó erdőgazdálkodásra! Ahol erre nincs még felkészülve az erdőgazdálkodó, ott javasolt a vágáskorok jelentős megemelése (*Quercus petrea* és *Q. robur*: 160 év; *Q. cerris*: 130 év; *Fagus sylvatica*: 150 év) és a természetes felújítási módok közül a (30–60 évre elnyújtott) szálalóvágást alkalmazni, minél nagyobb területeken. Ezáltal ugyan durvább mintázatban (kisebb lékek, kisebb összefüggő, véghasználattal érintett állományfoltok), de nagyobb mozaikosság (több beavatkozási helyszín) alakítható ki az erdőterületen.
- A famatuzsálemek (öreg, nagyméretű fák) gyors pusztulása várható a homogén szerkezetű, záródott fiatalabb (nevelővágás-korú) faállományokban, ha a koronájukba benövő és az őket közvetlenül körülvevő fiatal faegyedeket nem távolítjuk el. A beavatkozással a száradó, nagy koronáknak több fényt juttatunk, ezáltal elhalásukat lassítjuk, illetve azoknak esetleg lehetőségük lesz a túlélésükhöz szükséges asszimiláló felületet regenerálni, fejleszteni. Az intézkedéssel a sok esetben már odvasodó, elhalt törzs-, illetve elhalt koronarészekkel bíró faegyedek hosszabb ideig tölthetik be élőhelyi szerepüket.
- A nagyobb méretű holtfák képződését, a természetes odvak kialakulást elősegíthetjük a könnyebben odvasodó, gyorsabban növő őshonos elegyfafajok (nyírek, mézgás éger, madárcseresznye, hársak, kecskefűz, törékeny fűz, fehér fűz, hazai nyárak stb.) közbeszorult egyedeinek a megsegítésével (ez a beavatkozás legtöbbször egy-egy mellettük álló faegyed kivágását jelenti, akár a főállomány faegyedeiből). Továbbá az erdőrészlet faállományának átlagos törzsétől nagyobb méretű faegyedek megkímélése különösen fontos a gyorsabban növő, lágylombos fafajok esetében, mert ezzel – például fiatalabb, homogén, lassabban növő, őshonos, keménylombos faállományú erdőkben – lehetővé tesszük, hogy számos faj számára megfelelő élőhelyet nyújtó, nagyobb méretű ($d_{1,3}$ ≥ 30 cm) odvas fa és holtfa alakulhasson ki. Azért is fontos az ilyen nagyobb méretű faegyedek fejlődésének megsegítése, illetve koronájuk kibontása, hogy a faegyed tovább éljen, méretében növekedjen és lassan, nagyobb méretű faként (odvasodással, taplógombák megtelepedésével) következzen be hanyatlása és pusztulása. Így jóval hosszabb ideig biztosíthatja a védett lepkék, ritka gombaközösségek vagy a xilofág és szaproxilofág rovarok

kifejlődéséhez szükséges élő- és táplálkozó helyet, illetve a fiatal faállományban hamarabb nyújt lehetőséget az odúlakók megtelepedésére, biztosítva azok fészkelőhelyét.

- A fiatal és középkorú, jellemzően homogén faállományokban a szerkezeti diverzitás mielőbbi növelése és az elegyesség biztosítása érdekében kedvező változást eredményez az elegyfafajként jelenlévő, gyorsabban odvasodó és ezáltal fészkelő- és élőhelyet hamarabb nyújtó őshonos, lágylombos fafajok (lásd fent) kímélete és fejlődésük segítése az ápolások, nevelővágások során. Számos esetben tapasztalható az a helytelen gyakorlat, hogy még nem is a faállományban, hanem csak az állományszegélyen növő kecskefüzeket (vagy más őshonos, gyorsan növő, lágylombos fafaj egyedét) az ápolások, nevelővágások során eltávolítják. Ez a tevékenység semmilyen jótékony hatást nem gyakorol a fejlődésében segíteni kívánt faállományra, de egyértelműen szegényíti mind a fafajösszetételt, mind az erdő élővilágát!
- Az egyes erdőrészletekből hiányzó, fent említett gyorsan növő fafajokat a termőhelyi viszonyokhoz alkalmazkodva mesterségesen is visszahozhatjuk, ha kisebb csoportokban záródáshiányos foltokba, lékekbe vagy állományszegélyekbe ültetjük őket.
- A lassú növekedésű fafajok nagyobb méretű, sokszor tuskósarj eredetű, böhöncösödő egyedei is fontos szerepet töltenek be az élőhelyi változatosság növelésében, különösen ott, ahol a faállomány kora és homogenitása miatt a lassan növő főfafajok egyedeinek differenciálódására, odvasodására, többrétű élőhelyi funkciójának kialakulására csak hosszabb távon számíthatunk. Néhány ilyen faegyed fejlődését segíteni ugyanúgy szükséges, mint a fentiekben említett gyors növekedésű elegyfafajokét. A fiatal faállományokban az ilyen nagyobb méretű, sarj eredetű, böhöncösödő törzsek meggyűrűzésével, sebzésével segíthetjük elő holtfa kialakulását.
- Általánosságban a böhöncök és a nagyméretű odvas fák kiemelt természetvédelmi szerepére fel kell hívni a gazdálkodók figyelmét. Az idős egyedeket, állományrészeket hagyásfacsoportoknak kell kijelölni és érintetlenül kell hagyni. A közvetlen környezetükben lévő erdőterületeken utánpótlásukról – ugyancsak hagyásfacsoportok kijelölésével – már időben kell gondoskodni. A nevelővágás korú faállományokban jelölt hagyásfacsoportokat már a kitűzött cél érdekében kell és szabad csak kezelni.

- Odvas fák hiányában további lehetőség egy-egy faegyeden ($d_{1,3} \geq 30$ cm) az elérhető alsó, vastagabb koronaágak törzs melletti levágása (sokszor ilyen ágak leszáradását, bekorhadását követően is alakulnak ki fészekodvak). Ezzel sebzést alakítunk ki a törzsön, aminek az odvasodására – különösen, ha harkályok is besegítenek – nagy esélyünk van.
- A törzsön kialakuló tükörfoltok sok xilofág rovar számára szükséges, speciális mikrohabitatok. Tükörfoltot szintén a törzs sebzésével, a kéreg lehántásával tudunk kialakítani a törzs különböző magasságában. Ezek is lehetnek a későbbiekben odú-kialakulás helyei, mert a tükörfoltok jelenlétéhez kötődő fajok több generációja is kifejlődhet az adott törzsben, így a tükörfolt idővel odúvá alakulhat át, amelyben a harkályoknak is szerepük van. A jó minőségű tükörfoltokat és az odvakat tartalmazó faegyedek csoportjait javasolt hagyásfacsoportnak kijelölni, valamint az odúkban gazdag állományrészeket érintetlenül hagyni.
- A földön fekvő és álló holtfa hiánya esetén különböző mintázatokban (szórtan, kisebb laza csoportokban) dönthetünk a földre többféle átmérőcsoportból faegyedeket. Álló holtfát a lábonálló egyedek tőhöz közeli gyűrűzésével tudunk előállítani (22.2. kép), vagy néhány törzset döntéskor felakaszthatunk a szomszédos faegyed korona-, vagy ágvillájába, így az álló holtfához közel hasonló pozíciójú törzset kapunk. A holtfa „készítésénél" a fafajok aránya tekintetében követhetjük a meglévő elegyarányt.
- Fontos az elegyfafajok szerepére felhívni a gazdálkodók figyelmét, javasolt az idős egyedeiket, állományaikat hagyásfacsoportnak kijelölni és megkímélni. Az elegyfafajokból kialakult holtfának különösen fontos szerepe van a nemzetség-specialista xilofág, szaproxilofág és szaproxilofil fajok megtelepedésében.
- Az idősebb, vastagabb faállományokban végzett fakitermelések esetén helyenként egy-egy 70-100 cm magas tuskót is hagyjunk vissza. Célszerű ezt a bekorhadt tövű, vagy kimondottan terpeszes faegyedek esetében alkalmazni, ahol a vágáslap egyébként is magasabbra kerülne.
- Nem minden holtfa előfordulás kedvez a szaproxilofágoknak. A fakitermelések után hosszú ideig kint hagyott máglyák, sarangok ökológiai csapdaként működhetnek. A készletezett faanyagba elhelyezett peték, fejlődő lárvák elszállításra kerülnek az erdőterületről, így ezek pusztulásra vannak ítélve. Ezért ezeket a

farakásokat lehetőség szerint el kell vinni a területről, még mielőtt az őket szaporodási helyül használó fajok rajzása megkezdődne, tehát legkésőbb március végéig, április elejéig.

- Az erdőben már jelen lévő holtfa fenntartása érdekében csak annyit kell tennünk, hogy békén hagyjuk, nem hozzuk ki az erdőből.

22.1. kép (felül): Svédországi vágásterületen visszahagyott elhalt koronás fák és facsonkok (©CsGy).
22.2. kép (alul): Tudatos „holtfagyártás” a törzs meggyűrűzésével (©KA).

23. Záró gondolatok

Csóka György és *Lakatos Ferenc*

Akárcsak Európa erdeiben, hazánkban is egyre gyakrabban jelentkeznek abiotikus és biotikus eredetű káresemények (más szóhasználattal élve „bolygatások"). A „klasszikus" kártevő/kórokozó fajok kárterületei növekszenek, korábban jelentéktelennek tartott rovarok, gombák lépnek fel tömegesen, idegenhonos, inváziós fajok jelennek meg egyre nagyobb számban. Beismerjük, vagy nem, de a kedvezőtlen környezeti változások és a globalizáció káros hatásai mellett az erdőgazdálkodás módja is sok esetben felelőssé tehető az erdőkre nehezedő kárnyomás növekedéséért. Ez még akkor is tény, ha egy percig sem vitatjuk, hogy a szakemberek mindenkor legjobb tudásuk szerint óvták, védték, nevelték a rájuk bízott erdőket. A nem megfelelő termőhely-megválasztás, egyes „divatfafajok" túlzott felkarolása, vagy éppen az erdők diverzitásának csökkentése (elegyetlen, egykorú, nagykiterjedésű monokultúrák létrehozása, stb.) hatékonysági szempontokra való hivatkozással (az ökológia szempontok egyidejű háttérbe szorításával), előbb vagy utóbb mind-mind megbosszulja magát. Hosszú időn keresztül éppen gazdasági és erdővédelmi okokkal indokolták a holtfa maradéktalan eltávolításának szükségességét is, ami az erdők diverzitásának csökkenésében meghatározó tényezővé vált az egész kontinensen, így nálunk is.

Jelen könyv lapjain a teljesség igénye nélkül, de lehetőség szerint széleskörűen igyekeztünk bemutatni azt, hogy milyen élőlénycsoportoknak biztosít kizárólagos életfeltételeket az erdei holtfa, illetve milyen folyamatokban játszik jelentős szerepet. Visszatérő módon utaltunk arra, hogy a megfelelő mennyiségű és minőségű holtfa hiánya milyen hatással van az egyes élőlénycsoportokra. Szinte bármelyik fejezetből kitűnik ugyanis, hogy a holtfához kötődő fajok túlnyomó része erősen specializálódott, azaz számukra nem léteznek „alternatív megoldások".

Őszintén reméljük, hogy a könyvben foglaltak, a belőle megszerezhető tudás formálni fogják az olvasó szemléletét és „szépérzékét". Az utóbbit annyiban, hogy mostantól (akár szakemberről, akár laikus erdőjáróról van szó) ne csak a „kitakarított", holtfa-mentes, tiszta erdőt lássa szépnek és tartsa jónak.

Gazdasági rendeltetésű erdeinkben a faegyedek elenyésző kivétellel az adott fafajra jellemző maximális élettartamot meg sem közelítő életkorban, általában motorfűrész által halnak el, és az erdőtől távol „hasznosulnak". Ez egyben azt is jelenti, hogy manapság erdeinkben csak elvétve találhatók méretes öreg faegyedek. Ráadásul még a mai napig létezik és működik is az a

hibás gyakorlat, hogy az erdőrészlet szélén lévő öreg, méretes, részben már korhadó „böhöncöket” kivágják. A megszokáson, beidegződésen kívül racionális érv ezt aligha indokolhatja, hiszen faanyaguk jórészt már használhatatlan, s maradványaik sok esetben ott is maradnak az erdő talaján. Ugyanakkor ezek eltávolításával számtalan faj élőhelye az egyik pillanatról a másikra egyszer és mindenkorra (de legalábbis évszázadokra) megsemmisül. A könyvben remélhetőleg sikerült azt is érzékeltetni, hogy egy-egy ilyen nagyméretű, öreg fa szigetszerűen milyen kimagasló fajgazdagság lehetőségét teremti meg (pl. egy fiatalos közepén), eltávolítása pedig ugyanezt szünteti meg. Sarkosan fogalmazva: vétek (még sarkosabban fogalmazva bűn) ezeket kivágni, hiszen egy vastag öreg tölgyfa nem egyik pillanatról a másikra keletkezik, kivágásához pedig legfeljebb 1 óra kell…

Vannak, akik elmaradt bevételként, pénzügyi veszteségként látják az erdőben hagyott holtfát. Ez önmagában világos beszéd, főleg abban a világban, hol az erdő funkciója – sokak szemében – nem más, mint „fát gyártani”. Ez a szemlélet tehát akár el is fogadható egy kifejezetten faanyagtermelés céljára létesített faültetvényen, de egy valódi erdőben már nem. Ha ezt nem értjük meg, akkor nemigen van okunk/jogunk háborogni a sarkos kritikákon, miszerint „nem látjuk a fától az erdőt”. Ezen túl pedig hosszabb távon bizonyosan erdeinknek és magunknak is rosszat teszünk vele.

Meg kell tanulnunk értéknek tekinteni, és akként is kezelni az erdei holtfát. Nem csupán (talán nem is elsősorban) azért, mert törvény által védett, Európa számos országában a kipusztulás szélére sodródott fajoknak biztosít kizárólagos életfeltételeket. Nem kevésbé nélkülözhetetlen „küldetése”, hogy az erdők ellenállóképességének, immunrendszerének meghatározó alapköve. Azaz az erdei holtfa megléte egyidejűleg természetvédelmi és erdővédelmi érdek is. Ebből kiindulva nyilvánvalón eleve hibás az a szemlélet, miszerint a holtfa a védett erdőkbe, az erdőrezervátumokba való. Megfelelő mennyiségű és minőségű holtfára a gazdasági erdőkben is szükség van!

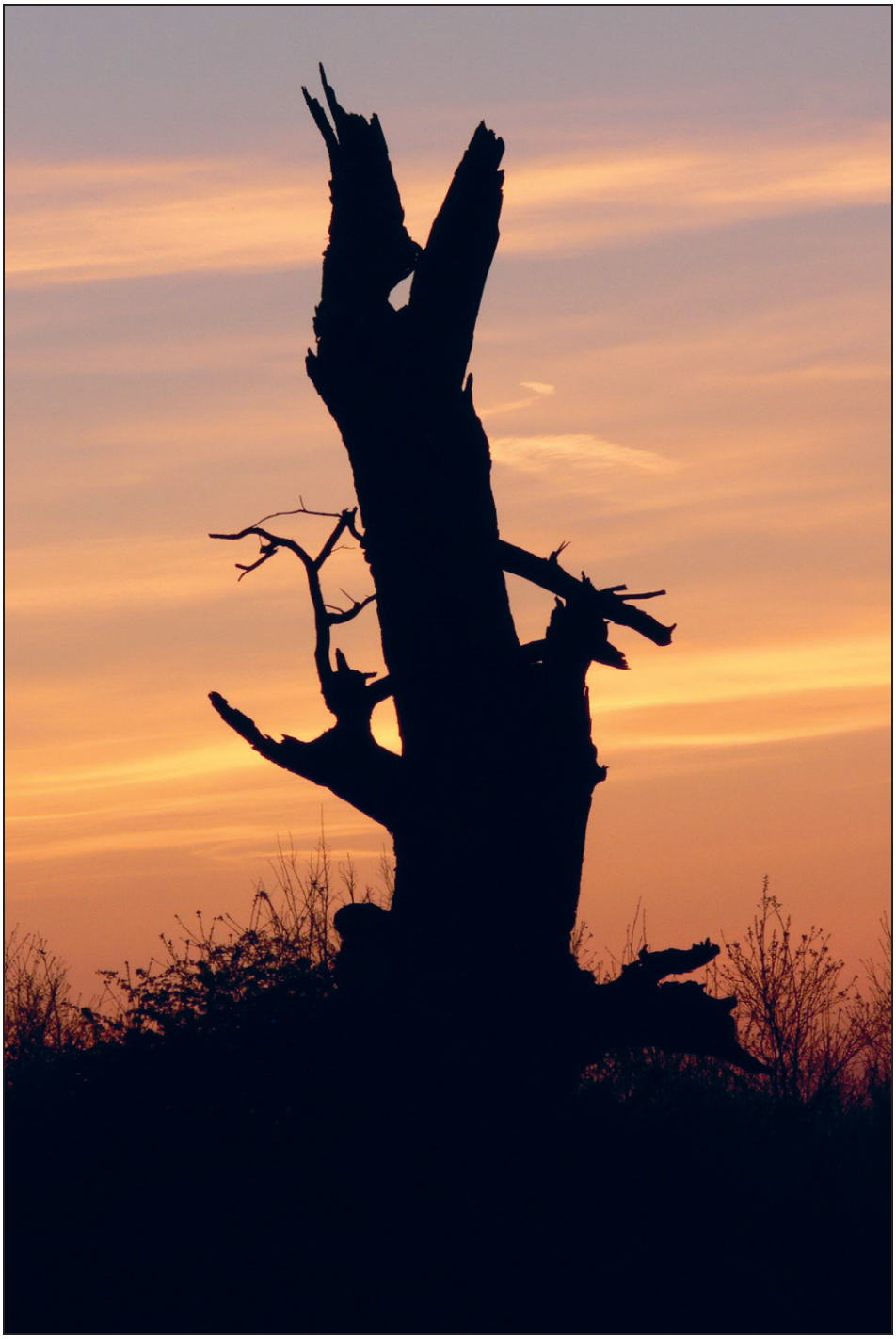
A 21. fejezetből kiderül, hogy mennyi holtfa van hazai erdeinkben. Nagyon fontos azonban hangsúlyozni, hogy egy %-ban, vagy éppen m^3/ha-ban kifejezett érték – még ha megfelelőnek látszik is – önmagában aligha szolgáltat elegendő információt a helyzet érdemi értékeléséhez. A mennyiségi mutatók mellett nagyon fontos a holtfa térbeli eloszlása is. Hiába van egy erdőrészletben 300 m^3 holtfa egy viharkár után, ha körülötte több száz hektáron csak elvétve akad. Ugyanakkor az is igaz, hogy egy ilyen helyzetben nem is feltétlenül szükséges az összes holtfát hátrahagyni. Az jelentős részben kitermelhető és elszállítható. Fontos azonban tudni, hogy a visszahagyott vágástéri hulladék csak kis mértékben teremt életfeltételeket,

azaz földön fekvő vastag fának, magas facsonknak is kell maradnia a területen. A térbeli eloszlás, az egyes, szigetszerű élőhelyeket megtestesítő holtfa típusok egymástól való távolsága élet/halál kérdése lehet sok faj számára. Ami egy erdőben sétáló ember számára jelentéktelen távolságnak tűnik, az egy gyengébben repülő, ritka bogárnak, vagy akár a fiókáit etető cinegének is áthidalhatatlan, illetve kezelhetetlen távolságot jelenthet.

Ugyancsak alapvető jelentőségű a holtfa változatos megjelenési formáinak megléte. A korábbiakban már többször utaltunk arra, hogy a sok vékony holtfa nem helyettesíti a vastag holtfát, a földön fekvő rönk a magas törzscsonkot, a frissen pusztult fa az erősen korhadtat, stb. Az elpusztult bükk nem váltja ki az elhalt nyírt, a gyertyán sem az erdei fenyőt. Ezeknek mind-mind megvan a mással nem pótolható speciális „küldetése". A harkály nem fog a földön fekvő rönkbe fészekodút vájni, mint ahogyan az erősen korhadt faanyagban élő gombafogyasztó gerinctelenek sem tudnak mit kezdeni a frissen pusztult fával.

A 22. fejezetben megfogalmazott ajánlások egyike-másika sokaknak valószínűleg nehezen emészthető. Egynémelyüket megfelelő felindultsággal talán oktalannak, szélsőségesnek, vagy akár felháborítónak is lehet titulálni. Bizonyosan sokan vannak, akik pontosan így vannak a tudatos „holtfagyártás" gondolatával is. Az „ítélethirdetés" előtt azonban egy kicsit érdemes végiggondolni, hogy valójában miről is van szó. Magyarországon sokfelé találhatunk olyan összefüggő, nagy kiterjedésű, egykorú erdőtömböket, amelyekben az előírásoknak megfelelően, gondosan elvégzett nevelővágásoknak köszönhetően az utóbbi 1–2 évtizedben alig volt, és a következő néhány évtizedben, emberi beavatkozás nélkül nem is igen fog álló koronás holtfa, vagy facsonk keletkezni. Azaz ezeken a területeken jónéhány évtizedig nem jelennek meg a harkályok, így a másodlagos odúlakó madarak és a denevérek sem tudnak megtelepedni, hogy ezernyi más, holtfához kötődő fajról ne is beszéljünk. Ahol pedig nincsenek rovarevő madarak, ott nyilván aligha várhatjuk el az erdő egészsége szempontjából ugyancsak jótékony hatású ökológiai szolgáltatásaikat. Tényleg oktalan, szélsőséges és felháborító dolog lenne hektáronként néhány fa meggyűrűzésével ezt a hosszú „várakozási időt" néhány évtizeddel megrövidíteni?

Valóban fenntartható erdőgazdálkodás (egy kicsit játszva a szavakkal nevezzük „tartamosan fenntartható", vagy éppen „fenntarthatóan tartamos" gazdálkodásnak) csak az lehet, amiben az erdőgazdálkodó mellett a nyírfatapló, a poszogó taplóbogár, a gombaevő vaspondró, a fehérhátú fakopáncs és a törpedenevér is megtalálja a számítását. Meggyőződésünk (a kötet szerzőivel együtt), hogy létezik ilyen. De abban is biztosak vagyunk, hogy sokat kell tenni érte!



A gulyaállási (Bakonyerdő Zrt., Devecseri Erdészet, Káptalanfa községhatár) tölgycsonk alkonyatkor (©CsGy).

24. Irodalom

ABER, J. D. – MELILLO, J. M. (1991): Terrestrial ecosystems. – Saunders College Publishing of Holt, Rinehart and Winston, Orlando, FL, 429 pp.

ABREGO, N. – SALCEDO, I. (2011): How does fungal diversity change based on woody debris type? A case study in Northern Spain. – Ekologija **57**(3): 109–119.

ABREGO, N. – SALCEDO, L. (2013): Variety of woody debris as the factor influencing wood-inhabiting fungal richness and assemblages: Is it a question of quantity or quality? – Forest Ecology and Management **291**(1): 377–385.

ÁDÁM R. – BÖLÖNI J. (2014): A holtfa mennyisége kezelt és felhagyott cseres-tölgyesekben. In: SCHMIDT D. – KOVÁCS M. – BARTHA D. (szerk): X. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében. Konferencia kötet. – Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Növénytani és Természetvédelmi Intézet, Sopron, 25. pp.

ALAVALAPATI, J. R. R. – STAINBACK, G. A. – CARTER, D. R. (2002): Restoration of the longleaf pine ecosystem on private lands in the US South: an ecological economic analysis. – Ecological Economics **40**: 411–419.

ALLEN, R. B. – CLINTON, P. W. – DAVIS, M. R. (1997): Cation storage and availability along a *Nothofagus* forest development sequence in New Zealand. – Canadian Journal of Forest Research **27**: 323–330.

ANDERSSON, L. I. – HYTTEBORN, H. (1991): Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. – Holarctic Ecology **14**: 121-130.

ANONIM (2012): 100/2012 (IX.28.) VM rendelet "A védett és a fokozottan védett növény- és állatfajokról, a fokozottan védett barlangok köréről, valamint az Európai Közösségben természetvédelmi szempontból jelentős növény- és állatfajok közzétételéről szóló 13/2001. (V. 9.) KöM rendelet és a növényvédelmi tevékenységről szóló 43/2010. (IV.23.) FVM rendelet módosításáról". – Magyar Közlöny **128**: 20903–21019.

ARNOLDS, E. – KUYPER, T. W. – NOORDELOOS, M. E. (eds) (1995): Overzicht van de paddestoelenin Nederland. – Nederlandse Mycologische Vereniging, Wijster, 872 pp.

ARTHUR, M. A. – FAHEY, T. J. (1990): Mass and nutrient content of decaying boles in an Engelmann spruce—subalpine fir forest, Rocky Mountain National Park, Colorado. – Canadian Journal of Forest Research **20**: 730–737.

ASPÖCK, H. (2002): The biology of Raphidioptera: a review of present knowledge. – Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae **48** (Suppl. 2): 35–50.

AUSMUS, B. S. – DODSON, G. J. – TODD, D. G. (1975): Microbial - invertebrate interactions: The mechanism of wood decomposition. – Ecological Society of America Bulletin **56**(2): 42.

BABOS M. (1981): Beszámoló a magyarországi fűrészportelepeken végzett mikológiai vizsgálatok eredményeiről. – Mikológiai Közlemények **1–2**: 57–62.

BAI, M.L. – WICHMANN, F. – MÜHLENBERG, M. (2005): Nest-site characteristics of hole-nesting birds in a primeval boreal forest of Mongolia. – Acta Ornithologica **40**: 1–14.

BALOGH A. (1968): Magyarország nevezetes fái. – Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 112 pp.

BARTELS, H. (1993): Gehölzkunde. Einführung in die Dendrologie. – Ulmer Verlag, Stuttgart, 336 pp.

BARTHA D. (1994): Magyarország faóriásai és famatuzsálemei. – Erdészettörténeti Közlemények, XV., 242 pp.

BARTHA D. (1999): Magyarország fa- és cserjefajai. – Mezőgazda Kiadó, Budapest, 302 pp.

BARTHA D. (2012): Dendrológia. – Nyugat-magyarországi Egyetemi Kiadó, Sopron, 252 pp.
BARTHOS GY. (1959): Tanulságok a gyapjaspille-fertőzöttség körül közreműködő madarak biológiai szerepéről. – Erdészeti Kutatások **31**: 207–228.
BAUEROVÁ, Z. (1978): Contribution to the trophic ecology of *Myotis myotis*. – Folia Zoologica **27**: 305–316.
BAUEROVÁ, Z. (1982): Contribution to the trophic ecology of the grey long-eared bat, *Plecotus austriacus*. – Folia Zoologica **31**: 113–122.
BAUEROVÁ, Z. (1986): Contribution to the trophic bionomics of *Myotis emarginatus*. – Folia Zoologica **35**: 305–310.
BENECKE, C. (2002): Totholzanfall in einem Buchenaltbestand im Nationalpark Hainich/Thüringen. – Diplomarbeit am Waldbau-Institut, Fakultät für Forst- und Umweltwissenschaften der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Freiburg i. Brsg., 100 pp.
BERECZKI, K. – ÓDOR, P. – CSÓKA, GY. – MAG, ZS. – BÁLDI, A. (2014): Effects of forest heterogeneity on the efficiency of caterpillar control service provided by birds in temperate oak forests. – Forest Ecology and Management **327**: 96–105.
BERGLUND, H. – JÖNSSON, M. T. – PENTTILÄ, R. – VANHA-MAJAMAA I. (2011): The effects of burning and dead-wood creation on the diversity of pioneer wood-inhabiting fungi in managed boreal spruce forests. – Forest Ecology and Management **261**: 1293–1305.
BERNI EGYEZMÉNY (1994): Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Appendices to the Convention. – Council of Europe, Strasbourg, T-PVS (94) 2, 21 pp.
BERNICCHIA, A. – GORJÓN, S. P. (2010): Corticiaceae s.l., Fungi Europaei 12. – Edizioni Candusso, 1008 pp.
BILBY, R. E. – WARD, J. W. (1991): Characteristics and function of large woody debris in streams draining old-growth, clear-cut, and second-growth forests in Southwestern Washington. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. **48**(12): 2499–2508.
BIRKS, J. D. S. – MESSENGER, J. E. – RUSHTON, S. P. – LURZ, P. W. W. (2004): Reintroducing pine martens – habitat constraints and enhancement opportunities. In: QUINE, C. P. – SHORE, R. F. – TROUT R. C. (eds): Managing Woodlands and Their Mammals: Proceedings of a Joint Mammal Society/Forestry Commission Symposium. – Forestry Commission, Edinburgh. 37–40.
BIRKS, J. D. S.– MESSENGER, J.E. – HALLIWELL, E. C. (2005): Diversity of den sites used by pine martens *Martes martes*: a response to the scarcity of arboreal cavities? – Mammal Review **35**: 313–320.
BLACKWELL, M. (2011): The fungi: 1,2,3,…5,1 million species? – American Journal of Botany **98**(3): 426–438.
BOBIEC, A. – GUTOWSKI, J. M. – LAUDENSLAYER, W. F. – PAWLACZYK, P. – ZUB, K. (2005): How long do trees live? In: BOBIEC, A. – GUTOWSKI, J. M. – LAUDENSLAYER, W. F. – PAWLACZYK, P. – ZUB, K. (eds): The afterlife of a tree. – WWF Poland, Warszawa-Hajnówka, pp. 12–13.
BOBIEC, A. – GUTOWSKI, J. M. – LAUDENSLAYER, W. F. – PAWLACZYK, P. – ZUB, K. (2005): The afterlife of a tree. – WWF Poland, Warszawa-Hajnówka, 251 pp.
BOBIEC, A. – JASZCZ, E. – WOJTUNIK, K. (2011): Oak (*Quercus robur* L.) regeneration as a response to natural dynamics of stands in European hemiboreal zone. – European Journal of Forest Research **130**: 785–797.

BOROWIEC, M. L. – RUTA, R. – KUBISZ, D. (2010): New records of *Claviger testaceus* Preyssler, 1790 and *C. longicornis* Müller, 1818 (Coleoptera: Staphylinidae: Pselaphinae) in Poland with review of their habits. – Polish Journal of Entomology **79**: 261–269.

BRAINERD, S. M. – HELDIN, J. O. – LINDSTRÖM, E. R. – ROLSTAD, E. – ROLSTAD, J. – STORCH, I. (1995): Pine marten (*Martes martes*) selection of resting and denning site sin Scandinavian managed forests. – Acta Zoologica Fennica **32**: 151–157.

BRATEK Z. – ZÖLD-BALOGH Á. (2001): A Peziza nemzetség európai fajainak határozókulcsa. – Mikológiai Közlemények **40**(3): 11–46.

BRUNNER, M. (2009): Baumriesen der Schweiz. – Werd Verlag, Zürich, 239 pp.

BUCSAI CS. (1993): Pilisi Állami Parkerdőgazdaság Bükkös-patak felső szakaszának vízrendezési terve. – Diplomaterv, EFE Erdőmérnöki Kar, Sopron

BUNNELL, F. L. – HOUDE, I. – JOHNSTON, B. – WIND, E. (2002): How Dead Trees Sustain Live Organisms in Western Forests. – USDA Forest Service General Technical Reports, PSW-GTR-181.

BUSSE, M. D. (1994): Downed bole-wood decomposition in lodgepole pine forests of central Oregon. – Soil Science Society of America Journal **58**: 221–227.

BÜTLER, R. – ANGELSTAM, P. – SCHLAEPFER, R. (2004b): Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. – Biological Conservation **119**: 305–318.

BÜTLER, R. – ANGELSTAM, P. – EKELUND, P. – SCHLAEPFER, R. (2004a): Quantitative snag targets for the three-toed woodpecker *Picoides tridactylus*. – Ecological Bulletins **51**: 219–232.

CARLSON, A. – SANDSTRÖM, U. – OLSSON, K. (1998): Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a Swedish deciduous forest. – Ardea **86**: 109–119.

CARUSO, A. – RUDOPLHI, J. (2009): Influence of subtrate age and quality on species diversity of lichens and bryophytes on stumps. – The Bryologist **112**: 520–531.

CARUSO, A. – THOR, G. – SNALL, T. (2010): Colonization – extinction dynamics of epixylic lichens along a decay gradient in a dynamic landscape. – Oikos **119**: 1947–1953.

CEIA, R. S. – RAMOS, J. A. (2014): Birds as predators of cork and holm oak pests. – Agroforest Systems, DOI 10.1007/s10457-014-9749-7

CÉSARI, S. N. – BUSQUETS, P. – COLOMBO PIÑOL, F. – MÉNDEZBEDIA, I. – LIMARINO, C. O. (2010): Nurse logs: An ecological strategy in a late Paleozoic forest from the southern Andean region. – Geology **38**(4): 295–298.

CHAPIN, F. S. – MATSON, P. A. – MOONEY, H. A. (2002): Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. – Springer, New York, 472 pp.

CHARMAN, E. C. – SMITH, K. W. – GRUAR, D. J. – DODD, S. – GRICE P. V. (2010): Characteristics of woods used recently and historically by Lesser spotted woodpeckers Dendrocopos minor in England. – Ibis **152**: 543–555.

CHEN, H. (1989): Studies on tree mortality and log decomposition of main species in conifer-deciduous mixed forest on Changbai Mountain Reserve. – Thesis. Academia Sinica, Shenyang, People's Republic of China.

CHERNEL I. (1899): Magyarország madarai – különös tekintettel gazdasági jelentőségükre. – Magyar Ornithologiai Központ, Budapest

CHRISTENSEN, M. – HAHN, K. – MOUNTFORD, E. P. – ÓDOR, P. – STANDOVÁR, T. – ROZENBERGAR, D. – DIJACI, J. – WIJDEVEN, S. – MEYER, P. – WINTER, S. – VRSKA, T. (2005): Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. Forest – Ecology and Management **210**: 267–282.

CHRISTENSEN, M. – HEILMANN-CLAUSEN, J. – WALLEYN, R. – ADAMČIK S. (2004): Wood-inhabiting fungi as indicators of nature value in European beech forests. In:

MARCHETTI, M. (ed): Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe from ideas to operationality. – EFI Proceedings **51**: 229–237.
COCKLE, K. L. – MARTIN, K. – ROBLEO, G. (2012): Linking fungi, trees, and hole-using birds in a Neotropical tree-cavity network: Pathways of cavity production and implications for conservation. – Forest Ecology and Management **264**: 210–219.
COCKLE, K. L. – MARTIN, K. – WESOŁOWSKI, T. (2011): Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. – Frontiers in Ecology and the Environment **9**(7): 377–382.
CONSIGLIO, G. – SETTI, L. (2008): Il genere *Crepidotus* in Europe. – Vicenza, pp. 344.
COOKE, H. A. – HANNON, S. J. (2011): Do aggregated harvests with structural retention conserve the cavity web of old upland forest in the boreal plains? – Forest Ecology and Management **261**: 662–674.
COOKE, H. A. – HANNON, S. J. (2012): Nest-site selection by old boreal forest cavity excavators as a basis for structural retention guidelines in spatially-aggregated harvests. – Forest Ecology and Management **269**: 37–51.
CORINE (1991): Checklist of threatened plants and animals of CORINE biotopes manual. – World Conservation Monitoring Centre, Cambridge.
CORNABY, B. W. – WAIDE, J. B. (1973): Nitrogen fixation in decaying chestnut logs. –Plant and Soil **39**(2): 445–448.
CORNWELL, W. K. – CORNELISSEN, J. H. C. – ALLISON, S. T. – BAUHUS, J. – EGGLETON, P. – PRESTON, C. M. – SCARFF, F. – WEEDON, J. T. – WIRTH, C. – ZANNE, A. (2009): Plant traits and wood fates across the globe: rotted, burned, or consumed? – Global Change Biology **15**: 2431–2449.
COUNCIL DIRECTIVE (1992): Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. – Official Journal **L 206**: 7–50.
CRAMP, S. (1985): The birds of the Western Palearctic Volume 4. – Oxford University Press, Oxford, 960 pp.
CROSSLEY, D. A. JR. (1976): The roles of terrestrial saprophagous arthropods in forest soils: current status of concepts. In: MATTSON, W. J. (ed): The role of arthropods in forest ecosystems. – Springer Verlag, New York, pp. 49–56.
CZESZCZEWIK, D. – WALANKIEWICZ, W. (2006): Logging affects the White-backed woodpecker Dendrocopos leucotos distribution in the Białowieża Forest. – Annales Zoologici Fennici **43**: 221–227.
CSÓKA GY. (1992): A hazai kocsánytalantölgy-pusztulás menete 1983-tól napjainkig. – Erdészeti Lapok **127**: 313–314.
CSÓKA GY. – KOVÁCS T. (1999): Xilofág rovarok – Xylophagous insects. – Agroinform, Budapest, 189 pp.
CSÓKA GY. – SOMOGYI Z. (1996): Jótékony tüzek – jótékony gyújtogatók. – Erdészeti Lapok **131**: 190–192.
CSÓKA GY. – DOBROSI D. – FRANK T. (2000): A holt fák, mint a gerincesek élőhelyei. In: FRANK T. (ed): Természet, erdő, gazdálkodás. – Magyar Madártani és Természetvédelmi egyesület, Pro Silva Hungaria Egyesület. Eger, pp. 87–90.
CSÓKA GY.– DOBROSI D. – FRANK T. – KOVÁCS T. – TRASER GY. (2000): Az elpusztult, korhadó fa szerepe az erdei biodiverzitás fenntartásában. In: FRANK T. (szerk) (2000): Természet-Erdő-Gazdálkodás. – A MME és a Pro Silva Hungaria Kiadványa, Garamond KFT, Eger, pp. 85–98.
CSÓKA GY. – DOBROSI D. – FRANK T. – KOVÁCS T. – TRASER GY. (2001): Holt fa az élő erdő szolgálatában. – Erdészeti Lapok **136**(7-8): 246–248.

CSÓKA GY. – HIRKA A. – KOLTAY A. – KOLOZS L. (2013a): Erdőkárok – képes útmutató. – NÉBIH Erdészeti Igazgatósága – Erdészeti Tudományos Intézet, 224 pp.

CSÓKA GY. – LAKATOS F. – KOLOZS L. – KOLTAY A. – HIRKA A. – JANIK G. – TUBA K – SZŐCS L. (2013b): Egészségi állapot monitoring a magyar erdőkben: múlt, jelen, jövő. In: FARAGÓ S. (szerk.): Monitoring az erdészetben és a vadgazdálkodásban. A Magyar Tudományos Akadémián 2012. november 21-én megtartott tudományos ülés előadásainak kötete. – Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, pp. 29–38.

DAHLBERG, A – CRONEBORG, H. (2003): 33 threatened fungi in Europe (T- PVS (2001) 34 rev. 2). – Swedish EPA & ECCF, Uppsala.

DAHLBERG, A – MUELLER, G. M. (2011): Applying IUCN red-listing criteria for assessing and reporting in the conservation status of fungal species. – Fungal ecology **4**: 147–162.

DE CHANTAL, M – GRANSTRÖM, A. (2007): Aggregations of dead wood after wildfire act as browsing refugia for seedlings of *Populus tremula* and *Salix caprea*. – Forest Ecology and Management **250**(7): 3–8.

DEACON, J. W. (2006): Fungal Biology. 4th edition. – Blackwell Publishing Ltd, UK

DEBELJAK, M. (2006): Coarse woody debris in virgin and managed forest. Ecological Indicators **6**: 733–742.

DEL HOYO, J. – ELLIOTT, A – SARGATAL, J. (eds) (2002): Handbook of the birds of the world. Vol. 7. Jacamars to Woodpeckers. – Lynx Edicions, Barcelona, 613 pp.

DELY-DRASKOVITS, Á. – PAPP, L. – PFARR, U. – VOGEL, M. (1991): The role of decaying and dead wood in the life of forest dipterans. In: Fourth European Congress of Entomology, XIII. Internationale Symposium für die Entomofaunistik Mitteleuropas, – Abstract Volume, Gödöllő, p. 41.

DEMAYNADIER, P. G – HUNTER, JR., M. L. (1995): The relationship between forest management and amphibian ecology: a review of the North American literature. – Environmental Reviews, **3**.

DEN OUDEN, J. – JANSEN, P. A – SMIT, R. (2005): Jays, mice and oaks: Predations a dispersal of *Quercus robur* and *Quercus petraea* in North–western Europe. In: LAMBERT, J. E. – HULME, P. E – VANDER WALL, S. B. (eds): Seed Fate: Predation, Dispersal, and Seedling Establishment. – CABI Publishing, Oxford, pp. 223–239.

DEWOODY, J. – ROWE, C. A. – HIPKINS, V. D – MOCK, K. E. (2008): Pando lives: molecular genetic evidence of a giant aspen clone in central Utah. – Western North American Naturalist **68**: 493–497.

DIAZ, S. – GRIME, J. P. – HARRIS, J – MCPHERSON, E. (1993): Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated CO_2. – Nature **364**: 616–617.

DIERSSEN, K. (2001): Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. – J. Cramer, Berlin, 289 pp.

DIMA B. – SILLER I. – ALBERT L. – RIMÓCZI I – BENEDEK L. (2010): A 27. európai Cortinarius Konferencia mikológiai eredményei. – Mikológiai Közlemények, Clusiana **49**(1–2): 5–66.

DOBROSI D. (1994): A denevérek elterjedése és védelme Magyarországon. – A Magyar Denevérkutatók Baráti Körének kiadványa, 48 pp.

DRAPEAU, P. – NAPPI, A. – GIROUX, J-F. – LEDUC, A – SAVARD, J-P. (2002): Distribution patterns of birds associated with snags in natural and managed eastern boreal forests. – USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-181: 193–205.

DREVER, M.C – MARTIN, K. (2010): Response of woodpeckers to changes in forest health and harvest: Implications for conservation of avian biodiversity. – Forest Ecology and Management **259**(5): 958–966.

DREVER, M.C. – AITKEN, K.E.H. – NORRIS, A.R – MARTIN, K. (2008): Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. – Biological Conservation **141**(3): 624–634.

DU PLESSIS, M. A. (1995): The effects of fuelwood removal on the diversity of some cavity-using birds and mammals in South Africa. – Biological Conservation **74**: 77–82.

DUDLEY, N. – EQUILIBRIUM – VALLAURI, D. (2004): Deadwood – living forests. – WWF Report, Gland, 15 pp.

DUDLEY, N – VALLAURI, D. (2006): Holtfa – az élő erdőkért. – WWF Magyarország, Budapest, 19 pp.

DUNGER, K. – STÜMER, W. – OEHMICHEN, K. – RIEDEL, TH. – BOLTE, A. (2009): Der Kohlenstoffspeicher Wald und seine Entwicklung. – AFZ-DerWald **20/(2009):** 1072–1073.

ECCB (European Comitee for Conservation of Bryophytes) (1995): Red data book of European bryophytes. – ECCB, Trondhiem, 291 pp.

EDMAN, T. – ANGELSTAM, P. – MIKUSINSKI, G. – ROBERGE, J-M – SIKORA, A. (2011): Spatial planning for biodiversity conservation: Assessment of forest landscapes' conservation value using umbrella species requirements in Poland. – Landscape and Urban Planning **102**: 16–23.

EDMONDS, R. L. (1987): Decomposition rates and nutrient dynamics in small-diameter woody litter in four forest ecosystems in Washington, U.S.A. – Canadian Journal of Forest Research **17**: 499–509.

FARKAS E. (2007): Lichenológia – a zuzmók tudománya. – MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, 193 pp.

FARRIS, K. L. – HUSS, M. J – ZACK, S. (2004): The role of foraging woodpeckers in the decomposition of Ponderosa pine snags. – The Condor **106**: 50–59.

FEHÉR G – ORBÁN S. (1981): A bükki Őserdő korhadó fáinak mohacönológiai vizsgálata. – Folia Historico-naturalia Musei Matraensis **7**: 15–28.

FERRANTE, M. – LO CACCIATO, A – LÖVEI, G. (2014): Quantifying predation pressure along an urbanisation gradient in Denmark using artificial caterpillars. – European Journal of Entomology **111**(5): doi: 10.14411/eje.2014.082

FOGEL, R – CROMACK, K. JR. (1977): Effect of habitat and substrate quality on Douglas-fir litter decomposition in western Oregon. – Canadian Journal of Botany **55**(12): 1632–1640.

FOLCZ, Á. (2014): The macrofungi diversation of forest loads. – Természet-, Műszaki és Gazdaságtudományok Alkalmazása **13**: (Abstract kötet): 31.

FOSTER, F. R – LANG, G. E. (1982): Decomposition of red spruce and balsam fir boles in the White Mountains of New Hampshire. – Canadian Journal of Forest Research **12**: 617–626.

FÖLDVÁRY M. (1933): Őserdőrezervációk az északkeleti Kárpátokban. – Erdészeti Lapok, **72**: 416–432.

FRANC, V. (1997): Mycetophilous beetles (Coleoptera mycetophila) – indicators of well preserved ecosystems. – Biologia, (Bratislava) **52**(2): 181–186.

FRANK T. (2014): Holtfa-készítés és más erdőszerkezeti elem kialakítása, megőrzése. In: FRANK T – SZMORAD F. (eds): Védett erdők természetességi állapotának fenntartása és fejlesztése: Hogyan csináljunk faállományból erdőt? – Rosalia Kézikönyvek 2. Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest, pp. 146–148.

FRANK T – SZMORAD F. (2014): Védett erdők természetességi állapotának fenntartása és fejlesztése. – Rosalia kézikönyvek 2. Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest, 160 pp.

FRITZ, Ö. – NIKLASSON, M – CHURSKI, M. (2008): Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. – Applied Vegetation Science **12**: 93–106.

FRÖMMING, E. (1954): Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden. – Duncker und Humblot, Berlin.

GARMENDIA, A. – CARCAMO, S – SCHWENDTNER, O. (2006): Forest management considerations for conservation of Black Woodpecker Dryocopus martius and White-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* populations in Quinto Real (Spanish Western Pyrenees). – Biodiversity and Conservation **15**: 1399–1415.

GARRETT, S. D. (1956): Biology of Root Infecting Fungi. – New York, Cambridge University Press, pp. 294.

GENCSI L. (1980): Erdészeti növénytan I. Növényszervezettan, növényélettan. – Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 368 pp.

GENTRY, D. J – VIERLING, K. T. (2007): Old burns as source habitats for Lewis's woodpeckers breeding in the Black Hills of South Dakota. – The Condor **109**(1): 122–131.

GIBBONS, P – LINDENMAYER, D. (2002): Tree hollows and wildlife conservation in Australia. – CSIRO Publishing, 240 pp.

GOFFINET, B – SHAW, A. J. (2009): Bryophyte biology. – Cambridge University Press, Cambridge, 565 pp.

GOOD, J.A – SPEIGHT, M.C.D. (1996): Saproxylic Invertebrates and their Conservation throughout Europe. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. – Council of Europe, Strasbourg, 58 pp.

GORMAN, G. (2004): Woodpeckers of Europe: a study of the European Picidae. – Bruce Coleman Publishing, 192 pp.

GORMAN, G. (2011): The Black woodpecker. A monograph on *Dryocopus martius*. – Lynx Edicions, Barcelona, 184 pp.

GÖNCZÖL, J – RÉVAY, Á. (2003): Treehole fungal communities: aquatic, aero-aquatic and dematiaceous hyphomycetes. – Fungal Diversity **12**: 19–34.

GÖSSWALD, K. (1932): Ökologische Studien über die Ameisenfauna des mitteleren Maingebietes. – Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie **142**(1-2): 1–156.

GRIER, C. C. (1978): A *Tsuga heterophylla-Picea sitchensis* ecosystem of coastal Oregon: decomposition and nutrient balances of fallen logs. – Canadian Journal of Forest Research **8**: 198–206.

GUNN, J. S – HAGAN III. J. M. (2000): Woodpecker abundance and tree use in uneven-aged managed, and unmanaged, forest in northern Maine. – Forest Ecology and Management **126**: 1–12.

GURNELL, A. – TOCKNER, K. – EDWARDS, P – PETTS, G. (2005): Effects of deposited wood on biocomplexity of river corridors. – Frontiers in Ecology and the Environment **3**: 377–382.

HAFNER, S. D. – GROFFMAN, P. M – MITCHELL, M. J. (2005): Leaching of dissolved organic carbon, dissolved organic nitrogen, and other solutes from coarse woody debris and litter in a mixed forest in New York State. – Biogeochemistry **74**: 257–282.

HAHN, K – CHRISTENSEN, M. (2004): Dead wood in European Forest Reserves – A Reference for Forest Management. In: MARCHETTI, M. (ed): Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe-From Ideas to Operationality. – EFI Proceedings No. 51 European Forest Institute Joensuu Finland, pp. 181–191.

HALME, P. – KOTIAHO, J. S. – YLISIRNIÖ, A. L. – HOTTOLA, J. – JUNNINEN, K. – KOUKI, J. – LINDGREN, M. – MÖNKKÖNEN, M. – PENTILÄ, R. – RENVALL, P. – SIITONEN, J –

SIMILÄ, M. (2009): Perennial polypores as indicators of annual and red-listed polypores. – Ecological indicators **9**: 256–266.

HANSEN, A. J. – GARMAN, S.L. – WEIGAND, J.F. – URBAN, D.L. – MCCOMB, W.C – RAPHAEL, M.G. (1995): Alternative Silvicultural Regimes in the Pacific Northwest Simulations of Ecological and economic effects. – Ecological Applications **5**(3): 535–554.

HARMON, M. E. (1988): Effects of Bark Fragmentation on Plant Succession on Conifer Logs in the Picea-Tsuga Forests of Olympic National Park, Washington. – American Midland National **121**: 112–124.

HARMON, M. E. (1992): Long-term experiments on log decomposition at the H. J. Andrews Experimental Forest. – U.S. Forest Service, Pacific Northwest Research Station, General Technical Report, PNW-GTR, 280 pp.

HARMON, M. E. – FRANKLIN, J. F. – SWANSON, F. J. – SOLLINS, P. – GREGORY, S. V. – LATTIN, J. D. – ANDERSON, N. H. – CLINE, S. P. – AUMEN, N. G. – SEDELL, J. R. – LIENKAEMPER, G. W. – CROMACK, K – CUMMINS, K. W. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. – Advances in Ecologycal Research **15**: 133–276.

HARVEY, A. E. – LARSEN, M. J – JURGENSEN, M. F. (1979): Comparative distribution of ectomycorrhizae in soils of three western Montana forest habitat types. – Forest Science **25**(2): 350–358.

HAWKSWORTH, D. L. (2001): The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. – Mycological Research **105**: 1422–1432.

HAWKSWORTH, D. L. (2004): Fungal diversity and its implications for genetic resource collections. – Studies in Mycology **50**: 9–18.

HEBDA, G. (2009): Nesting sites of the Great spotted woodpecker *Dendrocopos major* L. in Poland: analysis of nest cards. – Polish Journal of Ecology **57**(1): 149–158.

HEDIN, L. O. – ARMESTO, J. J – JOHNSON, A. H. (1995): Patterns of nutrient loss from unpolluted temperate old-growth forests: evaluation of biogeochemical theory. Ecology **76**: 493–509.

HEGYESSY G – MERKL O. (2014a): Havasi cincér (*Rosalia alpina* LINNAEUS, 1758). In: HARASZTHY L. (ed): Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon. – Pro Vértes Közalapítvány, Csákvár, pp. 265–269.

HEGYESSY G – MERKL O. (2014b): Gyászcincér (*Morimus funereus* MULSANT, 1862). In: HARASZTHY L. (ed): Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon. – Pro Vértes Közalapítvány, Csákvár, pp. 270–273.

HEILMANN–CLAUSEN, J. (2001): A gradient analysis of communities of macrofungi and slime moulds on decaying beech logs. – Mycological Research **105**(5): 575–596.

HEILMANN-CLAUSEN, J. – AUDE, E. – VAN DORT, K. W. – CHRISTENSEN, M. – PILTAVER, A. – VEERKAMP, M. T. – WALLEYN, R. – SILLER, I. – STANDOVÁR, T – ÓDOR, P. (2014): Communities of wood-inhabiting bryophytes and fungi on dead beech logs in Europe – reflecting substrate quality or shaped by climate and forest conditions? – Journal of Biogeography, (in press)

HELLER, J. (1987): Shell shape and land-snail habitat in a Mediterranean and desert fauna. – Biological Journal of the Linnean Society **31**: 257–272.

HENDRICKSON, O. Q. (1991): Abundance and activity of N2-fixing bacteria in decaying wood. – Canadian Journal of Forest Research **21**(9): 1299–1304.

HEUNEKE, L. F – SHARITZ, R. R. (1986): Microsite abundance and distribution of woody seedlings a South Carolina cypress-tupelo swamp. – American Midland National **115**: 328–335.

HIRKA A – CSÓKA Gy. (2010): Abiotikus károk Magyarország erdeiben. – Növényvédelem **46**(11): 513–517.
HOFGAARD, A. (1993): Structure and Regeneration Patterns in a Virgin *Picea abies* Forest in Northern Sweden. – Journal of Vegetation Science **4**(5): 601–608.
HÖLLDOBLER, B – WILSON, E. O. (1990): The Ants. – Harward University Press. 732 pp.
IGMÁNDY Z. (1991): A magyar erdők taplógombái. – Akadémiai Kiadó, Budapest, 112 pp.
IGMÁNDY Z. – BÉKY A. – PAGONY H. – SZONTAGH P – VARGA F. (1987): A kocsánytalan tölgy hervadásos betegségének helyzete 1986-ban. – Az Erdő **36**(7): 311–314.
IIJIMA, H. – SHIBUYA, M – SAITO, H. (2007): Effects of surface and light conditions of fallen logs on the emergence and survival of coniferous seedlings and saplings. – Journal of Forest Research **12**(4): 262–269.
IIJIMA, H. – SHIBUYA, M. – SAITO, H – TAKAHASHI, K. (2004): The Effect of Moss Height on Survival and Growth of *Picea jezoensis* Seedlings on Fallen Logs. – Journal of the Japanese Forestry Society **86**(4): 358–364.
ILONCZAI Z. – KOVÁCS T – SZMORAD F. (2001): Elegyfafajainkhoz kötődő rovarvilág. In: FRANK T. (ed): Természet-Erdő-Gazdálkodás. – Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Pro Silva Hungaria Egyesület, Eger, pp. 56–60.
IUCN (1996): 1996 IUCN Red List of Threatened Animals. – IUCN, Gland, Switzerland, 368 pp.
JACKSON, J. A – JACKSON, B. J. S. (2004): Ecological relationships between fungi and woodpecker cavity sites. – The Condor **106**(1): 37–49.
JAKOBY, O. – RADEMACHER, C – GRIMM, V. (2010): Modelling dead wood islands in European beech forests: how much and how reliably would they provide dead wood? – European Journal of Forest Research **129**: 659–668.
JAKOVLEV, J. (2011): Fungus gnats (Diptera: Sciaroidea) associated with dead wood and wood growing fungi: new rearing data from Finland and Russian Karelia and general analysis of known larval microhabitats in Europe. – Entomologica Fennica **22**: 158–189.
JAKUCS E. (1996): Bevezetés a mikológiába (egyetemi jegyzet). – ELTE Eötvös Kiadó, Budapest
JAKUCS E – VAJNA L. (2003): Mikológia. – Agroinform Kiadó, Budapest
JANSOVA, I – SOLDAN, Z. (2006): The habitat factors that affect the composition of bryophyte and lichen communities on fallen logs. – Preslia **78**: 67-86.
JEROSCH, S. – GÖTZ, M. – KLAR, N – ROTH, M. (2010): Characteristics of diurnal resting sites of the endangered European wildcat (*Felis silvestris silvestris*): Implications for its conservation. – Journal for Nature Conservation **18**(1): 45–54.
JOHNSON, D. W. (1992): Nitrogen retention in forest soils. – Journal of Environmental Quality **21**: 1–12.
JOHNSSON, K. (1993): The Black Woodpecker *Dryocopus martius* as a keystone species in forest. PhD thesis. – Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Wildlife Ecology, Uppsala, 144 pp.
JONES, G – RYDELL, J. (2003): Attack and defense: Interactions between echolocating bats and their insect prey. In: KUNZ, T. H – FENTON, M. B. (eds): Bat Ecology. – The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 301–345.
JONSELL, M – WESLIEN, J. (2003): Felled or standing retained wood – It makes a difference for saproxylic beetles. – Forest Ecology and Management **175**(1–3): 425–435.
JURCZYSZYN, M. (2001): Reintroduction of the edible dormouse (*Glis glis*) in Sierakowski landscape park (Poland). Preliminary results. – Trakya Univ. J. Sc. Res., Series B, 2, pp. 111–114.

KAHL, T. (2008): Kohlenstofftransport aus dem Totholz in den Boden. – Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Fakultät für Forst- und Umweltwissenschaften der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Brsg., 121 pp.

KÄNDLER, G. – SCHMIDT, M. B. und REIDENBACH, J. (2004): Die wichtigsten Ergebnisse der zweiten Bundeswaldinventur. – FVA-Einblick (4/2004)

KAPPES, H – TOPP, W. (2004): Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. – Biodiversity and Conservation **13**(10): 1905–1924.

KAPPES, H. – TOPP, W. – ZACH, P – KULFAN, J. (2006): Coarse woody debris, soil properties and snails (Mollusca: Gastropoda) in European primeval forests of different environmental conditions. – European Journal of Soil Biology **42**: 139–146.

KARHU, K. J. (1998): Green islands – Top-down and Bottom-up effects of wood ants in forests under folivore attack. – Annales Universitatis Turkuensis **107**.

KASZAB Z. 1955: Különböző csápú bogarak – Diversicornia I. Lágytestű bogarak – Malacodermata. In: Magyarország Állatvilága (Fauna Hungariae), VIII, 1. – Akadémiai Kiadó, Budapest, 144 pp.

KASZAB, Z. 1957: Felemás lábfejízes bogarak I. – Heteromera I. In: Magyarország Állatvilága (Fauna Hungariae), IX, 1. – Akadémia Kiadó, Budapest, 126 pp.

KIRK, P. M. – CANNON, P. F. – MINTER, D. W – STALPERS, J. A. (2008): Dictionary of the Fungi, 10th ed. – CABI, Wallingford, UK. 771 pp.

KIRKMAN, L.K – MITCHELL, R.J. (2006): Conservation management of *Pinus palustris* ecosystems from a landscape perspective. – Applied Vegetation Science **9**: 67–74.

KLINKA, K. – LAVKULICH, L. M. – WANG, Q – FELLER, M.C. (1995): Influence of decaying wood on chemical properties of forest floors and surface mineral soils: a pilot study. – Annals of Forest Science **52**: 523–533.

KOLOZS L. (ed) (2009): Erdővédelmi Mérő- és Megfigyelő Rendszer (EMMRE) 1988-2008. – MGSZH Erdészeti Igazgatóság.

KOSIŃSKI, Z – KEMPA, M. (2007): Density, distribution and nest sites of woodpeckers Picidae in a managed forest of Western Poland. – Polish Journal of Ecology **55**(3): 519–533.

KOSIŃSKI, Z – KSIT, P. (2006): Comparative reproductive biology of Middle-spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* and Great-spotted woodpeckers *D. major* in a riverine forest. – Bird Study **53**: 237–246.

KOSIŃSKI, Z. – KSIT, P – WINIECKI, A. (2006): Nest sites of Great-spotted woodpeckers *Dendrocopos major* and Middle-spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* in near-natural and managed riverine forests. – Acta Ornithologica **41**: 21–32.

KOSZTKA M. – KUCSARA M. – PÉTERFALVI J – GRIBOVSZKI Z. (1999): Szakvélemény a Kemence-patak áradása miatt kialakult helyzet kezelésére. – Kézirat, Sopron, 4 pp.

KOVÁCS A. (2008): Futóbogár fauna felmérés a Soproni Hidegvíz-völgy Erdőrezervátumban. – Diplomamunka. Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Erdőművelési és Erdővédelmi Intézet, Sopron, 50 pp.

KOVÁCS T. (2013): Ritka és természetvédelmi szempontból jelentős bogarak (Coleoptera) a Bükk és a Tarnavidék területéről. – Folia Historico-naturalia Musei Matraensis **37**: 79–88.

KOVÁCS T. (2014): A Tarnavidék ritka és természetvédelmi szempontból jelentős xilofág és szaproxilofág bogarai (Insecta: Coleoptera). In: DICZHÁZI I. (szerk): Biotikai kutatások a Tarna-Lázbérc természetvédelmi tájegység (Bükki Nemzeti Park Igazgatóság) területén. – BNPI, Eger, pp. 79–96, pp. 175–177.

KOVÁCS T – HEGYESSY G. (1989): A *Necydalis major* L. új magyarországi lelőhelye, adatok életmódjához (Coleoptera, Cerambycidae). – Folia Historico-naturalia Musei Matraensis **14**: 129–131.

KOVÁCS T – HEGYESSY G. (1992): Új és ritka fajok Magyarország cincérfaunájában (Coleoptera, Cerambycidae). – Folia Historico-naturalia Musei Matraensis **17**: 181–188.

KOVÁCS T – NÉMETH T. (2010): Ritka szaproxilofág bogarak Magyarországról (Insecta: Coleoptera). – Folia Historico-naturalia Musei Matraensis **34**: 133–139.

KOVÁCS T – NÉMETH T. (2012): Ritka szaproxilofág álpattanóbogarak, pattanóbogarak és lárváik a Mátra és a Bükk területéről (Coleoptera: Cerophytidae, Elateridae). – Folia Historico-naturalia Musei Matraensis **36**: 19–28.

KOVÁCS T. – MAGOS G – URBÁN L. (2009): Ritka és természetvédelmi szempontból jelentős rovarok (Insecta) a Mátra és Tarnavidék területéről. – Folia Historico-naturalia Musei Matraensis **33**: 211–222.

KOVÁCS T. – MAGOS G – URBÁN L. (2010): Ritka és természetvédelmi szempontból jelentős rovarok (Insecta) a Mátra és Tarnavidék területéről II. Folia Historico-naturalia Musei Matraensis, 34: 181–195.

KOVÁCS T. – MAGOS G – URBÁN L. (2012): Ritka és természetvédelmi szempontból jelentős bogarak (Coleoptera) a Mátra és a Bükk területéről. – Folia Historico-naturalia Musei Matraensis **36**: 31–41.

KOVÁCS T. – MUSKOVITS J – HEGYESSY G. (2001): Magyarországi cincérek tápnövény- és lelőhelyadatai III. (Coleoptera, Cerambycidae). – Folia Historico-naturalia Musei Matraensis **24**: 205–220.

KOVÁCSIK D. (1933): Az őserdőkről. – Erdészeti Lapok **72**: 433–437.

KOZLOWSKI, T. T. – KRAMER, P. J – PALLARDY, S. G. (1990): The physiological ecology of woody plants. – Academic Press, San Diego & etc., 657 pp.

KRAUS, D – KRUMM, F. (2013): Integrative approach as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. – European Forest Institute, 284 pp.

KRIŠTÍN, A. (1994): Food variability of nuthatch nestlings (*Sitta europaea*) in mixed beech forests: Where are limits of its polyphagy? – Biologia **49**: 560–567.

KRIŠTÍN, A. (2002): Food variability of collared flycatcher nestlings (*Ficedula albicollis*) in mixed beech forests. – Ekológia (Bratislava) **21** (Suppl.): 159–164.

KRIŠTÍN, A – PATOČKA, J. (1997): Birds as predators of Lepidoptera: Selected examples. – Biologia, Bratislava **52**(2): 319–326.

KROPP, B. R. (1982): Formation of Mycorrhizae on Nonmycorrhizal Western Hemlock Outplanted on Rotten Wood and Mineral Soil. – Forest Science **28**(4): 706–710.

KRUYS, N – JONSSON, B. G. (1999): Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests in northern Sweden. – Canadian Journal of Forest Research **29**: 1295–1299.

KRZYSZOWSKA–WAITKUS, A. – VANCE, G. F – PRESTON, C. M. (2006): Influence of coarse wood and fine litter on forest organic matter composition. – Canadian Journal of Soil Science **86**: 35–46.

KUMAR, R. – SHAHABUDDIN, G – KUMAR, A. (2011): How good are managed forests at conserving native woodpecker communities? A study in sub-Himalayan dipterocarp forests of northwest India. – Biological Conservation **144**: 1876–1884.

KUPFERSCHMIDT, A. D – BUGMANN, H. (2005): Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. – Forest Ecology and Management **205**: 251–265.

KUSHNEVSKAYA, H. – MIRIN, D – SHOROHOVA, E. (2007): Patterns of epixylic vegetation on spruce logs in late-successional boreal forests. – Forest Ecology and Management **250**: 25–33.

KÜFFER, N. (2008): Wood-inhabiting aphyllophoroid basidiomycetes: Diversity, Ecology and Conservation. – (Disszertáció), Université de Neuchâtel.

LAKATOS F. (2003): Hagyni vagy nem hagyni? avagy Gondolatok az elpusztult és/vagy kitermelt faanyag szerepéről a hazai fenyőerdőkben. – Erdészeti Lapok **138**(1): 12–13.

LAKATOS F. (2006): Fenyőállományokban végrehajtott egészségügyi termelések szerepe védett és/vagy veszélyztetett fában és kéregben költő bogárfajok esetén (Coleoptera). – Természetvédelmi Közlemények **12**: 123–131.

LAKATOS F – MOLNÁR, M. (2009): Mass Mortality of Beech (*Fagus sylvatica* L.) in South-West Hungary. – Acta Silvatica et Lignaria Hungarica **5**: 75–82.

LAMBERT, R. L. – LANG, G. E – REINERS, W. A. (1980): Loss of mass and chemical change in decaying boles of a subalpine fir forest. – Ecology **61**: 1460–1473.

LARRIEU, L. – CABANETTES, A – DELARUE, A. (2012): Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. – European Journal of Forest Research **131**: 773–786.

LASTUVKA, Z – LASTUVKA, A. (2001): The Sesiidae of Europe. – Apollo Books, Stenstrup, 245 pp.

LEE, P – STURGESS, K. (2001a): Assemblages of Vascular Plants on Logs and Stumps within 28-year-old Aspen-dominated Boreal Forests. In: LAUDENSLAYER, W. F. – SHEA, JR. P.J. – VALENTINE, B. E. – WEATHERSPOON, C. P – LISLE, T. E. (eds): Proceedings of the Symposium on the Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests. – USDA Forest Service General Technical Report, Portland, Oregon, PSW-181: 369–380.

LEE, P – STURGESS, K. (2001b): The effects of logs, stumps, and root throws on understory communities within 28-year-old aspen-dominated boreal forests. – Canadian Journal of Botany **79**: 905–916.

LESICA, P. – MCCUNE, B. – COOPER, S. V – HONG, W. S. (1991): Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. – Canadian Journal of Botany **69**: 1745–1755.

LEWINGTON, A. und PARKER, E. (2005): Unsere ältesten Bäume. Naturdenkmäler aus aller Welt. – Kosmos Verlag, Stuttgart, 192 pp.

LINDAHL, B.D. – IHRMARK, K. – BOBERG, J. – TRUMBORE, S.E. – HOGBERG, P – STENLID, J. (2007): Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. – New Phytologist **173**: 611–620.

LINDEN, D.W. – ROLOFF, G.J – KROLL, A.J. (2012): Conserving avian richness through structure retention in managed forests of the Pacific Northwest, USA. – Forest Ecology and Management **284**: 174–184.

LINDENMAYER, D. (2002): Gliders of Australia: A Natural History - Australian natural history series. – University of New South Wales Press, 160 pp.

LOHMUS, A. – KRAUT, A – ROSENVALD, R. (2013): Dead wood in clearcuts of semi-natural forests in Estonia: sitetype variation, degradation, and the influences of tree retention and slash harvest. – European Journal of Forest Research **132**: 335–349.

LÖBEL, S. – SNÄLL, T – RYDIN, H. (2006): Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. – Journal of Ecology **94**: 856–868.

LUSK, C. H. (1995): Seed size, establishment sites and species coexistence in Chilean rain forest. – Journal of Vegetation Science **6**: 249–256.

LYR, H. – FIEDLER, H. J. und TRANQUILLINI, W. (eds) (1992): Physiologie und Ökologie der Gehölze. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 620 pp.

MACIUCA, A – ROIBU, C. (2012): Dead wood – an important issue for forest biodiversity conservation. – Present Environmental and Sustainable Development **6**: 1.

MACMILLAN, P. – MEANS, J. – HAWK, G. M. – CROMACK, K. JR – FOGEL, R. (1977): Log decomposition in an old-growth Douglas-fir forest. In: Northwest Scientific Association Program and Abstract for the 50th annual meeting, Washington State – University Press, Pullman, 13.

MAGILL, A. H. – ABER, J. D. – HENDRICKS, J. J. – BOWDEN, R. D. – MELILLO, J. M – STEUDLER, P. A. (1997): Biochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition. – Ecological Applications **7**(2): 402–415.

MAGUIRE, C. C. (2002): Dead Wood and the Richness of Small Terrestrial Vertebrates in Southwestern Oregon. – USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-181.

MAGYAR KÖZLÖNY (2013): 83/2013. (IX. 25.) VM rendelet. A védett és a fokozottan védett növény- és állatfajokról, a fokozottan védett barlangok köréről, valamint az Európai Közösségben természetvédelmi szempontból jelentős növény- és állatfajok közzétételéről szóló 13/2001. (V. 9.) KöM rendelet módosításáról. – Magyar Közlöny, **2013(156)**: 67479–67503. (2013. szeptember 25).

MALTZ, T. K. (2003): Life cycle and population dynamics of *Helicodonta obvoluta* (O. F. Müller, 1774) (Gastropoda: Pulmonata: Helicidae). – Folia Malacologica **62**(4): 789–807.

MARSDEN, S. J – WHIFFIN, M. (2003): The relationship between population density, habitat position and habitat breadth within a neotropical forest bird community. – Ecography **26**(4): 385–392.

MARTIN, K – EADIE, J. M. (1999): Nest webs: A community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. – Forest Ecology and Management **115**: 243–257.

MARTIN, K. – AITKEN, K.E.H – WIEBE, K. L. (2004): Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. – The Condor **106**: 5–19.

MARTÍNEZ, A. – FERNÁNDEZ-ARHEX, V – CORLEY, J.C. (2006): Chemical information from the fungus *Amylostereum areolatum* and host-foraging behaviour in the parasitoid *Ibalia leucospoides*. – Physiological Entomology **31**: 336–340.

MASCHWITZ, U. – WEISSFLOG, A. – SEEBAUER, S. DISNEY, R. H. L – WITTE, V. (2008): Studies on European Ant Decapitating Flies (Diptera: Phoridae): I. Releasers and Phenology of Parasitism of *Pseudacteon formicarum*. – Sociobiology **51**(1): 127–140.

MASER, C – TRAPPE, J. M. (eds) (1984): The seen and unseen world of the fallen tree. – USDA Forest Service, General Technical Report Portland, Oregon, PNW-164: 56 pp.

MATTSON, K. G. – SWANK, W. T – WAIDE, J. B. (1987): Decomposition of woody debris in a regenerating, clear-cut forest in the southern Appalachians. – Canadian Journal of Forest Research **17**: 712–721.

MATUSOVITS P. 1934: Szemelvények a madarak rovarírtó munkájából. – Aquila **38**(41): 393–394.

MÁTYÁS CS. (ed) (1996): Erdészeti ökológia. – Mezőgazda Kiadó, Budapest, 312 pp.

MAY, M. R. – PROVANCE, M. C. – SANDERS, A. C. – ELLSTRAND, N. C – ROSS-IBARRA, J. (2009): A Pleistocene Clone of Palmer's Oak Persisting in Southern California. – PLoS ONE **4**(12): e8346.

MAZGAJSKI, T. (1998): Nest site characteristic of Great spotted woodpeckers *Dendrocopos major* in central Poland. – Polish Journal of Ecology **46**(1): 33–41.

MCALISTER, S. (1997): Cryptogam communities on fallen logs in the Duke Forest, North Carolina. – Journal of Vegetation Science **8**: 115–124.

MCCULLOUGH, H. A. (1948): Plant succession on fallen logs in a virgin spruce-fir forest. – Ecology **29**: 508–513.

MCFEE, W. W – STONE, E. L. (1966): The persistence of decaying wood in the humus layers of northern forests. – Soil Science Society American Proceedings **30**: 513–516.

MCGEE, G. G. (2001): Stand-level effects on the role of decaying logs as vascular plant habitat in Adirondack northern hardwood forests. – Journal of Torrey Botanical Society **124**: 370–380.

MCKEE, A. – LAROI, G – FRANKLIN, J. F. (eds) (1982): Structure, composition and reproductive behaviour of terrace forests, South Fork Hoh River, Olympic National Park. Ecological research in the national parks of the Pacific Northwest. – Oregon State University, Forest Research Laboratory, Corvallis, Oregon, USA, pp. 22–29.

MCKENNY, H. C. – KEETON, W. S – DONOVAN, T. M. (2006): Effects of structural complexity enhancement on eastern red-backed salamander (*Plethodon cinereus*) populations in northern hardwood forests. – Forest Ecology and Management **230**: 186–196.

MCWETHY, D.B. – HANSEN A. J – VERSCHUYL J. P. (2009): Edge effects for songbirds vary with forest productivity. – Forest Ecology and Management **257**(2): 665–678.

MEINIG, H. U – BOYE, P. (2009): A review of negative impact factors threatening mammal populations in Germany. – Folia Zoologica **58**(3): 279–290.

MELLETTI, M – PENTERIANI, V. (2003): Nesting and feeding tree selection in the endangered White-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos lilfordi*. – Wilson Bulletin **115**(3): 299–306.

MERKL O. (1993): Különböző csápú bogarak VI. – Diversicornia VI. Bunkóscsápú bogarak I. – Clavicornia I. In: Magyarország Állatvilága (Fauna Hungariae), VIII, 8. – Akadémiai Kiadó, Budapest, 26 pp.

MERKL O. (1998): Vizsgálatok a Szarvasi Arborétum bogárfaunáján (Coleoptera). – Crisicum **1**: 168 179.

MERKL O – KOVÁCS T. (1997): Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer VI. Bogarak. – Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 35 pp.

MERKL O – VIG K. (2009): Bogarak a pannon régióban. – Vas Megyei Múzeumok Igazgatósága, B. K. L. Kiadó, Magyar Természettudományi Múzeum, Szombathely, 496 pp.
MERKL O – VIG K. (2009): Bogarak a pannon régióban. – Vas Megyei Múzeumok Igazgatósága, B. K. L. Kiadó, Magyar Természettudományi Múzeum, Szombathely, 496 pp.
MERKL, O. (2006): New beetle species in the Hungarian fauna (Coleoptera). – Folia entomologica hungarica **67**: 19 36.

MIDTGAARD, F. – RUKKE, B. A – SVERDRUP-THYGESON, A. (1998): Habitat use of fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera: Tenebrionidae): Effect of basidiocarps size, humidity and competitors. – European Journal of Entomology **95**: 559–570.

MIKUSINSKI, G – ANGELSTAM, P. (1997): European woodpeckers and anthropogenic habitat change – a review. – Die Vogelwelt **118**: 277–283.

MIKUSINSKI, G – ANGELSTAM, P. (1998): Economic geography, forest distribution, and woodpecker diversity in central Europe. – Conservation Biology **12**(1): 200–208.

MIKUSINSKI, G. – GROMADZKI, M – CHYLARECKI, P. (2001): Woodpeckers as indicators of forest bird diversity. – Conservation Biology **15**(1): 208–217.

MITTON, J. B – GRANT, M. C. (1996): Genetic Variation and the Natural History of Quaking Aspen. – BioScience **46**(1): 25–31.

MOLNÁR M., BRÜCK-DYCKHOFF, C., PETERCORD, R – LAKATOS F. (2010): A zöld karcsúdíszbogár (*Agrilus viridis* L.) szerepe a bükkösök pusztulásában. – Növényvédelem **46**(11): 522–528.

MONNIER-BERHIDAI, J. (1995): The Road To Millenary Trees / La Route Vers Les Arbres Millenaires. – Fondation Colas, E. D. S. Editur, Paris, 90 pp.

MOSELEY, K. R. – CASTLEBERRY, S. B – FORD, W. M. (2004): Coarse woody debris and pine litter manipulation effects on movement and microhabitat use onmovement and microhabitat use of *Ambystoma talpoideum* in *Pinus taeda* stand. – Forest Ecology and Management **191**: 387–396.

MOSELEY, K. R. – CASTLEBERRY, S. B. – HANULA, J. L – FORD, M. (2005): Diet of Southern Toads (*Bufo terrestris*) in Loblolly Pine (*Pinus taeda*) Stands Subject to Coarse Woody Debris Manipulations. – The American Midland Naturalist **153**(2): 327–337.

MOTT, N. (2006): Managing Woody Debris in Rivers, Streams and Floodplains'. – Staffordshire Wildlife Trust (UK), 20 pp.

MOTTA, R. – BERRETTI, R. – LINGUA, E – PIUSSI, P. (2006): Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. – Forest Ecology and Management **235**: 155–163.

NAGY F. – SZÉL GY – VIG K. (2004): Vas megye futóbogár faunája (Coleoptera: Carabidae). – Praenorica, Folia historico-naturalia **7**: 1–235.

NAKAMURA, T. (1992): Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in subalpine forests of central Japan. – Ecologica Research **7**: 155–162.

NASCIMBENE, J. – MARINI, L. – CANIGLIA, G. – CESTER, D – NIMIS, P. L. (2014): Lichen diversity on stumps in relation to wood decay in subalpine forests of Northern Italy. – Biodiversity and Conservation **17**: 2661–2670.

NASCIMBENE, J. – MARINI, L. – MOTTA, R – NIMIS, P. L. (2008): Lichen diversity of coarse woody habitats in a *Pinus-Larix* stand in the Italian Alps. – Lichenologist **40**: 153–163.

NASCIMBENE, J. – MARINI, L. – MOTTA, R – NIMIS, P. L. (2009): Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. – Biodiversity and Conservation **18**: 1509–1522.

NASCIMBENE, J. – THOR, G – NIMIS, P. L. (2013): Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe – A review. Forest Ecology and Management **298**: 27–38.

NÉBIH EI (2013): Erdővagyon, erdőgazdálkodás Magyarországon. https://www.nebih.gov.hu/szakteruletek/szakteruletek/erdeszeti_igazgatosag/kozerdeku_adatok/adatok

NÉMETH T. M – SZENTIRMAI I. (2009): A hamvas küllő (*Picus canus*) élőhelyválasztása az Őrségi Nemzeti Park területén. – 8. Magyar Ökológus Kongresszus, előadások és poszterek összefoglalói, Szeged, p. 164.

NÉMETH T. – MERKL O – KOVÁCS T. (2009): A Mátra Múzeum bogárgyűjteménye. Pattanóbogarak (Coleoptera: Elateridae). – Folia Historico Naturalia Musei Matraensis **33**:157–168.

NÉMETH, T – MERKL, O. (2009): Rare saproxylic click beetles in Hungary: distributional records and notes on life history (Coleoptera: Elateridae). – Folia entomologica hungarica **70**: 95–137.

NIEMELÄ, T. (2005): Polypores – lignicolous fungi (in Finnish with a summary in English). – Norrlinia **13**: 1–320.

NIETO, A – ALEXANDER, K. N. A. (2010): European Red List of Saproxylic Beetles. – Publications Office of the European Union, Luxembourg

NORDÉN, B. – RYBERG, M. – GOTMARK, F – OLAUSSON, B. (2004): Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broadleaf forests. – Biological Conservation **117**(1): 1–10.

O'BRIEN, H. E. – PARRENT, J. L. – JACKSON, J. A – MONCALVO, J. (2005): Fungal Community Analysis by Large-Scale Sequencing of Environmental Samples. – Applied and Environmental Microbiology **71**(9): 5544–5550.

O'HANLON-MANNERS, D. L – KOTANEN, P. M. (2004): Logs as refuges from fungal pathogens for seeds of eastern hemlock (*Tsuga canadensis*). – Ecology **85**: 284–289.

O'NEILL, R. V. – HARRIS, W. F. – AUSMUS, B. S – REICHLE, D. E. 1975: A theoretical basis for ecosystem analysis with particular reference to element cycling. In: HOWELL, F. G. – GENTRY, J. B – SMITH, M. H. (eds): Mineral Cycling in Southeastern Ecosystems. – ERDA Symposium Series, 28–40.

ÓDOR, P – 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 – VAN HEES, A. F. M. (2004): Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. – Journal of Bryology **26**: 79–95.

ÓDOR, P. – HEILMANN-CLAUSEN, J. – CHRISTENSEN, M. – AUDE, E. – VAN DORT, K. W. – PILTAVER, A. – SILLER, I. – VEERKAMP, M. T. – WALLEYN, R. – STANDOVÁR, T. – VAN HEES, A. F. M. – KOSEC, J. – MATOCEC, N. – KRAIGHER, H – GREBENC, T. (2004): Ecological succession of bryophytes, vascular plants and fungi on beech coarse woody debris in Europe. – Nat-Man Working Report **51**.

ÓDOR, P. – HEILMANN-CLAUSEN, J. – CHRISTENSEN, M. – AUDE, E. – VAN DORT, K. W. – PILTAVER, A. – SILLER, I. – VEERKAMP, M. T. – WALLEYN, R. – STANDOVÁR, T. – VAN HEES, A. F. M. – KOSEC, J. – MATOCEC, N. – KRAIGHER, H – GREBENC, T. (2006): Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. – Biological Conservation **131**: 58–71.

ÓDOR, P. – KIRÁLY, I. – TINYA, F. – BORTIGNON, F – NASCIMBENE, J. (2013): Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. – Forest Ecology and Management **306**: 256–265.

ÓDOR, P. – VAN HEES, A. F. M. – HEILMANN-CLAUSEN, J. – CHRISTENSEN, M. – AUDE, E. – VAN DORT, K. W. – PILTAVER, A. – SILLER, I. – VEERKAMP, M. T. – GREBENC, T. – KUTNAR, L. – STANDOVÁR, T. – KOSEC, J. – MATOŸEC, N – KRAIGHER, H. (2004): Ecological succession of bryophytes, vascular plants and fungi on beech coarse woody debris in Europe. – Nat-Man Working Report **51**.

ÓNODI G – CSÖRGŐ T. 2013a: A szukcesszió és a harkályközösség kapcsolata. – 14. Kolozsvári Biológus Napok – kivonatfüzet, Kolozsvár, p. 52.

ÓNODI G – CSÖRGŐ T. 2014b: A nagy (*Dendrocopos major* Linnaeus, 1758) és a kis fakopáncs (*Dendrocopos minor* Linnaeus, 1758) élőhely preferenciája puhafás ártéri erdőben, invazív növényfajok jelenlétében – előtanulmány. – 15. Kolozsvári Biológus Napok – kivonatfüzet, Kolozsvár, p. 60.

ÓNODI, G – CSÖRGŐ, T. (2011): Relation between forestation and the woodpecker community. 12th European Ecological Federation Congress – Abstract Book, Avila, Spain, p. 73.

ÓNODI, G – CSÖRGŐ, T. (2012): Relation between vegetation structure and Great spotted woodpeckers (*Dendrocopos major*) in a mosaical habitat. – Ornis Hungarica **21**(1): 1–11.

ÓNODI, G – CSÖRGŐ, T. (2013b): The habitat preference of the Great-spotted woodpecker (*Dendrocopos major* Linnaeus, 1758) in a riparian forest, in the presence of two invasive tree species. In: DUDLEY, S. – GILL, J. – FRANCO, A. – GILBERT, N. – PERUFFO, D. – RISELY, A. – ROMANS, A – SPURGIN, L. (eds): 9th Conference of the European Ornithologists' Union – Programme and Abstracts, Norwich, United Kingdom, p. 172.

ÓNODI, G – CSÖRGŐ, T. (2014a): The habitat preference of Great spotted (*Dendrocopos major*) and Lesser spotted (*D. minor*) woodpeckers in a riparian forest, in the presence of invasive plant species - preliminary study. In: FERNÁNDEZ-GARCÍA, J. M. – PASINELLI, G. – ROBLES, H – RUBINES, J. (eds): Woodpeckers in a changing world – 7th

International Woodpeckers Conference. Book of Abstracts, Vitoria-Gasteiz, Spain, p. 17.

ORBÁN S. (1999): Általános briológia. – EKTF Líceum Kiadó, Eger, 305 pp.

ORSZÁGOS ERDŐÁLLOMÁNY ADATTÁR (2013): Az erdőterület és az élőfakészlet fafajok szerinti megoszlása. – NÉBIH Erdészeti Igazgatóság

OTTO, C. R. V. – KROLL, A. J – MCKENNY, H. C. (2013): Amphibian response to downed wood retention in managed forests: A prospectus for future biomass harvest in North America. – Forest Ecology and Management **304**: 275–285.

ÖBERG, L – KULLMAN, L. (2011): Ancient subalpine clonal spruces (*Picea abies*): Sources of postglacial vegetation history in the Swedish Scandes. – Arctic **64**: 183–196.

PAGONY H – SZÁNTÓ M. (1996): Adatok a gyökérrontó tapló biotípusainak hazai előfordulásáról. – Mikológiai Közlemények, Clusiana **35**: 9–20.

PAILLET, Y. – BERGÈS, L. – HJÄLTÉN, J. – ÓDOR, P. – AVON, C. – BERNHARDT-RÖMERMANN, M. – BIJLSMA, R-J. – DE BRUYN, L. – FUHR, M. – GRANDIN, U. – KANKA, R. – LUNDIN, L. – LUQUE, S. – MAGURA, T. – MATESANZ, S. – MÉSZÁROS, I. – SEBASTIÀ, M-T. – SCHMIDT, W. – STANDOVÁR, T. – TÓTHMÉRÉSZ, B. – UOTILA, A. – VALLADARES, F. – VELLAK, K – VIRTANEN, R. (2010): Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. – Conservation Biology **24**: 101–112.

PÁLL-GERGELY B. (2006): Holt fa hatása erdei csigafajok mennyiségi viszonyaira. – Diplomamunka, Pécsi Tudományegyetem, TTK, 2009.

PAPP L. (2002): Lehetséges-e a légyfajok védelme Magyarországon? – Állattani közlemények **87**: 121–130.

PAPP V. (2011): Adatok a *Xylobolus* nemzetség magyarországi előfordulásáról. – Mikológiai Közlemények, Clusiana **50**(2): 173–182.

PAPP V. (2012): A *Frantisekia mentschulensis* első magyarországi előfordulása. – Clusiana **51**(2): 181–186.

PAPP V. (2013): Corticioid basidiomycetes of Hungary I. The genus *Hymenochaete*. – Mikológiai Közlemények, Clusiana **52**(1–2): 45–56.

PAPP V – SZABÓ I. (2013): Distribution and host preference of poroid basidiomycetes in Hungary I. – *Ganoderma*. – Acta Silvatica et Lignaria Hungarica **9**: 71–83.

PAPP, B. – ERZBERGER, P. – ÓDOR, P. – HOCK, ZS. – SZÖVÉNYI, P. – SZURDOKI, E – TÓTH, Z. (2010): Updated cheklist and red list of hungarian bryophytes. – Studia Botanica Hungarica **41**: 31–59.

PASINELLI, G. (2007): Nest site selection in middle and great spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* & *D. major*: implications for forest management and conservation. – Biodiversity and Conservation **16**: 1283–1298.

PATER, J. (2007): Europas alte Bäume. – Kosmos Verlag, Stuttgart, 192 pp.

PENTTILÄ, R. – SIITONEN, J – KUUSINEN, M. (2004): Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. – Biological Conservation **117**: 271–283.

PETERSON, C. J – PICKETT, S. T. A. (1995): Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. – Ecology **76**: 763–774.

PILASTRO, A. (1992): Communal nesting between breeding females in a free-living population of fat dormouse (*Glis glis* L.). – Bolletzino di Zoologia **59**(1): 63–68.

PISTORIUS, T. – ZELL, J. und HAREBRODT, CH. (2006): Untersuchungen zur Rolle des Waldes und Forstwirtschaft im Kohlenstoffhaushalt des Landes Baden-Württemberg. – Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg Institut für Forstökonomie, 210 pp.

PODANI J. (2007): A szárazföldi növények evolúciója és rendszertana. – ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, 300 pp.

PORTER, S. D. (1998): Biology and Behavior of *Pseudacteon* Decapitating Flies (Diptera: Phoridae) that Parasitize Solenopsis Fire Ants (Hymenoptera: Formicidae). – Florida Entomologist **81**(3): 292.

PÓSFAI GY. (2005): Magyarország legnagyobb fái. Dendrománia. – Alexandra Kiadó, Budapest, 167 pp.

POWERS, R. F. (1990): Do timber management practices degrade longterm site productivity?: what we know and what we need to know. In: Proceedings of the Eleventh Annual Forest Vegetation Management Conference, November 8-9, 1989, pp. 87-106.

PRESCOTT, C. E. – CORBIN, J. P – PARKINSON, D. (1989): Input, accumulation, and residence times of carbon, nitrogen, and phosphorus in four Rocky Mountain coniferous forests. – Canadian Journal of Forest Research **19**: 489–498.

PŘIKRYL, Z. – TURČÁNI, M – HORÁK, J. (2012): Sharing the same space: foraging behaviour of saproxylic beetles in relation to dietary components of morphologically similar larvae. Ecological Entomology, 37: 117–123. DOI: 10.1111/j.1365-2311.2012.01343.x

PROCTOR, M. C. F. (2009): Physiological ecology. In: Goffinet, B – SHAW, A. J. (eds): Bryophyte Biology. – Cambridge University Press, Cambridge, pp. 225-247.

PYLE, C – BROWN, M. M. (2002): The effects of microsite (logs versus ground surface) on the pres-ence of forest floor biota in a second-growth hardwood forest. – USDA Forest Service General Technical Report, 181: pp. 393–403.

QIAN, H. – KLINKA, K – SONG, X. (1999): Cryptogams on decaying wood in old-growth forests on southren coastal British Columbia. – Journal of Vegetation Science **10**: 883–894.

RANIUS, T – FAHRIG, L. (2006): Targets for maintenance of dead wood for biodiversity conservation based on extinction thresholds. – Scandinavian Journal of Forest Research **21**(3): 201–208.

RANIUS, T – ROBERGE, J-M. (2011): Effects of intensified forestry on the landscape-scale extinction risk of dead wood dependent species. Biodiversity and Conservation, 20: 2867–2882.

RASCHENDORFER, I. (1949): Beobachtungen über die Besiedlung von modernem Holz mit besonderer Berüchsichtigung der adnaten Vereine. – Österreichische Botanische Zeitschfritt **96**: 232-280.

RAYNER, A. D. M – BODDY, L. (1988): Fungal decomposition of wood: Its biology and Ecology. – John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore, 428 pp.

REGNERY, B. – COUVET, D. – KUBAREK, L. – JULIEN, J-F – KERBIRIOU, C. (2013a): Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. – Ecological Indicators **34**: 221–230.

REGNERY, B. – PAILLET, Y. – COUVET, D – KERBIRIOU, C. (2013b): Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? – Forest Ecology and Management **295**: 118–125.

REICHART G. (1959): A gyapjaspille (*Lymantria dispar* L.) tojásait pusztító madarak. – Aquila **66**: 283–287.

RÉVAY A. (2008): Review of the Myxomycetes of Hungary. – Studia Botanica Hungarica **39**: 5–20.

RIMÓCZI I. – SILLER I. – VASAS G. – ALBERT L. – VETTER J – BRATEK Z. (1999): Magyarország nagygombáinak javasolt Vörös Listája. – Mikológiai Közlemények, Clusiana **38**(1–3): 107–132.

RITTENHOUSE, T. A. G. – SEMLITSCH, R. D – THOMPSON, F. R. (2009): Survival costs associated with wood frog breeding migrations: effects of timber harvest and drought. – Ecology **90**(6): 1620–1630.

ROBERGE, J-M – ANGELSTAM, P. (2006): Indicator species among resident forest birds. A cross-regional evaluation in northern Europe. – Biological Conservation **130**: 134–147.

ROBERGE, J-M. – ANGELSTAM, P – VILLARD, M-A. (2008a): Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests. Deriving quantitative targets for conservation planning. – Biological Conservation **141**: 997–1012.

ROBERGE, J-M. – MIKUSIJSKI, G – SVENSSON, S. (2008b): The White-backed woodpecker: umbrella species for forest conservation planning? – Biodiversity and Conservation **17**: 2479–2494.

ROBERT, V. – STEGEHUIS, G – STALPERS, J. (2005): The MycoBank engine and related databases. http://www.mycobank.org

ROBLES, H. – CIUDAD, C. – VERA, R. – OLEA, P.P. – PURROY, F.J – MATTHYSEN, E. (2007): Sylvopastoral management and conservation of the Middle spotted woodpecker at the Southwestern edge of its distribution range. – Forest Ecology and Management **242**: 343–352.

ROLOFF, A. – WEISGERBER, H. – LANG, U. M. und STIMM, B. (eds) (2008): Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie. Ergänzungslieferung. – Wiley-VCH Verlag, Weinheim, 48–65.

ROSE, C. L. – MARCOT, B. G. – MELLEN, K. – OHMANN, J. L. – WADDELL, K. L. – LINDLEY, D. L – SCHREIBER, B. (2001): Decaying wood in Pacific Northwest forests: concepts and tools for habitat management. In: JOHNSON, D. H – O'NEIL, T. A. (eds): Wildlife-habitat relationships in Oregon and Washington. – Oregon State University Press, Corvallis, OR, pp. 580-623.

ROTHERAY, G. E – HORSFIELD, D. (2013): Development sites and early stages of eleven species of Clusiidae (Diptera) occurring in Europe. – Zootaxa **3619** (4): 401–427

ROTHERMEL, B.B and LUHRING, T. M. (2005): Burrow availability and desiccation risk of mole salamanders (*Ambystoma talpoideum*) in harvested versus unharvested forest stands. – Journal of Herpetology **39**(4): 619–626.

RUCZYNSKI, I – BOGDANOWICZ, W. (2005): Roost cavity selection by *Nyctalus noctula* and *N. leisleri* (Vespertilionidae, Chiroptera) in Bialowieza Primeval Forest, Eastern Poland. – Journal of Mammalogy **86**(5): 921–930.

RUCZYNSKI, I – BOGDANOWICZ, W. (2008): Summer roost selection by tree-dwelling bats *Nyctalus noctula* and *Nyctalus leisleri*: a multiscale analysis. – Journal of Mammalogy **89**(4): 942–951.

RUCZYNSKI, I. – KALKO, E. K. V – SIEMERS, B. (2009): Calls in the forest: A comparative approach to how bats find tree cavities. – Ethology **115**: 167–177.

RUCZYNSKI, I. – NICHOLLS, B. – MACLEOD, C. D – RACEY, P. A. (2010): Selection of roosting habitats by *Nyctalus noctula* and *Nyctalus leisleri* in Białowieza Forest - Adaptive response to forest management? – Forest Ecology and Management **259**: 1633–1641.

RUKKE, B. A. (2002): Fungivorous beetles in basidiocarps of *Fomes fomentarius* respond differently to microhabitat variables. – European Journal of Entomology **99**: 43–52.

RYDELL, J., NATUSCHKE, G., THEILER, A – ZINGG, P. E. (1996): Food habits of the barbastelle bat *Barbastella barbastellus*. – Ecography **19**: 62–66.

SANDSTÖRM, U. (1992): Cavities in trees: their occurrence, formation and importance for hole-nesting birds in relation to silvicultural practise. – Diss. Univ. Uppsala. Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen for viltekologi, Rapport 23.

SÁR J. – DUDÁS GY – MERKL O. (2004): A hangyász álböde (*Pleganophorus bispinosus* Hampe, 1855) Magyarországon (Coleoptera: Endomychidae). (*Pleganophorus bispinosus* Hampe,

1855 in Hungary (Coleoptera: Endomychidae).) – Somogyi Múzeumok Közleményei **16**: 329–332.
SCHAETZL, R. J. – BURNS, S. F. – JOHNSON, D. L – SMALL, T. W. (1989): Tree uprooting: review on impacts on forest ecology. – Vegetatio **79**: 165–176.
SCHERZINGER, W. (1996): Naturschutz im Wald: Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung. – Ulmer, Stuttgart.
SCHIEGG PASINELLI, K. und SUTER, W. (2001): Lebensraum Totholz – Merkblatt für die Praxis Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf, 33/(2001): 1-7.
SCHIEGG, K. (2001): Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. – Ecoscience **7**(3): 290–298.
SCHIGEL, D. S. (2011): Polypore–beetle associations in Finland. – Annales Zoologici Fennici **48**: 319–348.
SCHMIDT A. (2001): Fehérhátú fakopáncs (*Dendrocopos leucotos*) állományfelmérése a Börzsönyben. – Túzok 5: 93–96.
SCHMIDT E. (2009a): Fehérhátú fakopáncs. In CSÖRGŐ T. – KARCZA ZS. – HALMOS G. – MAGYAR G. – GYURÁCZ J. – SZÉP T. – BANKOVICS A. – SCHMIDT A – SCHMIDT E. (eds): Magyar madárvonulási atlasz. – Kossuth Kiadó, Budapest. p. 396.
SCHMIDT E. 2009b: Közép fakopáncs. In: CSÖRGŐ T. – KARCZA ZS. – HALMOS G. – MAGYAR G. – GYURÁCZ J. – SZÉP T. – BANKOVICS A. – SCHMIDT A – SCHMIDT E. (eds): Magyar madárvonulási atlasz. – Kossuth Kiadó, Budapest. p. 395.
SCHMITT, C. K – SLACK, N. G. (1990): Host specificity 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.
SCHÜTT, P. und LANG, U. M. (1996): *Pinus longaeva* D.K. BAILEY. In: SCHÜTT, P. – SCHUCK, H. J. – AAS, G. und LANG, U. M. (eds): Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie. – ECOMED Verlagsgesellschaft, Landsberg, Band III/1/5., 1–8.
SCHÜTT, P. – WEISGERBER, H. – SCHUCK, H. J. – LANG, U. M. und ROLOFF, A. (eds) 1994–(2007): Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie. Grundwerk + 1–47. Ergänzungslieferung. – ECOMED Verlagsgesellschaft, Landsberg.
SCHWARZE, F. W. M. R. (2007): Wood decay under the microscope. – Fungal Biology Reviews **21**(4): 133–170.
SCHWARZE, F. W. M. R. – ENGELS, J – MATTHECK, C. (2001): Fungal Strategies of Wood Decay in Trees. – Springer-Verlag Berlin, pp. XV+185.
SHACKELFORD, C.E – CONNER, R.N. (1997): Woodpecker abundance and habitat use in three forest types in eastern Texas. – Wilson Bulletin **109**(4): 614–629.
SHURULINKOV, P. – STOYANOV, G. – KOMITOV, E. – DASKALOVA, G – RALEV, A. (2012): Contribution to the knowledge on distribution, number and habitat preferences of rare and endangered birds in Western Rhodopes Mts, Southern Bulgaria. Strigiformes and Piciformes. – Acta Zoologica Bulgarica **64**(1): 43–56.
SIERRO, A – ARLETTAZ, R. (1997): Barbastelle bats (*Barbastella* sp.) specialize in the predation of moths: implications for foraging tactics and conservation. – Acta Oecologica **18**: 91–106.
SIITONEN, J. (2001): Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. – Ecological Bulletins **49**: 11–42.
SILLER I. (2004): Hazai montán bükkös erdőrezervátumok (Mátra: Kékes Észak, Bükk: Őserdő) nagygombái. – PhD értekezés, kézirat. Kertészettudományi Doktori Iskola, Budapest.
SILLER I. (2007): Néhány tűznyomon élő gombafaj Magyarországon. – Mikológiai Közlemények, Clusiana **46**(2): 257–268.

SILLER I. – DIMA B. – ALBERT L. – VASAS G. – FODOR L. – PÁL-FÁM F. – BRATEK Z – ZAGYVA I. (2006): Védett nagygombafajok Magyarországon. – Mikológiai Közlemények, Clusiana **45**(1–3): 3–158.

SIMILÄ, M. – KOUKI, J – MARTIKAINEN, P. (2003): Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. – Forest Ecology and Management **174**: 365–381.

SIPPOLA, A. L – RENVALL, P. (1999): Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: A 40-year perspective. – Forest Ecology and Management **115**: 183–201.

SITKEI GY. (2006): Érdekes fák és bokrok más tájakról. – Punger nyomda Kft., Szombathely, 442 pp.

SMITH, K. W. (2005): Has the reduction in nest-site competition from Starlings *Sturnus vulgaris* been a factor in the recent increase of Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* numbers in Britain?: Capsule A national decline in Starling numbers and the reduction in nest-site competition may have contributed to the increase in nest success, numbers and habitat distribution of the Great Spotted Woodpecker in Britain. – Bird Study **52**(3): 307–313.

SMITH, K. W. (2006): The implications of nest site competition from Starlings *Sturnus vulgaris* and the effect of spring temperatures on the timing and breeding performance of Great-spotted woodpeckers *Dendrocopos major* in southern England. – Annales Zoologici Fennici **43**: 177–185.

SMITH, K. W. (2007): The utilization of dead wood resources by woodpeckers in Britain. – Ibis **149** (Supplement 2): 183–192.

SÓDOR M. – KOVÁCS T – FRANK T. (2001): Az idős facsoportok és fák fontossága. In: FRANK T. (ed): Természet-Erdő-Gazdálkodás. – Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Pro Silva Hungaria Egyesület, Eger, pp. 116–118.

SOLLINS, P. (1982): Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington. – Canadian Journal of Forest Research **12**: 18-28.

SÓLYMOS, P – PÁLL-GERGELY, B. (2006): Unusually rich land snail fauna in coniferous forest, Slătioara (Suceava, Romania). – Tentacle **15**: 6–7.

SÓLYMOS, P. – FARKAS, R. – KEMENCEI, Z. – PÁLL-GERGELY, B. – VILISICS, F. – NAGY, A. – KISFALI, M – HORNUNG, E. (2009): Micro-habitat scale survey of land snails in dolines of the Alsó-hegy, Aggtelek National Park, Hungary. – Mollusca **27**(2): 77–81.

SOMOGYI Z – CSÉPÁNYI P. (2000): Lehetőségek a faállomány-szerkezet gazdagítására. In: Frank T. (ed): Természet, erdő, gazdálkodás. – Magyar Madártani és Természetvédelmi egyesület, Pro Silva Hungaria Egyesület. Eger, pp. 74–76.

SÖDERSTRÖM, L. 1988a: The occurence of epxylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in Northeast Sweden. – Biological Conservation **45**: 169–178.

SÖDERSTRÖM, L. 1988b: Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden. – Nordic Journal of Botany **8**: 89–97.

SÖDERSTRÖM, L – HERBEN, T. (1997): Dynamics of bryophyte metapopulations. – Advances in Bryology **6**: 205–240.

SPEARS, J. D. H – LAJTHA, K. (2004): The imprint of coarse woody debris on soil chemistry in the western Oregon Cascades. – Biogeochemistry **71**: 163–175.

SPEARS, J. D. H. – HOLUB, S. M. – HARMON, M. E – LAJTHA, K. (2003): The influence of decomposing logs on soil biology and nutrient cycling in an old-growth mixed coniferous forest in Oregon, U.S.A. – Canadian Journal of Forest Research **33**: 2193–2201.

SPIERING, D.J – KNIGHT, R. L. (2005): Snag density and use by cavity-nesting birds in managed stands of the Black Hills National Forest. – Forest Ecology and Management **214**: 40–52.

SPRIBILLE, T. – THOR, G. – BUNNELL, F. L. – GOWARD, T – BJÖRK, C. R. (2008): Lichens on dead wood: species-substrate relationships in the epiphytic lichen floras of the Pacific Northwest and Fennoscandia. – Ecography **31**: 741–750.

STAINBACK, G. A – ALAVALAPATI, J. R. R. (2004): Restoring longleaf pine through silvopasture practices: an economic analysis. – Forest Policy and Economics **6**: 371–378.

STANDOVÁR, T – KENDERES, K. (2003): A review on natural stand dynamics in beechwoods of East Central Europe. – Applied Ecology and Environmental Research **1**(1–2): 19–46.

STANDOVÁR, T. – ÓDOR, P. – ASZALÓS, R – GÁLHIDY, L. (2006): Sensitivity of ground layer vegetation diversity descriptors in indicating forest naturalness. – Community Ecology **7**: 199–209.

STEFANOVITS P. – FILEP GY – FÜLEKY GY. (1999): Talajtan. – Mezőgazda Kiadó, Budapest, 470 pp.

STEVENS, V. (1997): The Ecological Role of Coarse Woody Debris: An Overview of the Ecological Importance of CWD in BC Forests. – British Columbia Ministry of Forests Research Program: 26.

STOKLAND, J. N. – SIITONEN, J – JONSSON, B.G. (2012): Biodiversity in Dead Wood. – Cambridge University Press. Cambridge, 509 pp.

STRICKLAND, T. C. – SOLLINS, P. – RUDD, N – SCHIMEL, D. S. (1992): Rapid stabilization and mobilization of 15N in forest and range soils. – Soil Biology and Biochemistry **9**: 849–855.

SUNDELL-TURNER, N. M – RODEWALD, A. D. (2008): A comparison of landscape metrics for conservation planning. – Landscape and Urban Planning **86**: 219–225.

SVENSSON, G. P. – LARSSON, M.C – HEDIN, J. (2004): Attraction of the larval predator *Elater ferrugineus* to the sex pheromone of its prey, *Osmoderma eremita*, and its implication for conservation biology. – Journal of Chemical Ecology **30**(2): 353–363.

SVENSSON, M. – DAHLBERG, A. – RANIUS, T – THOR, G. (2013): Occurrence patterns of lichens on stumps in young managed forests. – Plos One, 8: e62825.

SVOBODA, M. – FRAVER, S. – JANDA, P. – BAČE, R – ZENÁHLÍKOVÁ, J. (2010): Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. – Forest Ecology and Management **260**(5): 707–714.

SZALÓKI, D. (1993): Tenebrionoidea of the Bükk National Park II: Tenebrionidae to Oedemeridae (Coleoptera). In: MAHUNKA, S. (ed): The Fauna of the Bükk National Park, I. – Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 133–139.

SZÉL GY. – RETEZÁR I. – BÉRCES S. – FÜLÖP D. – SZABÓ K – PÉNZES ZS. (2007): Magyarország futrinkái. In: FORRÓ L. (ed): A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása. – Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, pp. 81–106.

SZEWCZYK, J – SZWAGRZYK, J. (1996): Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. – Vegetatio **122**: 37–46.

SZINETÁR CS. (2006): Pókok. – Kossuth Kiadó, Budapest, 112 pp.

SZMORAD F. (2001): Fontos elegyfáinkról. In: FRANK T. (szerk): Természet, erdő, gazdálkodás. – Magyar Madártani és Természetvédelmi egyesület, Pro Silva Hungaria Egyesület. Eger, pp. 53–54.

SZMORAD F. (2014): Az erdőgazdálkodás/erdőkezelés tervezése. In: FRANK T – SZMORAD F. (eds): Védett erdők természetességi állapotának fenntartása és fejlesztése. Rosalia Kézikönyvek 2. – Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest, pp. 63–103.

SZMORAD F. – CSÉPÁNYI P. – CSÓKA GY. – FRANK N. – ILONCZAI Z – KOVÁCS T. (2002): A fafajok és az elegyesség szerepe erdeinkben. – Erdészeti Lapok **137**(2): 57–60.

SZMORAD F. – KELEMEN K. – KOVÁCS B – STANDOVÁR T. (2013): Többcélú erdőállapot-felmérések módszertanának kidolgozását megalapozó irodalmi áttekintés. SH/4/13 – WP1. – ELTE Biológiai Intézet, Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék. http://karpatierdeink.hu/files/docs/SH4_13_WP1_irodalmi_attekintes.pdf

SZONTAGH P. (1980): A madarak jelentősége az erdei rovarkártevők leküzdésében. – Erdészeti Kutatások **73**(1): 177–183.

TAYLOR, N. 1962: The ageless relicts. – St. Martin's Press, New York, 115 pp.

TAYLOR, R. J – SHAW, D. C. (1983): Allelopathic effects of Engelmann spruce bark stilbenes and tannin-stilbene combinations on seed germination and seedling growth of selected conifers. – Canadian Journal of Botany **61**: 279–289.

TEDERSOO, L. – KOLJALG, U. – HALLENBERG, N – LARSSON, K-H. (2003): Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest. – New Phytologist **159**: 153–165.

THINH, V.T. (2006): Bird species richness and diversity in relation to vegetation in Bavi National Park, Vietnam. – Ornithological Science **5**(1): 121–125.

TITUS, J. H. (1990): Microtopography and woody plant regeneration in a hardwood floodplain swamp in Florida. – Bulletin of the Torrey Botanical Club **117**: 429–437.

TÓTH J. (1999): Erdészeti rovartan. – Agroinform Kiadó, Budapest, 480 pp.

TÓTH S. (2008): A Mecsek zengőlégy faunája (Diptera: Syrphidae). – Acta Naturalia Pannonica **3**., 138 pp.

TÓTH V. (2010): Korhadó fatörzsek szerepe az erdők természetes felújulásában. – Természetvédelmi Közlemények **16**: 51–63.

TÖRÖK J. (2009): Hamvas küllő. In: CSÖRGŐ T. – KARCZA ZS. – HALMOS G. – MAGYAR G. – GYURÁCZ J. – SZÉP T. – BANKOVICS A. – SCHMIDT A – SCHMIDT E. (szerk): Magyar madárvonulási atlasz. – Kossuth Kiadó, Budapest. p. 387.

TÖRÖK, J. (1987): Food and foraging of three woodpecker species (*Dendrocopus* spp.) during the breeding season, with notes on their distribution and habitat occupacy in Hungary. – Nature Conservation Symposium, Budapest, National Sweedish Environmental Protection Board, Report 3496: pp. 43–50.

TRECKER K – SZABÓ I. (2002): Farontó gombák a Ropolyi Erdőrezervátumban. – Mikológiai Közlemények, Clusiana **41**(2–3): 67–94.

TRISKA, F. J – CROMACK, K. (1980): The role of wood debris in forests and streams. In: WARING, R. H. (ed): Forests: fresh perspectives from ecosystem analysis. Proceedings of the 40th annual biology colloquium. – Oregon State University Press, Corvallis, OR, pp. 171-190.

TSENG, M. H. – LAI, W. R. – HSIEH, C. L – KUO, Y. H. (2007): Allelopathy on bark of downed logs of *Chamaecyparis obtusa* Sieb – Zucc. var. *formosana* (Hayata) Rehder. – Journal of Chemical Ecology **33**: 1283–1296.

TURCEK, F. J. 1948: Birds in an oak forest during a gypsy moth outbreak in South-Slovakia. – American Midland Naturalist **40**: 391–394.

UGOLINI, F. C – MANN, D. H. 1979: Biopedological orgin of peatlands in southeastern Alaska. – Nature **281**: 366–368.

UJHELYI J. 1926: A gyapjaspille (*Ocneria dispar*) természetes ellenségei. – Erdészeti Lapok, **65**: 427–428.

ULLRICH, B. – KÜHN, S. und KÜHN, U. (2009): Unsere 500 ältesten Bäume. – BLV Buchverlag, München, 319 pp.

ULLRICH, B. – KÜHN, S. und KÜHN, U. (2010): Deutschlands alte Bäume. 6. Auflage. – BLV Buchverlag, München, 191 pp.

VAJNA L. (1989): A kocsánytalantölgy pusztulásának kórok- és járványtani kérdései. – Az Erdő **38**(4): 169–175.
VAN CLEVE, K. C. – DYRNESS, T. – VIERECK, L. A. – FOX, J. – CHAPIN, F. S – OECHEL, W. C. (1983): Taiga ecosystems in interior Alaska. – Bioscience **33**: 39–44.
VAN LEAR, D.H. – CARROLL, W.D. – KAPELUCK, P.R – JOHNSON, R. (2005): History and restoration of the longleaf pine-grassland ecosystem: Implications for species at risk. – Forest Ecology and Management **211**: 150–165.
VARGA F. 1978: Odúkészítő nyaktekercsek. – Madártani Tájékoztató **11–12**: 50–52.
VARGA F. (1981): Újabb odúban fészkelő nyaktekercs *(Jynx torquilla)* Zagyvarónán. – Madártani Tájékoztató **7–8–9**: 177–178.
VARGA F. (2001): Erdővédelemtan. Mezőgazdasági Szaktudás Kiadó, Budapest, 293 pp.
VARGA Z. – KASZAB Z – PAPP J. (1989): Rovarok - Insecta. In: RAKONCZAY Z. (szerk) Vörös Könyv. A Magyarországon kipusztult és veszélyeztetett növény- és állatfajok. – Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 178–262.
VAUGHAN, N. (1997): The diets of British bats (Chiroptera). – Mammal Review **27**: 77–94.
VÁVRA, J. & DROZD, P. (2006): II.F.6 Metodika monitoringu evropsky významného druhu lesák rumělkový (*Cucujus cinnaberinus*). – Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 12 pp. http://www.nature.cz/publik_syst2/files08/Metodika-Cucujus-cinnaberinus.pdf
VIRKKALA, R. (2006): Why study woodpeckers? The significance of woodpeckers in forest ecosystems. – Annales Zoologici Fennici **43**: 82–85.
VITOUSEK, P. M – MATSON, P. A. (1985): Disturbance, nitrogen availability, and nitrogen losses in an intensively managed loblolly pine plantation. – Ecology **66**: 1360–1376.
WADE, C. M. – MORDAN, P. B – NAGGS, F. (2006): Evolutionary relationships among the Pulmonate land snails and slugs (Pulmonata, Stylommatophora). – Biological Journal of the Linnean Society **87**: 593–610.
WALLACE, J. B. – GRUBAUGH, J. W – WHILES, M. R. (1993): Influences of coarse woody debris on stream habitats and invertebrate biodiversity. In: MCMINN, J. W – CROSSLEY, D. A. (eds): Biodiversity and coarse woody debris in southern forests. Proceeding of the workshop on coarse woody debris in southern forests: Effects on biodiversity. – USDA, Forest Service, Southern Research Station, General Technical Report SE-94., pp. 119-129.
WELTER-SCHULTES, F. (2012): European non-marine molluscs, a guide for species identification. – Planet Poster Editions, Göttingen, 679 pp.
WESOŁOWSKI, T. (2007): Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. – Journal of Ornithology **148**: 395–405.
WESOŁOWSKI, T. (2011): "Lifespan" of woodpecker-made holes in a primeval temperate forest: A thirty year study. – Forest Ecology and Management **262**: 1846–1852.
WESOŁOWSKI, T. 2012. "Lifespan" of non-excavated holes in a primeval temperate forest: A 30 year study. – Biological Conservation **153**: 118–126.
WEYGOLDT, P. 1969: The biology of pseudoscorpions. – Cambridge, Harvard University Press – Cambridge, Massachusetts, 145 pp.
WHILES, M. R – GRUBAUGH, J. W. (1996): Importance of Coarse Woody Debris to Southern Forest Herpetofauna. In: MCMINN, J. W – CROSSLEY, D. A. JR. (eds): Biodiversity and Coarse Woody Debris in Southern Forests: Proceedings of the Workshop on Coarse Woody Debris in Southern Forests: Effects on Biodiversity. – USDA Forest Service, General Technical Report SE-94. pp. 94–100.
WILSON, E. O. 1955: A monographic revision of the ant genus *Lasius*. – Bullettin of Museum of Comparative Zoology **113**: 1–201.

WINKLER, D. (2005): Ecological Succession of Breeding Bird Communities in Deciduous and Coniferous Forests in the Sopron Mountains, Hungary. – Acta Silvatica & Lignaria Hungarica **1**: 49–58.

WOODWARD, S. – STENLID, J. – KARJALAINEN, R – HÜTTERMANN, A. (1998): *Heterobasidion annosum*. – Biology, Ecology, Impact and Control, CAB International, Wallingford, UK. p. 589.

WÜBBENHORST, J – SÜDBECK, P. (2002): Woodpeckers as indicators for sustainable forestry? First results of a study from Lower Saxony: International Woodpecker Symposium 23–25 March 2001 Berchtesgaden – Nationalpark Berchtesgaden Forschungsbericht 48: pp. 179–192.

YATSKOV, M. – HARMON, M. E – KRANKINA, O. N. (2003): A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. – Canadian Journal of Forest Research **33**: 1211–1226.

YAVITT, J. B – FAHEY, T. J. (1985): Chemical composition of interstitial water in decaying lodgepole pine bole wood. – Canadian Journal of Forest Research **15**: 1149–1153.

ZAHNER, V. – SIKORA, L – PASINELLI, G. (2012): Heart rot as a key factor for cavity tree selection in the black woodpecker. – Forest Ecology and Management **271**: 98–103.

ZALAMEA, M. – GONZÁLEZ, G. – PING, C.-L – MICHAELSON, G. (2007): Soil organic matter dynamics under decaying wood in a subtropical wet forest: effect of tree species and decay stage. – Plant Soil **296**: 173–185.

ZAPZALKA, T. (1997): Restoring Large Woody Debris to Streams. – Student On-Line Journal **2**(1): 1–6.

ZETTEL, H. – LJUBOMIROV, T. – STEINER, F.M. – SCHLICK-STEINER, B.C. GRABENWEGER, G – WIESBAUER, H. (2004): The European ant hunters *Tracheliodes curvitarsus* and *T. varus* (Hymenoptera: Crabronidae): taxonomy, species discrimination, distribution and biology. – Myrmecologische Nachrichten **6**: 309–47.

ZHANG, S. – ZHANG, Y – MA, K. (2012): Different-sized oak trees are equally protected by the aphid-tending ants. – Arthropod-Plant Interactions **6**: 307–314.

ZIELONKA, T – PIATEK, G. (2004): The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. – Plant Ecology **172**: 63–72.

ZMIHORSKI, M. (2010): The effect of windthrow and its management on breeding bird communities in a managed forest. – Biodiversity and Conservation **19**: 1871–1882.

ZÖLD-BALOGH, Á. – DIMA, B. – ALBERT, L. – BABOS, M. – BALOGH, M – BRATEK, Z. (2008): Floating island macromycetes from the Carpatho-Pannonian Region in Europe. – Sydowia **61**(1): 149–176.

ZÚBRIK, M. – KUNCA, A – CSÓKA, Gy. (eds) (2013): Insects and diseases damaging trees and shrubs of Europe. – N.A.P. Editions, 535 pp.

Internetes adatbázisok:

URL1: List of oldest trees: http://en.wikipedia.org/ wiki/ List_of_oldest_trees

URL2: Magyarország legnagyobb fái: http://dendromania.hu

URL3: Magyarországi faóriások és famatuzsálemek: http://oregfak.emk.nyme.hu

URL4: Rocky Mountain Tree Ring Research: http://www.rmtrr.org/ oldlist.htm

URL5: The thickest, tallest, and oldest trees in Europe: http://www.monumentaltrees.com /en/records/europe/