

**A CSERJESZINT HOSSZÚ TÁVÚ STRUKTURÁLIS VÁLTOZÁSAI EGY
CSERES-TÖLGYES ERDŐBEN MAGYARORSZÁGON
(SÍKFŐKÚT ILTER)**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

MISIK TAMÁS

Témavezetők

Dr. Kárász Imre

egyetemi tanár

Dr. Tóthmérés Béla

egyetemi tanár

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2018

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács a **Juhász Nagy Pál Doktori Iskola Kvantitatív és Terresztris ökológia doktori** programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2018.

.....
a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy **Misik Tamás** doktorjelölt **2007-2011** között a fent megnevezett Doktori Iskola **Kvantitatív és Terresztris ökológia doktori** programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2018.

.....
a témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy **Misik Tamás** doktorjelölt **2007-2011** között a fent megnevezett Doktori Iskola **Kvantitatív és Terresztris ökológia doktori** programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2018.

.....
a témavezető aláírása

**A CSERJESZINT HOSSZÚ TÁVÚ STRUKTURÁLIS VÁLTOZÁSAI
EGY CSERES-TÖLGYES ERDŐBEN MAGYARORSZÁGON
(SÍKFŐKÚT ILTER)**

**LONG-TERM STRUCTURAL DYNAMICS OF SHRUB LAYER IN A
TURKEY OAK FOREST IN HUNGARY (SÍKFŐKÚT ILTER)**

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
a Környezettudomány tudományágban
Írta: **Misik Tamás** okleveles Biológus

Készült a Debreceni Egyetem **Juhász-Nagy Pál Doktori Iskolája**
(**Kvantitatív és Terresztris ökológia Doktori program** programja)
keretében

Témavezetők:
Dr. Tóthmérész Béla
Dr. Kárász Imre

A doktori szigorlati bizottság:
elnök: Dr. Lakatos Gyula
tagok: Dr. Marschall Marianna
Dr. Tóth Albert

A doktori szigorlat időpontja: 2011.12.15.

Az értekezés bírálói:
.....
.....

A bírálóbizottság:
elnök:
tagok:
.....
.....
.....

Az értekezés védésének időpontja:

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	3
2. Célkitűzés	8
3. Irodalmi áttekintés	10
4. Anyag és módszer	19
4.1. Vizsgálati terület.....	19
4.2. Mintavétel és mérési metodika	21
4.3. Adatfeldolgozás	27
5. Eredmények.....	30
5.1. Fajösszetétel és fajsúly.....	30
5.2. Egyedszám.....	30
5.3. Eloszlás és mintázat.....	35
5.4. Magasság és hajtásátmérő	39
5.5. Körlapösszeg	49
5.6. Lombborítás.....	52
5.7. A cserjeközösség diverzitása	56
6. Következtetések	61
6.1. Fajösszetétel és fajsúly.....	61
6.2. Egyedszám.....	63
6.3. Eloszlás és mintázat.....	65
6.4. Magasság és hajtásátmérő	66
6.5. Körlapösszeg	69
6.6. Lombborítás.....	70
6.7. A cserjeközösség diverzitása	73
7. Összefoglalás.....	75
8. Summary	79
8.1. Introduction	79

8.2. Material and methods	82
8.2.1. Study site	82
8.2.2. Sampling and statistical analysis	83
8.3. Results	85
8.3.1. Species composition and species richness.....	85
8.3.2. Individuals number	85
8.3.3. Occurrence and distribution.....	86
8.3.4. Height and diameter.....	86
8.3.5. Basal area.....	87
8.3.6. Foliage cover	88
8.3.7. Diversity of shrub community	88
8.4. Discussion.....	89
8.5. Conclusion.....	91
9. Irodalomjegyzék.....	93
10. Köszönetnyilvánítás	108
11. Tudományos tevékenység jegyzéke	109
11.1. A témában megjelent szakcikk	109
11.2. A témában elhangzott előadások és posztterek	110
11.3. Egyéb szakcikk	112
11.4. Egyéb előadások és posztterek	113
Függelékek	115

1. Bevezetés

A cseres-tölgyes erdők hazánk legnagyobb kiterjedésű zonális erdőtársulásai; a faállománnyal borított terület körülbelül 15,0%-át teszik ki (Bartha 2001). Termőhelyein természetes felújításra van szükség, miután az utóbbi évtizedekben több, egykor tipikus állománya is eljellegtelenedett, ami elsősorban a lombalkotó fafajok arányában látható. A rosszul megválasztott erdészeti kezelés gyakran az állományok elcseresedését okozza, és a kívánatosnál nagyobb vadállomány is elsősorban a *Quercus petraea* Matt. L. (kocsánytalan tölgy) újulatát gátolja (Borhidi és Sánta 1999). A cserjeszint a kevésbé záródó lombkorona miatt általában jól fejlett, és igen fontos eleme a cseres-kocsánytalan tölgyeseknek. A jobb termőhelyeken a cserjék fejlődésével kevésbé árnyaló alsó lombkoronaszint is kialakulhat, amelynek helytelen szemléletű kezelésével megnehezíthetjük az erdő felújításának folyamatát. Ennek a társulásnak nagy az erdészeti, gazdasági és természetvédelmi jelentősége is. A két fényigényes lombalkotó tölgyfaj miatt ezek az erdők elsősorban felújítóvágással és az elegyfajok felkarolásával újíthatók fel természetes úton, valamint kisebb területű felújítóvágásokkal lehet kíméletesebb erdőkezelést elérni. Az újulatokban a csertölgy visszaszorítása, a kocsánytalan tölgy és egyéb elegyfajok arányának a növelése a legfontosabb feladat. Nagy jelentőségűek az erdő működésével, bármilyen abiotikus vagy biotikus eredetű változással szembeni viselkedésével kapcsolatos tudományos értékű ismeretek (Bartha 2001).

Erdőgazdálkodási szempontból figyelembe kell venni, hogy a kocsánytalan tölgyes, illetve a cseres tölgyes által borított területek klímája a társulások számára már csak közepesen kedvező ökológiai adottságokat biztosít mind a hőmérséklet, mind pedig a csapadékviszonyokat illetően. Másrészt a kocsánytalan tölgyes, illetve cseres tölgyes erdők felújítása

túlnyomórészt csemetével, mesterséges úton valósul meg. A kocsánytalan tölgyes, illetve cseres tölgyes klímájú területek fahozama általában közepes vagy gyenge értékű (Führer és Mátyás 2005). Mindezek ismerete feltétlenül fontos ahhoz, hogy számolhassunk az erdőben bekövetkező strukturális változások erdőgazdálkodásra kifejtett hosszú távú hatásaival.

Magyarországon a "Síkfőkút Project" interdiszciplináris, hosszú távú bioszféra kutatási programot az ICSU (Tudományos Uniók Nemzetközi Tanácsa) szervezésében kialakított IBP (Nemzetközi Biológiai Program), és az UNESCO által indított MAB (Ember és Bioszféra Program) nemzetközi programok keretében alapították (Jakucs 1973). Hazánkban részben ezekből jöttek létre a hosszú távú ökológiai kutatásokat végző LTER (hosszú-távú ökológiai kutatások) projektek. A Síkfőkút Project is ilyen tudományos kutatási program. A teljes kutatási koncepciót Jakucs Pál az 1973-as közleményében mutatta be részletesen (Jakucs 1973). A cél egy hazai klímazonális cseres tölgyes erdő komplex kutatása volt 1972-től kezdődően (Jakucs et al. 1975; Jakucs 1985; Kárász és mtsai. 1987). Az 1979–1980-as évektől kezdődően egy teljesen új típusú megbetegedés és gyors ütemű faelhalás jelentkezett a magyar erdőkben is (Jakucs 1983; Igmándi et al. 1986). Az 1979–80-ban induló erőteljes tölgypusztulásról, – amely elsősorban a *Q. petraea* egyedeket érintette –, és ennek hatására az erdő faállományában bekövetkező változásokról több munkában is olvashatunk (Jakucs 1986, 1988; Jakucs és mtsai. 1986; Mészáros et al. 1993). A fapusztulás miatt jelentős változások következtek be az erdő fa- (Kotroczó és mtsai. 2007; Tóth és mtsai. 2007), cserje- (Kárász és mtsai. 1987; Kárász 2001; Misik & Kárász 2009, 2010, 2012; Misik és mtsai. 2008; Misik et al. 2013, 2014, 2017) és lágyszárú-szintjében (Papp és mtsai. 2006; Koncz és mtsai. 2008) egyaránt.

A fapusztulás eredményeképpen úgynevezett lécek (angolul: gap) jöttek létre. A lécek keletkezése és megszűnése a természetes erdődinamika része. Jelenleg a hosszú távú kutatások helyszínéül szolgáló alaphektárban (mely négy darab azonos méretű "A", "B", "C" és "D" negyedhektárra van felosztva) több kis, illetve közepes méretű lék fordul elő, közülük a nagyobbak az "A" és a "D" negyedhektárokból találhatók (Kotroczó et al. 2005). Ezek a lécek az erdőben lezajló strukturális változások fontos „mozgatórugóiként” funkcionálnak.

Béres Csilla vezetésével 1989-ben alakult meg Debrecenben a radioökológiai munkacsoport. Elsőként Európában ők használtak rövid felezési idejű, ciklotron által termelt izotópokat terepi ökológiai kísérletekben, elsősorban a Síkfőkúton tapasztalt nagymértékű tölgypusztulás okainak feltárására. Kidolgozták a terepvizsgálatok módszereit, az izotóp fákba történő bejuttatását és a mérés technikáját. Céljuk a Síkfőkúton élő tölgyfák vízszállításának vizsgálata volt izotóp-nyomjelzéses módszerrel. A fák vízszállítási keresztmetszetét terepen mobil komputer-tomográfal, a víz lokalizációt nagyfelbontású orvosi komputer-tomográfal hajtották végre. A fákban található szabad és kötött víz elkülönítése mágneses magrezonancia méréssel történt (Szabó és Kiss 2014). A gyakorlatban is jól bevált módszer eredményeként számos publikáció született Béres Csilla közreműködésével, amikben feltárták a kocsánytalan és a csertölgy vízszállítási mechanizmusában meglévő eltéréseket (Béres et al. 1992, 1998).

A Síkfőkúton található lombalkotó tölgyfajok vizsgálatának eredményei azt mutatják, hogy nem elegendő a *Q. petraea* és a *Quercus cerris* L. (csertölgy) szerinti elkülönítés, mivel a *Quercus pubescens* Willd. (molyhos tölgy) introgressziója is igen erős a mintaterületen (Kanalas és mtsai. 2009). Egy másik kutatásban Mészáros Ilona és kollégái folyamatos dendrometriás és nedváramlás méréseket végeztek. A mérési eredmények azt

mutatják, hogy a csapadék mennyisége és eloszlása mind a kocsánytalan tölgy, mind pedig a csertölgy esetén döntően meghatározza a törzsek radiális növekedését. A vízdeficit mérések pedig azt jelezték, hogy a fák a tartósan aszályos időszakban a belső, törzsbeli vízraktárakat hasznosítják a vízszállító pályák feltöltésére és a transzspiráció fenntartására (Mészáros et al. 2011).

A hosszú távú meteorológiai adatsorok alapján kimutatható, hogy 1972 óta a síkfőkúti erdő klímája melegebbé és egyben szárazabbá is vált (Antal és mtsai. 1997; Tóth et al. 2007). A klímaváltozás több más tényező mellett hozzájárulhatott a jelentős tölgypusztuláshoz, és az ezt követő relatív elcseresedéshez (Tóth és mtsai. 2006; Kotrocó és mtsai. 2007). Kotrocó Zsolt síkfőkúti kutatásainak középpontjában az a kérdésfeltevés állt, hogy a melegedés és szárazodás hatására hogyan változik az avarprodukción; másfelől, hogy a klímaváltozás hatására hogyan változik a talajban található szerves anyagok mennyisége, a talaj szerves anyagainak lebomlási sebessége és a talajlégzés (Kotrocó 2009).

A lágyszárú szint ökológiai vizsgálatait Koncz és munkatársai (2009) cikkükben a cseres-tölgyes erdő magbankját és a lágyszárú szint regenerálódására kifejtett szerepét vizsgálták. Megnézték, hogy az erdő magbankja milyen sűrűségű és fajszámú, milyen mértékben hasonlít a föld feletti vegetációhoz. Az eredmények azt mutatják, hogy a magbankban a degradációt jelző fajok magjai vannak túlsúlyban.

A cserjeszintben zajló széles körű produkció- és strukturális vizsgálatokat kezdetektől fogva Kárász Imre irányította. Ezek a vizsgálatok fajkészlet és egyedszám kutatásokat, biomassza és gyökér-struktúra vizsgálatokat, és a cserjeszint fajainak méret és lombvetület felvételezéseit is magukba foglalták. A fitomassza kutatások alapján az egyes növényi rész-frakciókon belül a lombnak volt a legnagyobb jelentősége 462,0 kg-os mennyiséggel, ezt követik a törzs plusz ágak és az egyéves gallyak (Kárász

1979). 1979 és 1983 között Kárász Imre és munkatársai egy 25 m²-es terület feltárásával tanulmányozták a jelentősebb cserjefajok gyökérzetét. Az eredmények alapján megállapították, hogy a cserjék a rendelkezésre álló talajt mind horizontálisan, mind pedig vertikálisan felosztják egymás között. A cserjék nem csupán a talaj tápanyagkészletét hasznosítják, hanem közvetlenül a talajszint felett elhelyezkedő, 2–3 cm vastag, móder típusú avarszintet (A_0 szint) is (Kárász 1986).

A komplex vizsgálatok egy részét 2007-től folytattam a szakirányos hallgatók bevonásával, biztosítva így a kutatások folytonosságát. Doktori értekezésemben a teljes körű elemzés és a megalapozott következtetések megállapítása érdekében a hosszú távú adatsorokkal (1972 és 2012 közötti időszakot átölelve) dolgoztam. Világszerte ritkák a tölgyerdők ökológiai állapotát és annak változásait nyomon követő hosszú-távú monitorozások (Chapman et al. 2006; Chapman & McEwan 2016). A külföldi és hazai erdőrezervátum hálózaton belül is csekély számban találunk dombsági tölgyeseket, míg a bükkösök felül vannak reprezentálva (Horváth & Borhidi 2002). Az erdők cserjeszintjében zajló változásokat, a hosszú időléptékű cserjedinamikai folyamatokat vizsgáló erdőkutatások ugyancsak ritkák (Alaback & Herman 1988; Halpern & Spies 1995; Beckage et al. 2000). Mindezek miatt átfogó kutatásaink lényeges eredményekkel járulnak hozzá az erdő-ökológiai ismeretekhez. Különösen igaz ez a megállapítás Közép-Európa lombhullató zonális tölgyeseire, ahol ritkán találkozhatunk hasonló jellegű vagy nagy időléptékű ökológiai vizsgálatokkal (Fischer et al. 2002; Diaci et al. 2008).

2. Célkitűzés

A legtöbb cserjekutatás a populációkat minősítő, statikus strukturális adatokra koncentrál (Tappeiner et al. 1991; Stalter et al. 1997), míg mások a cserjék borítási és diverzitási állapotára fókuszálnak (Kerns & Ohmann 2004; Gracia et al. 2007). Munkánkban hét változóra koncentrálunk: egyrészt a cserjék fizikális paramétereit meghatározó denzitásra, az egyedek eloszlására, a méretre (magasság és átmérő), a hajtás körlapösszegére és a lombborításra; másrészt a cserjeközösséget jellemző fajszámra és a diverzitás értékekre. Ezeket a változókat használtuk fel arra, hogy reprezentáljuk a lombkoronaszintet alkotó tölgyek nagyszámú pusztulása után az erdőben végbemenő ökológiai folyamatokat és a bekövetkező erdő-ökológiai változásokat.

Kutatási kérdésfeltevéseink a következők voltak:

- (1) A tölgypusztulás után hogyan változott a cserjeszint fajösszetétele és fajszáma?
- (2/a) A tölgyfák pusztulása hogyan hatott a cserjeszint és egyes cserjefajok egyedszámára?
- (2/b) A tölgymagoncok denzitásának hosszú-távú dinamikája biztosítja-e a klímazonális cseres-kocsánytalan tölgyes erdőtársulás sikeres felújulását, regenerációját?
- (3) A lombkoronaszintet alkotó tölgyek pusztulása milyen változást indukált a cserjeegyedek eloszlása által meghatározott területi mintázatban?
- (4) A tölgyfák denzitás-csökkenésére a cserjefajok jelentős méretnövekedéssel válaszoltak-e?

- (5) A tölgyfák pusztulása után, a kinyíló lombkoronaszint hatására jelentősen megnőtt-e a cserjeszint és egyes cserjefajok körlapösszege?
- (6) A tölgypusztulással járó jelentős lombveszteség okozta-e a cserjeszint és egyes cserjefajok lombborítás növekedését?
- (7) A lombkoronaszint tölgyegyedszámának csökkenése diverzebb cserjeszintet eredményezett?
- (8) Az elmúlt négy évtized során a cserjeközösség egyes szintjei és az egyes cserjefajok hogyan befolyásolták egymás fizikális paramétereit, különösen a méret és a lombvetület értékeket?

3. Irodalmi áttekintés

Európában számos erdőkutatás már az 1930–40-es években útjára indult, és kisebb-nagyobb megszakításokkal jelenleg is fontos adatokat szolgáltat a kutatók munkájához (Fischer 1999). A hosszú távú, folyamatos adatsorok nemzetközi jelentősége az utóbbi évtizedekben világszerte megnőtt, mivel adatokat szolgáltatnak a globális klímaváltozás kutatásához, reprezentálják az ökoszisztémákban végbemenő átalakulásokat. Általuk a tudomány pontosabb képet kap az erdei társulásokban bekövetkező biotikus vagy abiotikus eredetű változásokról. A hosszú távú ökológiai kutatásokra csak három példát említünk. Chapman és kollégái (2006) munkájukban egy Arkansas államban található tölgyerdő struktúráját és fajösszetételét hasonlítják össze az 1934-es és a 2002-es adatok segítségével. Alldredge és munkatársai (2001) cikkükben egy intenzíven művelt erdő cserjeszintjének és biomassza produktójának az elmúlt 100 évre vonatkoztatott trendjét vizsgálják. Davison és Forman (1982) 31 év kutatási adatait használják fel New Jerseyben egy tölgyes erdő lágyszárú és cserjeszintjében végbemenő folyamatok kimutatására.

Az őshonos tölgyfajok az északi félteke legjelentősebb lombhullató fái (Johnson et al. 2002). Az erdőpusztulások a fafajok közül különösen érzékenyen érintették a tölgyeket. Jelentős erdőpusztulásokról számoltak be már az 1970-es évek kezdetétől és az 1980-as évekből is Észak-Amerikában, Közép-Európában és természetesen Magyarországon is (Siccama et al. 1982; Klein & Perkins 1987; Bruck & Robarge 1988). Hazánk számos régiójában 1978-tól észleltek növekvő mértékű tölgypusztulásokat. A tölgyek hanyatlása Szlovákiában 1976-ban, az egykori Jugoszláviában 1979-ben kezdődött, és végül 1984-ben elérte Ausztria keleti régióit is (Hämmerli & Stadler 1989). Hasonló mértékű erdőpusztulásokat észleltek Ázsiában is, például Japánban az 1970-es évek végétől (Koike et al. 1993). A tölgypusztulás az elmúlt

évtizedek során krónikus problémává vált az európai tölgyerdőkben (Gaertig et al. 2002; Thomas et al. 2002; Helama et al. 2009). Európa szerte nagyszámú cikk értekezik a két leggyakoribb tölgyfaj, a kocsánytalan és a kocsányos tölgy egyre kiterjedtebb pusztulásáról (Blaschke 1994; Gaertig et al. 2002). A kocsánytalan tölgy több európai országban bekövetkező nagymértékű pusztulásáról többen is beszámolnak (Chappelka & Freer-Smith 1995; Thomas & Büttner 1998; Brasier et al. 2005). A kocsányos tölgy pusztulása is számos országot sújt Közép- és Észak-Európában (Thomas et al. 2002; Drobyshev et al. 2007). Franciaország egyes régióiban például az 1976-os komoly szárazság után észleltek tölgypusztulásokat (Vivin et al. 1993). Ugyanilyen okból Európa más részein (Delaunay 1983; Oosterbaan & Nabuurs 1991) és az USA-ban (Tainter et al. 1983; Abrams 1990) is beszámoltak jelentős tölgyerdő-pusztulásokról.

Az elmúlt évtizedekben számos tudományos hipotézis született, amelyekkel az erdőpusztulások okait próbálják magyarázni (Smith 1981; Klein & Perkins 1987). Az antropogén faktorok magukba foglalják a savasodást, az oxidációt, az ózont és a nehézfémeket, melyek vegetációra kifejtett hatásait nemcsak Európában és az Egyesült Államokban vizsgálják intenzíven (Last 1989; Ulrich 1989; Barnes et al. 1990), hanem többek között Japánban is (Matsuura 1992; Takahashi & Nashimoto 1993). Például egyes toxikus ionok felhalmozódása a talajban negatív hatással lehet a növények fejlődésére. Az alumínium-ion negatívan hat a növények növekedésére, és a talajoldatban feldúsulva szerepet játszhat az erdőpusztulásokban (Ulrich 1983, 1989). Az újabb kutatások alapján a fapusztulásokra általában az endogén-tényezők, úgymint az erdészeti gyakorlattal összefüggő állomány-struktúra és genetika, valamint az exogén-tényezők, úgymint az élőhely ökológiai állapota, rovarok és kórokozók komplex kapcsolata van hatással (Urbíeta et al. 2008; McEwan et al. 2011; Haavik et al. 2015).

A kutatási területünkön 1979-80-tól kezdődött a tölgypusztulás, ami különösen a *Q. petraea* egyedeket érintette. A 80-as évektől Síkfőkúthoz hasonlóan a Bükk hegységben fekvő Vár-hegy erdőrezervátum területén is jelentős tölgypusztulásról számoltak be (Szepesi 1997). A fapusztulás itt is elsősorban a kocsánytalan tölgy egyedeket érintette. A felhagyott, nagyrészt sarj eredetű, idős cseres-tölgyes, molyhos-tölgyes erdő nagymértékben kiligetesedett (Horváth 2012). Nemcsak a tölgyek pusztulása jelent világméretű problémát, hanem a tölgyerdők csekély mértékű regenerációs képessége is. Számos cikk beszámol a világ minden táján erről a gyakori jelenségről (Lorimer et al. 1994; Herrera 1995; Ziegenhagen & Kausch 1995). A világszerte megfigyelt, különböző fafajokat érintő erdőpusztulásokat követően a nemzetközi publikációk nagy többsége az erdei ökoszisztémák működésében bekövetkező változásokról, illetve a pusztulások okairól, biotikus (Oosterbaan & Nabuurs 1991; Innes 1992; Bréda et al. 2006) vagy abiotikus tényezőiről értekezik (Ulrich 1989; Barnes et al. 1990; Bussotti & Ferretti 1998; Opydo et al. 2005). A lombkoronában zajló ökológiai változások az alsóbb növényi szinteken is változásokat indukáltak.

Az erdőtársulások lombkoronájának és alsóbb növényi szintjeinek a kapcsolata igen sokrétű, bár mind a lágyszárú szintnek, mind pedig a cserjeszintnek a struktúráját és a számukra esszenciális források elérhetőségét a lombkorona struktúrája határozza meg (Burrascano et al. 2011; Burton et al. 2011; Cutini et al. 2015). A tölgyerdők fenntartható erdőgazdálkodásának biztosítása szempontjából kulcsfontosságú a faszint és az alsóbb növényi szintek közötti komplex kapcsolatok megértése, amelyek befolyásolják a tölgyesek biológiai produkcióját és stabilitását (Moreno et al. 2013). A lombkoronaszintnek a cserjékre kifejtett strukturális és ökofiziológiai hatásai mind a mai napig nem teljesen tisztázottak (Barbier et al. 2008). Az erdők egyes szintjei közötti hatások esetében a külföldi publikációk következtetései

pedig igen sokrétűek. A lombhullató és örökzöld tölgyfajok mind a spanyol, többoldalúan kezelt agrár-erdészeti kultúrákban (Moreno 2008; Rivest et al. 2011), mind pedig a kaliforniai tölgyesekben (Marañón & Bartolome 1993; Callaway & Davis 1998) hatással vannak az alsó növényi szintek produkciójára, fajösszetételére, a kémiai környezetre és a faszint alatt élő fajok fenológiájára is. A növények közötti negatív vagy éppen pozitív kapcsolatok lényegesen befolyásolják a növényi közösségek fajösszetételét és struktúráját (Roughgarden & Diamond 1986). A lombkorona fajösszetétele hatással van az alsóbb növényi szintek, így a cserjeszint faji diverzitására és fajkészletére is (Bartemucci et al. 2006; Hart & Chen 2008).

Sagar és kollégái kutatásai (2008) alapján Észak-India egyik monitorozott trópusi erdejében szignifikánsan pozitív kapcsolat van a faszint és a cserjeszint diverzitása között. A cserjeszint jelentős fajgazdagságához részben az alsóbb növényi szintek jobb fényellátottsága is hozzájárulhat (Harcombe & Marks 1977). Misson és munkatársai (2007) szerint a lágyszárú és a cserjeszintben az erdő klimatikus adottságainak és a fényviszonyok alakulásának legjelentősebb befolyásoló tényezője a lombkoronaszint levélfelület-index (LAI) értéke. Saunders és Puettmann (1999) kutatásai igazolták, hogy a lombkorona és az alsó szintek közötti kompetíció meghatározó a *Pinus strobus* L. (simafenyő) magoncok fejlődése szempontjából. Jolly és munkatársai (2004) szerint a facsemeték és a cserjék növekedését alapvetően befolyásolja a lombkoronaszint lombfakadásának időpontja.

Rogers és munkatársai 2008-ban megállapították, hogy a wisconsini erdők lombkoronájában a tölgyek szerepét egyre inkább a zavarást (természetes és mesterséges eredetű zavaró hatások) jobban tűrő fafajok, elsősorban a juharok veszik át. A lombkorona szukcessziója befolyásolja a lágyszárú és a cserjeszint diverzitását, összetételét. A juharok előretörésének

az alsó növényi szintek dinamikájára, struktúrájára és fajösszetételére hosszú távon kifejtett hatásait azonban még nem tisztázták a kutatások. González-Hernández és munkatársai (1998) Spanyolországban részben tölgyeseket vizsgálva negatív korrelációt találtak a lágyszárúak és a cserjék biomasszája, illetve a fák lombborítása között. Ezzel szemben nem volt korreláció a fák egyedszáma, törzsátmérőjük alapján számolt körlapösszegük és az alsó növényi szintek struktúrája között.

Chen és munkatársai (2004) 60 darab, egymástól jól elkülönülő *Populus tremuloides* Michx. (amerikai rezgő nyár) uralta erdőállományt jelöltek ki Brit Columbia északkeleti részén. Azt vizsgálták, hogy a cserjeszint fajösszetétele, a borítás, a struktúra és a diverzitás hogyan változik a produkciós grádiens függvényében. Megállapításuk szerint a cserjeszint fajösszetétele szignifikáns kapcsolatban állt a nyárfaerdők famagasságával, bizonyos klimatikus- és talajparaméterekkel, viszont nem volt összefüggés a lombkoronaszint körlapösszegével, denzitásával vagy a talaj feletti biomasszával. Coll és munkatársai (2011) mediterrán erdőkben vizsgálták a cserjeborítás és a tengerszint feletti magasság, valamint a lombkoronát alkotó tölgyfák körlapösszegének kapcsolatát. Regionális léptékben (több erdőállományt együttevén) erősen negatív összefüggést találtak az átlagos cserjeborítás és a tengerszint feletti magasság között. Negatív kapcsolatot állapítottak meg a *Quercus humilis* Mill. (syn. *Q. pubescens* molyhos tölgy) és a *Fagus sylvatica* L. (közönséges bükk) által dominált állományok körlapösszege és a cserjeközösség fejlődése között; a *Quercus ilex* L. (magyaltölgy) állományaiban azonban ez nem volt kimutatható.

Az erdők és ezen belül a tölgyesek pusztulásával számos cikk foglalkozik, ezzel szemben a cserjék struktúráját viszonylag kevesen kutatták (Augusto et al. 2003; Gilliam 2007). A legtöbb publikáció csupán a lombkorona strukturális állapotát jelző tényezőket használja fel a

tölgyerdőkben végbemenő ökológiai folyamatok detektálására. A kutatók e tényezők közül általában néhány faktort előzetesen kiválasztanak, és azokra fókuszálnak. Ilyen tényezők többek között a fák átmérő-növekedése és a törzs kondíciója (Drobyshev et al. 2007). Az évgyűrű-analízis is igen gyakori kutatási módszer a fafajok növekedése és a klíma közötti lehetséges kapcsolatok feltárására (Rolland 1993). Az 1994-ben útjára indított Európai Intenzív Erdő Monitoring Programot (Level II. Monitoring) a kontinensen domináns, lombhullató és örökzöld fafajok egészségi állapotának dokumentálására hozták létre, 850 állandó mintaterülettel (De Vries et al. 2003; Seidling 2004). Ezek a monitoring programok elsősorban az adott területeken ható tényezők és a fapusztlások kockázata közötti korrelációval (Zierl 2002; Seidling 2004), a stressz faktorok mérsékelt övi trendjeivel (Sonesson 1999; De Vries et al. 2003), a légszennyező anyagok kritikus szintjének meghatározásával (Solberg et al. 2002; Zierl 2002), valamint a szerves anyagok feldúsulásával foglalkoznak (Neiryneck & Roskams 1999; Raben et al. 2000).

Az alsó növényi szintek, így természetesen a cserjeszint is, nélkülözhetetlen szerepet játszanak az erdőtársulások működésében. A cserjék struktúrájában bekövetkező változások mintegy lenyomatai az erdődinamikai folyamatoknak. Így a fa- és a cserje-dinamika egyaránt indikátorként alkalmazható az erdők általános egészségi állapotának reprezentálására (Wicklum & Davies 1995). A természeti tényezők jelentős hatást fejtenek ki az erdők életére. Ilyenek az extrém időjárási körülmények (forróságok, szárazságok, viharok) (Drobyshev et al. 2008; Bolte et al. 2010), a rovargradációk (Moraal & Hilszczanski 2000), a betegségek vagy az antropogén eredetű hatások (klímaváltozás, tüzek, légszennyezés) (Fischer et al. 2004). A biotikus (Innes 1992; Bréda et al. 2006) és abiotikus tényezők

(Bussotti & Ferretti 1998; De Vries et al. 2003) a teljes erdei ökoszisztéma működésére hatással lehetnek, és az erdők pusztulását okozhatják.

Az biztosan állítható, hogy a cserjeszint dinamikája szoros kapcsolatban áll az erdei ökoszisztémák ökológiai funkcióival (McKenzie et al. 2000; Augusto et al. 2003). A cserjeközösségek dinamikusan változnak, és reagálnak a környezetükben végbemenő változásokra (Chipman & Johnson 2002; Rees & Juday 2002). Ezen túlmenően szoros kapcsolatban állnak a lombkorona fajösszetételével és strukturális jellemzőivel (De Grandpré et al. 1993; Klinka et al. 1996; Goldblum 1997). A természetes eredetű zavaró hatások a fizikai környezet adottságain és a források térbeli és időbeli eloszlásán keresztül befolyásolják az erdőtársulások kiterjedését, a fajösszetételt és – többek között – a fajok abundanciáját (White & Pickett 1985; Chaneton & Facelli 1991). A cserjék fontos szerepet játszanak bizonyos esszenciális tápelemek erdei körforgásában, így a nitrogén, kálium és szén dinamikájában (Gilliam 2007). Az erdők cserjeszintje nagymértékben hozzájárul az erdők biodiverzitásához (Kerns & Ohmann 2004; Aubin et al. 2009) és ezen belül a faji és a strukturális diverzitáshoz, javítja az erdei ökoszisztémák vízháztartását, és véd az eróziótól (Alaback & Herman 1988; Halpern & Spies 1995; Muir et al. 2002). A cserjék táplálékot és élőhelyet biztosítanak az élővilág számára, többek között az erdei énekesmadaraknak, a nagytestű növényevőknek és az ízeltlábúaknak (González-Hernández et al. 1998; Bakker et al. 2010). A cserjefajok mérsékelhetik a fapusztulást, és befolyásolják az erdő regenerációjához szükséges megvilágítást (Kunstler et al. 2006). A cserjeszint fajkészlete az erdő számára regenerációs potenciált is jelent, és befolyásolja a jövőbeli szukcessziós folyamatokat, valamint az erdőtársulások fajösszetételét (Sagar et al. 2008). A cserjék elősegítik a tölgymagoncok megerősödését, később azonban negatívan hatnak a fák növekedésére és produkciójára (Moreno et al. 2013). A cserjeközösség a

lombkoronaszint fajaival versenyez a talaj elérhető tápanyagkészletéért (Coll et al. 2004), és – elsősorban a mediterrán térségben – potenciális tűzfészket is jelenthetnek (Fernandes & Rigolot 2007).

Különféle strukturális paramétereket alkalmazhatunk az erdőkben zajló természetes zavarások, illetve az erdészeti tevékenységek okozta hatások indikátoraként, és ezeket a paramétereket a cserjeszint-felvételezésekhez is felhasználhatjuk (Zumeta & Ellefson 2000; Larsson & Danell 2001). Ilyen paraméterek többek között a fajszám és fajösszetétel, a borítás, a diverzitás és a törzs vagy hajtás körlapösszege. A talajnedvesség, a talaj-mélység és a hőmérséklet grádiensei befolyásolják a lombkorona alatti növényi szintek fajösszetételét és fajszámát (Hutchinson et al. 1999; Brosofske et al. 2001; North et al. 2005). Az erdős vidékeken az alsó növényi szintek fajösszetétele (Small & McCarthy 2002) és a fajdiverzitás (Hutchinson et al. 1999) korrelációban áll az élőhely fekvésével és a tengerszint feletti magassággal. Más kutatások szerint a mérsékelt övi erdők cserjeszintjének fajösszetételét nagymértékben befolyásolják a fényviszonyok, a felvehető víz mennyisége és a talaj termékenysége, szerves anyag tartalma (Diekmann et al. 1999; Svenning & Skov 2002; Hårdtle et al. 2005). A borításra és a diverzitásra fókuszálva az nem tisztázott teljes körűen, hogy vajon melyik ismerete a fontosabb az erdei ökoszisztémák minél pontosabb megismeréséhez (Gazol & Ibáñez 2009). A cserjeborítás mérete függ az élőhely minőségétől, az interakciók számától és az ökológiai folyamatoktól (Muir et al. 2002). Számos biotikus és abiotikus faktor befolyásolja a cserje- és lágyszárú szint diverzitás értékét. Ilyenek a környezeti tényezők (Hårdtle et al. 2003; Kolb & Diekmann 2004), a zavarások (Onaindia et al. 2004; Gálhidy et al. 2006), az avarszint (Dzwonko & Gawronski 2002), valamint az erdészeti tevékenység intenzitása és módja (Graae & Heskaer 1997). A lombkorona diverzitása és az erdőben meglévő

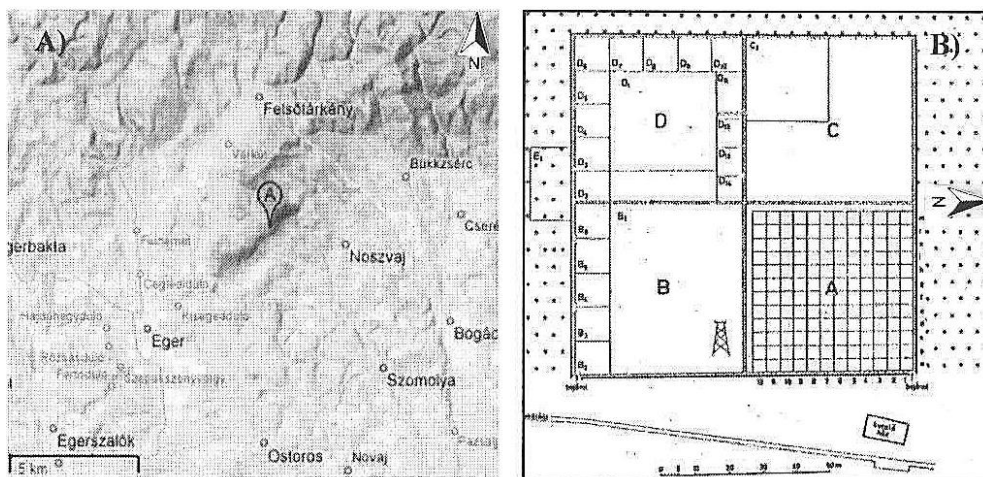
nyílt területek nagysága pozitív kapcsolatban áll a cserjeszint teljes lombvetület-méretével, mivel a diverzebb lombkoronaszint általában több lék kialakulásával jár együtt (Gazol & Ibáñez 2009).

A lombkorona struktúrája a környezeti tényezőkön és a folyamatosan változó mikrokörnyezeten keresztül jelentősen befolyásolja a cserjék és lágyszárúak lombborítás mértékét (Oliver & Larsson 1996; Stone & Wolfe 1996). A mérsékelt övi erdőkben a lágyszárú és cserjeszint fajösszetételét és a fajok egyedeinek vegetatív fejlődését a lombkorona szerkezete által meghatározott megvilágítás és a lomb záródásának a mértéke befolyásolja (Hughes & Fahey 1991; Goldblum 1997). Az erdőökológiai vizsgálatok szerint a cserjefajok lombja függ az élőhely ökológiai kondíciójától és az egymással kapcsolatban álló ökológiai folyamatok számától (Carey 1995; Hagar et al. 1996). A cserjék lombborítása és a cserjeegyedek eloszlása befolyásolják a mikorrhiza gombák faji sokféleségét és abundanciáját (Carey 1995). A cserjeközösség fajszáma és diverzitása fordított, de gyenge korrelációban áll a lombkorona borításával (Gracia et al. 2007). A lombkorona záródásával korlátozza a cserjeközösség számára elérhető fény mennyiségét (Légaré et al. 2002). Egyes vizsgálatok szerint a fatörzsek körlepösszege negatív korrelációban áll a cserjeközösség fajgazdagságával (Hutchinson et al. 1999).

4. Anyag és módszer

4.1. Vizsgálati terület

A Síkfőkúti erdő a Bükk hegység lábánál található (GPS koordinátái: N 47°55' E 20°46') (1. ábra). Az erdőt a zonális klímaviszonyok érvényesülése, agyagbemosódásos barna erdőtalaj és 320–340 m tengerszint feletti magasság jellemzi (Jakucs 1985). Az évi átlagos középhőmérséklet az 1973–78 közötti időszakban 9,7°C volt, ami 1979–1994 között 10,0°C-ra emelkedett. Az évi átlagos csapadékmennyiség 682 mm-ről (1973–1978) 510 mm-re csökkent (1979–1996). A legmelegebb hónap a július 20,2°C átlaggal, a leghidegebb pedig a január -1,2°C átlaghőmérséklettel (Antal és mtsai. 1997). A vegetációs időszak általában április közepétől október közepéig tart (Jakucs 1985).



1. ábra. A) A mintaterület pozíciója az egri kistérségben; B) A cserjevizsgálatokra kijelölt "A" negyedhektár elhelyezkedése (Forrás: A) GoogleEarth és B) Jakucs 1985)

Ilyen adottságok mellett klímazonális, homogén cseres-tölgyes erdő (*Quercetum petraeae-cerridis* Soó 1963) jött létre a *Q. petraea* és *Q. cerris*

domináns fafajokkal a lombkoronaszintben. A lombkorona ritkább előfordulású kodomináns fafajai a *Carpinus betulus* L. (közönséges gyertyán), a *Prunus avium* L. (vadcsereesznye) és a *Tilia cordata* Mill. (kislevelű hárs). A cseres-tölgyes állományok gyakran kétszintesek. A felső szintben a fényigényes cser- és kocsánytalan tölgy mellett elegyfajként olykor a *Quercus virgiliana* Ten. (olasz tölgy) is megjelenik. A laza, kevésbé árnyaló alsó, második lombkoronaszintet az *Acer campestre* L. (mezei juhar), a *Sorbus torminalis* L. Crantz (barkócafa), a *Pyrus pyraeaster* L. Burgsd. (vadkörte) és a *T. cordata* alkotja (Jakucs 1985). A Dél-Dunántúlon nagyon jellemző a *Tilia tomentosa* Moench. (ezüst hárs) (Kevey 2008). Mély talaján kialakult aljnövényzetében elsősorban szárazságtűrő és xeromezofil fű- és sásfajok dominálnak, számos kétszikű fajjal (Borhidi 2003).

A síkfőkúti állomány cönológiai összetétele a vizsgálatok kezdetekor és ma is az észak-magyarországi cseres-tölgyesekre jellemző képet mutatja (Jakucs 1967; Papp & Jakucs 1976; Papp 2001). A "Síkfőkút Project" mintaterületén az agyagbemosódásos barna erdőtalaj két altípusa fordul elő, melyek főleg az alapkőzet tekintetében, továbbá az A₁ szint vastagságában és kémhatásában különböznek egymástól (Stefanovits 1985). A vizsgálati terület részletesebb leírása, a geológiai, talajtani, klimatikus és egyéb ökológiai paraméterek jellemzése számos publikációban megtalálható (Jakucs 1978, 1985; Jakucs & Papp 1974; Jakucs et al. 1975). Az erdő fitocönológiai jellemzése Jakucs és munkatársai (1975) munkájában, az erdészeti szempontú faállomány elemzése Majer (1974) közleményében, a cserjeszint első három évtizedét felölelő fiziognómiai struktúra és a 70-es évekbeli fitomassza vizsgálatok Kárász (1975, 1981, 2001) cikkeiben olvashatóak. A részletes klimatológiai vizsgálat Kiss és Berki (1996) elemzésében, a talaj hőmérsékletének és hőháztartásának vizsgálata pedig Vig (1998) publikációjában található meg. Koncz és munkatársai (2011) az

erdő magbank készletét és lágyszárú vegetációját mutatják be tanulmányukban.

Az erdőrészletet a hosszú távú kutatások folyamatosságának biztosítása érdekében 1976-ban országos jelentőségű „kutatási célú természetvédelmi területté” nyilvánították. A terület kezelése és fenntartása a Bükki Nemzeti Park Igazgatóság feladata. A kezdeti 64 hektárról mára a védett terület kiterjedése 27 hektárra csökkent. A vizsgált erdőállomány 110 éves, sarjeredetű erdő, amiben az elmúlt 50 évben nem zajlott erdőművelés. A "Síkfőkút Project" 1995-től a magyarországi LTER (*Long Term Ecological Research*) és az ILTER (*International Long Term Ecological Research*) hálózat tagja (Kovács-Láng et al. 1998). A hálózathoz kapcsolódó kutatások nem egyszerűen hosszú időn át végzett ökológiai vizsgálatokat takarnak, hanem egy kutatási módszertant is, meghatározott követelményekkel és feltételekkel (Kovács-Láng & Fekete 1995; Kovács-Láng et al. 1998).

4.2. Mintavétel és mérési metodika

A cserjeszint felmérését az alaphektár struktúra-vizsgálatokra kijelölt "A" negyedhektárjában, az úgynevezett monitoring négyzetben végeztük (1. ábra) az 1972-ben kialakított módszerrel (Jakucs et al. 1975; Jakucs 1985). Az első felmérésre 1972–73-ban került sor, majd ezt követően 4–5 éves időközönként (1982-83, 1988, 1993, 1997, 2002, 2007 és végül 2012) azonos módszerekkel ismételten megtörtént a cserjeszint felvételezése a vegetációs időszakban. 1978–79-ben nem történt részletesebb felmérés, miután a kutatók úgy ítélték meg, hogy az erdőben nem történt jelentősebb strukturális átrendeződés. A struktúra vizsgálatok minden alkalommal a vegetációs időszakban, döntően június és július hónapokban történtek. Az alaphektár lombkorona- és cserjeszintjének néhány strukturális jellemzőjét az 1. táblázat tartalmazza.

1. táblázat. Az 1972-ben kijelölt 48 m × 48 m-es monitoring ("A") és a 2012-ben kialakított 3 darab 10 m × 10 m-es kontroll mintaterület (A1, A2, A3) néhány tulajdonsága

mintaterület	tengerszint feletti magasság (m)	kitettség	EOV koordináták	élő tölgyfák száma (ha ⁻¹)
"A"	319	délnyugat	N 47° 55.623' E 20° 46.635'	<i>Q. petraea</i> : 205 egyed <i>Q. cerris</i> : 100 egyed
A1	321	északnyugat	N 47° 55.673' E 20° 46.621'	<i>Q. petraea</i> : 200 egyed
A2	314	északkelet	N 47° 55.632' E 20° 46.705'	<i>Q. petraea</i> : 200 egyed <i>Q. cerris</i> : 100 egyed
A3	313	délkelet	N 47° 55.568' E 20° 46.655'	<i>Q. petraea</i> : 200 egyed <i>Q. cerris</i> : 100 egyed

2012-ben a negyedhektáros mintaterületet az erdőben további mintavételi területekkel egészítettük ki. A három darab, 10 m × 10 m-es mintanégyszetet random módon úgy jelöltük ki az erdő eltérő pontjain, hogy kívül essenek az 1 hektáros kutatási alapterületen. A kontroll területek kijelölésére a "Síkfőkút Project" területén került sor, ugyanis a hazai erdészeti tevékenység erőteljes jelenléte miatt az Egererdő Zrt. működési területén belül a mintatölgyesünkhöz hasonló struktúrájú és korú, fajgazdag cserjeszinttel rendelkező erdőt nem találtunk. A három mintában ugyanazokat a vizsgálati módszereket alkalmaztuk, és ugyanazokra a

struktúra adatokra fókuszáltunk. A kontroll területek néhány meghatározó alapadatát ugyancsak az 1. táblázat tartalmazza.

2007-től az alacsony cserjeszintre vonatkozóan új módszert is rendszeresítettünk. Az alacsony cserjefajok mindegyikénél random módon, a denzitásuk arányában adott számú mintacserjét választottunk ki, és ezeknek az egyedeknek megmértük mérőszalaggal a lombvetületét a lombra ráfektetett, két egymásra merőleges mérés alapján. A lombvetületet négyzetcentiméterben adtuk meg, és a kapott eredmények alapján minden fajnál átlagos lombvetületet számoltunk. Az adatok alapján az alacsony cserjeszintre összesített lombvetületet is meghatároztunk.

A 2007-es és a 2012-es komplex felmérések közötti években az alacsony cserjeszintben végzett, évenként megismételt kutatásaink adatai nem tartoznak szorosan a doktori értekezés témájához, ezért azokat itt nem közöljük. A negyedhektárból származó cserje-adatokat vonatkoztattuk 1 hektárra. A negyedhektáros területet 144 darab $4,0\text{ m} \times 4,0\text{ m}$ -es kiségyzetre osztottuk fel zsinórozással, a munka megkönnyítése és a hatékonyabb adatfeldolgozás érdekében. Az összesen 300 m^2 -es kontroll mintáinkat 16 darab $2,5\text{ m} \times 2,5\text{ m}$ -es kiségyzetre tagoltuk.

A lombkoronaszint struktúra felmérésekor, 1972-ben, minden egyes faegyedet egyedi azonosító számmal láttak el, és eredési helyüket térképen rögzítették (Jakucs 1985), így minden egyes fa egészségi állapota és esetleges méretbeli változása nyomon követhető. Fának azokat az egyedeket tekintettük, amelyek törzsátmérője mellmagasságban (1,3 m) elérte vagy meghaladta a 10,0 cm-t (Szwagrzyk 1990; Kárász 2001; Kotroczó et al. 2005).

A pontos fitomassza vizsgálatok érdekében a cserjeszintet alacsony és magas alszintre tagoltuk (Kárász 1975, 1981). Az alacsony cserjeszintbe az 1,0 m-nél alacsonyabb fásszárú egyedeket soroltuk, az 1,0 m-nél

magasabbakat pedig a magas cserjeszintbe (Misik & Kárász 2009). A régebbi felvételezések alkalmával a cserjeszint tagolásánál alkalmazott egyéb kritériumokat – mint a 0,5 m²-es lombvetület és az 1,2 cm-nél nagyobb hajtásvastagság – a gyorsabb és hatékonyabb terepi munka érdekében elhagytuk. Az alacsony cserjeszintben tölgymagoncoknak azokat a tölgyegyedeket tekintettük, amelyek magassága nem haladta meg az 50,0 cm-t. A „domináns fásszárú fajok” kifejezést azokra a magas cserjeszintből kinőtt *A. campestre*, *Acer tataricum* L. (tatárjuhar) és *Cornus mas* L. (húsos som) egyedekre használtuk, amelyek magassága 8,0–13,0 m közé esett. A 13,0 méternél magasabb *A. campestre* egyedeket ugyancsak az alsó lomboronát alkotó egyedekkel együtt tárgyaltuk.

Meghatároztuk a terület fajkészletét, majd megszámláltuk az egyes cserjefajok denzitását minden kiségyzetben. A kapott, negyedhektárra vonatkozó denzitás adatokat a teljes egy hektáros kutatási alapterületre vonatkoztattuk. Az 1972-ben alapított mintaterületünkön minimum 498 (2012), maximum pedig 1394 (1972) egyedet mértünk meg, és így határoztuk meg minden faj átlagos magasságát és hajtásátmérőjét. A magas cserjeszintben élő domináns fásszárú fajoknak és az összes többi faj összes egyedének magasság és hajtásátmérő eloszlására az 1982 és 2012 közötti periódusban box-plot ábrákat készítettünk. A box-plotokon ábrázoltuk a minimum és maximum, a medián értékeket, továbbá a 25,0–75,0% közé eső adatokat. A domináns fásszárú fajok és az *Euonymus verrucosus* Scop. (bibircses kecskerágó) esetében az összes egyednek a felvételezések során mért magasság és átmérő adatait felhasználtuk, hogy a két paraméter közötti esetleges kapcsolat szorosságát megvizsgáljuk. Ezt követően meghatároztuk az egyes fajok eloszlását a kiségyzetekben. Az alacsony cserjék, a magas cserjék és a teljes cserjeszint egyedeinek eloszlási értékeit felhasználva mintázati térképeket készítettünk a kezdeti (1972) és a legutolsó (2012)

adatok felhasználásával. Az elmúlt 40 évben a tölgymagoncok egyedszáma jelentős ingadozásokat mutatott évről-évre, ezért az alacsony cserjeszint mintázati térképein a magoncokat nem vettük figyelembe. Ugyancsak mintázati térképeket készítettünk – hasonló módon – a lombkorona alatt található, alsó lombkoronaszintet alkotó egyedekről az "A" négyzetben az 1988, 1993, 1997 és 2007-es év adatsoraira támaszkodva.

A gyökérvizsgálatok (Kárász 1984a, 1984b) igazolták, hogy az általunk vizsgált erdőben a cserjék egy része policormont képez [különösen az *Euonymus* spp. (kecskerágó) fajok, a *Ligustrum vulgare* L. (fagyal) és a *Cornus sanguinea* L. (veresgyűrű som) hajlamos a sarjképzésre], így a talaj feletti hajtások száma nem azonos az egyedszámmal. A felméréskor a talaj feletti hajtásokat mértük és számoltuk, de – igazodva a régebbi felvételezésekhez – jelen munkában is konzekvensen az egyedszám kifejezést használjuk.

A magas cserjeszintben megmértük minden egyed magasságát 3,0 m-es skálázott farúd segítségével, és a hajtásátmérőjét (talajszint felett 5,0 cm-nél) analóg vagy digitális tolómérővel. A nem szabályos alakú hajtások esetében két egymásra merőleges átmérő mérést végeztünk, és a kapott két eredményt átlagoltuk. Minden magas cserjefajra megállapítottuk az átlagos magasságot és hajtásátmérőt. A hajtásátmérők megoszlása a cserjeszintben az erdőállományok struktúrájának egyik meghatározó és értékes faktora (McElhinny et al. 2005).

Az alsó lombkoronaszintben megnéztük, hogy milyen az egyes egyedek méretkategóriák szerinti megoszlása, illetve ez hogyan alakult az elmúlt évek során. Ehhez az 1993-as, 2007-es és a 2012-es felmérés adatait használtuk fel, és a kapott egyedszámokat 1 hektárra vetítettük. A magas cserjékről lombvetületi kartogramot is készítettünk számos cikkben ismertetett módszerrel (Jakucs 1985; Misik és mtsai. 2007). Az elkészült

kartogram az eredeti felvételezési méretarányban (2,0 cm = 1,0 m) készült, milliméter-papíron (Jakucs et al. 1975). A magas cserjék lombvetületi adatait a 2002-es felmérés óta az Arcview program Spatial Analysis Tools–Calculate Area funkciójával (ESRI, Redmont, USA 1999) értékeltük ki a Debreceni Egyetem segítségével. A 2012-es vizsgálatok lombvetület adatainak feldolgozását és kiértékelését már az Eszterházy Károly Egyetemen, a közben a Földrajz és Környezettudományi Intézet tulajdonába kerülő ArcGis program segítségével végeztük el. Mindkét program során a kézzel rajzolt lombvetület térképeket, a sarokponti gps koordináták alapján, EOY koordináta rendszerbe georeferáltuk. A georeferált szelvényekre felrajzolt lombszélek alapján vektorizáltuk a mintaterületen fellelhető, 1,0 méternél magasabb cserjefajok minden egyedét. Így minden egyes egyedhez társult területi és kerületi adat. A teljes lombfedettséget az összes polygon összevonásából számítottuk ki. A lombátfedéseket 2012-ben az "Intersect" ArcGIS tool segítségével határoztuk meg. A georeferálást, digitalizációt és a térinformatikai műveleteket ArcMap 10.4 térinformatikai szoftver segítségével végeztük el a 2012-es lombvetület adatok kinyeréséhez.

Meghatároztuk a mintanégyszetben élő összes magas cserjeegyed lombvetület kiterjedését, majd ezeknek az adatoknak a birtokában megállapítottuk minden egyes faj átlagos lombvetületét. Először megmértük a mintanégyszet tényleges lombborítását m^2 -ben és az állandó mintaterület százalékában kifejezve. Ténylegesnek tekintettük azt a területet a negyedhektárban, amelyet felülről nézve a magas cserjék a lombjukkal lefedtek. Ezt követte a mintaterületen élő összes cserje egyedre kiszámított lombvetület által alkotott szimplifikált (összes) borítás, ami így 100,0%-nál, tehát a mintanégyszetünk 2304 m^2 -es kiterjedésénél nagyobb is lehetett. Végül, ha két vagy több cserje egymást lombjával fedte, akkor megmértük a kettős vagy többszörös lombborítást. Itt is megállapítottuk az "A" négyzetre

vonatkozó kettős vagy többszörös lomb arányát. Végül meghatároztuk a monitoring négyzet és a 2012-ben alapított kontroll mintaterületek magas cserjeszintjének körlapösszegét az 1,0 méternél magasabb egyedek tolómérővel mért hajtásátmérő értékeinek felhasználásával (BA, m² ha⁻¹).

4.3. Adatfeldolgozás

Az értekezésben a kapott strukturális adatok feldolgozására és a lehetséges összefüggések kiértékelésére három statisztikai módszert: korreláció-analízist, egyutas varianciaanalízist (ANOVA program) és lineáris regressziót alkalmaztunk.

Korreláció analízist használtunk, ha arra kerestük a választ, hogy a vizsgált két strukturális változó függ-e egymástól. Az elemzés eredményeképpen a Pearson-féle korrelációs együtthatót (r) kaptuk meg. Megadtuk az r értéke mellett az összefüggés erősségét kifejező P értéket is. Ezzel a módszerrel határoztuk meg és minősítettük a tölgypusztulás és a cserjeszint bizonyos strukturális jellemzői közti kapcsolatot. A korreláció analízist az alábbi esetekhez használtuk: (1) az átlagos méretek, így a domináns fásszárú fajok átlagos magasságának és hajtásátmérőjének, valamint az összes többi cserjefaj esetében az összesített átlagméretek hosszú távú változásához; (2) a lombkoronaszint denzitása és a cserjeszint lombborítási értékei közötti összefüggéshez; (3) a tölgyek egyedszáma és a cserjeszint domináns fajainak körlapja, illetve a cserjeszint teljes körlapösszege közötti esetleges kapcsolathoz.

Alkalmaztuk munkánkban az egyutas ANOVA programot több minta átlagának összehasonlítására. ANOVA alkalmazásánál megadtuk az F (többszörös determinációs együttható) és P (szignifikancia szint) értéket, valamint még a df -et (szabadsági fok) is. Azt vizsgáltuk, hogy van-e szignifikáns eltérés bizonyos magas és alacsony cserjefajok eloszlása között,

valamint az élő tölgyfák és az egyes cserjeszintek egyedszámai között. Ezzel a módszerrel elemeztük továbbá a Shannon-diverzitást magoncok nélkül, a magas és az alacsony cserjék alkotta szintre vonatkoztatva. Itt azt néztük, hogy a diverzitás mértékét jelző adat szignifikánsan különbözik-e a vizsgált három paraméternél. Ha volt különbség az egyes változók között, akkor a Tukey-féle HSD teszttel adtuk meg az egyes strukturális jellemzők közötti statisztikai összefüggések mértékét.

A lineáris regressziót akkor használtuk, ha egy mintavételi egységen két változót vizsgáltunk (SPSS version 19). Ezt a statisztikai elemzést alkalmaztuk a magas cserjeszint domináns fajai esetében (a domináns fásszárúaknál és az *E. verrucosus*-nál, vagy a további magas cserjefajok értékei által kapott átlag esetén), amikor (1) összehasonlítottuk a monitoring négyzetben mért átlagos magasságukat és az átlagos hajtásátmérőjüket; (2) összehasonlítottuk a körlapösszegüket és az eloszlásukat; (3) összemértük az átlagos lombvetületük és a hajtások átmérője alapján számolt körlapösszegük értékeit. Itt megadtuk az R (korrelációs koefficiens) és R^2 (determinációs koefficiens) értékeket, valamint a P értéket és a slope (az egyenes meredeksége) értékét.

A kapott egyedszám és a borítási adatok alapján 1972 óta az erdő diverzitás értékeit, azaz (1) a Shannon-diverzitást (H) és (2) az egyenletességet (E) is meghatároztuk:

$$(1) \quad H = - \sum p_i \times \ln p_i$$

$$(2) \quad E = H / H_{max} = H / \ln S,$$

ahol p_i az i -edik faj egyedeinek relatív gyakorisága és S a közösség fajszáma. Az egyenletesség képletében a " H_{max} " a maximálisan lehetséges diverzitás (Magurran 1988). A Shannon-diverzitást kétféleképpen számoltuk. Az egyik esetben figyelembe vettük a tölgymagoncok egyedszámát, a másik esetben

pedig nem (a magoncok jelentős, akár évenként jelentkező egyedszám ingadozásai miatt). A „faj-talaj feletti egyedszám” diverzitást külön a magas cserjékre vonatkoztatva is kiértékeltek. A „faj-borítás” diverzitást csak a magas cserjeszintre végeztük el, így itt a magoncok természetesen nem befolyásolták az eredményeket. A 2012-ben felmért kontroll mintáinkban átlagos diverzitást minősítő értékeket állapítottunk meg a három mintanegyzetben kapott adatok alapján.

A szignifikáns kapcsolatokat feltáró statisztikai tesztek alkalmazásánál a következő, a kapcsolat erősségét jelző szinteket adtuk meg: $*P < 0,05$; $**P \leq 0,01$; $***P \leq 0,001$; a $^{n.s.}P \geq 0,05$ esetében nem tártunk fel szignifikáns összefüggést a vizsgált változók között.

5. Eredmények

5.1. Fajösszetétel és fajsám

Az erdő cserjeszintjének fajösszetétele az elmúlt negyven évben lényegében állandó volt. A mérések kezdete (1972) óta összesen 20 fás szárú cserjefajt azonosítottak a mintaterületen. Közülük 15 folyamatosan jelen volt a cserjeszintben. A vizsgálatok kezdetén az erdő cserjeszintjét 16 faj alkotta. A fajösszetétel 1982-ig, az erőteljes tűlgypusztulás kezdetéig nem változott. 1988-ban viszont a *Sorbus domestica* L. (házi berkenye) néhány egyede eltűnt, ugyanakkor három új faj, a *S. torminalis*, a *T. cordata* és a *Ribes uva-crispa* L. (közönséges egres) jelent meg néhány kisméretű egyeddal a mintavételi negyedhektárban, amelyek a *T. cordata* kivételével a következő mintavételezés idejére, 5 év elteltével ismét eltűntek. A *T. cordata* azonban mind a mai napig a cserjeszintet gazdagítja egy nagyméretű – már az alsó lombkoronaszintbe magasodó – és néhány alacsony egyedével. A mintavételi terület kisméreteinek fajgazdagsága a felvételezések során 3 és 11 cserjefaj között mozgott. 2012-ben a további három mintaterület fajösszetétele szignifikánsan nem tért el az "A" negyedhektártól. A *C. betulus* jelent meg egy magas cserje egyeddal, a *Juglans regia* L. (közönséges dió) és a *T. cordata* viszont teljesen hiányzott a cserjeközösségből (1. függelék).

5.2. Egyedszám

A cserjeszint egyedszáma az első 5 éves időszakban gyakorlatilag nem változott, a másodikban 37,0%-os csökkenést, a harmadikban 70,0%-os gyarapodást mutatott, és ezt a továbbiakban is jelentős denzitás ingadozások követték. Egyedszám alapján a leggyakoribb magas cserjék az *A. campestre* és az *E. verrucosus*; 1993-tól a leggyakoribb alacsony cserjék a területen az *E. verrucosus* és a *Q. petraea*. A cserjék többsége az alacsony cserjeszintben élt, és csupán csekély részük alkotta a fényviszonyok alakításában és a

fotoszintézisben sokkal jelentősebb szerepet játszó magas cserjeszintet. Az alacsony és a magas cserjeszint teljes egyedszám aránya 83,5–16,5% és 95,0–5,0% között változott területünkön (az arányokat úgy kaptuk, hogy az adott év alacsony és magas cserjeszintjének egyedszámait osztottuk a teljes egyedszámmal).

A 2012-ben alapított kontroll mintáinkban (A1, A2 és A3 mintanégyzetekben) az "A" negyedhektárral összehasonlítva egy új faj, a *C. betulus* egy darab 1,0 méter fölél nyúló példányát találtuk meg. A kontroll területek cserjeközösségének fajösszetétele lényegesen nem különbözött az alapterületétől; a Síkfőkúti erdőben kis egyedszámmal jelen lévő *J. regia* és *T. cordata* hiányzott mindkét cserjeszintből. Az alacsony és a magas cserjék egyedszám aránya (94,4–5,6%) nem mutatott jelentős eltérést a monitoring négyzet 2012-ben mért 95,0–5,0%-os arányszámától. A 2012-es felmérés alkalmával a megegyező fajok hektáronkénti egyedszáma az ANOVA elemzéssel nem mutatott szignifikáns eltéréseket a három kontroll erdőrészlet cserjeszintjében és a negyedhektáros mintaterületünkön ($F_{1;30} = 0,15^{-3n.s.}$). Ez a megállapítás érvényes az alacsony ($F_{1;30} = 9,09^{-8 n.s.}$) és a magas cserjék ($F_{1;30} = 0,06^{n.s.}$) esetén egyaránt. Egyedül a tölgymagoncok esetén észleltünk nagyobb mértékű denzitás eltéréseket. A kocsánytalan tölgymagoncok hektáronkénti egyedszáma a 2012-ben létrehozott kontroll területek cserjeszintjében összesen 4166 egyed volt; közben ez a szám az alaphektárban elérte a 19248 egyedet.

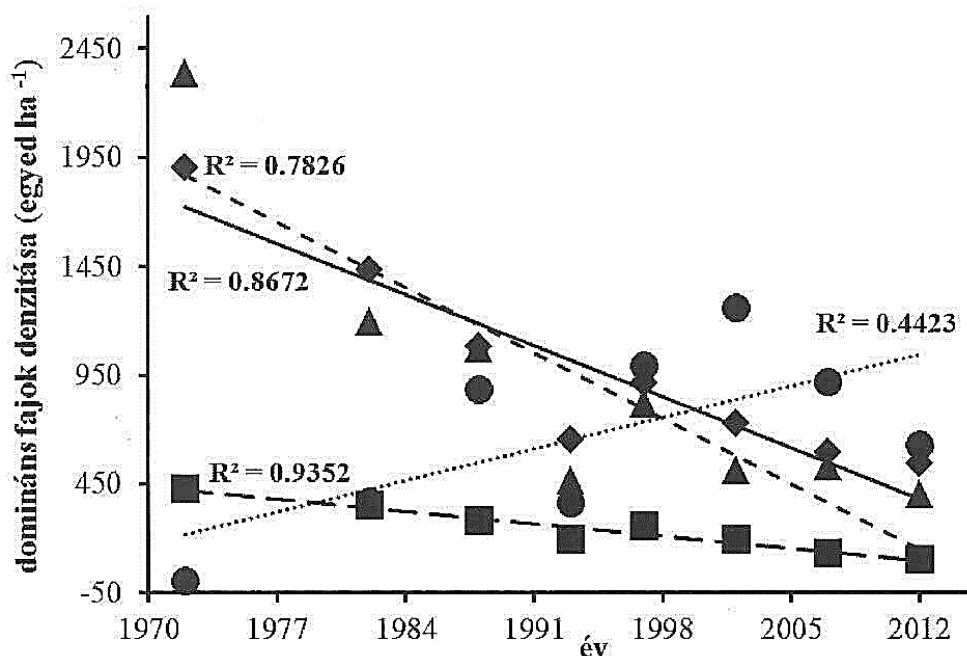
Az alacsony és a magas cserjeszintet alkotó fajok teljes egyedszám aránya az elmúlt négy évtized alatt szignifikánsan nem változott. A Tukey-féle összehasonlító teszt segítségével a monitoring mintaterületen szignifikáns eltérést találtunk az élő tölgyfák száma és a cserjeközösség, valamint a tölgyfák denzitása és az alacsony cserjeszint denzitása között. Ugyanúgy szignifikáns eltérés adódott a magas és az alacsony cserjeszint

összegyedszáma között és a magas és a teljes cserjeszint denzitása között ($F_{3;28} = 20,77^{***}$) (2. táblázat).

2. táblázat. Az egyutas ANOVA és a Tukey-féle HSD teszt eredménye a lombkoronaszint, az alacsony, a magas és a teljes cserjeszint denzitására vonatkozóan. (A szignifikáns különbségek félkövérrel kiemelve.) (Q = vizsgálandó változó; P = szignifikancia szint)

$Q \backslash P$	lombkorona denzitása	alacsony cserjeszint denzitása	magas cserjeszint denzitása
lombkorona denzitása	1	0,0002	0,9983
alacsony cserjeszint denzitása	-	1	0,0002
magas cserjeszint denzitása	-	-	1
cserjeszint denzitása	0,0002	0,9855	0,0002

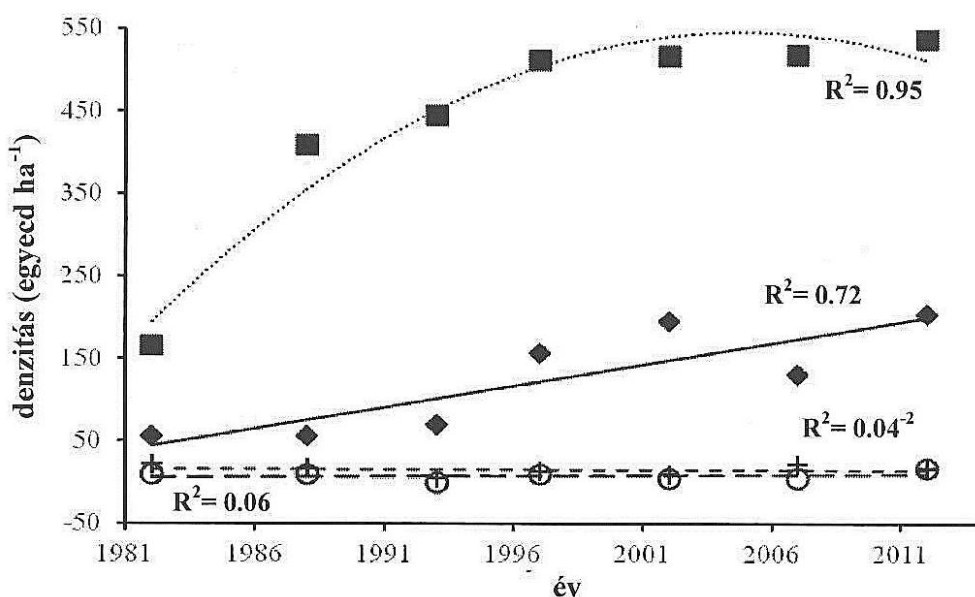
Korreláció-analízis alapján - meglepő módon - pozitív és erősen szignifikáns kapcsolatot kaptunk az élő tölgyfák egyedszáma és az *A. campestre*, *C. mas* ($r = 0,95$ és $0,92$, $F_{1;14} = 7,00-7,40^{**}$) és az *A. tataricum* ($r = 0,88$, $F_{1;14} = 31,40^{**}$) magas cserjefajok denzitása között. Az analízis szignifikáns negatív összefüggést mutatott ki a tölgypusztulás és az *E. verrucosus* magas cserjék denzitása között ($r = 0,79$, $F_{1;14} = 13,92^*$) (2. ábra). Az *E. verrucosus* magas cserjeegyedeinek a 73,0%-a azonban az elmúlt 4 évtizedben soha nem nőtt 2,0 méter fölé.



2. ábra. A domináns fásszárú fajok ($n = 32$) és az *E. verrucosus* denzitás változása 1972 óta a cserjeszintben. (Jelölés: rombusz — *A. campestre*; négyzet — *A. tataricum*; háromszög - - - *C. mas*; kör ••• *E. verrucosus*)

A tölgypusztulás kezdete után kialakuló alsó lombkoronaszintet a cserjeszintből folyamatosan kiemelkedő három faj, az *A. campestre*, a *C. mas* és az *A. tataricum* alkotja. Közöttük az *A. campestre* bizonyult a domináns fajnak, míg a másik kettő kodominánsnak (3. ábra). Ebben az új szintben egyik tölgyfaj egyedét sem találtuk meg. A 2. ábrán feltüntetett fajok először a tölgyfák kidőlése során létrejövő, különböző méretű lékekben erősödtek meg, és hozták létre 8,0-13,0 méter közötti magasságban a kocsánytalan és a csertölgyek alkotta lombkorona alatt az alsó lombszintet. Az élő tölgyfák egyedszáma és az új lombkoronaszintet alkotó fajok összegyedszáma között nem találtunk szignifikáns korrelációt ($r = 0,62^{n.s.}$). Ugyanígy nem jellemezte szignifikáns összefüggés a tölgyek egyedszáma és az új növényi szintben meghatározó *A. campestre*-k denzitása közötti kapcsolatot ($r = 0,68^{n.s.}$). Az új növényi szintet alkotó fajok denzitása jelentősen nőtt 1982 és 2002 között:

egy hektárra vetítve 87-ről 208 egyedre. Ezt követően 2007-ben viszont átmeneti csökkenést tapasztaltunk, miközben nőtt a 13,0 m fölé magasodó *A. campestre*-k denzitása.



3. ábra. Az alsó lombkoronaszintben élő fajok ($n = 21$) és a kipusztult tölgyfák ($n = 7$) egyedszámának változása 1982 és 2012 között. (Jelölés: négyzet $\cdots$ kipusztult *Q. petraea* és *Q. cerris* egyedek; rombusz — *A. campestre*; kör — — *A. tataricum*; plusz - - - *C. mas*)

Az új lombkoronaszint a legnagyobb denzitását 2012-ben érte el (238 egyed 1 hektáron) annak ellenére, hogy az évet (és az azt megelőző évet is) igen száraz vegetációs időszak jellemezte. A 13,0 méternél magasabb *A. campestre* egyedek száma 2007-ben érte el a maximumot 104 egyed/ha denzitás értékkel. Ezt követően jelentősen csökkent az ilyen nagyméretű egyedek száma.

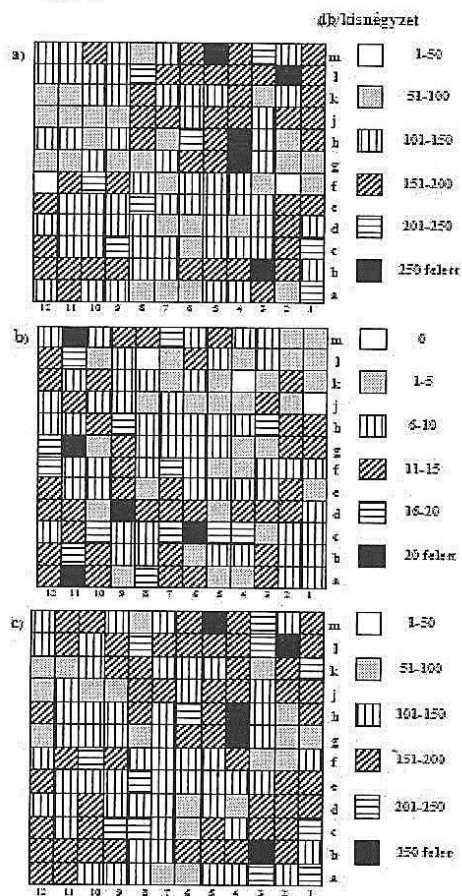
5.3. Eloszlás és mintázat

A cserjeszint egyedeinek eloszlása elsősorban az egyedszám függvényében változik. Szembetűnő azonban az ún. polikormont képező fajok (*Euonymus* spp., *L. vulgare* és *C. sanguinea*) talaj feletti hajtásainak sűrűsödése (ezeknél a fajoknál bizonyos kiségyzetekben jól megfigyelhető az egyedek tömörülése), és ennek következtében az alacsony cserjék diszpergáltságának egyenetlenebbé válása is. A cserjeszint egyedeinek eloszlása által meghatározott mintázatot szemlélteti alszintenként és összesítve a 4. ábra, amelyen a könnyebb áttekinthetőség érdekében az 1972-es és az utolsó, 2012-es felmérés során kapott eloszlásokat ábrázoljuk az alacsony, a magas, továbbá a teljes cserjeszintre vonatkozóan.

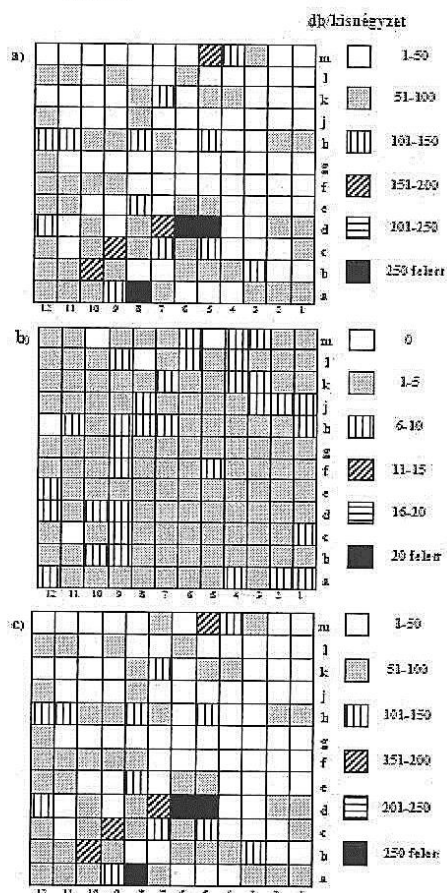
Az utolsó felmérés idejére szignifikánsan lecsökkent a cserjeszint teljes egyedszáma, és ez jól látszik a mintázat-térképeken. A magas cserjeszintben homogénebbé vált az egyedek eloszlása 2012-re, és egyetlen olyan kiségyzetet sem találtunk, ahol 10 vagy több egyed élt volna. Az utolsó felmérés során kapott teljes cserjeközösségre vonatkozó eloszlás-térkép pedig a magas cserjék alacsony denzitása miatt csupán két kiségyzetben tért el az alacsony egyedek eloszlásától.

A korreláció analízissel végzett elemzés szignifikánsan pozitív kapcsolatot mutatott ki a mintanégyzetben a tölgyfák denzitása és az *A. tataricum* ($r = 0,82$, $F_{1;6} = 12,41^*$), a *C. mas* és az *E. verrucosus* ($r = 0,84-0,90$, $F_{1;6} = 14,17-27,00^{**}$) magas cserjék, illetve a *C. sanguinea* ($r = 0,85$, $F_{1;6} = 16,17^{**}$) és a *L. vulgare* ($r = 0,73$, $F_{1;6} = 6,91^*$) alacsony cserjefajok eloszlása között. Az 1,0 m feletti *A. campestre* egyedek eloszlásával azonban a hosszú távú adatsor alapján nem volt szignifikáns az összefüggés ($r = 0,69$, $F_{1;6} = 5,50^{n.s.}$).

1972



2012



4. ábra. A cserjék egyedszámának kisnégyzetek szerinti eloszlása alapján kapott mintázat 1972-ben és 2012-ben az "A" negyedhektárban. (Jelölések: a) alacsony cserjeszint, b) magas cserjeszint, c) teljes cserjeszint)

A kisnégyzetekben a leggyakoribb előfordulású magas cserje az *E. verrucosus* és a *C. mas* volt. Az alacsony cserjeszint legsűrűbb előfordulású faja az *E. verrucosus* és a *L. vulgare* voltak (3. táblázat).

3. táblázat. Néhány meghatározó cserjefaj eloszlása (%-os gyakoriság a kiségyzetekben) a cserjeszintben 1972 és 2012 között.

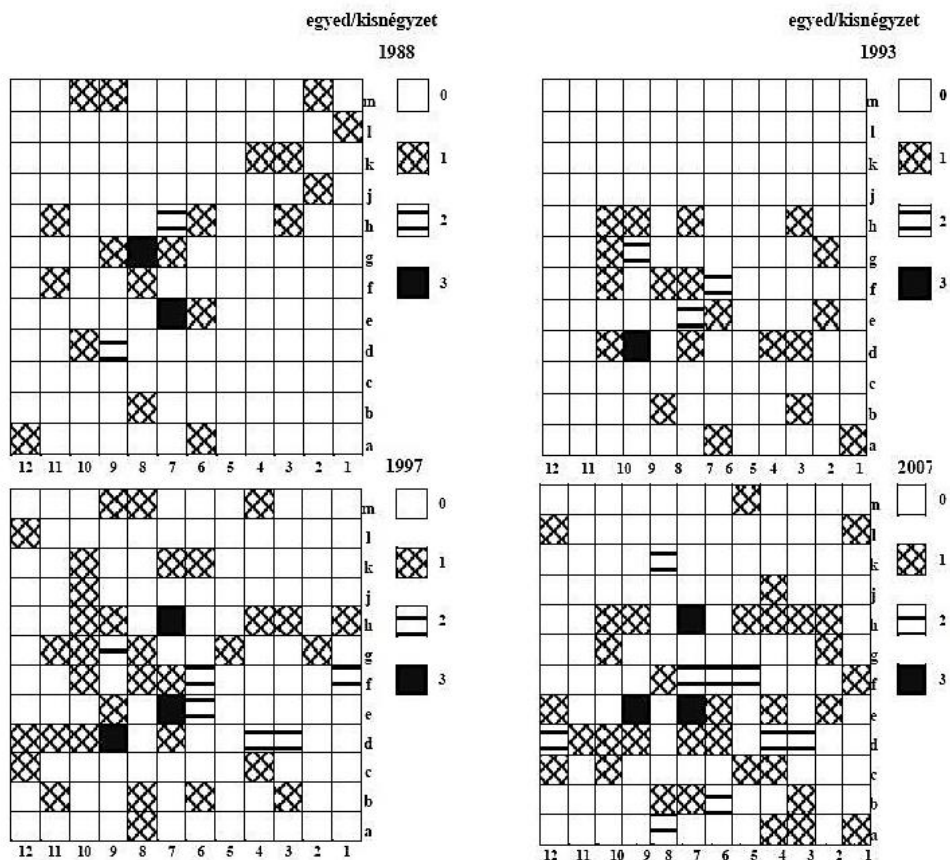
év	1972	1982	1988	1997	2002	2012
<u>magas cserjeszintben (%)</u>						
<i>Acer campestre</i>	61,8	66,7	58,3	60,4	56,9	52,1
<i>Acer tataricum</i>	31,9	27,8	26,4	22,2	20,8	14,6
<i>Cornus mas</i>	70,8	57,6	59,7	55,6	46,5	43,8
<i>Euonymus verrucosus</i>	0,7	36,1	50,7	61,8	61,8	47,2
<u>alacsony cserjeszintben (%)</u>						
<i>Cornus sanguinea</i>	93,1	67,4	72,2	34,0	13,9	18,1
<i>Euonymus europaeus</i>	84,0	51,4	83,3	77,1	2,8	52,8
<i>Euonymus verrucosus</i>	95,1	94,4	96,5	97,9	91,7	91,7
<i>Ligustrum vulgare</i>	97,9	91,0	88,9	80,6	52,1	43,1
<i>Quercus petraea</i>	98,6	16,7	63,2	38,9	41,0	81,9

A *Q. petraea* magoncok eloszlása az egyedszámukhoz hasonlóan jelentős ingadozásokat mutatott: a 144 darab kiségyzetre vetítve 16,7% és 81,9% között mozgott. A tölgypusztulás kezdete előtt a kocsánytalan tölgymagoncok előfordulása az egyes kiségyzetekben még igen magas, 98,6%-os volt. A Tukey-féle összehasonlító elemzés alapján bizonyos magas cserjék eloszlása között szignifikáns eltéréseket kaptunk, ami különösen erős volt a két juharfaj, valamint az *A. tataricum* és a *C. mas* között; valamivel gyengébb az *A. tataricum* és az *E. verrucosus* viszonylatában ($F_{3;28} = 14,45^{***}$) (4. táblázat).

4. táblázat. Az egyutas ANOVA és a Tukey-féle HSD teszt eredménye a magas cserjeszint meghatározó fajainak eloszlására vonatkozóan. (A szignifikáns különbségek félkövérrel kiemelve.) (Q = vizsgálandó változó; P = szignifikancia szint)

Q \ P	<i>Acer campestre</i>	<i>Acer tataricum</i>	<i>Cornus mas</i>	<i>Euonymus verrucosus</i>
<i>Acer campestre</i>	1	0,0002	0,8243	0,0776
<i>Acer tataricum</i>	-	1	0,0002	0,0073
<i>Cornus mas</i>	-	-	1	0,3610

Az 1982 óta kialakult és folyamatosan fejlődő alsó lombkoronát alkotó három faj (*A. campestre*, *A. tataricum* és *C. mas*) csoportosult eloszlást mutat. Az 1988-as felmérés során 29 fa méretű egyedet találtak a negyedhektárban, amiből 18 egyed egy jól körülhatárolható 24 m × 20 m-es területen belül fordult elő. 1993-ra az új szintet alkotó egyedek 65,0%-a már az előző felméréskor észlelthez képest másik kiségyzetben élt. 1997-ben 42 kiségyzetben éltek az alsó lombkoronát alkotó fásszárú fajok, és 9 darab olyan négyzetet találtunk, ahol ezek 2 vagy 3 egyeddel fordultak elő. 2002-ben 43 négyzetben éltek az alsó lombszintet alkotó egyedek, viszont a kiségyzetek 28,0%-ban csak 2 vagy 3 egyeddel fordultak elő. 2007-ig az új lombkoronaszintet alkotó fák eloszlása a mintaterületen viszonylag változatlan maradt, és csupán 14 kiségyzetben jelentek meg új egyedek vagy az alsó lombkoronánál magasabbra nöövő *A. campestre*-k, amelyek magassága már megközelítette a felső lombkoronaszintet alkotó tölgyekét. Az új, 8,0 és 13,0 m közötti lombkoronát alkotó fák eloszlása a mintaterületen viszonylag stabil maradt. Jól kirajzolódik, hogy 2007-re a nagyméretű egyedek elsősorban a mintaterület alsó (keleti kitettséggű) soraiban fejlődtek (5. ábra).

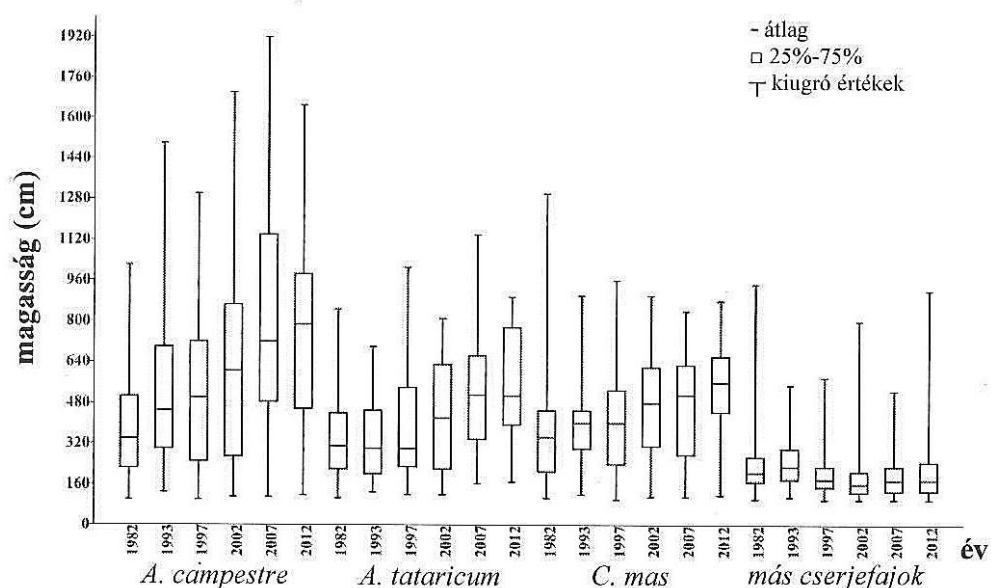


5. ábra. Az alsó lombkoronát alkotó egyedek kiségyzetek szerinti eloszlása alapján kapott mintázat az "A" negyedhektárban 1988 és 2007 között

5.4. Magasság és hajtásátmérő

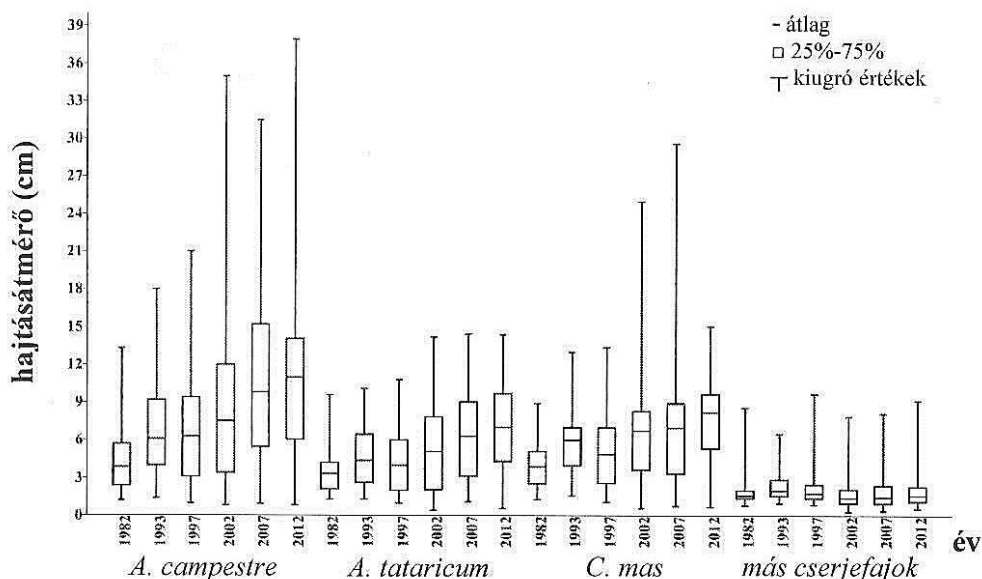
A lombkoronát alkotó fajok 1979–80-ban megindult pusztulása után a cserjeszintben bizonyos fajok mérete jelentékenyen megváltozott. Korreláció analízissel megállapítottuk, hogy a mintanégyzetben a domináns fásszárúak átlagos magassága és hajtásvastagsága 1972 óta szignifikánsan emelkedett ($r_{1;5} = 0,73-0,86^*$). Ez alól csak az *A. tataricum* egyedeknél mért átlagmagasság változás volt kivétel ($r_{1;5} = 0,84^{n.s.}$). Kutatásaink nem állapítottak meg szignifikáns eltérést a cserjeszint többi faja által együtt

alkotott átlagos méretek változásában ($r_{1;5} = 0,37^{n.s.}$ a magasság és $r_{1;5} = 0,69^{n.s.}$ a hajtásátmérő esetén) (6. és 7. ábra).



6. ábra. A domináns fásszárú cserjefajok ($n = 18$) és az összes többi cserjefaj ($n = 6$) egyedeinek magasság-eloszlása a magas cserjeszintben 1982 és 2012 között

A többi faj átlagos magassága a magas cserjeszintben 1,5 m-ről 2,4 m-re emelkedett 1997-ig; ezt követően ismét csökkenést tapasztaltunk. Ezeknek a fajoknak az átlagos magassága 2012-ben 1,8 m volt. A többi cserjefajnál mért hajtásátmérő átlagos értéke 1,5 cm-ről 2,9 cm-re nőtt; 1997 óta viszont ugyancsak csökkentek az átlagértékek. Az utolsó felmérésnél az átlagos hajtásátmérő 1,9 cm volt.

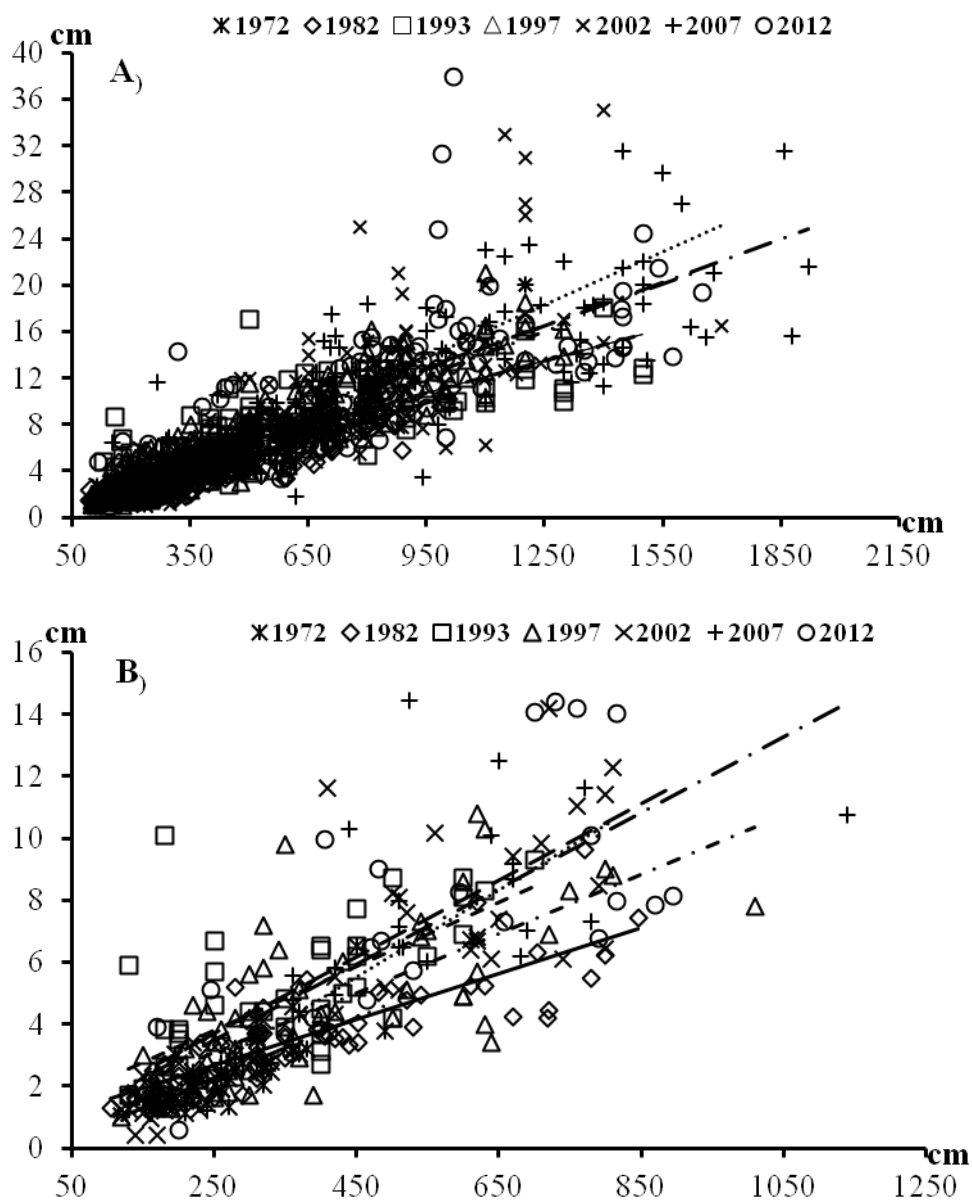


7. ábra. A domináns fásszárú cserjefajok ($n = 18$) és az összes többi cserjefaj ($n = 6$) egyedeinek hajtásátmérő-eloszlása a magas cserjeszintben 1982 és 2012 között

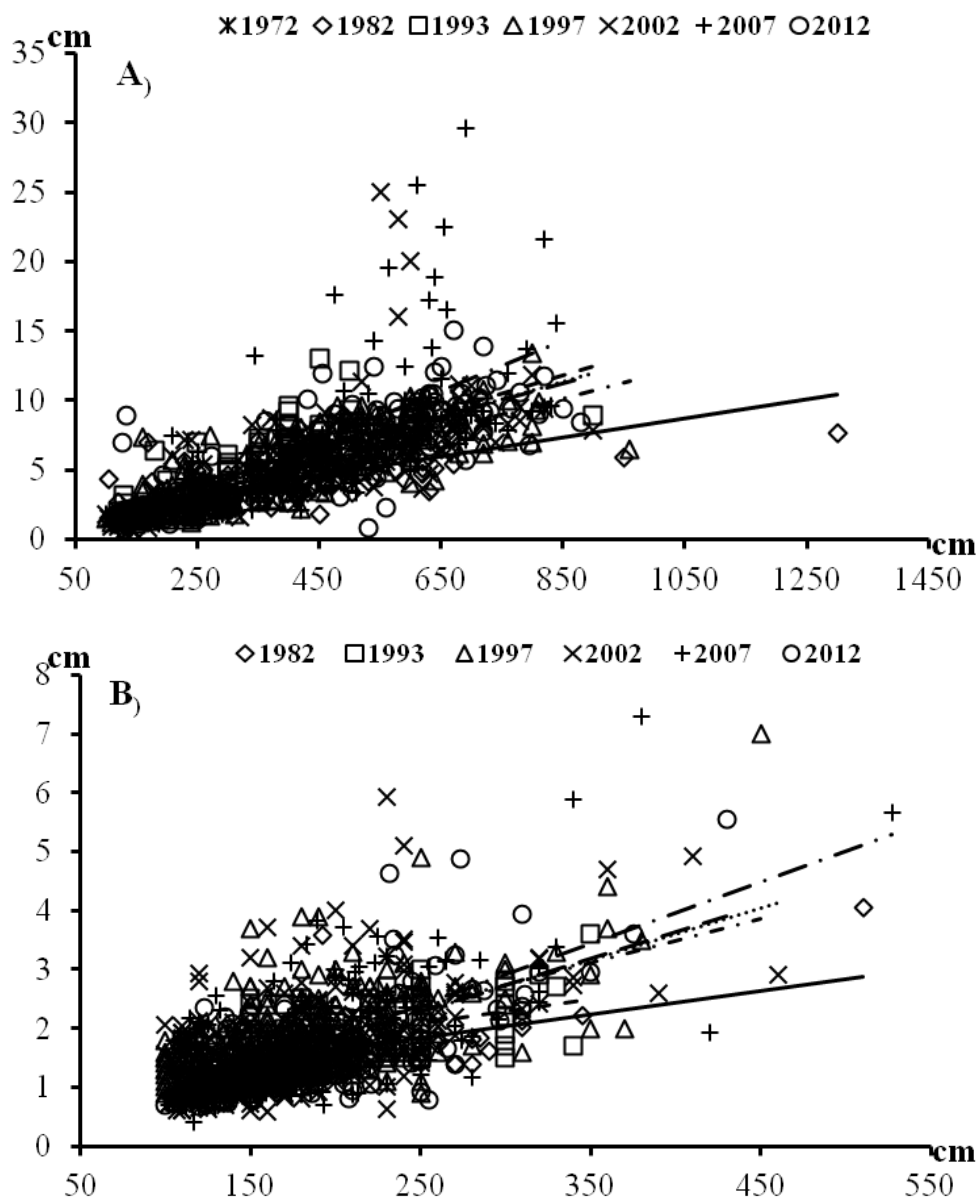
Lineáris regresszióval erősen szignifikáns összefüggést számoltunk az "A" négyzetben élő *A. campestre* és *A. tataricum* egyedek magassága és hajtásátmérője között ($P \leq 0,001$) az 1972–2012 közötti időszakban. Kissé gyengébb volt a statisztikai kapcsolat a *C. mas* és az *E. verrucosus* egyedek magasság és átmérő adatai viszonylatában ($P \leq 0,001$) (8. és 9. ábra). Az összefüggés további, részletesebb statisztikai adatait az 5. táblázat tartalmazza. A táblázat adataiból kiolvasható, hogy az inkább fa méretű, illetve a tipikusan törzsre és lombkoronára tagolható fajok (juharok) esetében szorosabb az összefüggés a magasság és az átmérő adatok között, mint a tipikusan cserje habitussal rendelkező *C. mas* és *E. verrucosus* fajoknál.

Az új mintaterületeken 2012-ben a cserjefajok átlagos méretei nem különböztek szignifikánsan az "A" negyedhektár átlagos cserjeméreteitől. ANOVA elemzéssel az alábbi eredményeket kaptuk: az átlagmagasságnál

$F_{1;14} = 0,20^{n.s.}$, az átlagos hajtásátmérőnél $F_{1;14} = 0,75^{n.s.}$. A magas cserjeszintben $2,7 \pm 1,8$ m-es átlagos magasságot (a monitoring mintaterületen $3,5 \pm 2,4$ m és $4,3 \pm 3,7$ cm átlagokat mértünk) és $2,6 \pm 2,3$ cm-es átlagos hajtásátmérőt regisztráltunk. A legnagyobb magas cserje itt is az *A. campestre* volt $6,3 \pm 3,9$ m átlagos magassággal és $7,1 \pm 4,9$ cm hajtásátmérővel, őt követte a *C. mas* $6,2 \pm 0,9$ méterrel és $7,0 \pm 1,7$ centiméterrel. A legnagyobb mértékű, negatív méretbeli eltérést az *A. tataricum* egyedeinél tapasztaltuk: $2,8 \pm 1,4$ m átlagos magasságot és $2,2 \pm 1,6$ cm hajtásátmérőt mértünk az új mintaterületeinken.



8. ábra. Az *A. campestre* (n = 54–330 között) (A) és az *A. tataricum* (n = 24–81 között) (B) egyedeinek magasság és hajtásátmérő kapcsolata a mintaterületen 1972 és 2012 közötti adatsorok alapján



9. ábra. A *C. mas* (n = 41–276 között) (A) és az *E. verrucosus* (n = 84–290 között) (B) egyedeinek magasság és hajtásátmérő kapcsolata a mintaterületen 1972 és 2012, illetve 1982 és 2012 közötti adatsorok alapján

5. táblázat. A lineáris regresszió eredménye a cserjeszint meghatározó fajainak magasság és hajtásátmérő kapcsolatához 1972–2012 között. (R = korrelációs koefficiens; R^2 = determinációs koefficiens; F = többszörös determinációs együttható; df = szabadsági fok)

	R	R^2	F	df	meredekség
<i>Acer campestre</i>					
1972	0,82	0,68	108,03	1;52	62,18
1982	0,90	0,80	787,20	1;193	79,85
1993	0,79	0,63	254,20	1;149	68,19
1997	0,90	0,82	921,53	1;205	64,46
2002	0,82	0,67	326,75	1;158	44,37
2007	0,83	0,69	297,35	1;131	55,73
2012	0,75	0,56	158,57	1;123	46,84
<i>Acer tataricum</i>					
1972	0,79	0,62	64,06	1;39	64,01
1982	0,84	0,70	158,58	1;69	94,28
1993	0,68	0,46	36,21	1;43	44,21
1997	0,75	0,56	71,10	1;57	58,02
2002	0,87	0,75	130,02	1;43	53,71
2007	0,76	0,57	34,64	1;26	46,83
2012	0,72	0,52	23,52	1;22	41,81
<i>Cornus mas</i>					
1972	0,81	0,66	75,57	1;39	68,49
1982	0,72	0,52	166,76	1;153	76,67
1993	0,71	0,51	108,49	1;106	38,67
1997	0,80	0,64	343,90	1;191	56,42
2002	0,63	0,40	75,35	1;115	31,42
2007	0,68	0,47	99,41	1;114	25,85
2012	0,68	0,46	78,91	1;91	38,87
<i>Euonymus verrucosus</i> *					
1982	0,54	0,29	35,41	1;88	72,46
1993	0,47	0,22	23,53	1;82	55,36
1997	0,57	0,33	110,24	1;224	43,95
2002	0,61	0,37	166,26	1;288	41,48
2007	0,68	0,46	173,49	1;207	43,61
2012	0,68	0,46	122,48	1;143	51,26

*1972-ben csupán 1 darab *E. verrucosus* egyed élt a mintaterület magas cserjeszintjében.

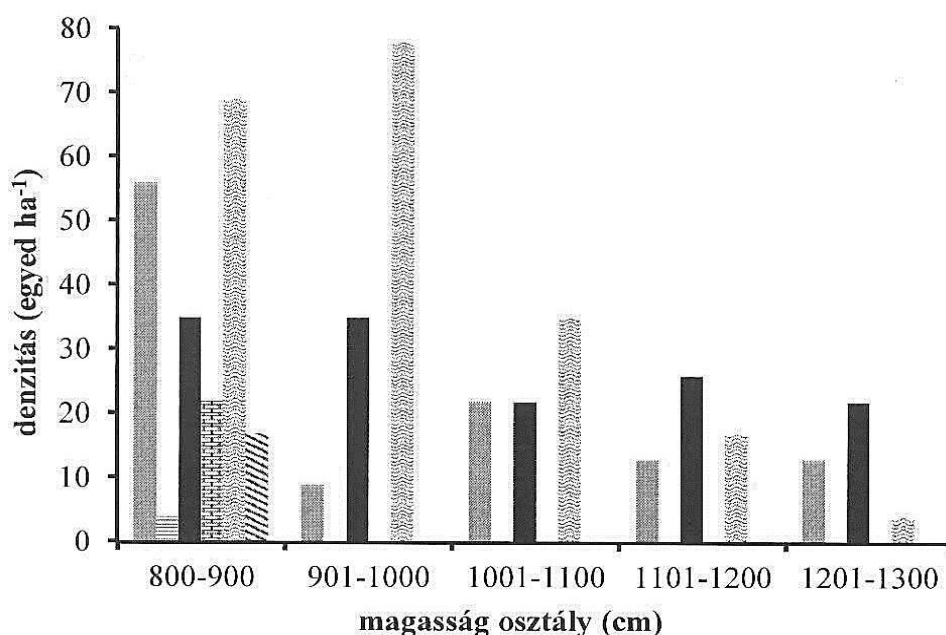
A tölgypusztulás megindulása előtt az erdőben csak lombkoronaszintet, cserjeszintet (alacsony és magas cserjékkel) és lágyszárú szintet lehetett elkülöníteni. A pusztulás előtt a legnagyobb cserjeegyed egy *A. campestre* volt 4,9 m-es magassággal, 1982 óta viszont az új lombkoronaszint létrejöttével és megerősödésével egyre több 8,0–13,0 m magas egyedet találtunk. A cserjeszintbe jutó nagyobb mennyiségű fényt a két juharfaj és a *C. mas* jól kiaknázta, így ezek a fajok az elmúlt évtizedekben jelentős és gyors ütemű növekedésnek indultak. A legnagyobb méretű magasság- és átmérő-növekedést ezeknél a fajoknál közvetlenül a tölgypusztulás kezdete utáni években tapasztaltuk. 1993 és 2012 között átlagméretük lényegében beállt egy átlagosan 9,0 m-es magasság és 12,0 cm-es átmérő szintre (2. függelék).

Az új lombkoronát alkotó domináns fajok átlagos magassága ($r = 0,18^{n.s.}$ *A. campestre*; $r = 0,38^{n.s.}$ *A. tataricum*) és átlagos törzsátmérője ($r = 0,75^{n.s.}$ *A. campestre*; $r = 0,85^{n.s.}$ *A. tataricum*; $r = 0,16^{n.s.}$ *C. mas*) 1993-tól nem változott szignifikánsan a tölgyek denzitásának függvényében. Ellenben a *C. mas* átlagos magassága ($r = 0,89^*$) korrelált a tölgyek egyedszámával. Az *Acer* fajoknál a 2012. évi felmérés során mért kismértékű méretcsökkenés nem jellemezte a *C. mas* egyedeit. A 13,0 méternél magasabb *A. campestre* egyedeknél 2002 és 2007 közötti időszakban kismértékű átlagméret növekedést tapasztaltunk, az utolsó 5 évben viszont kismértékű csökkenést észleltünk.

Az utóbbi évtizedekben – hasonlóan a tölgypusztulás előtti időszakhoz, amikor 4,9 méterrel egy *A. campestre* volt a legtermetesebb egyed a cserjeszintben – a legmagasabb és a legvastagabb törzsű egyed egyaránt egy-egy *A. campestre* volt. 2002-ben a legmagasabb *A. campestre* 17,0 méteresre nyúlt, míg a legvastagabb törzsű egy másik egyed volt 35,0 cm-rel. A legutolsó vizsgálat során a legtermetesebb egyed 16,5 m magas

volt, és egy 10,0 méter alatti egyed volt a legvastkosabb törzsű 31,3 cm-rel. A 10 évvel ezelőtt a legnagyobb hajtásátmérővel rendelkező egyed kiszáradt.

A kontroll mintanegyzetekben az alsó lombkoronát csak az *A. campestre* megtermett egyedei alkották; egyetlenegy *C. mas* egyed közelítette meg ennek a szintnek a határát 7,9 m-es magassággal és 10,5 cm-es törzsátmérővel. Egy hektáron 267 juhar egyedet találtunk, és ezek átlagos magassága elérte a $9,7 \pm 1,0$ métert, az átlagos törzsátmérő pedig a $11,0 \pm 2,8$ centimétert.

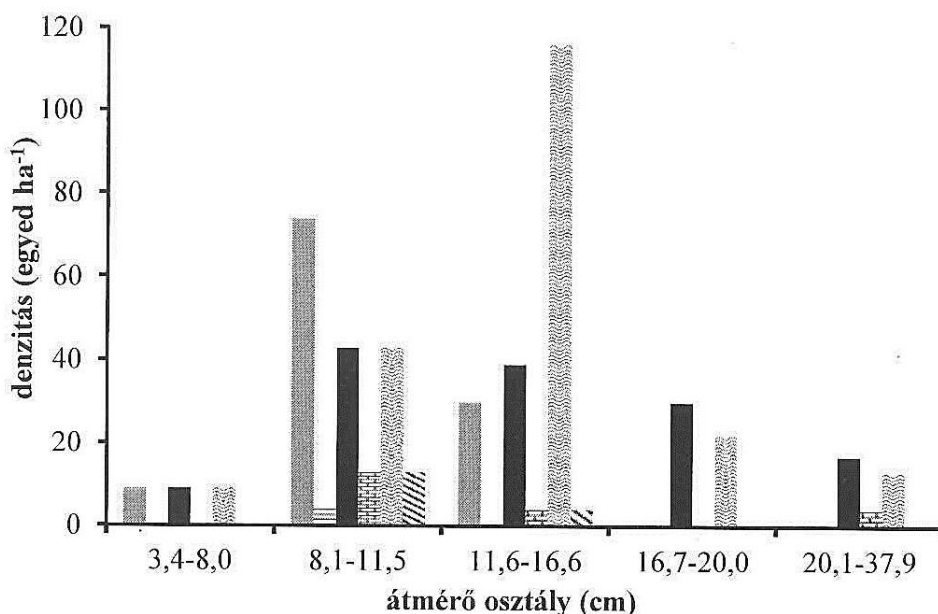


10. ábra. Az alsó lombkoronaszintet alkotó *A. campestre* és *C. mas* egyedek magasság szerinti megoszlása 1 hektáron. (Jelölés: szürke = *A. campestre* 1993-ban; fekete = *A. campestre* 2007-ben; hullámos = *A. campestre* 2012-ben; vízszintes vonal = *C. mas* 1993-ban; téglal = *C. mas* 2007-ben; ferde vonal = *C. mas* 2012-ben)

A 10. ábrán az alsó lombkoronaszintet alkotó *A. campestre* és *C. mas* egyedek magasság szerinti megoszlását tüntettük fel. A 1993, 2007 és 2012

adatait megvizsgálva a magassági osztályok közül ebben a lombkoronaszintben a 800–900 cm közötti tartományban találjuk a legtöbb *A. campestre* és *C. mas* egyedet. A legnagyobb denzitást viszont a 2012-es vizsgálat során a 900–1000 cm magasságban élő *A. campesre*-knél észleltük 78 egyeddel egy hektáron.

A törzsátmérő megoszlások (11. ábra) alapján kijelenthető, hogy az új szintet alkotó egyedek többsége (77,0%-a) a középső mérettartományokba (8,1–11,5 cm és 11,6–16,6 cm) esik. Különösen igaz ez a megállapítás a *C. mas* egyedeire. E fajból a legtöbb egyedet 2012-ben találtuk, amikor 116 egyed élt egy hektáron a 11,6 és 16,6 cm közötti hajtásátmérő tartományban.



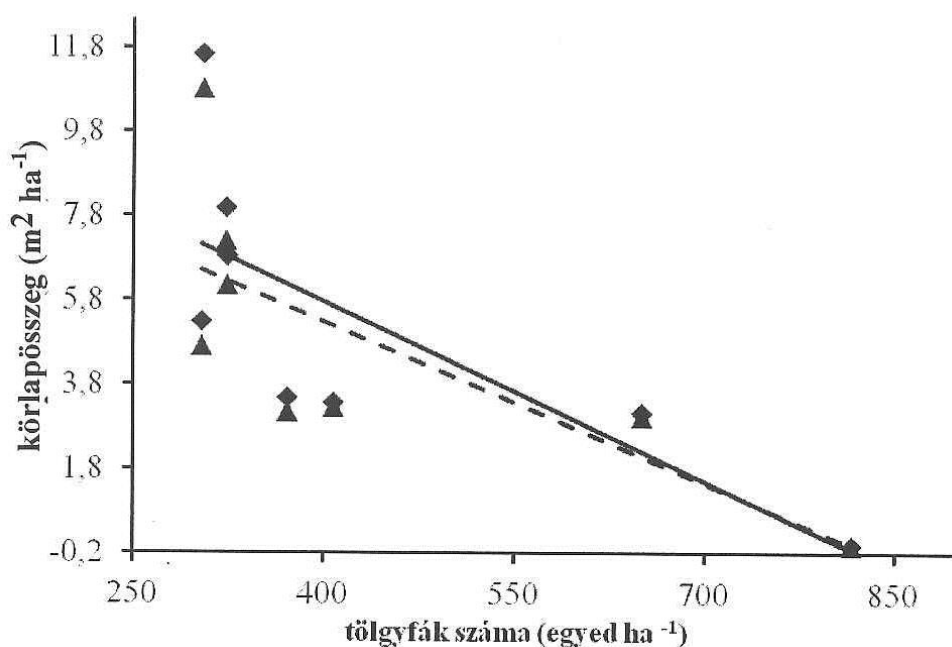
11. ábra. Az alsó lombkoronaszintet alkotó *A. campestre* és *C. mas* egyedek átmérő szerinti megoszlása 1 hektáron. (Jelölés: szürke = *A. campestre* 1993-ban; fekete = *A. campestre* 2007-ben; hullámos = *A. campestre* 2012-ben; vízszintes vonal = *C. mas* 1993-ban; téglá = *C. mas* 2007-ben; ferde vonal = *C. mas* 2012-ben)

5.5. Körlapösszeg

A 12. ábra mutatja a korreláció analízissel megállapított szignifikáns kapcsolatot a tölgypusztulás és a magas cserjeszint, illetve a domináns fásszárúak teljes körlapösszege között ($r = 0,76^*$, $r = 0,74^*$). A cserjeszint teljes körlapösszege a mérések kezdetén csupán $0,005 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ volt. Azonban a tölgypusztulás kezdete után, már 1982-ben jelentős emelkedést tapasztaltunk, és ez a tendencia folytatódott a továbbiakban is. A cserjeszint maximális körlapösszegét az utolsó felmérés során mértük, amikor már meghaladta a hektáronkénti $11,5 \text{ m}^2$ -t. A magas cserjeszintben és a domináns fajok esetében is az utolsó felmérésnél mértük a maximális körlapösszeget. Az *Acer* spp. és a *C. mas* összeadott körlapösszegének aránya minden vizsgálat alkalmával a cserjeközösség teljes körlapterületének minimum 89,0%-a volt, és közvetlenül a tölgypusztulás kezdete után volt a legmagasabb. Erősen szignifikáns differenciát kaptunk a cserjeszint egyes fajainak a körlapösszegei között ($F_{5,36} = 11,50^{***}$) (6. táblázat).

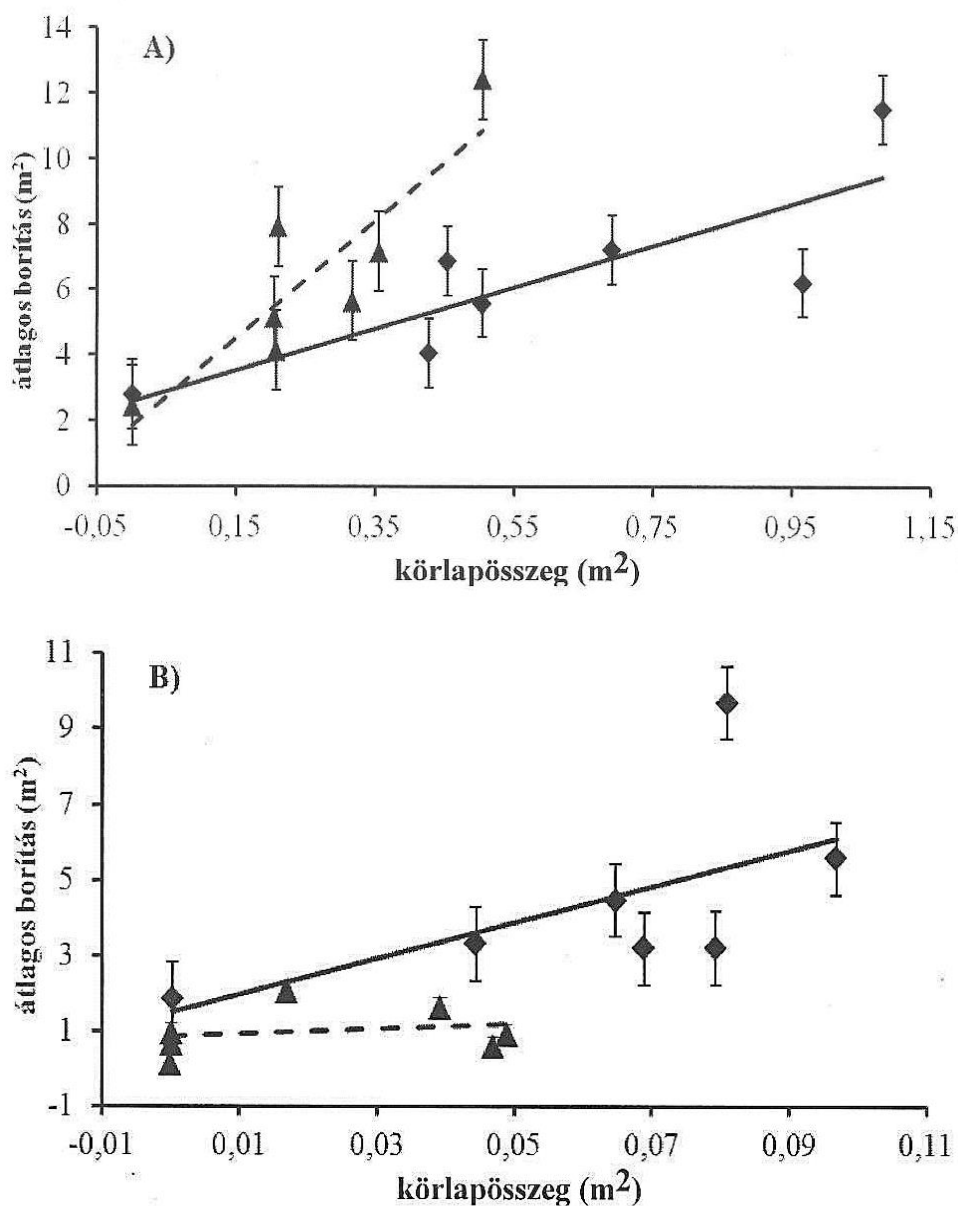
6. táblázat. Az egyutas ANOVA és a Tukey-féle HSD teszt eredménye a magas cserjeszint meghatározó fajainak és a többi faj körlapösszegére vonatkozóan. (A szignifikáns különbségek félkövérrel kiemelve.) (Q = vizsgálandó változó; P = szignifikancia szint)

$\begin{matrix} P \\ Q \end{matrix}$	<i>Acer</i> <i>campestre</i>	<i>Acer</i> <i>tataricum</i>	<i>Cornus</i> <i>mas</i>	<i>Euonymus</i> <i>verrucosus</i>	más fajok
<i>Acer campestre</i>	1	0,0256	0,3248	0,0134	0,0364
<i>Acer tataricum</i>	-	1	0,8268	0,9999	1,0000
<i>Cornus mas</i>	-	-	1	0,6865	0,8895
<i>Euonymus verrucosus</i>	-	-	-	1	0,9987



12. ábra. Az élő tölgyfák denzitása és a magas cserjeszint körlepősszege közötti kapcsolat 1972 és 2012 között. Korreláció: — a magas cserjeszint körlepősszege ($r = 0.76^*$) ($n = 8$); - - - a domináns fásszárú fajok körlepősszege ($r = 0.74^*$) ($n = 8$). (Jelölés: háromszög – a magas cserjeszint körlepősszege; rombusz – a domináns fásszárú fajok teljes körlepősszege)

A lineáris regresszió pozitív szignifikáns kapcsolatot igazolt az *A. campestre* és a *C. mas* körlepősszege és lombborítása között ($r = 0.83^*$, $F_{1;5} = 11.27$ az *A. campestre*; $r = 0.87^*$, $F_{1;5} = 15.93$ a *C. mas*). Ugyanezzel a statisztikai módszerrel nem állapítottunk meg szignifikáns összefüggést az *A. tataricum* és az *E. verrucosus* esetében a körlepősszegük és a lombméretük között ($r = 0.59^{n.s.}$, $F_{1;5} = 2.60$ az *A. tataricum*; $r = 0.24^{n.s.}$, $F_{1;5} = 0.29$ az *E. verrucosus*) az elmúlt 3 évtizedben (13. ábra).



13. ábra. A cserjeszint meghatározó fajainak átlagos lombvetülete ($n = 7$) és körlapösszege ($n = 7$) (átlag $\pm$ S.E.) közötti összefüggés az 1972-2007 közötti időszakban. Korreláció: (A) — *A. campestre* ($r = 0,83^*$, $R^2 = 0,69$); - - - *C. mas* ($r = 0,87^*$, $R^2 = 0,76$); (B) — *A. tataricum* ($r = 0,58^{n.s.}$, $R^2 = 0,34$); - - - *E. verrucosus* ($r = 0,23^{n.s.}$, $R^2 = 0,06$). (Jelölés: (A) négyzet - *A. campestre*; háromszög - *C. mas*; (B) négyzet - *A. tataricum*; háromszög - *E. verrucosus*)

5.6. Lombborítás

A tölgyek egyedszáma az elmúlt évtizedek felmérései alapján nem korrelált a cserjeszint lombborítás arányával ($r = 0,30^{n.s.}$). Az első vizsgálatától 1988-ig jelentős mértékben emelkedett a borítás mértéke. Ezt követően azonban a 2007-es felmérésig nem mutatható ki egyértelmű, statisztikailag is értékelhető tendencia a cserjeközösség lombborítás változásában. A 2012-es adatok feldolgozása alapján – és a terepi tapasztalatok szerint is – a meghatározó cserjefajok átlagos lombvetülete a szárazságnak köszönhetően csökkent. Ez határozottan megmutatkozott a negyedhektár cserjeborítottságában, a kettős- és többszörös borítás értékében, valamint az összes cserjeegyed alkotta teljes borításban is. Mindegyik érték a mérések kezdete óta 2012-ben bizonyult a legkisebbnek 61,5%, 13,1% és 77,0%-al. A kutatás során nem állapítottunk meg szignifikáns eltérést a tölgyek denzitása és a kettős és többszörös, illetve a szimplifikált cserjeborítás között ($r = 0,33^{n.s.}$, illetve $r = 0,44^{n.s.}$). A vizsgálatok első évtizedében a kettős és többszörös borítás 13,8%-ról 56,3%-ra emelkedett, a további felmérések adatai viszont már nem jeleztek határozott irányú változást.

A további fapusztulással kieső lombfelület a későbbiekben a cserjeszint színtezettségének bonyolódásával pótlódott, azaz egyre nagyobb területen jelent meg a kettős, háromszoros, sőt még a többszörös lombborítás is. A szimplifikált cserjelomb-borítás 1972-ben csupán 80,0%-os, 1988-ban viszont már 150,0%-os volt. Az összes cserjeborítás 2007-ben volt a legmagasabb 172,5%-al. A cserjeszint tényleges borításának átlaga az elmúlt 40 évben az "A" negyedhektár 75,6%-a volt, míg a kettős- és többes borítás átlaga 37,9%, az összes cserjeborítás átlaga 122,9%-nak adódott (7. táblázat).

7. táblázat. A cserjeszint borítási viszonyainak alakulása az élő tölgyek denzitásának ismeretében 1972 és 2012 között.

év	élő tölgyfák száma (egyed ha ⁻¹)	tényleges borítás (%)	kettős és többszörös borítás (%)	szimplifikált borítás (%)
1972	816	66,41	13,78	80,19
1982	651	85,25	56,28	141,53
1988	408	84,16	54,12	150,33
1993	372	74,00	54,01	113,31
1997	304	79,50	41,50	142,35
2002	324	67,50	23,79	106,52
2007	323	86,16	46,80	172,49
2012	305	61,48	13,11	76,83
átlag ± S.D.				
		75,56±9,60	37,92±18,31	122,94±34,32

A tölgypusztulás kezdete után a domináns fásszárú fajok, így az *A. campestre*, az *A. tataricum* és a *C. mas* átlagos borítása gyors növekedésnek indult a cserjeszintben. A legnagyobb mértékű emelkedést a 2002–2007 közötti 5 éves periódusban mértük az *A. campestre* és a *C. mas* egyedeinél. Az *A. tataricum* átlagos lombborítása valamivel kisebb mértékben nőtt, de már a tölgypusztulás kezdete előtt is kisebb átlagos lombbal rendelkezett. Az utolsó, 2012-es felmérés során jelentősen visszaesett a cserjeszint meghatározó fajainak az átlagos lombvetülete; az *A. tataricum* egyedeké több mint 50,0%-os mértékben. Csupán az *E. verrucosus* egyedeinél tapasztaltunk kismértékű lombborítás növekedést (8. táblázat).

8. táblázat. A magas cserjeszint meghatározó fajainak és a többi faj átlagos lombvetülete 1972 és 2012 között.

év	átlagos lombvetület (m ² ± S.D.)				
	<i>Acer campestre</i>	<i>Acer tataricum</i>	<i>Cornus mas</i>	<i>Euonymus verrucosus</i>	más fajok átlaga
1972	2,79±1,49	1,87±1,08	2,45±1,30	-*	0,95±0,35
1982	4,06±3,62	3,19±2,70	4,14±3,40	0,65±0,48	1,91±0,43
1988	5,60±6,32	3,32±2,95	5,21±4,29	0,96±0,80	2,21±2,96
1993	6,88±5,06	4,47±2,37	7,93±5,17	2,08±1,25	2,84±1,22
1997	7,23±7,17	3,20±2,93	5,66±5,09	0,92±0,80	2,46±3,91
2002	6,22±5,95	5,58±5,08	7,18±5,79	0,61±0,94	1,24±1,00
2007	11,54±9,75	9,71±6,97	12,44±9,20	1,04±1,57	4,26±7,37
2012	6,12±6,10	4,29±3,24	6,39±4,52	1,06±1,15	1,64±2,37

*1972-ben nem élt *E. verrucosus* egyed a magas cserjeszintben.

A korreláció alapján a tölgypusztulást követően az *A. campestre* lombja szignifikánsan emelkedett ($r = 0,77^*$); adataink viszont nem állapítottak meg korrelációt a tölgyek egyedszáma és a cserjeszint további meghatározó fajainak átlagos borítása között (*A. tataricum*: $r = 0,58^{n.s.}$; *C. mas*: $r = 0,71^{n.s.}$; *E. verrucosus*: $r = 0,24^{n.s.}$), noha a két előbbi faj esetében az átlagos lombvetület 40 év alatt jelentősen nőtt. Két évtizeden át a cserjeszint további fajainak az átlagos lombja 1,0 m²-ről 2,8 m²-re nőtt, később pedig fluktuált 1,2 m² és 4,3 m² között (8. táblázat). ANOVA analízissel szignifikáns differenciát kaptunk a cserjeszint bizonyos fajainak átlagos borításai között ($F_{4;35} = 10,67^{***}$) (9. táblázat).

9. táblázat. Az egyutas ANOVA és a Tukey-féle HSD teszt eredménye a magas cserjeszint meghatározó fajainak és az egyéb fajok átlagos lombborítására vonatkozóan. (A szignifikáns különbségek félkövérrel kiemelték.) (Q = vizsgálandó változó; P = szignifikancia szint)

Q \ P	<i>Acer campestre</i>	<i>Acer tataricum</i>	<i>Cornus mas</i>	<i>Euonymus verrucosus</i>	más fajok
<i>Acer campestre</i>	1	0,4245	1,0000	0,0003	0,0041
<i>Acer tataricum</i>	-	1	0,3617	0,0168	0,2316
<i>Cornus mas</i>	-	-	1	0,0002	0,0030
<i>Euonymus verrucosus</i>	-	-	-	1	0,9409

Negatív korrelációt találtunk a tölgyfák denzitása és az újonnan kialakult alsó lombkorona borítása között (3. függelék). Az új szint teljes lombborítása 1997-ben volt a legmagasabb 969,9 m²-es értékkel. Az új lombkoronában mind a három faj, így az *A. campestre* ($r = 0,85^*$), a *C. mas* ($r = 0,71^{n.s.}$) és az *A. tataricum* ($r = 0,54^{n.s.}$) átlagborítása nőtt a fapusztulás után, a tölgyek egyedszámával viszont csak az *A. campestre* borítása változott szignifikánsan. A magassági adatokkal szemben a borítás egyértelműen a *C. mas* nagyméretű egyedeinél emelkedett a legnagyobb mértékben. A *C. mas* egyedeinél a borítási átlagérték folyamatosan nőtt, azonban a két juharfaj esetén az 1993 és 2007 közötti időszakban 9,0–18,2 m² közötti fluktuációt tapasztaltunk. A tölgypusztulás megindulása után az alsó lombkoronaszint és a magas cserjeszint teljes lombborításának aránya növekedést mutatott, és a legnagyobb értéket 1997-ben érte el 43.1%-al. Ez a borítási arány 1997 óta viszont folyamatos csökkenést mutat, mivel az *A. campestre* nagyméretű egyedei a folyamatos magasság-növekedés miatt egyre nagyobb számban nőnek ki az alsó lombkorona szintjéből.

5.7. A cserjeközösség diverzitása

Az elmúlt 40 évben a cserjeközösség tölgymagoncokkal számolt Shannon-diverzitás értéke 1,65 és 2,22 között mozgott. Az "A1", "A2" és "A3" kontroll mintaterületeinken a monitoring négyzethez képest valamivel magasabb diverzitási értékeket kaptunk; kivételt csak a tölgymagoncokkal számolt érték jelentett. Az alacsony cserjék Shannon-diverzitási értéke az első vizsgálat (1972) alkalmával volt a legmagasabb, és 2002-ben kaptuk a legalacsonyabb értéket. A tölgyfák számának csökkenése után, 1982-től egészen 1997-ig a magas cserjeszint diverzitási adata növekedésnek indult, majd egy évtizeden át 1,90 körül mozgott; 2012-ben viszont jelentős csökkenést tapasztaltunk a magas cserjék egyedszámának visszaesésével párhuzamosan. Ez a diverzitást minősítő érték pontosan ellentétesen mozgott az alacsony cserjeszintben. A maximum értéket a tölgypusztulás kezdete előtt mértük és a minimumot 2002-ben állapítottuk meg. A diverzitási adatsorokban bekövetkező legnagyobb méretű változásokat rögtön a tölgypusztulás kezdete után, 1982-ben rögzítettük. 2012-ben a kontroll erdőállományok cserjeszintjében összességében valamivel magasabb diverzitási értékeket kaptunk, mint a mintaterületünkön (10. táblázat).

10. táblázat. A cserjeszint Shannon-diverzitás (H) értékei 1972 és 2012 között.

év	Shannon-diverzitás (H)			
	tölgy- magoncokkal	tölgymagoncok nélkül	magas cserjeszint	alacsony cserjeszint
1972	2,22	1,99	1,53	2,16
1982	1,78	1,27	1,73	1,70
1988	1,94	1,87	1,91	1,86
1993	1,74	1,68	1,93	1,65
1997	1,68	1,54	1,95	1,62
2002	1,65	1,46	1,88	1,47
2007	1,69	1,50	1,84	1,63
2012	1,74	1,66	1,54	1,67
2012*	1,88	1,61	1,78	1,82

*A 2012-ben kiválasztott kontroll mintaterületek cserjeszintjének Shannon-diverzitása

Korreláció-analízissel szignifikáns összefüggést mutattunk ki a tölgyek denzitása és a teljes cserjeszint diverzitási értéke között ($r = 0,82^*$). A tölgypusztulás azonban – a hosszú távú adatsorok alapján – nem hatott szignifikánsan a magas cserjék diverzitására ($r = 0,56^{n.s.}$). A korrelációs analízis segítségével szignifikánsan pozitív kapcsolatot állapítottunk meg a tölgyfák száma és az alacsony cserjeszint Shannon-diverzitása között ($r = 0,80^*$). A cserjekomplexitás különböző típusú diverzitási adatai között ANOVA elemzéssel nem kaptunk szignifikáns összefüggéseket ($F_{3;32} = 1,85^{n.s.}$) (11. táblázat).

11. táblázat. Az egyutas ANOVA és a Tukey-féle HSD teszt eredménye a cserjeszint különböző Shannon-diverzitási értékeire vonatkozóan. (Q = vizsgálandó változó; P = szignifikancia szint)

$Q \backslash P$	cserjeszint tölgymagoncok- kal	cserjeszint tölgymagon- cok nélkül	magas cserjeszint	alacsony cserjeszint
cserjeszint tölgymagoncokkal	1	0,1542	0,9917	0,7934
tölgymagoncok nélkül	-	1	0,2562	0,6032
magas cserjeszint	-	-	1	0,9199

A felméréseink során a cserjeközösség egyenletessége (E) 0,46 és 0,77 között változott. A cserjeközösség egyenletességi értéke az első vizsgálatkor érte el a maximumát és – a Shannon-diverzitáshoz hasonlóan – 2002-ben volt a legalacsonyabb. A magas cserjék esetében 1993-ban volt a legmagasabb a diverzitás; 2012-ben, valamint a tölgypusztulás kezdete után volt a legalacsonyabb; 1988 és 2007 között pedig stabil egyenletességi értékeket kaptunk. Eredményeink alapján megállapítható, hogy a különféle egyenletességi értékekben a legnagyobb változások közvetlenül a tölgypusztulás kezdete után zajlottak le. Az egyenletességi érték leglátványosabb változásait a tölgymagoncok nélküli cserjeközösségben és az alacsony cserjeszintben észleltük. Az utolsó felvételezéskor a kontroll területeken ugyancsak (hasonlóan a Shannon-diverzitáshoz) valamivel nagyobb egyenletességi értékeket kaptunk (12. táblázat).

12. táblázat. A cserjeszint egyenletessége (*E*) 1972 és 2012 között.

év	egyenletességi érték (<i>E</i>)			
	cserjeszint tölgy- magoncokkal	cserjeszint tölgy- magoncok nélkül	magas cserjeszint	alacsony cserjeszint
1972	0,77	0,69	0,66	0,75
1982	0,62	0,46	0,66	0,59
1988	0,65	0,65	0,71	0,62
1993	0,60	0,61	0,75	0,64
1997	0,61	0,58	0,70	0,60
2002	0,58	0,54	0,71	0,56
2007	0,59	0,55	0,72	0,58
2012	0,61	0,63	0,62	0,59
2012*	0,71	0,67	0,86	0,70

*A 2012-ben kiválasztott kontroll mintaterületeken mért egyenletességi értékek

Korreláció analízissel szignifikáns kapcsolatot kaptunk a tölgyek denzitása és a cserjeszint egyenletességi értéke között ($r = 0,83^*$). Alacsony cserjék esetén ez a korreláció gyengébb volt ($r = 0,75^*$), a magas cserjeszintet illetően pedig nem volt szignifikáns ($r = 0,36^{n.s.}$). ANOVA statisztikai módszerrel szignifikáns különbséget számoltunk a cserjeszint tölgymagoncok nélkül vett egyenletessége és a magas cserjeszint egyenletességi értéke között ($F_{3;32} = 4,62^{**}$) (13. táblázat).

13. táblázat. Az egyutas ANOVA és a Tukey-féle HSD teszt eredménye a cserjeszint különböző egyenletességi értékeire vonatkozóan. (A szignifikáns különbségek félkövérrel kiemelték.) (Q = vizsgálandó változó; P = szignifikancia szint)

$Q \backslash P$	cserjeszint a tölgymagoncok- kal	cserjeszint tölgymagon- cok nélkül	magas cserjeszint	alacsony cserjeszint
cserjeszint a tölgymagoncokkal	1	0,5874	0,1204	0,9798
tölgymagoncok nélkül	-	1	0,0062	0,8137
magas cserjeszint	-	-	1	0,0530

6. Következtetések

6.1. Fajösszetétel és fajsúly

A lombkoronaszintben bekövetkező különböző eredetű változások más növényi szintekben, így természetesen a cserjeszintben is változásokat eredményeznek (Brosofske et al. 2001; Légaré et al. 2001). Eredményeink több oldalról alátámasztják ezt a megállapítást.

A fapusztulás üteme 1979-80-ban, illetve 1983 és 1985 között érte el a legnagyobb mértéket (Tóthmérész 2001). Millers és kollégáinak (1989) az USA számos tölgyesében végzett vizsgálatai viszont azt állapították meg, hogy a tölgypusztulások periodikus, időszakosan visszatérő események. Így nem állíthatjuk biztosan, hogy az elmúlt években észlelt kisebb mértékű fapusztulás nem lesz ismét jelentősebb mértékű. A cserjeszint fajgazdagsága és fajösszetétele lényegesen nem változott meg a tölgypusztulás hatására. A hazai középhegységi cseres-tölgyesek cserjeszintjében tipikus fajok a *Crataegus monogyna* Jacq. (gyebibés galagonya), a *Rosa canina* L. (gyepűrózsa), a *L. vulgare*, az *Europaeus europaeus* L. (csíkos kecskerágó) és az *E. verrucosus* (Borhidi 2003). Az előbb felsorolt fajok közül valamennyi előfordul a mintaterületen, de a *R. canina* denzitása mindig alacsony volt. Mindezek mellett csekély egyedszámmal jelen van még az erdőben ksiméretű egyedekkel a *Lonicera xylosteum* L. (ükörkelonc) és a *Rhamnus catharticus* L. (varjútövis) is. A negyedhektáros mintában csak egy új faj, a *T. cordata* tudott tartósan megtelepedni (1. függelék). Eredményeink így igazodnak Dunn (1986) megfigyeléseihez, miszerint az USA-ban a kutatásokra kijelölt mintaterületeken a cserjeszint fajösszetételének változása nem állt szignifikáns kapcsolatban a monitorozás ideje alatt kipusztult *Ulmus americana* L. (amerikai szilfa) egyedszámával. Bartels és Chen (2013) kanadai lombhullató erdőállományokban végzett vizsgálatai azt mutatták,

hogy a faszint fafaj összetétele nem hatott szignifikánsan a cserjeszint fajszámára, ellentétben a lombkorona és a légyszárúak fajösszetételének statisztikailag szignifikáns kapcsolatával. Mintaterületünkön a cserjeszint fajszáma 16 és 20 faj között mozgott, és lényegesen nem változott a tölgypusztulás megindulása után sem (1. függelék). A lombkoronaszint lombborítás aránya 1972–1998 között a nagymértékű fapusztulás eredményeképpen jelentősen csökkent.

A tölgymagoncok egyedszáma az utóbbi években alacsony volt, és az elmúlt 3 évtizedben egyik tölgyfaj egyede sem tudott felnőni a magas cserjeszintbe, noha kezdetben a létrejövő lékekben nagyobb lett a beeső fény mennyisége (1. függelék). A Vár-hegy erdőrezervátum 3 hektáros mintaterületén az elmúlt 4 évtizedben ugyancsak nem nőttek fel fiatal tölgy egyedek a cserjeszintből (Aszalós et al. 2017). Küßner (2003) is megjegyzi tanulmányában, hogy az ártéri erdők regenerációs folyamatában a legfontosabb szerepet az elérhető fény mennyisége tölti be. A síkfőkúti erdőben a tölgyek regenerációjának teljes hiánya tapasztalható, aminek pontos ökológiai oka/okai eddig nem kerültek egyértelműen tisztázásra. Az valószínűsíthető, hogy a vadállomány, és különösen az országszerte komoly erdészeti problémát okozó nagy egyedszámú vaddisznó populáció kapcsolatba hozható a jelenséggel. A záródott lombú, vegyes fajösszetételű tölgyesekben az éppen zajló másodlagos szukcesszióban a tölgyfajok erős versenytársai a zavarástűrő fafajok közül a bükkök, a juharok és a kőrisek (Diekmann 1994; Johnson et al. 2002). Amar és munkatársai (2010) vizsgálata alapján Nagy-Britannia 249 lombos erdejében az 1980 és 2003–2004 közötti időszakban szignifikánsan nőtt a lombkoronaszintben a *Fraxinus excelsior* L. (magas kőris) jelenléte, miközben a *Quercus robur* L. (kocsányos tölgy) és *Q. petraea* (kocsánytalan tölgy) denzitása csökkent. A kutatási területünkön a vizsgált időszakban az *A. campestre* és az *A.*

tataricum volt folyamatosan jelen, és az előbbi faj tudott különösen sikeresen reagálni a tölgypusztulásra. Ez a faj jelenti jelenleg nagyméretű lombjának árnyékoló hatásával a legnagyobb hátráltató tényezőt a tölgyfajok jövőbeli regenerációs képességére.

6.2. Egyedszám

Előzetesen nem várt pozitív kapcsolatot állapítottunk meg a tölgyek denzitáscsökkenése és a cserjeszint uralkodó fásszárúinak, azaz az *A. campestre*, az *A. tataricum* és a *C. mas* fajok denzitása között (2. ábra). Korábban éppen ezzel ellentétes összefüggést vártunk. A fa méretet elérő (8,0 m-es magasság feletti) *A. campestre*-k egyedszáma azonban folyamatosan nőtt az új lombkoronaszintben (3. ábra). A síkfőkúti cseres-tölgyes erdőhöz hasonló szerkezetű erdőben zajló erdőökológiai kutatást csak a Vár-hegy erdőrezervátumban találhatunk, ugyancsak a Bükk hegység területén. Itt a kutatók 17 faállomány-szerkezeti típust mutattak ki (Horváth 2012). A kiligetesedett tölgyesek, gyertyános-tölgyesek lékeiben elsősorban a *C. betulus*, *F. excelsior* és *A. campestre* jelenik meg. A lombalkotó tölgyfajok egyelőre a hosszú távú adatsorok alapján itt sem képesek megújulni. Az 1870–80 körül felújított, jelentős részben sarj eredetű tölgyes, kisebb arányban pedig bükkös állomány alkotja ma az erdőrezervátum magterületének uralkodó, 130 éves faállományát. Ebben a korosztályban a *Q. petraea*, a *Q. cerris* és a *Q. pubescens* dominál. A cserje és lágyszárú szint fajösszetétele itt sem változott meg lényegesen az 1970-es és 80-as évek tölgypusztulása után. Több állományra is jellemző, hogy a megnövekedett fényt egy záródó húsos-somos cserjeszint hasznosítja. Más állományokban inkább a gyepszint került uralomra (Horváth 2012), amihez hasonló jelenséget mi is megfigyelhettünk az "L" és "M" sor néhány nagyobb és tartósan fennálló lékjében. A Vár-hegy cseres-kocsánytalan tölgyes

társulásában a magas cserjeszint leggyakoribb fajai az *A. campestre* és *C. mas* voltak (az egyedek átlagos magassága > 1,3 m, az átlagos hajtásátmérő 6.0–7.0 cm) (Horváth 2012). Kutatási eredményeink és az észlelt tölgypusztulás összhangban vannak Mázsza és munkatársai (2008) kutatásaival is, miszerint a Vár-hegy erdőrezervátumban az elmúlt 130 évben minden tölgyfaj egyedszámában jelentős csökkenést tapasztaltak. A tölgyek kidőlése során kialakuló lékekben a *C. betulus*, a *F. excelsior*, az *A. campestre* és más fásszárú fajok egyedszáma nőtt meg. Területünkön az elmúlt években a magas cserjeszint domináns fajává az *E. verrucosus* vált, de Síkfőkúton is nagy – bár csökkenő – egyedszámmal van jelen az *A. campestre* és a *C. mas* (1. függelék és 2. ábra).

Dunn (1986) vizsgálatai szerint a cserjeszint teljes egyedszáma (ellentétben a fajösszetétellel) viszont kapcsolatot mutatott a kipusztult szilfák denzitásával. A cserjeközösség denzitása abban az esetben nőtt szignifikánsan és kiszámíthatóan, ha az elpusztult szilfák egyedszáma nagyobb volt, mint 5 egyed egy hektáron. Janík és munkatársai (2008) Csehországban egy természetközeli erdőt tanulmányoztak az 1973 és 2006 közötti periódusban. Azt észlelték, hogy a kocsányos tölgyek (*Q. robur*) denzitása a megfigyelt időszak alatt nagymértékben csökkent. Mindemellett az *A. campestre*, a *C. betulus* és a *T. cordata* denzitásának és faanyag készletének növekedését észlelték. Az egészséges *A. campestre* egyedek száma 13,0%-al, míg fakészletük 83,0%-al emelkedett. Az USA-ban, Közép-Missouriban azt tapasztalták, hogy a vizsgált erdőben a tölgyek abundanciája csökkent, miközben megnőtt az *Acer saccharum* Marsh. (cukorjuhar) egyedek denzitása (Belden & Pallardy 2009). Götmark és kollégái (2005) Dél Svédországban 25 erdőállományt vizsgáltak, amelyek többségénél a lombkoronában a zavarástűrő fafajok domináltak. A tölgymagoncok és

csemeték növekedési mértéke csekély volt, és nagyon sok magonc el is pusztult a következő vegetációs időszakig.

Síkfőkúton a tölgymagoncok (*Q. petraea*, *Q. cerris* és *Q. pubescens*) száma nagymértékben fluktuált: egy hektáron 482 és 51737 egyed között mozgott az elmúlt 40 évben. Közöttük viszont csak néhányat találtunk, amelyek magassága elérte vagy meghaladta a 30,0 cm-t. A Vár-hegy erdőrezervátumban a 2003-2004-es felmérés alapján a kutatók ugyancsak nem találtak megerősödő tölgyfa csemetét és a tölgymagoncok denzitása is igen alacsony volt (Aszalós et al. 2017).

6.3. Eloszlás és mintázat

Kutatásaink során megállapítottuk, hogy mind az alacsony és magas cserjeszint egyedei, mind pedig az alsó lombkoronát alkotó domináns fajok egyedei csoportosult eloszlást mutatnak a negyedhektáros mintaterületünkön (4. és 5. ábra). A populációk eloszlását, térbeli elrendeződését befolyásoló hatások mérése igen problematikus tudományterület. Goodall (1952) kiváló tanulmányában növényi populációkat vizsgálva tárgyalta a mintázatot befolyásoló tényezők leírásának problémáját. A fák közötti kompetíció hatását vizsgálta Szwagrzyk (1990) a faegyedek térbeli elrendeződése szempontjából. Megállapította, hogy a kompetíció nem befolyásolja szorosan az egyedek eloszlását. Skov (2000) a szomszéd egyedek jelenlétének hatását vizsgálta erdőtársulásokban az egyes egyedek eloszlása szempontjából. Kutatásában azt állapította meg, hogy az eloszlás legfőbb befolyásoló tényezője a nyílt területek mérete és száma, az utak melletti nyílt sávok és a szomszédos állományok faji szintű diverzitása. Az erdőben bizonyos interakciók, mint a fény, a talaj tápanyagkészlete, vagy az alsóbb növényi szintek vegetációja közötti kapcsolatok szoros összefüggésben állnak a lékek

méretével. Így mindezek a tényezők együttesen tudják befolyásolni az erdő sikeres regenerációját (Bartemucci et al. 2006; Raymond et al. 2006).

A Síkfőkúti erdőben a lécek meghatározói lehetnek az alsó lombkoronaszintet alkotó egyedek eloszlásának. A lombkoronát alkotó fák és az alsó lombkoronaszintben élő juharok és húsos somok elhelyezkedése befolyásolhatja az alacsony cserjeegyedek térbeli elrendeződését is. Ennek alátámasztása viszont további kutatásokat igényel. A lécek mérete befolyásoló faktora a lécek kolonizációjának: a kisebb lécek a zavarástűrő fajoknak, míg a nagyobb méretű lécek a zavarásokat kevésbé toleráló fajoknak kedveznek (Runkle 1985). Területünkön az elmúlt évtizedekben több kisebb méretű lék alakult ki a tölgyfák kidőlése után, és ez inkább a zavarást jól toleráló *A. campestre* egyedeinek kedvezett.

6.4. Magasság és hajtásátmérő

Az erdők szukcessziójában későn megjelenő (ún. late-seral) fajok (mint például a juharok) általában a zavarásokat jól tolerálják, és pozitívan reagálnak a lombozatban kialakuló lécekre (Stewart 1988). Az USA mérsékeltövi lombhullató erdeiben, New Hampshire térségében 520 és 720 m tengerszint feletti magasságban 360 darab 25 m × 25 m cellát alapítottak (Hughes & Fahey 1991); Franciaországban Ile de Rhinau vidékén 165 m-es magasságban pedig egy darab egy hektáros mintanégyszetet alakítottak ki (Siebel & Bouwma 1998). Mindkét kutatás eredménye azt támasztotta alá, hogy a lombozat kinyílása erőteljesen hat az alsóbb szintek struktúrájára, populációdinamikai folyamataira és fajösszetételre is.

Saját eredményeink teljes mértékben csak az első megállapítást támasztják alá. A lombkoronát alkotó tölgyek pusztulásának a kezdete után a domináns fajok (mindkét juhar és a *C. mas*) átlagméretei gyors növekedésnek indultak (6. ábra). Az 1982 és 2007 közötti időszakban a domináns fásszárú

fajok átlagméretei szignifikánsan emelkedtek. 2012-ben azonban az *A. campestre* egyedeinél kismértékű csökkenést mértünk (6., 7. ábra és 2. függelék). Feltételezhetően az előző két év (2011 és 2012) rendkívül száraz és meleg időjárása (Horváth és mtsai. 2012) szerepet játszott a juharok és a cserjeszint néhány más fajának méretcsökkenésében is, továbbá számos egyed kiszáradt. A juhar egyedek egyre inkább tipikus fa habitust vettek fel jól elkülönülő törzzsel és lombbal, míg a *C. mas* egyedei megőrizték cserje habitusukat. A többi cserjefaj összesített átlagmagassága és átlagos hajtásátmérője 1997-től csökkenésnek indult, és mára elérte az 1982-es felmérésnél mért értékeket (6., 7. ábra és 2. függelék).

A lombnővekedéssel összevetve a domináns fajok magasság és átmérő növekedése jóval kisebb mértékű volt. Az *A. campestre* esetében háromszoros, illetve négyszeres, míg az *A. tataricum* és *C. mas* fajoknál kétszeres, illetve háromszoros magasság és átmérő növekedést mértünk. Az 1979 után alakuló lécek többségét is döntően ezek a fajok, különösen az *A. campestre* egyedei töltötték ki. Ezek a fajok később az alsó növényi szintekre jutó fény mennyiségét korlátozták, ezzel befolyásolva a kisebb méretű cserjék fejlődését és növekedését. Korrelációt viszont nem tudunk megállapítani a domináns cserjék átlagos méretei és más cserjefajok átlagos magassága és hajtásátmérője között.

Az alsó lombkoronát három faj, az *A. campestre*, az *A. tataricum* és a *C. mas* alkotja (3. ábra). A tölgypusztulás után a létrejövő lécekben a magas cserjeszintből a három faj egyedeinek egy része kinőtt, és 8.0–13.0 m közötti magasságban létrehozta ezt az új növényi szintet, közvetlenül a tölgyfák alkotta lombkoronaszint alatt. A Vár-hegyen, a tölgyek alkotta lombkorona alatti alsó faszintet ugyancsak döntően az *A. campestre* nagyméretű egyedei alkotják (Aszalós 2017). A Bartha Dénes (2001) által szerkesztett tanulmánykötet alapján a laza alsó lombkoronaszint gyakran jellemzője a

cseres-kocsánytalan tölgyeseknek. Síkfőkúton azonban a lombkoronától jól elválasztható alsó lombkoronaszint csak a tölgyek nagyarányú pusztulása után kezdett kialakulni, és benne az *A. campestre* nagyméretű egyedei domináltak és dominálnak mind a mai napig. A különböző erdőtípusokban végzett kutatás eredményei igazolják, hogy a lombzat befolyásolja az erdő fény-, hőmérséklet- és nedvesség-viszonyait (Nakashizuka 1985; Holeksa 2003). Így természetesen a lombzatban végbement jelentős változás (a mi esetünkben a sok lék kialakulása) alapvetően megváltoztatta az erdő belsejében uralkodó környezeti viszonyokat. Erre a változásra és a lékekre a cserjefajok más-más módon reagáltak. A legtöbb cserjefaj pozitívan válaszol a létrejövő lékekre (Collins et al. 1985). Kutatási területünkön a tölgyek nagymértékű denzitás csökkenésére három faj reagált pozitívan, és közülük is az *A. campestre* bizonyult a legsikeresebbnek. Így jelenleg a megmaradt tölgyek mellett ezek az egyedek tudják leghatékonyabban meghatározni és korlátozni az erdő alsóbb szintjeibe jutó fény mennyiségét.

A szukcesszióban későn megjelenő, ún. late-seral fajok (mint a területünkön élő *A. campestre* és *A. tataricum*) általában zavarástűrőek, és pozitívan reagálnak a lékek megjelenésére (Stewart 1988). A lékek nagy részét a gyors növekedésű *A. campestre* egyedek tudták kitölteni. Jelenleg más cserjék növekedését a lombkorona záródása mellett egyre inkább az alsó lombot alkotó fajok egyedei befolyásolják. A zavarásokkal szemben toleráns *A. saccharum* emelkedő abundanciájáról és terjedéséről számolnak be szerte az amerikai keménylombú erdőkben (Galbraith & Martin 2005). Ha a jelenlegi trendek folytatódnak, akkor ezekben az erdőkben a viszonylag zavarástűrő juharok [*A. rubrum* L. (vörös juhar) és *A. saccharum*] válhatnak a lombkorona domináns fafajaivá (Galbraith & Martin 2005; Nowacki & Abrams 2008). Ennek legfőbb oka az, hogy a tölgyek nem tudnak sikeresen versenyezni ezekkel a fajokkal (McDonald et al. 2002; Zaczek et al. 2002).

6.5. Körlapösszeg

Chapman és munkatársai (2006) arról számolnak be, hogy a cserjeszintben az egyedek denzitása és a cserjék teljes körlapösszege is lényegesen magasabb volt 2002-ben, mint 1934-ben. A denzitas 240-ról 688 egyed/hektárra emelkedett, miközben a körlapösszeg 0,9 m²-ről 3,6 m² ha⁻¹-ra nőtt. Ez idő alatt a legtöbb tölgyfaj és a sünfenyő (*Pinus echinata* Mill.) dominanciája nagymértékben csökkent az USA hegyvidéki tölgyerdőiben. 1934 és 2002 között a lombkoronaszint denzitása és a fatörzsek körlapösszege közel megduplázódott: 73-ról 150 fa ha⁻¹-ra, illetve 7,2-ről 14,2 m² ha⁻¹-ra emelkedett. A lombkoronában a *Quercus velutina* Lamb. (fekete tölgy) denzitas aránya a kezdeti 30.0%-ról 10.0%-ra mérséklődött.

Síkfőkúton a hosszú távú adatsor részben hasonló erdődinamikai folyamatokról árulkodik. A magas cserjeszintben a hajtások körlapösszegének jelentős emelkedését észleltük (12. ábra), miközben mind a cserjeközösségben, mind pedig a lombkoronaszintben összességében csökkent a hajtások és a fák egyedszáma. A növekedés mögött az *A. campestre* és *C. mas* egyedek jelentősen megnőtt átlagméretei álltak. A Vár-hegy mintaterületén a domináns három tölgyfaj után a legnagyobb körlapösszeggel ugyancsak az *A. campestre* egyedek rendelkeztek (1,17 m² ha⁻¹) (Aszalós et al. 2017). Gracia és munkatársai (2007) kutatása csupán két fajnál állapított meg szignifikáns kapcsolatot az adott cserjefaj lombborítás aránya és a lombkoronát alkotó fák körlapösszege között. Mindkét esetben a lombvetület mérete csökkent a körlapösszeg emelkedésének függvényében. A rendelkezésre álló adatsorok alapján mi a cserjeszint meghatározó fajainál vetettük össze a körlapösszeg és a lombborítás adatokat. Ugyancsak két fajnál, az *A. campestre* és a *C. mas* esetében volt pozitív szignifikáns korreláció a körlapösszegük növekedése és az átlagos lombvetületük változása között (13. ábra). Más kutatások negatív korrelációt mutattak ki a

cserjeszint borítása és a lombkorona fáinak körlapösszege között (pl. Gilliam & Turrill 1993), ami magyarázható többek között az elérhető fény mennyiségének változásával. Minnesota vegyes lombösszetételű nyárerdeiben a nyáarak, a balzsamfenyők vagy a keményfák körlapösszege nem állt relációban az átlagos cserjelomb mértékével (Berger & Puettmann 2000). Területünkön 35 év alatt a cserjeszint lombvetülete, valamint a kettős és többszörös borítása 64,4%-ról 86,2%-ra, illetve 13,8%-ról 46,8%-ra nőtt. Ez idő alatt a lombkoronaszint körlapösszege az 1972-ben mért $32,1 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ értékről 2007-re $24,4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ -ra csökkent.

6.6. Lombborítás

Számos tudományos értekezés alátámasztja, hogy a lombkorona befolyásolja a cserjeszint, a lágyszárúak és még a mohák borítás arányát is (Klinka et al. 1996). Kerns és Ohmann (2004) eredményei azt jelzik, hogy az erdő struktúrája, az állomány fejlődése, a területet érintő zavarások és az erdő környezete együttesen alakítják és befolyásolják Oregon vidékén a cserjeszint lombjának méretét. A cserjelomb negatívan asszociált az oregoni hemlokfenyő [*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.] körlapösszegével és a zavarástűrő fafajok denzitásával. A cserjeszint teljes lombvetülete az idő függvényében a lékek kialakulása után szignifikánsan emelkedett ($P < 0,001$). Kanada erdeiben a fajok teljes lombvetületének emelkedése szignifikánsan kifejezettebb volt a vágásérett erdőkben, mint az öreg állományokban (De Grandpré et al. 2011). A cserjeszint lombborítás aránya némileg, de nem szignifikáns mértékben emelkedett az USA egyik vágásérett tölgy erdejében, az 1950-es 45,0% értékről 1969-ben és 1979-ben egyaránt 51,0%-ra. Ezzel szemben a kapott Shannon-diverzitási érték az 1979-es felmérés során nagymértékben, 0,06-ról 0,71-ra emelkedett. A legjelentősebb változásnak a zavarást nem tűrő *Rubus spp.* (szederfajok) és a liánként felfutó

Parthenocissus vitacea Hitchc. (közönséges vadszőlő) cserjefajoknak a növekvő mértékű előfordulását jegyezték fel. 1950-ben a vadszőlő a cserjeszint teljes lombborításának csupán 0,4%-át tette ki; ez az érték 1979-re 11,5%-ra emelkedett (Davison & Forman 1982). Bartels és Chen (2013) kutatása szerint Kanada két régiójában a vizsgálatokra kijelölt lombhullató erdők fajösszetétele közvetlen pozitív hatást ($P < 0,05$) fejtett ki a cserjeszint és a lágyszárú szint borítására.

A síkfőkúti kutatási területen a nagymértékű tölgypusztulás hatására az 1972–1998 közötti időszakban a lombkorona borítási aránya jelentősen csökkent. Hasonló folyamatot figyeltek meg a Vár-hegy erdőrezervátum területén azonos korú erdőállományokban. Az 1980-as években meginduló tölgypusztulások következtében a lombkoronában a lékek aránya 20,0–50,0% közötti mértékre nőtt (Horváth 2012). Čermák és munkatársainak (2008) kutatása alapján a *Q. cerris* és a *Q. petraea* fajok közel egyszintű lombkoronát tudnak csak fejleszteni. Emiatt biztosan állítható, hogy a fák nagymértékű pusztulása miatt szignifikánsan csökkenő lombmenyiséget az erdő nem tudja a lombkoronaszintből teljes mértékben pótolni. Felméréseink során azonban ennek az ökológiai tulajdonságnak az ismeretében sem találtunk határozott irányú változást a cserjék teljes lombborításában. Ellenben Koncz és kollégái (2010) a lombkoronaszinthez hasonlóan csökkenő borítottságot mértek a mintaterület lágyszárú szintjében. Ennek a szintnek a borítottság aránya az 1973-ban mért 22,0%-ról 1988-ra 6,0%-ra csökkent, és 2006-ig végig alacsonyan is maradt ($< 10,0\%$).

Az elérhető fény mennyisége általában a legfontosabb korlátozó ökológiai faktor szerepet tölti be a vegetáció borításának és/vagy az erdő fajgazdagságának az alakításában (Kirby 1988; Bazzaz 1990; Jennings et al. 1999). Rozas (2003) szerint a lékek pozitív hatással vannak a cserjék lombvetület méretére, mely jelenség szoros kapcsolatban áll a lékekben

elérhető nagyobb mennyiségű fénnel. Eredményeink részben alátámasztják ezt a megállapítást. A megritkult lombkorona hatására a domináns fásszárú fajoknál – a magasság és átmérő növekedésével párhuzamosan – jelentős lombnövekedést észleltünk (8. táblázat). A lombvetület növekedése olyan gyors ütemű volt, hogy az *A. campestre* átlagos lombvetülete 35 év alatt a négyszeresére ($2,8 \text{ m}^2$ -ről $11,5 \text{ m}^2$ -re), az *A. tataricum* és a *C. mas* lombja pedig az eredeti ötszörösére ($1,9 \text{ m}^2$ -ről $9,7 \text{ m}^2$ -re és $2,5 \text{ m}^2$ -ről $12,4 \text{ m}^2$ -re) emelkedett. A 2012-es felmérés során azonban jelentős visszaeséseket mértünk. Ezzel a jelenséggel ellentétben a cserjeszint teljes lombborítás aránya nem növekedett szignifikánsan a tölgyek pusztulását követő évtizedekben (7. táblázat).

Negatív korrelációt találtunk a tölgyfák denzitása és a tölgypusztulás után kialakuló új lombkoronaszint teljes borítása között. McKenzie és munkatársai (2000) szerint a lombkoronaszint borítási mértéke az egyik legjobb befolyásoló tényezője a cserjeszint borítási értékének. Eredményeink alátámasztják ezt a megállapítást. A tölgyfák pusztulása után az alsó lombkorona borítása jelentős növekedésnek indult, és 1997-ben érte el a legmagasabb értéket (3. függelék). Ezt követően csökkenést tapasztaltunk, noha az új lombkorona denzitása tovább nőtt. Ennek legfőbb oka, hogy ebben a szintben az *A. campestre* egyedek átlagborítása 26,0%-al csökkent 2012-re, aminek az aszály állhat a hátterében. Másodsorban egyre több *A. campestre* egyed kinőtt az alsó lombkorona szintjéből.

A *Q. cerris* és a *Q. petraea* egyedei is közel egyszintű lombot fejlesztenek (Čermák et al. 2008). Így ezek a fák a kipusztult egyedek okozta lombvesztéséget csak csekély mértékben tudják pótolni. Egyes fajok az erdőtársulásokban csak bizonyos változásra várnak, hogy gyors növekedésnek indulhassanak. Ezt a jelenséget hívják „Oskar-stratégiának” (Silvertown 1982). Az *Acer* nemzetségre jellemző ez a viselkedés, aminek

következtében ezek a fajok sikeresen válaszoltak a tölgyek kiszáradása során jelentősen megváltozott belső fényviszonyokra, különösen az *A. campestre* egyedei. A jelentősen megnőtt átlagméreteik azt is biztosították, hogy a tölgyek kidőlése okozta jelentős lombvesztéséget részben az *A. campestre* fa méreteket elérő egyedei tudták pótolni. A juharok sikeréhez az is hozzájárulhatott, hogy – Röhrig és Ulrich (1991) megfigyelései alapján – az *A. campestre* a szárazságot viszonylag jól toleráló fajok közé tartozik. A síkfőkúti erdő hosszú távú meteorológiai adatsorai a melegebbé és szárazabbá váló erdőklimáról tanúskodnak, a tölgyfajok pedig nem tudnak versenyezni a juharok fentebbi tulajdonságával (McDonald et al. 2002; Zaczek et al. 2002). A juharok sikerét az is jól mutatja, hogy a statisztikai elemzés alapján az *A. campestre* egyedek lombja szignifikánsan befolyásolta az *E. verrucosus* egyedek, valamint a cserjeszint további, kisebb méreteket elérő fajainak az átlagos lombvetület méretét (9. táblázat).

6.7. A cserjeközösség diverzitása

A fajok hatása a vegetáció diverzitására mind a mai napig nem teljes körűen tisztázott. Néhány erdőállományban végzett kutatás kimutatta, hogy a fajok diverzitása csak gyenge hatással van a vegetáció diverzitás-értékeire (Whitney & Foster 1988; Hong et al. 1997). Kirby (1988), valamint Amezaga és Onaindia (1997) konklúziójában az áll, hogy az ültetett örökzöld tűlevelű fajok jobban mérséklék a fajgazdagságot és így a diverzitási értékeket is, mint a természetes előfordulású keményfák. Brosnoff és munkatársainak (2001) tanulmánya arra mutat rá, hogy az erdőkezelés alatt álló területeken a lombborítás a legfontosabb helyi tényező, amely befolyásolja az élőhely diverzitását. Más környezeti és helyi edafikus faktorok sem zárhatók ki, de ezek hatása kevésbé kiterjedt.

Eredményeink alátámasztják Onaindia és munkatársai (2004) azon megállapítását, miszerint a mérsékeltövi erdőkben a diverzitási és egyenletességi értékek fejlődését alapvetően befolyásolják a zavaró hatások és események. Egy másik kutatásban a Shannon-diverzitás szignifikánsan emelkedett ($P < 0,001$) az erdészeti kezelések óta eltelt idő függvényében Kanada vágásérett és öreg állományú erdeiben (De Grandpré et al. 2011). Kutatási területünkön a Shannon-diverzitás és az egyenletesség értékeiben bekövetkező változások pozitív korrelációt mutattak a pusztuló tölgyek egyedszámával (12. és 13. táblázat). A Bükk-hegység déli részén, a 94 hektáros Vár-hegy erdőrezervátum területén is intenzív erdőökológiai, a diverzitási értékeket is érintő kutatások folynak. A kutatók 2004-ben 1,92-es Shannon-diverzitás és 0,80-as egyenletességi értéket mértek az alacsony cserjeszintben. A magas cserjefajoknál a Shannon-diverzitás és az egyenletesség értéke 1,69 és 0,73 volt (Horváth 2012).

Stone és Wolfe (1996) konklúziójukban megállapítják, hogy a különböző diverzitás-minősítő értékek a cserjék egyenletességi adataival szemben jól jelzik a vegetáció fajgazdagságát. Ezek a diverzitási számok általában magasabbak a mérsékelt fapusztulásokkal jellemezhető erdőtársulásokban, szemben az alacsony vagy magas mortalitással bíró erdőkkel. A fajgazdagság és az egyenletességi érték egyaránt a diverzitás változását jelző olyan fontos indikátorok, amelyek jelezhetik az erdőtársulások környezeti változások hatására bekövetkező átalakulásának irányát. Chianucci és kollégái (2016) cikke szerint a cserjeszint Shannon diverzitási értékei 0,51 és 2,78 között mozogtak a vizsgált olaszországi természetközeli ártéri erdőkben. Jellemzően magasabb diverzitási értékeket mértek a szárazabb mintaterületeken, mint a vízjárta részeken. Méréseik alapján azt is megállapították, hogy a cserjeszint diverzitási értékei szignifikánsan korrelálnak a kutatási területek környezeti tényezőivel.

7. Összefoglalás

Az 1979/80-ban kezdődő erőteljes tölgypusztulást követően a monitorozás elsősorban arra irányult, hogy a cserjék hogyan reagálnak a lombkoronaszint megritkulására. A tölgyek denzitás csökkenésének hatására megnövekedett a beeső fény mennyisége, és nőtt az erdő belsejében a hőmérséklet. A hosszútávú adatsor alapján arra kerestük a választ, hogy a tölgypusztulás és ennek következtében az erdő belsejében megváltozott abiotikus környezeti tényezők hogyan alakították a cserjeszint struktúráját. Eredményeink alapján a következő megállapításokat tehetjük.

(1) Az erőteljes tölgypusztulás ellenére az erdő fajösszetétele nem változott lényegesen az elmúlt 40 év során; a tölgyerdő a saját fajkészletéből „gazdálkodott”. A cserjeközösségben megjelenő új fajok csak kis egyedszámmal voltak jelen, és általában néhány éven belül ismét eltűntek. Invazív vagy tájidegen fásszárúak tartósan és/vagy nagy egyedszámmal nem tudtak megjelenni a mintaterületen.

(2/a) A lombkorona denzitása jelentősen lecsökkent, ennek ellenére nem változott meg szignifikánsan a cserjeközösség teljes egyedszáma. Szignifikáns kapcsolatot találtunk a tölgypusztulás és az alacsony cserjeszint egyedszám változása között, azonban ez az összefüggés nem volt kimutatható a magas cserjeszint esetében. Az alacsony cserjeszint teljes egyedszáma a felmérések során, vagyis 4–5 évenként jelentős ingadozásokat mutatott. Az erdőben létrejövő lékekre a cserjeszint négy faja reagált sikeresen: a két *Acer* sp., a *C. mas* és az *E. verrucosus*. Meglepő módon a domináns fásszárú fajok (*A. campestre*, *A. tataricum*, *C. mas*) egyedszáma esetében szignifikáns csökkenést mutattunk ki. Az *E. verrucosus* fajnál viszont a tölgypusztulás közvetett következményeként szignifikánsan megnőtt az 1,0 m feletti egyedek denzitása.

(2/b) A tölgymagoncok denzitása jelentős ingadozásokat mutatott évről évre. Az elmúlt 40 évben egyetlenegy kocsánytalan vagy csertölgy magonc sem tudott megerősödni, és így nem tudott megjelenni sem a cserjeszintben csemeteként, sem pedig a lombkoronaszintben fa méretű egyedként. Csupán néhány olyan egyedet találtunk, amelyek magassága meghaladta az 50,0 cm-t.

(3) A mintanégyszetben az *A. tataricum*, *C. mas* és *E. verrucosus* magas cserjék, valamint a *C. sanguinea* és *L. vulgare* alacsony cserjék eloszlása a tölgypusztulást követően megváltozott. A cserjék általában random módon helyezkedtek el a kiségyzetekben, míg a polikormon-képző cserjefajok jellegzetesen csoportosult eloszlást mutattak, és különösen nagy egyedszámmal voltak jelen a nagyobb méretű lécekkel rendelkező kiségyzetekben. Az alacsony cserjék eloszlás-mintázatában 4–5 éves időintervallumon belül is nagyobb átrendeződéseket találtunk.

(4) A cserjeszint három meghatározó fásszárú faja esetében azt tapasztaltuk, hogy az átlagos magasság és átlagos hajtásátmérő (az *A. tataricum* hajtásmagasságának kivételével) a tölgypusztulást követően szignifikánsan emelkedett. A gyors méretnövekedés hatására a cseres-tölgyes erdőben megváltozott a lombkorona vertikális eloszlása, és 8,0–13,0 méter közötti magasságban létrejött egy új szint, az alsó lombkoronaszint, a tölgypusztulás miatt kinyíló lombkoronaszint alatt. Ezt az új, a tölgyek alkotta lombkoronaszinttől jól elkülönülő szintet 1982 óta három cserjeszintből származó fásszárú faj: az *A. campestre*, az *A. tataricum* és a *C. mas* alkotja. A cserjeközösség többi faja esetében az elmúlt 40 év során nem tapasztaltunk szignifikáns eltéréseket az átlagos méretek tendenciájában.

(5) A tölgypusztulást követően a cserjeszint teljes körlapösszege jelentősen megnőtt. Szignifikáns összefüggést találtunk a tölgyek denzitása

és a cserjeközösség, valamint a domináns fásszárú fajok teljes körlapösszege között.

(6) A mintaerdő a tölgyek kidőlésével együtt járó lomb és biomassza veszteséget nem tudta a cserjeszint lombborítás arányának szignifikáns növelésével pótolni. Az viszont megállapítható az adatokból, hogy 1988-ra a kiindulási értékhez képest 30%-al nőtt a cserjeszint tényleges lombaránya. Ez a folyamat azonban 1988 után már nem folytatódott. A cserjeszint 4 meghatározó faja közül csupán az *A. campestre* átlagos lombja növekedett szignifikánsan, míg az *A. tataricum*, *C. mas* és *E. verrucosus* átlagos lombvetülete és a tölgypusztulás között nem volt korreláció.

(7) Elemzéseink igazolták, hogy a tölgyfák denzitásának csökkenése szignifikánsan csökkentette a cserjeközösség és az alacsony cserjék diverzitási és egyenletességi értékeit. Ez az összefüggés azonban nem volt kimutatható az 1,0 méternél magasabb cserjék esetében. A cserjeszint diverzitási értékei megmutatták, hogy a cseres-tölgyes erdő a tölgypusztulásra nem reagált egy nagyobb fajszámú, vagy éppen nagyobb egyenletességgel rendelkező cserjeszinttel.

(8) Az erdő cserjeszintjének denzitása szignifikánsan hatott a magas cserjeszint denzitására. Az *A. campestre* egyedek eloszlása szignifikánsan befolyásolta az *A. tataricum* egyedek eloszlását. Az *A. campestre* egyedek körlapösszege a *C. mas* kivételével valamennyi cserjefaj körlapösszeg méretére hatással volt. Az alsó lombkoronát alkotó 3 faj (*A. campestre*, *A. tataricum* és *C. mas*) átlagos lombvetülete szignifikánsan hatott az *E. verrucosus* lombvetületére. Továbbá az *A. campestre* és a *C. mas* átlagos lombja is hatással volt a többi nem domináns magas cserjefaj átlagos lombvetületére. Mindezek alapján is megállapítható, hogy a cserjeszinten belül a strukturális változásokat leginkább az *A. campestre* egyedek indukálják.

A koronaszint ritkulásával az erdőbe érkező intenzívebb napsugárzás hatására a cserjefajok egy része intenzívebb növekedéssel gyorsan elérte a magas cserjeszintet, lombozata kiterjedtebbé vált. Ebben a folyamatban különösen a hazánkban fa termetet is elérni képes *A. campestre* és *A. tataricum*, valamint a tipikusan cserje formáját megőrző, de nagyobb méretet is elérni képes *C. mas* dominanciája érvényesült. Az is kijelenthető, hogy nemcsak a cserjeközösségben és az egyes szintekben érdemes strukturális vizsgálatokat folytatni, hanem a cserjeszinten belül bizonyos fajokat ki is kell emelni. Ennek oka, hogy az erdőben egyes fajok nagyon eltérő módon reagáltak a tölgypusztulásra, mint természetes eredetű zavarásra. A tölgyfajok természetes regenerációs képessége rendkívül alacsony, ezért ha a folyamat tovább tart, akkor a szukcesszió eredményeképpen az eredeti cseres-kocsánytalan tölgyes egy vegyes fajösszetételű erdővé alakulhat át, sok fa méretű juharral a lombkoronában.

A komplex, long-term vizsgálatok folytatása mindenképpen szükséges a jövőben is, hogy monitorozhassuk az erdőben zajló jelentős strukturális átalakulásokat. A területen kapott eredmények mindenképpen hasznosak és nélkülözhetetlenek lehetnek az erdészetek és az erdész szakemberek számára is, akik a hosszú-távú helyi adatsor figyelembevételével pontosabb erdőgazdasági tervezéseket végezhetnek. A több évtizedre kitekintő erdőökológiai adatsorok a szakmailag megalapozottabb erdőkezelési tervek készítésénél is jó támpontot nyújthatnak. A hazánkban nagy kiterjedésű és komoly természetvédelmi jelentőséggel bíró tölgyerdőkben bekövetkező változásokra, ökológiai és erdészeti problémákra a jövőben jobban fel kell készülni. Hagyományos vizsgálatainkat pedig érdemes olyan új módszerekkel és kutatási irányvonalakkal kiegészíteni, amelyek illeszkednek a nemzetközi trendekhez és a felkapott kutatási témákhoz.

8. Summary

8.1. Introduction

Forests can be seriously affected by natural, biotic factors such as extreme weather conditions, heat, drought, storms (Drobyshev et al. 2008; Bolte et al. 2010), and insect fluctuations (Moraal & Hilszczanski 2000), by abiotic factors such as diseases or human influences, climate change, fires and air pollution (Signell et al. 2005; Kabrick et al. 2008). The biotic (Innes 1992; Bréda et al. 2006) and abiotic factors (Bussotti & Ferretti 1998; De Vries et al. 2000) lead to a modified functioning of the whole forest ecosystem and may lead to large-scale forest decline. The tree declines heavily affected oak species, and especially *Quercus petraea* Matt. L. (sessile oak) trees in European countries (Freer-Smith & Read 1995; Brasier et al. 2005).

Despite the comprehensive interest in oak forest dynamics, there has been little long-term monitoring of particular oak forests globally (Chapman et al. 2006; Chapman & McEwan 2016). In contrast to tree decline, relatively few studies deal with shrubs, shrub dynamics and relationship between the tree and shrub layer (Légaré et al. 2002; Augusto et al. 2003; Gilliam 2007; Gazol & Ibáñez 2009). Forest overstory-understory relationships are complex, but for the structure and the availability of different resources of herbaceous and shrub layer are dominated by the overstory canopy structure (Burrascano et al. 2011; Burton et al. 2011, Cutini et al. 2015). An important factor for sustainable forest management of oaks is understanding the overstory-understory relationships that influence ecosystem productivity and stability (Moreno et al. 2013). The influence of the overstory tree layer on the understory is not completely clear (Barbier et al. 2008). The decreased oak trees density led to numerous significant structural changes in the shrub layer. Tree species diversity had a positive relationship to understory shrub cover

because a diverse overstory generally created more canopy gaps (Gazol & Ibáñez 2009). The canopy layer structure strongly influences shrub species cover by altering microsites, resources and environmental conditions (Oliver & Larson 1996; Stone & Wolfe 1996). Furthermore, the variability in below tree layer light availability and canopy openness strongly influence individual performance and community composition of shrub and herb plants in temperate forest (Hughes & Fahey 1991; Goldblum 1997).

The shrubs are affected by light availability when the canopy is closed (Légaré et al. 2002), leading to negative correlations of shrub layer species richness and/or cover with tree basal area (Hutchinson et al. 1999). In the shrub layer the high species richness may be result partly the relatively large amount of light reaching the understory (Harcombe & Marks 1977). Shrub communities are dynamic (Chipman & Johnson 2002; Rees & Juday 2002) and change considerably with overstory structure and composition (De Grandpré et al. 1993; Klinka et al. 1996). Shrub dynamics are linked to the ecological functioning of forest ecosystems (McKenzie et al. 2000; Augusto et al. 2003). Shrub specimens can enhance oak seedling recruitment, and later negatively affect tree growth and productivity (Moreno et al. 2013). Shrubs play a major role in cycles of some essential nutrients like N, K and carbon dynamics (Gilliam 2007), they contribute substantially to compositional and structural diversity, help protect watersheds from erosion and enhance the aesthetics of forest ecosystems (Halpern & Spies 1995). Shrubs may provide important indication of site quality, overstory regeneration patterns and conservation status (Hutchinson et al. 1999; Small & McCarthy 2002). It may also influence the nutrient fluxes in the forest during mineralisation (Augusto et al. 2003), throughfalls (Hornung et al. 1990), nitrification (Wedraogo et al. 1993) and after clear-felling (Dahlgren & Driscoll 1994).

The species composition of the canopy layer was stable until 1979 and the healthy density of *Q. petraea* and of *Quercus cerris* L. (Turkey oak) also remained constant in the "Síkfökút Project" LTER (long-term ecological research) site. The serious oak decline was first reported in 1979–80 and until 2012 62.4% of oak trees died. The oak death resulted in a considerably decreasing in the density of healthy canopy trees. The results of Jakucs (1988) suggest that the soil acidification induced by air pollutants and the disappearance of mycorrhiza fungi that promotes water and nutrient absorption, have been considered and identified as primary causes of deciduous forest decline in the research site. The overall species composition of the canopy has changed little, some trees of *Tilia cordata* Mill. (small-leaved linden) and *Carpinus betulus* L. (common hornbeam) lived as new species in the study site.

After the oak decline the research used some structural variables to signal the condition of the oak forest health. These variables are among others species richness, size condition, diversity indices and foliage cover in the shrub layer. The long-term shrub community dynamics and the relationship between shrub layer and oak canopy decline in a temperate deciduous forest have not been extensively reported in previously published studies (Légaré et al. 2002).

I address the following research questions.

- (1) How did species composition and species diversity in the shrub layer change after the oak decline?
- (2a) Did the decline of oak trees have a significant effect on the density of shrub species?
- (2b) Did the long-term dynamics of oak seedling and sapling density have a significant effect to the natural regeneration potential of oak forest?

- (3) What is the relationship between the shrub species' occurrence and number of oak trees?
- (4) What was the relationship between the mean size of shrub species and the number of oak trees?
- (5) Did the decline of oak trees have an effect on the basal area of all shrubs and of some shrub species?
- (6) What is the relationship between the oak decline and the foliage cover of shrubs?
- (7) Is there an effect of the decrease of oak tree density on the diversity of shrub layer?
- (8) Is there potential interaction among structural condition of some shrub species in the understory?

8.2. Material and methods

8.2.1. Study site

The 27 ha reserve research site is located in the Bükk Mountains of northeast Hungary (47°55' N, 20°46' E) at a distance of 6 km from the city of Eger and at an altitude of 320–340 m a.s.l. The site was established in 1972 by Jakucs Pál and has been used for the long-term study of forest ecosystems (Jakucs 1985). The mean annual temperature is 9.9°C and mean annual precipitation typically ranges from 500 to 600 mm. The mean annual temperature and precipitation are based on measurements at the meteorological recording tower of the site (Antal et al. 1997). Descriptions of the geographic, climatic, and soil conditions, and vegetation of the forest were reported in detail by Jakucs (1985, 1988). Paper of Koncz et al. (2011) showed the seed bank and herbaceous vegetation condition of the forest. The most common forest association in this region is sessile oak and Turkey-oak forest community

(*Quercetum petraeae-cerridis* Soó 1963) with a dominant canopy of *Q. petraea* and *Q. cerris* deciduous tree species. Both oak species are important dominant native deciduous tree species of the Hungarian natural woodlands. Other codominant tree species in the site included *C. betulus*, *Prunus avium* L. (wild cherry) and *T. cordata*. The plots under study were made up of evenly aged temperate deciduous forest; trees are 110 years old, and it had not been thinned for more than 50 years (Misik et al. 2013, 2014, 2017).

8.2.2. Sampling and statistical analysis

The necessary data of shrub layer condition has been collected at a definite period on a 48 m × 48 m monitoring plot. The permanent subplots (4 m × 4 m) were established in 1972. The data were obtained from a 27 ha study site at regular intervals within the site. Monitoring activities started in 1972 and repeated shrub layer inventories took place in 1982, 1993, 1997, 2002, 2007, and 2012. The investigations were performed during the growing seasons (Misik et al. 2013).

Canopy trees were classified as sessile oak and Turkey-oak tree species > 13.0 m in height and ≥ 10.0 cm in diameter at 1.3 meters above ground (dbh). Shoot height and shoot diameter of the shrub individuals were the two main variables recorded. Specimens which were higher than 1.0 m were categorized as high shrub. The lower specimens were categorized as low shrub. Stems < 50.0 cm height of oak species were inventoried and identified to oak seedlings (Misik et al. 2013). The term “dominant woody” is used to refer to *A. campestre*, *A. tataricum* and *C. mas* species that play a key role in an understorey based on the high densities and largest mean sizes for the shrub community (Misik et al. 2014).

The following measurements were carried out in each subplot: was detected species composition, species richness, occurrence % in subplots, species density, diversity indices, basal area (BA, m² ha⁻¹), foliage cover percentage and size condition of high shrub individuals. The height of each high shrub specimen was measured with a scaled pole and shoot diameter at 5.0 cm above the soil surface in two directions with a caliper. Location and cover of all high shrub specimens were mapped in each subplot. Foliage maps were digitized in ArcView (ESRI, Redmont, USA 1999). Based on the digitized map we estimated the foliage area of shrub species with the GIS environment. The correlation analysis was used to determine and quantify the connection between oak decline and shrub layer condition (density, mean size condition) in the monitoring plot from 1972. Experimental data were statistically evaluated by linear regression to determine significant relationship between height and diameter of all specimens and between mean cover and basal area of some woody species of plot over a four decades period (SPSS version 19). We used one-way ANOVA with the Tukey's HSD test if necessary to determine the significant differences among high shrub species by occurrence and among canopy layer and shrub layer by specimen density. The following indices were carried out: were determined a commonly used diversity indices, Shannon (H) (Eq. 1) and evenness (E) (Eq. 2):

$$(Eq. 1) \quad H = - \sum p_i \times \ln p_i$$

$$(Eq. 2) \quad E = H / H_{max} = H / \ln S$$

Where quantity p_i is the proportion of individuals found in the " i "th species and S the species richness of the community. Evenness index was calculated as the ratio of observed diversity (H) to maximum diversity (H_{max}) (Magurran 1988).

Statistical analysis was performed using PAST statistical software and significant differences for all statistical tests were evaluated at the level of $*P < 0.05$; $**P \leq 0.01$; $***P \leq 0.001$ or $^{n.s.}P \geq 0.05$.

8.3. Results

8.3.1. Species composition and species richness

Species composition of the shrub layer has been essentially constant and did not change considerably over the observation period. Twenty native woody species (trees and shrubs) were identified across the entire study area from 1972; 16–17 species were present continuously in the plot. After the oak decline 3 native woody species were identified across the entire study area from 1982 in the new subcanopy layer: *A. campestre*, *C. mas* and *A. tataricum*. The number of vascular plant shrub species found in the monitored subplots ranged from 3 to 11 over the monitoring time. In 2012, in the three extra sampling plots *C. betulus* appeared as new high shrub species and *Juglans regia* L. (common walnut) disappeared from the shrub community.

8.3.2. Individuals number

The largest abundance of shrub layer was measured in 1982 with 101.326 shrubs. The lowest abundance with 23.556 individuals was recorded two decades later. The proportion of low and high shrub specimen's density varied between 84.6–15.4% (2002) and 96.0–4.0% (1982) in the monitoring plot. The most common high shrub species were *A. campestre* and *E. verrucosus* Scop. (spindle tree); from 1993 the most common low shrubs were *E. verrucosus* and *Q. petraea*. It was positive relationship between oak trees density and density of *A. campestre*, *C. mas* ($r = 0.95^*$ and 0.92^{**}) and *A. tataricum* ($r = 0.88^{**}$) in the high shrub layer of one hectare. This analysis

indicated a significant negative association between high shoot density of *E. verrucosus* and canopy density ($r = 0.79^*$).

No significant correlation was observed between oak trees density and total trunk density of the subcanopy layer ($r = 0.62^{n.s.}$). The subcanopy species density increased considerably from 1982 to 2002, from 87 to 208 specimens per hectare.

8.3.3. Occurrence and distribution

The correlation analysis showed significant positive relationship between oak trees density and occurrence of *A. tataricum*, *C. mas* and *E. verrucosus* ($r = 0.82\text{--}0.90^{**}$) high shrub species and *Cornus sanguinea* L. ($r = 0.85^{**}$) and *Ligustrum vulgare* L. (wild privet) ($r = 0.73^*$) low shrub species in the subplots. High shrubs with highest occurrence were *E. verrucosus* and *C. mas*. The most occurrent low shrub species were *E. verrucosus* and *L. vulgare*. The occurrence of *Q. petraea* seedlings ranged from 16.7% to 81.9% in the last three decades. The results of Tukey's pairwise comparisons suggest that there were significant differences among species occurrence of some high shrub species ($F_{3;20} = 9.01^{***}$).

The distribution of low- and especially of high shrub individuals in the site showed clustered distribution. Similar situation can be found in the new subcanopy layer.

8.3.4. Height and diameter

Correlation analysis showed that the mean height and mean diameter of dominant woody species in the plot increased significantly ($r = 0.73\text{--}0.86^*$) from 1972 except of height of *A. tataricum* individuals ($r = 0.84^{n.s.}$). Among height and diameter of *A. campestre* ($R^2 = 0.56\text{--}0.82^{***}$, $F_{1;52-1;205} = 108.03\text{--}921.53$) and *A. tataricum* ($R^2 = 0.46\text{--}0.75^{***}$, $F_{1;22-1;69} = 23.52\text{--}158.58$)

specimens were found by linear regression to have a highly positive significant association and lower of *C. mas* ($R^2 = 0.40\text{--}0.66^{***}$, $F_{1;39-1;191} = 75.35\text{--}343.90$) and *E. verrucosus* ($R^2 = 0.22\text{--}0.46^{***}$, $F_{1;82-1;288} = 23.53\text{--}173.49$) specimens in the permanent plot from 1972. The mean height of other high shrub species increased from 1.5 m to 2.4 m between 1972 and 1997. The mean diameter of the other shrubs increased from 1.5 cm to 2.9 cm however, since 1997, it has been decreasing again.

After the large-scale oak decline, the mean height and shoot diameter of the dominant woody species had increased during the last surveys. The mean height of dominant woody species increased not significantly from 1993 ($r = 0.16\text{--}0.85^{\text{n.s.}}$) except of mean height of *C. mas* specimens ($r = 0.89^*$).

8.3.5. Basal area

Our results show statistically significant relationship of oak decline with high shrub layer basal area ($r = 0.76^*$). No considerably difference was found among basal area of Turkey oak trees during this period. The basal area of understory was only $0.005 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ in 1972. After the decline, already in 1982, a general increase in shrub layer basal area was found. It was recorded the maximum basal area of high shrub layer in the last measuring. A positive significant interaction between basal area and mean cover was detected for *A. campestre* and *C. mas* dominant woody species ($r = 0.74^*$). Non-significant differences to shrub cover and basal area were determined for *A. tataricum* and *E. verrucosus* ($r = 0.58^{\text{n.s.}}$ and $r = 0.23^{\text{n.s.}}$) over the past three decades. It was recorded significant differences among shoot's basal area of some woody species ($F_{5;36} = 11.50^{***}$).

8.3.6. Foliage cover

From 1972 to 1988 the shrub layer cover increased remarkably; since 1993 onwards there has not been a clear tendency in the fluctuation of the cover. No significant differences were revealed between oak trees density and duplex- and multiplex shrub cover and between total cover and duplex- and multiplex cover in the understory ($P > 0.05$). Furthermore, the duplex- and multiplex shrub layer cover did not vary significantly with the canopy total basal area ($P > 0.05$). In the first decade of surveys the duplex- and multiplex cover increased from 13.8% to 56.3%. Later there was no unambiguous tendency in their development. It was detected significant differences among mean cover of some woody species ($F_{4;30} = 8.02^{***}$). The mean cover of *A. campestre*, *C. mas* and *A. tataricum* dominant woody species increased rapidly after the beginning of oak decline. *A. campestre* had significantly mean percent cover increase ($P \leq 0.05$). Our data shows a non-significant association between oak trees density and mean cover of other shrub species ($P > 0.05$). It was increased from 1.0 m^2 to 2.8 m^2 through two decades. Later this mean cover fluctuated, ranged from 1.2 m^2 to 4.3 m^2 .

We found negative correlation between canopy density and total foliage cover of the subcanopy layer ($r = 0.95^*$). After the oak decline the percentage cover of subcanopy layer increased considerably and was the maximum in 1997 with 969.9 m^2 . The mean cover of *A. campestre* ($r = 0.85^*$), *C. mas* ($r = 0.71^{\text{n.s.}}$) and *A. tataricum* ($r = 0.54^{\text{n.s.}}$) specimens increased after the tree decline, but it was significantly only by *A. campestre* specimens.

8.3.7. Diversity of shrub community

Shannon index varied between 1.27 and 2.22 in the understory. It was detected slightly higher Shannon diversity (except without oak seedlings) in

the plus plots. The results of correlation analysis showed a significant association between oak trees density and Shannon index of the understory ($r = 0.82^*$). It was positive correlation between oak decline and species diversity of low shrubs ($r = 0.79^*$). Diversity index of the high shrub layer increased after the oak decline. A non-significant differences were recorded among diverse Shannon indices in the understory ($F_{3;32} = 1.85^{n.s.}$).

Evenness index varied between 0.46 and 0.77 in the understory. It was calculated slightly higher Evenness index in the plus plots in 2012. A significant relationship was detected on the basis of correlation analysis between evenness of the shrub community and oak trees death ($r = 0.83^*$). Relationship was significant between oak trees density and evenness value in the low shrub layer ($r = 0.73^*$). The total evenness index was the maximum in the first survey and was the lowest in 2002 similar to Shannon diversity. There was significant differences among evenness values in the understory ($F_{3;32} = 4.62^{**}$).

8.4. Discussion

Tree death has important consequences in terms of changes in light and thermal conditions and these factors lead to notable structural changes in the shrub layer.

As noted by Küßner (2003), a limiting factor for natural regeneration is light resource in a floodplain forest. The reason of oak regeneration scarcity on Síkfőkút forest is unknown, but it may be related to high population density of wild boar. In closed-canopy mixed-species oak forests, current secondary succession implies that oaks are adversely affected by shade-tolerant tree species such as beech, ash and maple (Diekmann 1994; Johnson et al. 2002). The trees density of *A. campestre* increased in the overstory in our site. This study is in agreement with results of Mázsa et al.

(2008) that the tree density shows a remarkable decrease in the ratio of all oak species and especially by *Q. petraea* in the Várhegy Forest Reserve. Janík et al. (2008) reported that in a semi-natural forest in Czech Republic in the period 1973-2006 the most significant trend was decrease in the density of *Q. robur*. They also reported an increasing density and timber volume of *A. campestre*, *C. betulus* and *T. cordata*.

The late-seral species, for example maples are generally shade tolerant but respond positively to canopy gaps (Stewart 1988). In temperate broadleaved forest of New Hampshire in USA (Hughes & Fahey 1991) and of Ile de Rhin in France (Siebel & Bouwma 1998) canopy openness strongly influences individual performance, population dynamics and community species composition of understory plants. Our study is in agreement only with the first statements of previous findings. In Síkfőkút between 1982 and 2007 there was a significant increase in the size parameters of dominant woody species.

The tree species effect on vegetation diversity was not clearly apparent. Some studies of numerous forest sites have shown that the diversity of tree species effect on vegetation diversity was low (Whitney & Foster 1988; Hong et al. 1997). Kirby (1988) and Amezcaga and Onaindia (1997) concluded that planting coniferous tree species, rather than native hardwoods, reduced species richness and therefore diversity index. Our study is in agreement with results of Onaindia et al. (2004) that suggest that diversity and evenness are used to evaluate the effects of disturbance regimes in temperate forests. Stone and Wolfe (1996) concluded that the different diversity indices suggest that plant species richness, but not the evenness of understory species, is substantially higher in stands with moderate tree mortality than in stands with low or high mortality.

Chapman et al. (2006) reported that the total shoot density and basal area in the understory were substantially higher in 2002 than in 1934, increasing from 240 to 688 trees ha⁻¹ and from 0.9 to 3.6 m² ha⁻¹, while most oaks and shortleaf pine decreased in importance over time upland oak forest of USA. In the study of Gracia et al. (2007) the relationship between shrubs cover and basal area of overstory was only significant for two species, and in both two cases, cover decreased with basal area. Other studies have shown negative correlations of understory cover with canopy trees basal area (Gilliam & Turrill 1993) presumably because of differential light availability.

Tree species influenced shrub, herb and moss cover (Klinka et al. 1996). Results from Kerns and Ohmann (2004) suggest that forest structure, stand development, site disturbance history and environment all interact to influence shrub layer cover in Oregon landscape. Shrub cover was negatively associated with *Tsuga heterophylla* basal area and density of shade tolerant trees. Total shrub cover increased significantly ($P < 0.001$) with time since canopy gaps. Furthermore, the increase in total species cover was significantly more pronounced in mature than old-growth stands of Canada (De Grandpré et al. 2011). Total cover of the shrub layer increased slightly, but nonsignificantly in a mature oak forest of USA, from 45.0% in 1950 to 51.0% in 1969 and 1979.

8.5. Conclusion

I summarize my findings as follows.

- (1) The original density and species composition of the shrub layer did not change considerably in the past 40 years despite the strong oak decline; there is no new shrub species established in the study area.
- (2) A strongly significant correlation was only found between the density of canopy forming oak trees and the changes in density of the low shrub

layer. High shrubs did not increase in density after the oak decline. The density of oak seedlings strongly fluctuated between years.

(3) The occurrence of *A. tataricum*, *C. mas* és *E. verrucosus* high and *C. sanguinea* and *L. vulgare* low shrub species in the subplots changed significantly after the oak decline. In the resulting permanent gaps the policormon forming shrub species (*Euonymus spp.* és *L. vulgare*) were present with a higher density.

(4a) Mean height and shoot diameter of the dominant woody species in the understory increased significantly, except of *A. tataricum*. This resulted in a new, secondary canopy between 8.0–13.0 m.

(4b) A significant correlation was found between the density of oak trees and the total basal area of the shrubs and of the dominant woody species, as a result of the significant shoot diameter increase of dominant woody species.

(5) The forest was unable to compensate the loss of oak foliage cover by a significant increase in the ratio of understory foliage cover. From among the four dominant species of the understory, only the mean foliage cover of *A. campestre* showed a significant increase.

(6) The decrease of oak tree density had a significant reduced effect on the diversity and evenness of the shrub layer and of the low shrubs.

9. Irodalomjegyzék

- Abrams, M.D. 1990. Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiol.* 7: 227-238.
- Alaback, P.B., Herman, F.R. 1988. Long-term response of understory vegetation to stand density in *Picea-Tsuga* forests. *Can. J. For. Res.* 18: 1522-1530.
- Allredge, M.W., Peek, J.M., Wall, W.A. 2001. Shrub community development and annual productivity trends over a 100-year period on an industrial forest of Northern Idaho. *For. Ecol. Manag.* 152: 259-273.
- Amar, A., Smith, K.W., Butler, S., Lindsell, J.A., Hewson, C.M., Fuller, R.J., Charman, E.C. 2010. Recent patterns of change in vegetation structure and tree composition of British broadleaved woodland: evidence from large-scale surveys. *For.* 83: 345-356.
- Amezaga, I., Onaindia, M. 1997. The effect of evergreen and deciduous coniferous plantations on the field layer and seed bank of native woodlands. *Ecogr.* 20: 308-318.
- Antal, E., Berki, I., Justyák, J., Kiss, Gy., Tarr, K., Vig, P. 1997. A síkfőkúti erdőtársulás hő- és vízháztartási viszonyainak vizsgálata az erdőpusztulás és az éghajlatváltozás tükrében. Debrecen, p. 83.
- Aszalós, R., Horváth, F., Mázsza, K., Ódor, P., Lengyel, A., Kovács, G., Bölöni J. 2017. First signs of old-growth structure and composition of an oak forest after four decades of abandonment. *Biologia* 72: 1264-1274.
- Aubin, I., Ouellette, M.H., Legendre, P., Messier, C., Bouchard, A. 2009. Comparison of two plant functional approaches to evaluate natural restoration along an old-field—deciduous forest chronosequence. *J. Veg. Sci.* 20: 185-198.
- Augusto, L., Dupouey, J.L., Ranger, J. 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Ann. For. Sci.* 60: 823-831.
- Bakker, J.D., Rudebusch, F., Moore, M.M. 2010. Effects of long-term livestock grazing and habitat on understory vegetation. *West. North. Am. Nat.* 70: 334-344.
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. *For. Ecol. Manag.* 254: 1-15.
- Barnes, J.D., Eamus, D., Brown, K.A. 1990. The influence of ozone, acid mist and soil nutrient status on Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] II. Photosynthesis, dark respiration and soluble carbohydrates of trees during late autumn. *New Phytol.* 115: 149-156.
- Bartels, S.F., Chen Han, Y.H. 2013. Interactions between overstorey and understorey vegetation along an overstorey compositional gradient. *J. Veg. Sci.* 24: 543-552.
- Bartemucci, P., Messier, C., Canham, C.D. 2006. Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Can. J. Res.* 36: 2065–2079.

- Bartha, D. (szerk.) 2001. A természetszerű erdők kezelése. A KöM Természetvédelmi Hivatalának tanulmánykötetei 7. Természetbúvár Alapítvány Kiadó, Budapest.
- Bazzaz, F.A. 1990. Plant–plant interactions in successional environments. In: Grace, J.B., Tilman, D. (eds.) Perspectives on Plant Competition Academic Press, San Diego, pp. 239-263.
- Beckage, B., Clark, J.S., Clinton, B.D., Haines, B.L. 2000. A long-term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories. Can. J. For. Res. 30: 1617-1631.
- Belden, A.C., Pallardy, S.G. 2009. Successional trends and apparent *Acer saccharum* regeneration failure in an oak-hickory forest in central Missouri, USA. Plant Ecol. 204: 305-322.
- Berger, A.L., Puettmann, K.J. 2000. Overstory composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed aspen forest of Northern Minnesota. American Mid. Nat. 143: 111-125.
- Béres, Cs., Fenyvesi, A., Molnár, T. 1992. Water transport in oak trees. In: Teller, A., Mathy, P., Jeffers, J.N.R. (eds.): Responses of forest ecosystems to environmental changes. Elsevier Applied Science, London and New York, pp. 615-616.
- Béres, Cs., Fenyvesi, A., Raschi, A., Ridder, H.W. 1998. Field experiment on water transport of oak trees studying by computer tomograph and magnetic resonance imaging. Chemosphere 36: 925-930.
- Blaschke, H. 1994. Decline symptoms on roots of *Quercus robur*. Europ. J. For. Path. 24: 386-398.
- Bolte, A., Hilbrig, L., Grundmann, B., Kampf, F., Brunet, J., Roloff, A. 2010. Climate change impacts on stand structure and competitive interactions in a southern Swedish spruce–beech forest. Eur. J. For. Res. 129: 261-276.
- Borhidi, A. (szerk.) 2003. Magyarország növénytársulásai. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Borhidi, A., Sánta, A. (szerk.) 1999. Vörös könyv Magyarország növénytársulásairól 2. A KöM Természetvédelmi Hivatalának tanulmánykötetei 6. Természetbúvár Alapítvány Kiadó, Budapest.
- Brasier, C.M., Beales, P.A., Kirk, S.A., Denman, S., Rose, J. 2005. *Phytophthora kernoviae* sp. nov. an invasive pathogen causing bleeding stem lesions on forest trees and foliar necrosis of ornamentals in Britain. Mycol. Res. 109: 853-859.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Ann. For. Sci. 63: 625-644.
- Brosofske, K.D., Chen, J., Crow, T.R. 2001. Understory vegetation and site factors: implications for a managed Wisconsin landscape. For. Ecol. Manag. 146: 75-87.
- Bruck, R.I., Robarge, W.P. 1988. Change in forest structure in the boreal montane ecosystem of Mount Mitchell, North Carolina. Eur. J. For. Pathol. 18: 357-366.

- Burrascano, S., Sabatini, F.M., Blasi, C. 2011. Testing indicators of sustainable forest management on understorey composition and diversity in southern Italy through variation partitioning. *Plant Ecol.* 212: 829-841.
- Burton, J.I., Mladenoff, D.J., Clayton, M.K., Forrester, J.A. 2011. The roles of environmental filtering and colonization in the fine-scale spatial patterning of ground-layer plant communities in north temperate deciduous forests. *J. Ecol.* 99: 764-776.
- Bussotti, F., Ferretti, M. 1998. Air pollution, forest condition and forest decline in Southern Europe: an overview. *Environ. Pollut.* 101: 49-65.
- Callaway, R.M., Davis, F.W. 1998. Recruitment of *Quercus agrifolia* in central California: the importance of shrub-dominated patches. *J. Veg. Sci.* 9: 647-656.
- Carey, A.B. 1995. Sciurids in Pacific Northwest managed and old-growth forests. *Ecol. Applicat.* 5: 648-661.
- Čermák, J., Tognetti, R., Nadezhkina, N., Raschi, A. 2008. Stand structure and foliage distribution in *Quercus pubescens* and *Quercus cerris* forests in Tuscany (central Italy). *For. Ecol. Manag.* 255: 1810-1819.
- Chaneton, E.J., Facelli, J.M. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Veg.* 93: 143-155.
- Chapman, R.A., Heitzman, E., Shelton, M.G. 2006. Long-term changes in forest structure and species composition of an upland oak forest in Arkansas. *For. Ecol. Manag.* 236: 85-92.
- Chapman, J.I., McEwan, R.W. 2016. Thirty Years of Compositional Change in an Old-Growth Temperate Forest: The Role of Topographic Gradients in Oak-Maple Dynamics. *PLoS One* 11: 1-17.
- Chappelka, A.H., Freer-Smith, P.H. 1995. Predisposition of trees by air pollutants to low temperature and moisture stress. *Environ. Pollut.* 87: 105-117.
- Chen Han, Y.H., Légaré, S., Bergeron, Y. 2004. Variation of the understory composition and diversity along a gradient of productivity in *Populus tremuloides* stands of northern British Columbia, Canada. *Can. J. Bot.* 82: 1314-1323.
- Chianucci, F., Minari, E., Fardusi, M.J., Merlini, P., Cutini, A., Corona, P., Mason, F. 2016. Relationships between overstory and understory structure and diversity in semi-natural mixed floodplain forests at Bosco Fontana (Italy). *iFor.* 9: 919-926.
- Chipman, S.J., Johnson, E.A. 2002. Understory vascular plant species diversity in the mixedwood boreal forest of western Canada. *Ecol. Appl.* 12: 588-601.
- Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C. 2004. Morphological and physiological responses of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings to grass-induced belowground competition. *Tree Physiol.* 24: 45-54.
- Coll, L., González-Olabarria, R.J., Mola-Yudego, B., Pukkala, T., Messier, C. 2011. Predicting understory maximum shrubs cover using altitude and overstory basal area in different Mediterranean forests. *Eur. J. For. Res.* 130: 55-65.

- Collins, B.S., Dunne, K.P., Pickett, S.T.A. 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. In: Pickett, S.T.A. and White, P.S. (eds): The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, San Diego, USA. pp. 218-234.
- Cutini, A., Chianucci, F., Giannini, T., Manetti, M.C., Salvati, L. 2015. Is anticipated seed cutting an effective option to accelerate transition to high forest in European beech (*Fagus sylvatica* L.) coppice stands? *Ann. For. Sci.* 72: 631-640.
- Davison, S.E., Forman, R.T.T. 1982. Herb and shrub dynamics in a mature oak forest: a thirty-year study. *Bull. Torrey Bot. Club* 109: 64-73.
- De Grandpré, L., Gagnon, D., Bergeron, Y. 1993. Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *J. Veg. Sci.* 4: 803-810.
- De Grandpré, L., Boucher, D., Bergeron, Y., Gagnon, D. 2011. Effects of small canopy gaps on boreal mixedwood understory vegetation dynamics. *Community Ecol.* 12: 67-77.
- De Vries, W., Vel, E., Reinds, G.J., Deelstra, H., Klap, J.M., Leeters, E.E., et al. 2003. Intensive monitoring of forest ecosystems in Europe 1. Objectives, set-up and evaluation strategy. *For- Ecol- Manag.* 174: 77-95.
- Delatour, C. 1983. Les deperissements de chenes en Europe. *Rev. For. Franc.* 35: 265-282.
- Diaci, J., Gyoerek, N., Gliha, J., Nagel, T.A. 2008. Response of *Quercus robur* L. seedlings to north-south asymmetry of light within gaps in floodplain forests of Slovenia. *Ann. For. Sci.* 65: 105-113.
- Diekmann, M. 1994. Deciduous forest vegetation in Boreonemoral Scandinavia. *Acta Phytogeogr. Suec.* 80: 1-112.
- Diekmann, M., Brunet, J., Rühling, A., Falkengren-Grerup, U. 1999. Effects of Nitrogen Deposition: Results of a Temporal-Spatial Analysis of Deciduous Forests in South Sweden. *Plant Biol.* 1: 471-481.
- Drobyshev, I., Linderson, H., Sonesson, K. 2007. Relationship between crown condition and tree diameter growth in Southern Swedish oaks. *Environ. Monit. Assess.* 128: 61-73.
- Drobyshev, I., Niklasson, M., Eggertsson, O., Linderson, H., Sonesson, K. 2008. Influence of annual weather on growth of pedunculate oak in southern Sweden. *Ann. For. Sci.* 65: 512-512.
- Dunn, C.P. 1986. Shrub layer response to death of *Ulmus americana* in southeastern Wisconsin lowland forest. *Bull. Torrey Bot. Club* 113: 142-148.
- Dzwonko, Z., Gawronski, S. 2002. Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. *Biol. Cons.* 106: 389-398.
- ESRI. 1999. Environmental Systems Research Institute (ESRI). ArcView, GIS 3.2. ESRI, Redlands, California.
- Fernandes, P., Rigolot, E. 2007. The fire ecology and management of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *For. Ecol. Manag.* 241: 1-13.
- Fischer, A. 1999. Floristical changes in Central European forest ecosystems during the past decades as an expression of changing site conditions. In: Karjaleinen, T., Spiecker, H.,

- Laroussinie, O. (eds.) Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe. *EFI-Proceedings* 27: 53-64.
- Fischer, A., Lindner, M., Abs, C., Lasch, P. 2002. Vegetation dynamics in Central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Fol. Geobot.* 37: 17-32.
- Fischer, R., Dobbartin, M., Raspe, S., Garcia-Fernandez, P., Sanchez-Pena, G. 2004. Environmental influences. The condition of forest in Europe. Convention on Long-range Transboundary Air Pollution: International Co-operative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests. United Nations, Economic Commission for Europe, UNECE 2004, Geneva.
- Führer, E., Mátyás, Cs. 2005. A klímaváltozás hatása a hazai erdők szénmegkötő képességére és stabilitására. Időjárás - éghajlat - biztonság. *Magyar Tudomány* 7: 837.
- Gaertig, T., Schack-Kirchner, H., Hildebrand, E. E., Wilpert, V. K. 2002. The impact of soil aeration on oak decline in south-western Germany. *For. Ecol. Manag.* 159: 15-25.
- Galbraith, S.L., Martin, W.H. 2005. Three decades of overstory and species change in a mixed mesophytic forest in eastern Kentucky. *Castanea* 70: 115-128.
- Gálhidy, L., Mihók, B., Hagyó, A., Rajkai, K., Standovár, T. 2006. Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest. *Plant Ecol.* 183: 133-145.
- Gazol, A., Ibáñez, R. 2009. Different response to environmental factors and spatial variables of two attributes (cover and diversity) of the understorey layers. *For. Ecol. Manag.* 258: 1267-1274.
- Gilliam, F.S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioSci.* 57: 845-858.
- Gilliam, F.S., Turrill, N.L. 1993. Herbaceous layer cover and biomass in a young versus a mature stand of a central Appalachian hardwood forest. *Bull. Torrey Bot. Club* 120: 445-450.
- Goldblum, D. 1997. The effects of treefall gaps on understory vegetation in New York State. *J. Veg. Sci.* 8: 125-132.
- González-Hernández, M.P., Silva-Pando, F.J., Casal Jiménez, M. 1998. Production patterns of understory layers in several Galician (NW Spain) woodlands: Seasonality, net productivity and renewal rates. *For. Ecol. Manag.* 109: 251-259.
- Goodall, D.W. 1952. Quantitative aspects of plant distribution. *Biol. Rev.* 27: 194-245.
- Götmark, F., Berglund, A., Wiklander, K. 2005. Browsing damage on broadleaved trees in semi-natural temperate forest in Sweden, with a focus on oak regeneration. *Scand. J. For. Res.* 20: 223-234.
- Graae, B.J., Heskjaer, V.S. 1997. A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *For. Ecol. Manag.* 96: 111-123.

- Gracia, M., Montané, F., Piqué, J., Retana, J. 2007. Overstory structure and topographic gradients determining diversity and abundance of understory shrub species in temperate forests in central Pyrenees (NE Spain). *For. Ecol. Manag.* 242: 391-397.
- Haavik, L.J., Billings, S.A., Guldin, J.M., Stephen, F.M. 2015. Emergent insects, pathogens and drought shape changing patterns in oak decline in North America and Europe. *For. Ecol. Manag.* 354: 190-205.
- Hagar, J.C., McComb, W.C., Emmingham, W.H. 1996. Bird communities in commercially thinned and unthinned Douglas-fir stands of western Oregon. *Wildl. Soc. Bull.* 24: 353-366.
- Halpern, C.B., Spies, T.A. 1995. Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecol. Appl.* 5: 913-934.
- Harcombe, P.A., Marks, P.L. 1977. Understory Structure of a Mesic Forest in Southeast Texas. *Ecol.* 58: 1144-1151.
- Hart, S.A., Chen, H.Y.H. 2008. Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecol. Monogr.* 78: 123-140.
- Hämmerli, F., Stadler, B. 1989. Eichenschäden - Eine Übersicht zur Situation in Europa und in der Schweiz. *Schweiz. Z. Forstwes.* 140: 357-374.
- Härdtle, W., von Oheimb, G., Westphal, C. 2003. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *For. Ecol. Manag.* 182: 327-338.
- Härdtle, W., von Oheimb, G., Westphal, C. 2005. Relationships between the vegetation and soil conditions in beech and beech-oak forests of northern Germany. *Plant Ecol.* 177:113-124.
- Helama, S., Läänelaid, A., Raisio, J., Tuomenvirta, H. 2009. Oak decline in Helsinki portrayed by tree-rings, climate and soil data. *Plant and Soil* 319: 163-174.
- Herrera, J. 1995. Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *For. Ecol. Manag.* 76: 197-201.
- Holeksa, J. 2003. Relationship between field-layer vegetation and canopy openings in a Carpathian subalpine spruce forest. *Plant Ecol.* 168: 57-67.
- Hong, Q., Klinka, K., Sivak, B. 1997. Diversity of the understory vascular vegetation in 40-year-old and old-growth forest stands on Vancouver Island, British Columbia. *J. Veg. Sci.* 8: 778-780.
- Horváth, F. 2012. Módszertani fejlesztések az erdőrezervátumok hosszú távú faállomány-szerkezeti kutatásához. Doktori (Ph. D.) értekezés, Sopron.
- Horváth, F., Borhidi, A. (szerk.) 2002. A hazai erdőrezervátum-kutatás célja, stratégiája és módszerei. TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, Budapest.
- Horváth, Á., Kerényi, J., Lakatos, M., Nagy, A., Németh, Á., Szenyán, I. 2012. A 2012-es rendkívüli aszály meteorológiai háttere. *Erdészeti Lapok CXLVII*: 347-348.
- Hughes, J.W., Fahey, T.J. 1991. Colonization dynamics of herbs and shrubs in a disturbed northern hardwood forest. *J. Ecol.* 79: 605-616.

- Hutchinson, T.F., Boerner, R.A.J., Iverson, L.R., Sutherland, S., Kennedy, S.E. 1999. Landscape patterns of understory composition and richness across a moisture and nitrogen mineralization gradient in Ohio (USA) *Quercus* forests. *Plant Ecol.* 144: 177-189.
- Igmándi, Z., Béky, A., Pagony, H., Szontagh, P., Varga F. 1986. The state of decay of sessile oak in Hungary in 1985. *Az Erdő* 35: 255-259.
- Innes, J.L. 1992. Forest decline. *Progress Physic. Geog.* 16: 1-64.
- Jakucs, P. 1967. *Quercetum petraeae-cerris*. In: *Guide der Exkursionen d. Int. Geobot. Symp., Ungarn, Tab. XV-XVII: 40-42.*
- Jakucs, P. 1973. „Síkfőkút Project”. Egy tölgyes ökoszisztéma környezetbiológiai kutatása a bioszféra-program keretén belül. (Environmental-biological research of an oak forest ecosystem within the framework of the biosphere program). *MTA Biol. Oszt. Közl.* 16: 11-25.
- Jakucs, P. 1978. Environmental-biological research of an oak forest ecosystem in Hungary, „Síkfőkút Project”. - *Acta Biol. Debrecina* 15: 23-31.
- Jakucs, P. (ed.) 1983. Examination of the Health State of Hungarian Oak Stands with Ecologically Oriented Methods. p. 232.
- Jakucs, P. (ed.) 1985. Ecology of an oak forest in Hungary. Results of „Síkfőkút Project” I. Akadémia Kiadó, Budapest.
- Jakucs, P. 1986. Ökologische Untersuchung der Schädigungen in Ungarischen *Quercus-petraea*-Waldern. In: Schubert, R., Hilbig, W., Weinert, F. (eds.) *Internat. Symp. über Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderung.* Halle, 25-28. März 1986. pp. 54-55.
- Jakucs, P. 1988. Ecological Approach to Forest Decay in Hungary. *Ambio* 17: 267-274.
- Jakucs, P., Papp, M. 1974. Production investigations of the undergrowth (herbaceous layer) of a *Quercetum petraea-cerris* forest ecosystem. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 20: 295-308.
- Jakucs, P., Horváth, E., Kárász, I. 1975. contributions to the aboveground stand structure of an oak forest ecosystem (*Quercetum petraeae-cerris*) within the síkfőkút research area. *Acta Biol. Debrecina* 12: 149-153.
- Jakucs, P., Mészáros, L., Papp, B.L., Tóth, J.A. 1986. Acidification of soil and decay of sessile oak in the "Síkfőkút Project" area (N-Hungary). *Acta Bot. Hung.* 32: 303-322.
- Janík, D., Adam, D., Vrška, T., Hort, L., Unar, P., Horal, D., Král, K., Šamonil, P. 2008. Tree layer dynamics of the Cahnov-Soutok near-natural floodplain forest after 33 years (1973-2006). *Eur. J. For. Res.* 127: 337-345.
- Jennings, S.B., Brown, N.D., Sheil, D. 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *For.* 72: 59-73.
- Johnson, P.S., Shifley, S.R., Rogers, R. 2002. *The Ecology and Silviculture of Oaks.* CABI International, Wallingford, UK.

- Jolly, W.M., Nemani, R., Running, S.W. 2004. Enhancement of understory productivity by asynchronous phenology with overstory competitors in a temperate deciduous forest. *Tree Physiol.* 24: 1069-1071.
- Kanalas, P., Borovics, A., Cseke, K., Szöllösi, E., Oláh, V., Fenyvesi, A., Mészáros, I. 2009. Taxonómiai, populációgenetikai és fenológiai vizsgálatok egy síkfőkúti erdő nemes tölgyeinek körében. *Természetvédelmi Közlemények* 15: 338-346.
- Kárász, I. 1975. A "Síkfőkút Project" cserjeszintjének struktúra és fitomassza vizsgálata. Egyetemi doktori értekezés, Debrecen, p. 59.
- Kárász, I. 1979. Produktívizsgálatok a síkfőkúti cseres-tölgyes erdő cserjeszintjében I. *Acta Acad. Paed. Agriensis-Nova Series Tom XV*: 467-477.
- Kárász, I. 1981. Oberirdische Nettoproduktion der strauchschicht des Eichen-Zerreichenwaldes von Síkfőkút /Nordungarn/. *Acta Bot.Hung.* 27: 369-382.
- Kárász, I. 1984a. Adatok a *Cornus sanguinea* L. gyökérrendszerének fiziognómiai struktúrájához. *Acta Acad. Paed. Agriensis NS. XVII*: 739-753.
- Kárász, I. 1984b. Egy mérsékelt övi tölgyes cserjefajainak gyökérzete. Kandidátusi értekezés, Eger, p. 110.
- Kárász, I. 1986. A cserjeszint gyökérzetének fiziognómiai szerkezete a síkfőkúti tölgyesben. *Erdészeti és Faipari Tudományos Közlemények* 1: 89-99.
- Kárász, I. 2001. A síkfőkúti erdő cserjeszintjének strukturális változásai. In: Borhidi, A., Botta-Dukát, Z. (szerk.): *Ökológia az ezredfordulón I.* Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 213-221.
- Kárász, I., Szabó, E., Korcsog, R. 1987. A síkfőkúti tölgyes cserjeszintjének strukturális változásai 1972 és 1983 között. I. Egyedszám, sűrűség, diverzitás, borítás és a méretek változása. *Acta Acad. Paed. Agr. NS. 18*: 51-80.
- Kerns, B.K., Ohmann, J.L. 2004. Evaluation and prediction of shrub cover in coastal Oregon forests (USA). *Ecol. Indic.* 4: 83-98.
- Kevey, B. 2008. Magyarország erdőtársulásai. *Tilia* 14: 1-488.
- Kirby, K.J. 1988. Changes in the ground flora under plantations on ancient woodland sites. *For.* 61: 317-338.
- Kiss, Gy., Berki, I. 1996. Study on time series of some climatological elements in the Síkfőkút Project. *Proceeding of Seventeenth International Conference on Carpathian Meteorology, Visegrád*, pp. 177-182.
- Klein, R.M., Perkins, T.D. 1987. Cascades of causes and effects of forest decline. *Ambio* 16: 86-93.
- Klinka, K., Chen, H.Y.H., Wang, Q.L., de Montigny, L. 1996. Forest canopies and their influence on understory vegetation in early-seral stands on west Vancouver Island. *Northw. Sci.* 70: 193-200.

- Koike, T., Sanada, M., Ohta, S. 1993. Acid rain. 2. What about effects of acid rain on plant ecosystem? Current status of forest ecosystem and research activities. *Jpn. J. Soil Sci. Plant Nutr.* 64: 704-710.
- Kolb, A., Diekmann, M. 2004. Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *J. Veg. Sci.* 15: 199-208.
- Koncz, G., Papp, M., Matus, G., Török, P., Kotroczó, Zs., Krakomperger, Zs., Tóth, J.A. 2008. Egy észak-magyarországi cseres-tölgyes erdő magkészlete és struktúrájának változása 1973 óta. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében VIII. Gödöllő, Kitaibelia XIII/1. p. 112.
- Koncz, G., Papp, M., Török, P., Kotroczó, Zs., Krakomperger, Zs., Matus, G. 2009. Egy cseres-tölgyes állomány (Síkfőkút, Bükk-hegység) magbankja és szerepe a lágyszárú szint regenerálódásában. *Természetvédelmi Közlemények* 15: 304-315.
- Koncz, G., Papp, M., Török, P., Kotroczó, Zs., Krakomperger, Zs., Matus, G., Tóthmérész, B. 2010. The role of seed bank in the dynamics of understory in an oak forest in Hungary. *Acta Biol. Hung.* 61: 109-119.
- Koncz, G., Török, P., Papp, M., Matus, G., Tóthmérész, B. 2011. Penetration of weeds into the understory and seed bank of an oak forest in Hungary. *Community Ecol.* 12: 227-233.
- Kotroczó, Zs. 2009. Erdőtálaj szén-dioxid kibocsátása és szerves anyag dinamikája avarmanipulációs kísérletekben (Síkfőkút DIRT Project). Doktori (Ph. D.) értekezés, Debrecen.
- Kotroczó, Zs., Krakomperger, Zs., Papp, M., Bowden, R.D., Tóth, J.A. 2005. Thirty-one years of change in vegetation composition of a Central European oak forest at the Síkfőkút ILTER. INTECOL ESA Joint Meeting in Montreal, Quebec, Canada.
- Kotroczó, Zs., Krakomperger, Zs., Koncz, G., Papp, M., Bowden, R.D., Tóth, J.A. 2007. Egy cseres-tölgyes erdő fafaj-összetételének és struktúrájának hosszú távú változása (Síkfőkút Project). *Természetvédelmi Közlemények* 13: 93-100.
- Kovács-Láng, E., Fekete, G. 1995. Miért kellene hosszútávú ökológiai kutatások? *Magyar Tudomány*, 40: 377-392.
- Kovács-Láng, E., Herodek, S., Tóth, J.A. 1998. LTER in Hungary. In: The International Long Term Ecological Research Network. Compiled by the US LTER Network Office Albuquerque New Mexico, pp. 38-43.
- Kunstler, G., Curt, T., Bouchaud, M., Lepart, J. 2006. Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-Mediterranean grasslands. *J. Veg. Sci.* 17: 379-388.
- Küßner, R. 2003. Mortality patterns of *Quercus*, *Tilia*, and *Fraxinus germinants* in a floodplain forest on the river Elbe, Germany. *For. Ecol. Manag.* 173: 37-48.
- Larsson, S., Danell, K. 2001. Science and the management of boreal forest biodiversity. *Scand. J. For. Res.* 3: 5-9.
- Last, F.T. 1989. Acidic deposition: Case study Scotland. In: Adriano, D.C., Havas, M. (eds.) *Acidic precipitation*. Vol. 1. Case studies. Springer-Verlag, New-York, pp. 237-274.

- Légaré, S., Bergeron, Y., Leduc, A., Paré, D. 2001. Comparison of the understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Can. J. Bot.* 79: 1019-1027.
- Légaré, S., Bergeron, Y., Paré, D. 2002. Influence of forest composition on understory cover of boreal mixedwood forests of western Quebec. *Silva Fenn.* 36: 353-366.
- Lorimer, C.G., Chapman, J.W., Lambert, W.D. 1994. Tall understorey vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands. *J. Ecol.* 8: 227-237.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Majer, A. 1974. A cseres-tölgyesek fatermési és erdőművelési vonatkozásai a "Síkfőkút-Project" faállományának elemzése alapján. *Erdészeti és Faipari Tudományos Közlemények* 3: 51-65.
- Marañón, T., Bartolome, J.W. 1993. Reciprocal transplants of herbaceous communities between *Quercus agrifolia* woodland and adjacent grassland. *J. Ecol.* 81: 673-682.
- Matsuura, Y. 1992. Stemflow and soil acidification. *Jpn. J. For. Environ.* 34: 20-25.
- Mázsa, K., Balázs, B., Horváth, F., Bölöni, J., Aszalós, R. 2008. Transition of a managed forest towards a natural one – forest history and stand survey study in an oak forest reserve. 6th European Conference on Ecological Restoration, Ghent, Belgium, pp. 1-4.
- McDonald, R.I., Peet, R.K., Urban, D.L. 2002. Environmental correlates of oak decline and red maple increase in the North Carolina Piedmont. *Castanea* 67: 84-95.
- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C., Bauhus, J. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *For. Ecol. Manag.* 218: 1-24.
- McEwan, R.W., Dyer, J.M., Pederson, N. 2011. Multiple interacting ecosystem drivers: toward an encompassing hypothesis of oak forest dynamics across eastern North America. *Ecography* 34: 244-256.
- McKenzie, D., Halpern, C.B., Nelson, C.R. 2000. Overstory influences on herb and shrub communities in mature forests of western Washington USA. *Can. J. For. Res.* 30: 1655-1666.
- Mészáros, I., Módy, I., Marschall, M. 1993. Effects of air pollution on the condition of sessile oak forests in Hungary. *Studies Environ. Sci.* 55: 23-33.
- Mészáros, I., Kanalas, P., Fenyvesi, A., Kis, J., Nyitrai, B., Szöllősi, E., Oláh, V., Demeter, Z., Lakatos, Á., Ander, I. 2011. Diurnal and seasonal changes in stem radius increment and sap flow density indicate different responses of two co-existing oak species to drought stress. *Acta Silv. Lign. Hung.* 7: 97-108.
- Millers, I., Shriner, D.S., Rizzo, D. 1989. *History of Hardwood Decline in the Eastern United States*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, General Technical Report NE-126.
- Misik, T., Jósmai, P., Varga, K., Kárász, I. 2007. A síkfőkúti cseres-tölgyes erdő cserjeszintjének fiziognómiai struktúra viszonyai 2002-ben. *Acta Acad. Paedagogicae Agr. Sect. Pericemonologica XXXIV*: 71-80.

- Misik, T., Varga, K., Kárász, I. 2008. A síkfőkúti cseres tölgyes erdő fiziognómiai struktúra-változásának vizsgálata 1997 és 2002 között. *Acta Acad. Paed. Agr. Sect. Pericemonologica*, XXXV: 11-24.
- Misik, T., Kárász, I. 2009. A síkfőkúti erdő cserjeszintjének struktúra változásai 2002 és 2007 között - egyedszám és méret. *Természetvédelmi Közlemények*, 15: 358-368.
- Misik, T., Kárász, I. 2010. Data to the changes in the structure of shrub layer in a Hungarian oak-forest ecosystem. *Acta Universitatis Sapientiae Agriculture and Environment*, 2: 45-57.
- Misik, T., Kárász, I. 2012. Shrub layer dynamics of Turkey-oak forest between 2002 and 2007 in North-Hungary. *Síkfőkút LTER. J. Bio. Env. Sci.* 3: 31-40.
- Misik, T., Varga, K., Veres, Zs., Kárász, I., Tóthmérész, B. 2013. Long-term response of understorey cover, basal area and diversity to stand density in a mixed oak forest on the Síkfőkút plot in Hungary. *J For. Sci.* 59: 319-327.
- Misik, T., Kárász, I., Tóthmérész, B. 2014. Understory Development in an Oak Forest in Northern -Hungary: the Subcanopy Layer. *Acta Silv. Lign. Hung.* 10: 9-21.
- Misik, T., Kotroczó, Zs., Kárász, I., Tóthmérész, B. 2017. Long-term oak seedling dynamics and regeneration ability in a deciduous forest in Hungary. *Baltic For.* 23: 595-602.
- Misson, L., Baldocchi, D.D., Black, T.A., Blanken, P.D., Brunet, Y., Curiel Yuste, J., et al. 2007. Partitioning forest carbon fluxes with overstory and understory eddy-covariance measurements: A synthesis based on FLUXNET data. *Agric. For. Meteorol.* 144: 14-31.
- Moraal, L.G., Hilszczanski, J. 2000. The oak buprestid beetle, *Agrilus biguttatus* (F.) (Col., Buprestidae), a recent factor in oak decline in Europe. Berlin, *Anz. Schadlingskunde / J. Pest. Sci.* 73: 134-138.
- Moreno, G. 2008. Response of understory forage to multiple tree effects in Iberian dehesas. *Agr. Ecosyst. Environ.* 123: 239-244.
- Moreno, G., Bartolome, J.W., Gea-Izquierdo, G., Cañellas, I. 2013. Overstory–Understory Relationships. In: Campos, P., Huntsinger, L., Oviedo Pro, J.L. et al. (eds.) *Mediterranean Oak Woodland Working Landscapes. Dehesas of Spain and Ranchlands of California*. pp. 145-179.
- Muir P.S., Mattingly, R.L., Tappeiner, J.C., Bailey, J.D., Elliott, W.E., Hager, J.C., Miller, J.C., Peterson, E.B., Starkey, E.E. 2002. Managing for biodiversity in young Douglas-fir forests of Western Oregon. Biological Science Report. US Geological Survey, Forest and Rangeland Ecosystem Science Center: Corvallis, OR. p. 76.
- Nakashizuka, T. 1985. Diffused light conditions in canopy gaps in a beech (*Fagus crenata*) forest. *Oecol.* 66: 472-474.
- Neirynck, J., Roskams, P. 1999. Relationships between crown condition of beech (*Fagus sylvatica* L.) and throughfall chemistry. *Water, Air Soil Pollut.* 116: 389-394.
- North, M., Oakley, B., Fiegenger, R., Gray, A., Barbour, M., 2005. Influence of light and soil moisture on Sierran mixed-conifer understory communities. *Plant Ecol.* 177: 13-24.

- Nowacki, J.G., Abrams, D.M. 2008. The demise of fire and “mesophication” of forests in the Eastern United States. *Biosci.* 58: 123-138.
- Oliver, C.D., Larson, B.C. 1996. *Forest Stand Dynamics*. Wiley, New York.
- Onaindia, M., Dominguez, I., Albizu, I., Garbisu, C., Amezaga, I. 2004. Vegetation diversity and vertical structure as indicators of forest disturbance. *For. Ecol. Manag.* 195: 341-354.
- Oosterbaan, A., Nabuurs, G.J. 1991. Relationships between oak decline and groundwater class in the Netherlands. *Plant and Soil* 136: 87-93.
- Opydo, J., Ufnalski, K., Opydo, W. 2005: Heavy Metals in Polish Forest Stands of *Quercus robur* and *Q. petraea*. *Water Air Soil Pollut.* 161: 175-192.
- Papp, M. 2001. Változások a lágyszárú növényzetben a síkfőkúti cserestölgyes erdőben és környékén 25 év távlatában. In: Borhidi, A., Botta-Dukát, Z. (szerk.) *Ökológia az ezredfordulón I.* Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 223-230.
- Papp, M., Jakucs, P. 1976. Phytozoölogische charakterisierung des *Quercetum petraeae-cerris*-Waldes des forschungsbgebiete „Síkfőkút Project” und seiner umgebung. *Acta Biol. Debrecina* 13: 109-119.
- Papp, M., Koncz, G., Kotroczó, Zs., Krakomperger, Zs., Matus, G., Tóth, J.A. 2006. Cserestölgyes erdő lágyszárú szintjének hosszútávú vizsgálata. *Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében VII.* Debrecen, Kitaibelia XI/1. p. 71.
- Raben, G., Andreae, H., Meyer-Heisig, M. 2000. Long-term acid load and its consequences in forest ecosystems of Saxony (Germany). *Water, Air Soil Pollut.* 122: 93-103.
- Raymond, P., Munson, A.D., Ruel, J.C., Coates, K.D. 2006. Spatial patterns of soil microclimate, light, regeneration, and growth within silvicultural gaps of mixed tolerant hardwood-white pine stands. *Can. J. For. Res.* 36: 639-651.
- Rees, D.C., Juday, G.P. 2002. Plant species diversity on logged versus burned sites in central Alaska. *For. Ecol. Manag.* 155: 291-302.
- Rivest, D., Rolo, V., Lopez-Díaz, M.L., Moreno, G. 2011. Shrub encroachment in Mediterranean silvopastoral systems: *Retama sphaerocarpa* and *Cistus ladanifer* induce contrasting effects on pasture and *Quercus ilex* production. *Agr. Ecosyst. Environ.* 141: 447-454.
- Rogers, D.A., Rooney, T.P., Olson, D., Waller, D.M. 2008. Shifts in Southern Wisconsin forest canopy and understory richness, composition, and heterogeneity. *Ecol.* 89: 2482-2492.
- Rolland, C. 1993. Tree-ring and climate relationships for *Abies alba* in the Internal Alps. *Tree-ring Bullet.* 53: 1-11.
- Roughgarden, J., Diamond, J. 1986. The role of species interactions in community ecology. In: Diamond, J., Case, T.J. (eds.) *Community Ecology*. Harper & Row Publishers Inc, New York, pp. 333-343.
- Rozas, V. 2003. Regeneration patterns, dendroecology, and forest-use history in an old-growth beech–oak lowland forest in Northern Spain. *For. Ecol. Manag.* 182: 175-194.

- Röhrig, E., Ulrich, B. 1991. Ecosystems of the world 7: Temperate deciduous forests. Elsevier, London, p. 402.
- Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. In: Pickett, S.T.A., White, P.S. (eds.) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York, pp. 17-33.
- Sagar, R., Raghubanshi, A.S., Singh, J.S. 2008. Comparison of community composition and species diversity of understorey and overstorey tree species in a dry tropical forest of northern India. J. Environ. Manag. 88: 1037-1046.
- Saunders, M., Puettmann, K.J. 1999. Effects of overstory and understory competition and simulated herbivory on growth and survival of white pine (*Pinus strobus*) seedlings. Can. J. For. Res. 29: 536-546.
- Seidling, W. 2004. Crown condition within integrated evaluations of level II monitoring data at the German level. Europ. J. For. Res. 123: 63-74.
- Siccama, T.G., Bliss, M., Vogelmann, H.W. 1982. Decline of red spruce in the Green Mountains of Vermont. Bull. Torrey Bot. Club 109: 163-168.
- Siebel, H.N., Bouwma, I.M. 1998. The occurrence of herbs and woody juveniles in a hardwood floodplain forest in relation to flooding and light. J. Veg. Sci. 9: 623-630.
- Silvertown, J.W. 1982. Introduction to plant population ecology. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- Skov, F. 2000. Distribution of plant functional attributes in a managed forest in relation to neighbourhood structure. Plant Ecol. 146: 121-130.
- Small, C.J., McCarthy, B.C. 2002. Spatial and temporal variability of herbaceous vegetation in an eastern deciduous forest. Plant Ecol. 164: 37-48.
- Smith, W.H. 1981. Air pollution and forests. SpringerVerlag, New York Inc, p. 369.
- Solberg, S., Kvindesland, S., Aamlid, D., Venn, K. 2002. Crown condition and needle chemistry of Norway spruce in relation to critical loads of acidity in south-east Norway. Water, Air Soil Pollut. 140: 157-171.
- Sonesson, K. 1999. Oak decline in southern Sweden. Scand. J. For. Res. 14: 368-375.
- Stalter, A.M., Krasny, M.E., Fahey, T.J. 1997. Sprouting and layering of *Acer pensylvanicum* L. in hardwood forests of central New York. J. Torrey Bot. Soc. 124: 246-253.
- Stefanovits, P. 1985. Soil condition of the forest. In: Jakucs, P. (ed.) Ecology of an oak forest in Hungary. Results of „Síkfőkút Project” 1. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 50-57.
- Stewart, G.H. 1988. The influence of canopy cover on understory development in forests of the western Cascade Range, Oregon, USA. Veg. 76: 79-88.
- Stone, W.E., Wolfe, M.L. 1996. Response of understory vegetation to variable tree mortality following mountain beetle epidemic in lodgepole pine stands in northern Utah. Veg. 122: 1-12.

- Svenning, J.C., Skov, F. 2002. Mesoscale distribution of understorey plants in temperate forest (Kalo Denmark): the importance of environment and dispersal. *Plant Ecol.* 160:169-185.
- Szabó, M., Kiss, Á. 2014. Ünnepnep egy életpályán: Béres Csilla köszöntése. In: Magyar Tudományos Akadémia és Nyugat-Magyarországi Egyetem. Környezettan Debrecéntől Szombathelyig Konferencia, Béres Csilla születésnapjára. Szombathely, 2014. május 8. p. 3-5.
- Szepesi, A. 1997. Forest Health Status in Hungary. *Environ. Pollut.* 98: 393-398.
- Szwagrzyk, J. 1990. Natural regeneration of forest related to the spatial structure of trees: A study of two forest communities in Western Carpathians, southern Poland. *Vegetatio* 89: 11-22.
- Takahashi, K., Nashimoto, M. 1993. Relation between decline of Japanese cedar and dry secondary air pollutants. *J. Resour. Environ.* 29: 145-154.
- Tainter, F.H., Williams, T.M., Cody, J.B. 1983. Drought as a cause of oak decline and death on the South Carolina coast. *Plant Dis.* 67: 195-197.
- Tappeiner, J.C., Zasada, J., Ryan, P., Newton, M.. 1991. Salmonberry clonal and population structure: the basis for a persistent cover. *Ecol.* 72: 609-618.
- Thomas, F.M., Büttner, G. 1998. Nutrient relations in healthy and damaged stands of mature oaks on clayey soils: two case studies in northwestern Germany. *For. Ecol. Manag.* 108: 301-319.
- Thomas, F.M., Blank, R., Hartman, G. 2002. Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *For. Pathol.* 32: 277-307.
- Tóth, J.A., Papp, M., Krakomperger, Zs., Kotroczó, Zs. 2006. A klímaváltozás hatása egy cseres-tölgyes erdő strukturájára (Síkfőkút Project). A globális klímaváltozás: hazai hatások és válaszok. KvVM - MTA „VAHAVA” project zárókonferenciája. Időjárás és éghajlat: hatások és intézkedések. Poszter, Budapest.
- Tóth, J.A., Lajtha, K., Kotroczó, Zs., Krakomperger, Zs., Caldwell, B., Bowden, R.D., Papp, M. 2007. The effect of climate change on soil organic matter decomposition. *Acta Silv. Lig. Hung.* 3: 75-85.
- Tóthmérész, B. 2001. A síkfőkúti erdő fapusztulási dinamikájának monitoringja. In: Borhidi, A., Botta-Dukát, Z. (szerk.) *Ökológia az ezredfordulón I.* Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 211-212.
- Ulrich, B. 1983. Interaction of forest canopies with atmospheric constituents: SO₂, alkali and earth alkalis and chloride. In: Ulrich, B., Pankrath, J. (eds.) *Effects of Accumulation of Air Pollutants in Forest Ecosystems.* Reidel, Dordrecht, Netherlands, pp. 33-45.
- Ulrich, B. 1989. Effects of acidic precipitation on forest ecosystems in Europe. In: Adriano, D.C., Johnson, A.H. (eds) *Acidic Precipitation: Biological and Ecological Effects.* Springer-Verlag, Heidelberg.

- Urbieto, I.R., Zavala, M.A., Marañón, T. 2008. Human and nonhuman determinants of forest composition in southern Spain: evidence of shifts towards cork oak dominance as a result of management over the past century. *J. Biogeo.* 35: 1688-1700.
- Vig, P. 1998. Soil temperatures and heat balance in an oak forest in the Síkfökút Project. *Acta Geogr. Debrecina XXXIV*: 61-74.
- Vivin, P., Aussenac, G., Levy, G. 1993. Differences in drought resistance among 3 deciduous oak species grown in large boxes. *Ann. Sci. For.* 50: 221-233.
- White, P.S., Pickett, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett, S.T.A., White, P.S. (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, pp. 3-13.
- Whitney, G.G., Foster, D.R. 1988. Overstorey composition and age as determinants of the understorey flora of woods of central New England. *J. Ecol.* 76: 867-876.
- Wicklum, D., Davies, R.W. 1995. Ecosystem health and integrity? *Can. J. Bot.* 73: 997-1000.
- Zaczek, J. J., Groninger, J.W., Van Sambeek, J.W. 2002. Stand dynamics in an old-growth hardwood forest in Southern Illinois, USA. *Nat. Areas J.* 22: 211-219.
- Ziegenhagen, B., Kausch, W. 1995. Productivity of young shaded oaks (*Quercus robur* L.) as corresponding to shoot morphology and leaf anatomy. *For. Ecol. Manage.* 72: 97-108.
- Zierl, B. 2002. Relations between crown condition and ozone and its dependence on environmental factors. *Environ. Pollut.* 119: 55-68.
- Zumeta, D.C., Ellefson, P.V. 2000. Conserving the biological diversity of forests: program and organizational experiences of state governments in the United States. *Environ Manag* 26: 393-402.

10. Köszönetnyilvánítás

Hálás köszönetemet fejezem ki témavezetőimnek, **Dr. Tóthmérés Béla** intézetvezető egyetemi tanárnak és **Dr. Kárász Imre** tanszékvezető egyetemi tanárnak, akik kutatómunkám irányítóiként tudományos tevékenységem minden szakaszában jelen voltak, szakmai tapasztalatukat – fejlődésemet segítve – önzetlenül átadták.

Nagyon sokat köszönhetek a Debreceni Egyetemen dolgozó **Varga Katalin** tudományos segédmunkatársnak, aki a lombvetületi kartogramokból digitális térképeket készített, és elvégezte a lombborítás számolásokat. Ezek az adatok nélkülözhetetlen részei voltak a komplex kiértékelésnek.

Külön köszönettel és hálával tartozom **Dr. Kotroczó Zsolt** kutatónak és **Veres Zsuzsa** PhD hallgatónak, akik mindenkor a segítségemre voltak a síkfőkúti kutatómunkában. Segítettek az adatok beszerzésében és Veres Zsuzsának köszönhetem a statisztikai feldolgozás fejlesztését. Köszönettel tartozom az Eszterházy Károly Egyetem Környezettudományi és Tájökológiai Tanszékének, hogy a terepi munkában minden eszközt a rendelkezésemre bocsátott.

Ugyancsak hálámat fejezem ki **Leskó Gabriella** adjunktus kolléganőmnek és azoknak a főiskolai/egyetemi hallgatónak, akik a 2007 óta zajló folyamatos terepi munkákban vettek részt, illetve segítettek a terepi adatok feldolgozásában.

Nagy-nagy hálával és szeretettel adózom feleségemnek, **Misik-Bartók Dórának**, aki végig mellettem állt és sokszor részt vett a nehéz terepi felmérésekben is. Nélküle nem jutottam volna el idáig. Ugyancsak nagy-nagy szeretettel tartozom édesapámnak, **Dr. Misik Sándornak**, aki sokat segített a helyes döntések meghozatalában, és elvégezte az értekezés magyar nyelvi lektorálását is.

11. Tudományos tevékenység jegyzéke

11.1. A témában megjelent szakcikkek

- Misik, T., Jósvai, P., Varga, K., Kárász, I. 2007. A síkfőkúti cseres-tölgyes erdő cserjeszintjének fiziognómiai struktúra viszonyai 2002-ben. *Acta Academiae Paedagogicae Agriensis Sectio Pericemonologica*, XXXIV. kötet, Eger, pp. 71-80.
- Misik, T., Varga, K., Kárász, I. 2008. A síkfőkúti cseres tölgyes erdő cserjeszintjének fiziognómiai struktúra viszonyai 2007-ben I. IV. Kárpát-medencei Környezettudományi Konferencia II. kötet, Debrecen, pp. 129-134.
- Misik, T., Kárász, I. 2008. The physiognomical structure of shrub layer in the Síkfőkút oak-forest in 2007 - I. *Acta Pericemonologica rerum ambientum*, Debrecina, Tomus 3, Debrecen, pp. 127-134.
- Misik, T., Varga, K., Kárász, I. 2008. A síkfőkúti cseres tölgyes erdő fiziognómiai struktúra-változásainak vizsgálata 1997 és 2002 között. *Acta Academiae Paedagogicae Agriensis Sectio Pericemonologica*, Új sorozat XXXV.: 11-24.
- Misik, T., Kárász, I. 2008. A síkfőkúti cseres tölgyes erdő cserjeszintjének fiziognómiai struktúra változásai a klímaváltozás tükrében. Magyar Biológiai Társaság XXVII. Vándorgyűlése, konferenciakötet, Budapest, pp. 153-160.
- Misik, T., Kárász, I., Tóthmérész, B. 2009. Egy hazai cseres-tölgyes erdő alacsony cserjeszintjének változásai 1 év alatt. VI. Kárpát-medencei Biológiai Szimpózium, Budapest, előadaskötet, 2009, pp. 91-96.
- Misik, T., Kárász, I. 2009. A síkfőkúti erdő cserjeszintjének struktúra változásai 2002 és 2007 között - egyedszám és méret. *Természetvédelmi Közlemények*, 15, pp. 358-368.
- Misik, T., 2009. Erdőkutatások és erdőpusztulások a mérsékelt égövben. Európa. *Acta Academiae Agriensis Sectio Pericemonologica*, Új sorozat XXXVI.: 45-57.
- Misik, T., Kárász, I. 2010. Adatok egy hazai cseres-tölgyes erdő cserjeszintjének változásaihoz. VI. Kárpát-Medencei Környezettudományi Konferencia, konferenciakötet, Nyíregyháza, pp. 87-93.
- Misik, T., Kárász, I. 2010. Data to the changes in the structure of shrub layer in a Hungarian oak-forest ecosystem. *Acta Universitatis Sapientiae Agriculture and Environment*, 2, pp. 45-57.
- Misik, T., Kárász, I. 2010. A cserjeszint változásai a tölgypusztulás után egy cseres-tölgyes erdőben Magyarországon. *Acta Academiae Agriensis Sectio Pericemonologica*, Új sorozat XXXVII.: 43-53.
- Misik, T., Kárász, I. 2012. Alacsony cserjeszint dinamikája egy tölgyesben Magyarországon. VIII. Kárpát-medencei Környezettudományi Konferencia, 2012. április 18-21. Veszprém, Pannon Egyetem, Kötet, pp. 64-68.

- Misik, T., Kárász, I. 2012. Shrub layer dynamics of Turkey-oak forest between 2002 and 2007 in North-Hungary. *Síkfőkút LTER. Journal of Biodiversity and Environmental Sciences*, Vol. 2, 11: 31-40.
- Misik, T., Varga, K., Veres, Zs., Kárász, I., Tóthmérész, B. 2013. Long-term response of understorey cover, basal area and diversity to stand density in a mixed oak forest on the Síkfőkút plot in Hungary. *Journal of Forest Science*, Vol. 59, 8: 319-327.
- Misik, T., Kárász, I., Tóthmérész, B. 2014. Understory Development in an Oak Forest in Northern -Hungary: the Subcanopy Layer. *Acta Silvatica Lignaria et Hungarica*, Vol. 10, 1: 9-21.
- Misik, T., Antal, K., Kárász, I., Tóthmérész, B. 2016. Nonlinear height–diameter models for three woody, understory species in a temperate oak forest in Hungary. *Canadian Journal of Forest Research*, Vol. 46, 11: 1337-1342.
- Misik, T., Antal, K. 2016. Short-term changes in height–diameter relation of two maple species and European cornel of understory in an oak forest in Hungary on the basis of two-parameters model. *Acta Biologica Plantarum Agriensis*, Vol. 4: 61-71.
- Misik, T., Kotroczó, Zs., Kárász, I., Tóthmérész, B. 2017. Long-term oak seedling dynamics and regeneration ability in a deciduous forest in Hungary. *Baltic Forestry* Vol. 23, 3: 595-602.

11.2. A témában elhangzott előadások és poszterek

- Misik, T. 2007. Fiziognómiai struktúravizsgálatok a síkfőkúti erdőben. XII. Főiskolai Környezetvédelmi Napok - Környezettani doktoranduszok és diplomázók fóruma, Eger, prezentáció
- Misik, T., Kárász, I. 2007. A síkfőkúti tölgyes cserjeszintjének struktúrája 2002-ben. I. Környezettani Tudományos Nap, Eger, prezentáció
- Misik, T., Jósvali, P., Varga, K., Kárász, I. 2008. A síkfőkúti cseres tölgyes erdő cserjeszintjének fiziognómiai struktúra viszonyai 2002-ben. VIII. Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében, Gödöllő, prezentáció
- Misik, T., Varga, K., Kárász, I. 2008. A síkfőkúti cseres tölgyes erdő cserjeszintjének fiziognómiai struktúra viszonyai 2007-ben I. IV. Kárpát-medencei Környezettudományi Konferencia, Debrecen, prezentáció
- Misik, T., Jósvali, P., Varga, K., Kárász, I. 2008. A síkfőkúti cseres tölgyes erdő cserjeszintjének fiziognómiai struktúra viszonyai 2002-ben. *Kitaibelia Botanikai - Természetvédelmi Folyóirat*, XIII. évf., 12. szám, Debrecen, Abstrakt, pp. 118-119
- Misik, T., Kárász, I. 2008. A síkfőkúti cseres-tölgyes erdő cserjeszintjének struktúra változásai 2002-től. V. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, "Molekuláktól a globális folyamatokig" Program- és absztrakt kötet, Nyíregyháza, Abstrakt, p. 78

- Misik, T. 2008. A síkfőkúti cseres-tölgyes erdő környezetbiológiai és struktúra vizsgálata XIII. Főiskolai Környezetvédelmi Napok - Környezettani doktoranduszok és diplomázók fóruma, Eger, prezentáció
- Misik, T., Kárász, I. 2008. A síkfőkúti cseres tölgyes erdő cserjeszintjének fiziognómiai struktúra változásai a klímaváltozás tükrében. Magyar Biológiai Társaság XXVII. Vándorgyűlése, Budapest, prezentáció
- Misik, T., Kárász, I. 2008. A síkfőkúti cseres-tölgyes erdő cserjeszintjének fiziognómiai struktúra változásai 2002 és 2007 között I. V. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, "Molekuláktól a globális folyamatokig", Nyíregyháza, poszter
- Misik, T., Kárász, I. 2008. A síkfőkúti cseres-tölgyes erdő struktúraváltozásának vizsgálata 1997 és 2002 között. II. Környezettani Tudományos Nap, Eger, prezentáció
- Misik, T., Kárász, I. 2009. A síkfőkúti erdő cserjeszintjének struktúra vizsgálatai 1997-2007 között. 8. Magyar Ökológus Kongresszus, Előadások és poszterek összefoglalói (szerk. Körmöczy László), Szeged, Abstrakt, p. 150.
- Misik, T., Kárász, I. 2009. The physiognomical structure changes of shrub layer in the Síkfőkút oak-forest from 2002 to 2007. 2nd European Congress of Conservation Biology, ECCB Prague 2009, Book of abstracts (ed. Ladislav Miko-Luigi Boitani. (absztraktkötet és poszter), p. 194.
- Misik, T., Kárász, I. 2009. A síkfőkúti erdő cserjeszintjének struktúra vizsgálatai 1997-2007 között. 8. Magyar Ökológus Kongresszus, Szeged, 2009. augusztus 26-28., prezentáció
- Misik, T., Kárász, I., Tóthmérész, B. 2009. Egy hazai cseres-tölgyes erdő alacsony cserjeszintjének változásai 1 év alatt. VI. Kárpát-medencei Biológiai Szimpózium, Budapest, Fővárosi Növény- és Állatkert, 2009. november 12-13., prezentáció
- Misik, T., Kárász, I. 2010. Data to the changes in the structure of shrub layer in a Hungarian sessile oak-turkey oak forest ecosystem. VI. Carpathian Environmental Conference 2010. 22–24. April, University College of Nyíregyháza, Faculty of Engineering and Agriculture, prezentáció
- Misik, T., Kárász, I., Tóthmérész, B. 2010. Dynamics of shrub layer after tree decay in an oak forest in Hungary. Northern Primeval Forests: Ecology, Conservation and Management. Mid Sweden University, Sundsvall, Sweden, 9th – 13th august 2010. (absztraktkötet és poszter), p. 150.
- Misik, T., Tóthmérész, B., Varga, K., Kárász, I. 2010. A cserjeszint dinamikája a tölgypusztulás után egy hazai cseres-tölgyes erdőben. IV. Környezettani Tudományos Nap, 2010. november 15. Eger, prezentáció
- Misik, T., Kárász, I., Tóthmérész, B. 2011. Changes of the Structure in a Turkey-Oak Forest after a Tree Decline in North-Hungary. IUFRO 2011 WP 7.02.02 Global Change and Forest Diseases: New Threats, New Strategies. Universidad de Valladolid, Montesclaros Monastery, Cantabria, Spain 23rd to 28th of May 2011. (absztraktkötet és prezentáció), p. 84.

- Misik, T., Kárász, I., Tóthmérész, B. 2011. Changes of the shrub structure in a Turkey-oak forest after a tree decline in North-Hungary. Conference Proceedings, Journal of Agricultural Extension and Rural Development (JAERD), p. 288.
- Misik, T., Kárász, I. 2012. Alacsony cserjeszint dinamikája egy tölgyesben Magyarországon. VIII. Kárpát-medencei Környezettudományi Konferencia, 2012. április 18-21. Veszprém, Pannon Egyetem, prezentáció
- Misik, T., Kárász, I. 2012. Alacsony cserjeszint dinamikája egy tölgyesben Magyarországon. VIII. Kárpát-medencei Környezettudományi Konferencia, 2012. április 18-21. Veszprém, Pannon Egyetem, Kötet, Absztrakt, pp. 446-447.
- Misik, T., Kárász, I. 2012. Shrub Layer Dynamics on an Oak Forest in North-Hungary (speed presentation). 3rd European Congress of Conservation Biology, ECCB 2012, 2012. augusztus 28-szeptember 1., Glasgow (rövid prezentáció, és absztraktkötet)
- Misik, T., Kárász, I. 2012. Második lombkoronaszint létrejötte egy cseres-tölgyes erdőben Magyarországon. 9. Magyar Ökológus Kongresszus, 2012. szeptember 5-7. Keszthely, Hotel Helikon, poszter prezentáció
- Misik, T., Kárász, I. 2012. Második lombkoronaszint létrejötte egy cseres-tölgyes erdőben Magyarországon. 9. Magyar Ökológus Kongresszus, 2012. szeptember 5-7. Keszthely, Hotel Helikon, Programfüzet, Előadások és posztterek összefoglalói. szerk.: Bartha Sándor és Mázsa Katalin, p. 74.
- Misik, T. 2013. Ökológiai kutatások a síkfőkúti cseres-tölgyes erdőben. Botanika hete, EKF, 2013. május 6-9.
- Misik, T. 2014. Domináns fás szárú fajok magasságának és hajtásátmérőjének kapcsolata cseres-tölgyes erdőben (1972-2012). Magyar Tudomány Ünnepe, 2014. november 10.
- Misik, T. 2016. Non-linear height-diameter models for three understorey species in an oak forest in Hungary. GREEN/2, Natural resources, green technology and sustainable development, 2016. október 05-07., Zagreb (oral presentation)
- Misik, T. 2016. Nemlineáris magasság-hajtásátmérő modellek vizsgálata egy hazai cseres-tölgyes erdő cserjeszintjének domináns fajaira. Magyar Tudomány Ünnepe, 2016. november 28.

11.3. Egyéb szakcikk

- Misik, T., Kárász, I. 2006. A környezeti orientáció vizsgálata Debrecenben a szelektív hulladékgyűjtés tükrében. Acta Academiae Paedagogicae Agriensis Sectio Pericemonologica I., XXXIII. kötet, Eger, pp. 29-46.
- Batta, G., Misik, T. 2008. A Hevesi homokhát gyurgyalag-telepeinek komplex felmérése. Acta Academiae Paedagogicae Agriensis Sectio Pericemonologica, XXXV.: 37-47.
- Misik, T., Misik-Bartók, D. 2010. Új tűzegmoha-előfordulás a Mátrában. Kitaibelia, 15. évf. 1-2. sz. Apró közlemények, p. 180.

- Boza, O., Misik, T. 2010. Környezeti attitűd vizsgálat az edelényi gimnáziumban. A szelektív hulladékgyűjtés megítélése. *Acta Academiae Agriensis Sectio Pericemonologica*, XXXVII.: 29-43.
- Misik, T., Misik-Bartók, D. 2012. Distribution of *Sphagnum quinquefarium* in Hungary. *Acta Biologica Plantarum Agriensis*, 2.: 97-99.
- Misik, T. 2013. Benchmarking alkalmazása Eger környéki kistelepülések hulladékgazdálkodásának összehasonlításában. Változó Föld, változó társadalom, változó ismeretszerzés. Nemzetközi Konferencia, Eger, 2013. október 10-12., Konferenciakötet, pp. 163-167.
- Szajlai, R., Misik, T. 2013. Autonómház megvalósításának lehetősége Eger városában. *Acta Academiae Paedagogicae Agriensis Sectio Pericemonologica*, XL.: 39-53.
- Misik, T. 2014. Hulladék potenciál felméréséhez alkalmazott módszerek az egri kistérségben (TÁMOP Projekt). XIII. Természet-, Műszaki- és Gazdaságtudományok Alkalmazása Nemzetközi Konferencia, 2014. május 17. Szombathely, Az előadások összefoglalói. szerk.: Mesterházy Beáta, pp. 116-122.
- Misik, T. 2014. Illegal waste deposits in energy region Eger. Sustainable Regional Development: Landscape, Social, Economic And Educational Challenges. Project Closing Conference, 2014.11.20. Eger, 7 oldalas
- Misik, T. 2015. Illegális hulladéklerakók Eger területén. XIV. Természet-, Műszaki- és Gazdaságtudományok Alkalmazása Nemzetközi Konferencia, 2015. május 16. Szombathely, Az előadások összefoglalói. szerk.: Mesterházy Beáta, pp. 84-90.

11.4. Egyéb előadások és posztterek

- Misik, T. 2006. A Hulladéksuli oktatócsomag alkalmazhatósága a fenntarthatóságra oktatásban és nevelésben. XI. Főiskolai Környezetvédelmi Napok - Pedagógusok fóruma, Eger, prezentáció
- Misik, T. 2008. Szelektív hulladékgyűjtés itthon és a nagyvilágban. Kutatók Éjszakája 2008., Rend és rendezetlenség, Kutatói Kerekasztal, Eger, prezentáció
- Misik, T., Misik-Bartók, D. 2011. A *Sphagnum quinquefarium* tőzegmoha új előfordulása Magyarországon. V. Környezettani Tudományos Nap, 2010. november 15. Eger, prezentáció
- Misik, T. 2011. Szelektív hulladékgyűjtés és a komposztálás jelentősége. Kepes György Szakkollégium, Eger, 2011. április 27., prezentáció
- Misik, T. 2011. A szelektív hulladékgyűjtésről és a komposztálásról. Földrajz és Környezettudományi Intézet Tehetséggondozó tábor, Eger, 2011. július 4-8., prezentáció
- Misik, T. 2013. Benchmarking alkalmazása Eger környéki kistelepülések hulladékgazdálkodásának összehasonlításában. Változó Föld, változó társadalom, változó ismeretszerzés. Nemzetközi Konferencia, Eger, 2013. október 10-12., prezentáció

- Misik, T. 2014. Hulladék potenciál felméréséhez alkalmazott módszerek az egri kistérségben (TÁMOP PROJECT). XIII. Természet-, Műszaki- és Gazdaságtudományok Alkalmazása Nemzetközi Konferencia, 2014. május 17. Szombathely
- Misik, T. 2014. Waste management assessment in north-Hungary: selective waste collection and illegal deposits (TÁMOP PROJECT). Kassel, workshop, 2014. szeptember 30.
- Misik, T. 2015. Hulladékgazdálkodás jelene és jövője az egri modellrégióban. TÁMOP Projektzáró rendezvény 2015. március 18. Eger
- Misik, T. 2015. A zsákos és társasházi háztól menő szelektív hulladékgyűjtés elemzése Eger városában. Tavaszi Szél Konferencia (DOSZ), 2015. április 10-12. Eger
- Misik, T. 2015. Illegális hulladéklerakók Eger területén. XIV. Természet-, Műszaki- és Gazdaságtudományok Alkalmazása Nemzetközi Konferencia, 2015. május 16. Szombathely

Függelékek

1. függelék. A domináns és kodomináns cserjefajok denzitása a mintaterületen 1972 és 2012 között az alacsony és a magas cserjeszintben.

latin név	Denzitás (egyed ha ⁻¹)									
	1972		1982		1993		2002		2012	
	≤ 1,0m	> 1,0m	≤ 1,0m	> 1,0m	≤ 1,0m	> 1,0m	≤ 1,0m	> 1,0m	≤ 1,0m	> 1,0m
<i>Acer campestre</i>	5699	1905	1328	1426	859	651	746	727	3359	543
<i>Acer tataricum</i>	7335	430	3776	352	2409	195	1289	195	378	104
<i>Cornus mas</i>	959	2335	451	1198	200	469	529	511	152	404
<i>Cornus sanguinea</i>	13673	690	8871	408	1345	187	655	173	898	161
<i>Crataegus monogyna</i>	1654	13	784	143	729	161	586	290	382	226
<i>Euonymus europaeus</i>	7782	0	2075	48	5881	74	104	95	3060	30
<i>Euonymus verrucosus</i>	14700	4	14062	369	13840	365	11505	1256	9196	629
<i>Juglans regia</i>	48	0	39	4	0	9	4	4	56	0
<i>Ligustrum vulgare</i>	21059	256	14973	130	7738	69	2973	290	1506	43
<i>Lonicera xylosteum</i>	777	0	351	4	221	0	13	30	69	9
<i>Prunus avium</i>	4	0	61	4	0	9	4	12	143	4
<i>Quercus cerris</i>	1450	22	5230	17	65	9	130	4	1732	0
<i>Quercus petraea</i>	10963	382	47354	13	417	13	1397	0	19248	4
<i>Quercus pubescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	868	0
<i>Rhamnus catharticus</i>	786	0	100	0	4	0	0	4	22	0
<i>Rosa canina</i>	508	13	87	9	109	0	4	22	43	0
<i>Sorbus domestica</i>	4	0	39	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia cordata</i>	0	0	0	0	0	4	0	4	17	4
Összesen	87401	6050	97201	4125	33817	2215	19939	3617	41129	2161

2. függelék. Az alsó lombkoronaszintet alkotó fajok átlagos méretei (átlag $\pm$ S.D.) a mintaterületen és a kontroll négyzeteinkben.

		1993	1997	2002	2007	2012	2012*
<i>Acer campestre</i>							
8-13 m	magasság (m)	9,79 $\pm$ 1,82	9,63 $\pm$ 1,42	9,92 $\pm$ 1,51	10,32 $\pm$ 1,56	9,59 $\pm$ 1,16	9,74 $\pm$ 0,96
	átmérő (cm)	10,43 $\pm$ 2,03	12,64 $\pm$ 2,84	14,48 $\pm$ 5,99	14,44 $\pm$ 4,89	14,37 $\pm$ 5,42	11,05 $\pm$ 2,81
13 m <	magasság (m)	14,67 $\pm$ 0,58	-	15,00 $\pm$ 1,73	15,17 $\pm$ 1,76	14,51 $\pm$ 0,94	-
	átmérő (cm)	14,37 $\pm$ 3,16	-	22,17 $\pm$ 11,14	18,84 $\pm$ 6,00	16,56 $\pm$ 3,54	-
<i>Acer tataricum</i>							
8-13 m	magasság (m)	-	8,73 $\pm$ 1,18	8,03 $\pm$ 0,06	11,40 $\pm$ 0,00	8,49 $\pm$ 0,40	-
	átmérő (cm)	-	8,53 $\pm$ 0,64	10,03 $\pm$ 3,15	10,75 $\pm$ 0,00	9,50 $\pm$ 3,01	-
<i>Cornus mas</i>							
8-13 m	magasság (m)	9,00 $\pm$ 0,00	8,29 $\pm$ 0,64	8,40 $\pm$ 0,53	8,22 $\pm$ 2,06	8,40 $\pm$ 0,31	8,05 $\pm$ 0,00
	átmérő (cm)	8,90 $\pm$ 0,00	9,03 $\pm$ 2,50	9,69 $\pm$ 1,98	13,07 $\pm$ 4,93	9,64 $\pm$ 1,44	10,54 $\pm$ 0,00

*A 2012-ben kiválasztott kontroll területek alsó lombkoronaszintjében élő fajok átlagértékei

3. függelék. Az alsó lombkoronaszintet alkotó domináns fajok (és a 13.0 m-nél magasabb *Acer campestre* törzsek) átlagos borítása, valamint az alsó lombkoronaszint teljes borítása 1982-2012 között.

faj	átlagos borítás (m ²) (átlag ± S.D.) egy hektáron						
	1982*	1988*	1993	1997	2002	2007	2012
<i>Acer campestre</i>							
8-13 m	4,83±2,11	7,75±8,75	11,67±3,43	18,27±6,11	12,00±2,90	14,56±2,81	
13 m <	-	-	25,43±5,76	-	30,24±5,32	28,14±6,93	
<i>Acer tataricum</i>							
8-13 m	3,43±1,46	4,50±4,00	-	11,23±1,60	18,19±0,00	31,74±0,00	
<i>Cornus mas</i>							
8-13 m	3,64±1,13	8,50±7,00	10,38±0,00	18,99±2,23	27,03±1,90	34,76±5,99	
az alsó lombkoronaszint teljes borítása (m ²)							
1993-tól			313,76	969,85	612,44	671,61	

*A magas cserjék és az alsó lombkoronaszintet alkotó egyedek borítása együtt került kiszámításra