

## Erdőgazdálkodási javaslatok a nagygombák funkcionális és faji sokféleségének megőrzésére

Kutszegi Gergely<sup>1</sup> és Papp Viktor<sup>2</sup>

<sup>1</sup>MTA Ökológiai Kutatóközpont Ökológiai és Botanikai Intézet, 2163 Vácrátót, Alkotmány út 2–4.  
E-mail: kutszegi.gergely@okologia.mta.hu

<sup>2</sup>Szent István Egyetem, Növényzeti Tanszék, 1118 Budapest, Villányi út 29–43.  
E-mail: papp.viktor@kertk.szie.hu

Az alábbi tanulmány az erdei nagygombaközösségek sokféleségét befolyásoló erdőgazdálkodási gyakorlatok hatásait foglalja össze. A nagygombák erdőgazdálkodási szempontból fontos funkcionális csoportjainak (a fán élők, a mikorrhizaképzők és az avarbontók) ismertetése után számba vesszük azok erdei életközösségekben betöltött ökológiai szerepeit. Külön részletezve a hazai nagygombaközösségek számára előnyös és hátrányos következményeiket, kitérünk a hagyományos (vágásos) erdőgazdálkodási gyakorlat során előnyben részesített fafajok, faállomány-szerkezetek, a hátrahagyott holtfakészlet, a kitermelt faanyag közelítési, előkészítési és mozgatási módjainak, illetve az erdészeti beavatkozások időpontjainak, valamint térbeli és időbeli kiterjedtségének hatásaira. Olyan alternatív, a gombaközösségek és a különböző, hagyományos erdőgazdálkodási üzemmódok szempontjából egyaránt felvázolt gazdálkodási lehetőségeket is bemutatunk, amik a természetes bolygatási rendszert tükrözik, de a gyakorlatban is könnyen kivitelezhetők, és elősegítik az erdei nagygombaközösségek sokféleségének hatékony, tartamos védelmét.

Kulcsszavak: avarbontó gombák, biodiverzitás, fán élő gombák, konzerváció, mikorrhizaképző gombák, természetközeli erdőgazdálkodás, vágásos erdőgazdálkodás

### A nagygombák erdőgazdálkodási szempontból jelentős funkcionális csoportjai

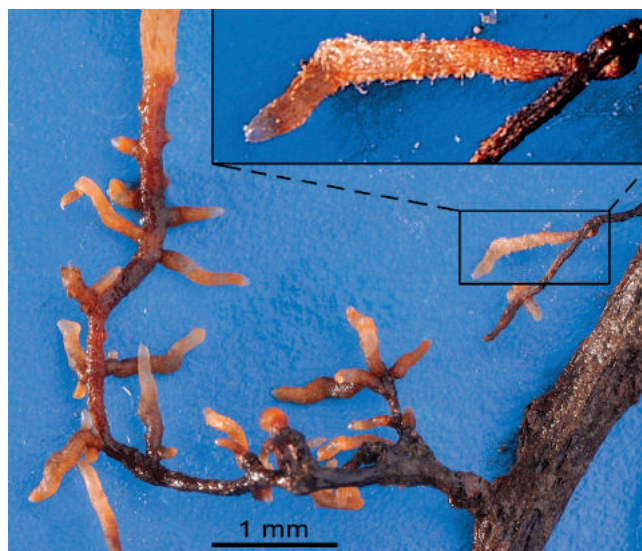
#### A nagygombák funkcionális csoportjainak egymáshoz viszonyított szerepe és környezeti igényei az erdei életközösségekben

Erdőgazdálkodási szempontból a nagygombák (a szabad szemmel látható méretű termőtestet képzők) három jelentős funkcionális csoportját különíthetjük el: a fán élőket (beleértve a parazitákat is), a mikorrhizaképzőket és az avarbontókat (WINTERHOFF 1992). Mindhárom csoport nélkülözhetetlen résztvevője az erdőben lejátszódó ökológiai folyamatoknak.

A fán élő gombák a bioszférában csaknem egyedülálló faanyagbontó aktivitásuk révén meghatározó szerepet játszanak az erdei életközösségek dinamikájának és faállomány-szerkezetének állandóan változó állapotban tartásában, valamint a holt faanyag lebontásának megkezdésével más holtfához kötődő szervezetek élőhelyének (vagy szubsztrátumának) kialakításában (STOKLAND és mtsai 2012).

A feltalajt és az avart gombafonalakkal (hifákkal) behálózó, de egyszerre a növények gyökércsúcaiban

tápanyagátadó felszínt (1. ábra) is kialakító mikorrhizaképző gombák a talaj humuszanyagában és a végső korhadási fázisú, holt faanyagban lévő tápanyagok, valamint a víz növényi felvételének megsegítésén ke-



**1. ábra.** A lucfenyő mikorrhizált gyökércsúcai. A megvastagodott gyökércsúcsok narancssárgás gombaköpenyvel borítottak. A ki-nagyított gyökércsúcs köpenyének felszínén látható fehéres, szá-las kinövések a preparálás során elszakadott ún. „kiágazó hifák” csonkjai, melyek a gombatelepet kötik össze a köpenyvel (fotó: Kutszegi Gergely)

**1. táblázat.** Az erdei nagygombák fő funkcionális csoportjainak faji összetételét jelentősen befolyásoló környezeti tényezők fentről lefelé csökkenő fontossági sorrendben. A sorrendet a megjelent kapcsolódó publikációk száma alapján határoztuk meg. A felsorolt környezeti tényezők és azok sorrendje nagymértékben eltérhet a különböző élőhelyek között [Kutszegi és mtsai (2015) nyomán]

Fán élők	Avarbontók	Mikorhizaképzők
A holt faanyag területre vetített térfogata	az avar mennyisége	a talaj nitrogéntartalma (rendszerint negatív kapcsolat)
A holtfaobjektumok átmérője	az avar pH-értéke	a talaj pH-értéke
A holt faanyag korhadtsági foka (kora)	a talaj foszfortartalma	a növénypartnerek közösségének faji összetétele
A holt faanyag faji minősége	fafajösszetétel	a talaj hőmérséklete és nedvességtartalma
A holt faanyag szerkezeti komplexitása	a talaj hőmérséklete	az évszakok (gyakran csak a hónapok) váltakozása
A holt faanyag időben és térben való folyamatos elérhetősége		potenciális növénypartnerek egyedei között fellépő terjedési korlátok
A holt faanyag belső hőmérséklete és nedvességtartalma		az egyes mikorrhizaképző gombafajok közötti verseny a szabad gyökérfelületekért
A holt faanyag pH-értéke		a gyökérfelületeken történő gombakolonizáció időpontja a vegetációs időszak folyamán
Interakciók más (holt)fában élő szervezetekkel		
Szubsztrátumorientált szervezetek	szubsztrátumorientált szervezetek	gazdanövény- és szubsztrátumorientált szervezetek
A holt növényi anyagokat bontó enzimeik határfoka és sokfélesége relatíve a legmagasabb.	A holt növényi anyagokat bontó enzimeik határfoka és sokfélesége relatíve közepes.	A holt növényi anyagokat bontó enzimeik határfoka és sokfélesége relatíve a legalacsonyabb.

resztül állnak pozitív kapcsolatban az erdei növényekkel. Utóbbi tápanyagok rendszerint az élő növények számára felvehetetlen biopolimerek, melyek fungális lebontásából nitrogén, foszfor, kén, valamint nyom-elemek kerülhetnek át a gombapartnerből a növénypartnerbe. A mikorrhizaképző gombák számára a termőtestképzés, vagyis az ivaros szaporodás képessége függ a növénypartnertől származó fotoszintetikumok felvételétől (SMITH és READ 2008). Ezen szimbiotikus (évmilliókon keresztül tökéletesedett, egymás melletti fejlődésen átesett) kapcsolat mind a növény-, mind a gombapartner számára kölcsönösen előnyös. Hazánk valamennyi fásszárú növényfaja jobban fejlődik valamilyen mikorrhizás kapcsolatban sőt, a Pinaceae növény család fajai természetes versenyfeltételek között egyáltalán nem életképesek gombapartner nélkül. Az egyes mikorrhizaképző gombafajok egybefüggő micéliumának (hifáik összességének) mérete a talajban a néhány négyzetcentiméterestől (pl. a *Laccaria* fajoké, FIORE-DONNO és MARTIN 2001) a néhány négyzetméteresre át (pl. *Suillus*, *Russula* fajok, BONELLO és mtsai 1998) egészen a több négyzetkilométert meghaladóig (pl. bizonyos *Suillus*, *Cortinari* és *Xerocomus* fajok, DOUHAN és mtsai 2011) is változhat. Ekkora telepméretre és a talajban rendszerint nagymértékben összefonódó gyökerek mellett gyakran előfordul, hogy egyazon gombatelepre több növénypartner faegyed

gyökércsúcsai is csatlakoznak. Ekkor a faegyedek a közös gombapartnerük micéliumhálózatán keresztül – passzívan, koncentráció-kiegyenlítődéssel – tápanyagokat, vizet, hormonokat (COURTY és mtsai 2010), de akár olyan növényi génkifejeződést kiváltó jelmolekulákat is cserélhetnek egymással, amik a szomszédos, esetlegesen rovarrágott, vagy patogén gombák fertőzéseinek áldozatul esett faegyedek jelenlétéről informálják a még egészséges faegyedeket (SONG és mtsai 2010). Ezen az úgynevezett közös micéliumhálózaton keresztül érkező jelmolekulák segítségével az egészséges faegyedek még rovar-, vagy gombatámadás előtt, a megfelelő ellenvegyületek termelésének előre történő megkezdésével elő tudják készíteni a természetes védekező rendszereiket. Ezáltal a mikorrhizaképző gombák egyfajta „szuperorganizmussá” kapcsolják össze az erdei életközösség mikorrhizaképző növényeit (SIMARD és mtsai 2012).

Az avarbontó gombák micéliuma főleg az avartakaró alsó, tömörödött rétegében található; hifáik többnyire kevésbé hatolnak le a feltalajba, mint a mikorrhizaképzőkéi, így az avartakaró és a feltalaj nyújtotta élőhelyet bizonyos mértékben felosztják egymás között. Az avarbontók cellulóz- és ligninbontó képessége jóval felülmúlja az inkább biotrófoknak (más élő szervezetből táplálkozóknak) mondható mikorrhizaképzők szaprotróf (lebontó) aktivitását, ezért a

kevésbé korhadt holt faanyagok kivételével minden más növényi és egyéb szerves hulladékot főleg ezek a szervezetek bontanak le, készítenek elő a mikorrhizaképző gombák számára (TALBOT és mtsai 2013).

Az egyes gombafajok különböző mikroélethelyek specialistái. Ez azt jelenti, hogy a közvetlen környezetük (pl. a talajparaméterek vagy a faanyag kémiai összetételének) akár néhány centiméteres vagy méteres térléptékben történő, kismértékű megváltozásával is elveszhetnek az egyes gombafajok számára optimális életfeltételek. Ezért a gombaközösségek akkor funkcionálnak megfelelően, akkor képesek benépesíteni a források elérhetősége szempontjából rendszerint nagymértékben mozaikos élőhelyeket, ha fajszámuk magas (BODDY és mtsai 2008). Pontosán a természetes gombaközösségek ezen eredendően magas fajdiverzitása (hazánkból eddig kb. 4000 nagygombafaj ismert; közöletlen adat) az egyik oka annak, hogy az ország különböző területein fellelhető, csaknem azonos fafajösszetételű, gazdasági hasznosítás alatt álló erdők (pl. tölgyesek, bükkösök, fenyvesek szintjén tárgyalva őket) gyakran nagymértékben eltérő gombaközösségeket tartanak fent. Számos gombafajról elmondható ugyan, hogy főleg bizonyos erdőtársulásokhoz kötődnek, de a társulásalkotó növényfajok szempontjából jól körülhatárolható fajösszetételű, az adott élőhelyre karakteresen jellemző gombaközösségeket eddig nem sikerült kimutatni. A különböző gombafajok leggyakrabban egyes fafajokat (esetleg lágyszárúakat) vagy a fák magasabb szintű taxonjait (pl. nyitvatermőket, zárvatermőket) követnek, nem bizonyos növénytársulásokat.

Az erdei nagygombák egyes funkcionális csoportjainak fajösszetételét az adott növénytársulásokban domináns fafaj(ok) mellett számos olyan környezeti tényező is befolyásolja (pl. mikroklimatikus, talaj- és avarparaméterek), amelyek erősen korrelálnak különböző faállomány-jellemzőkkel. Ezen környezeti tényezők gombaközösségekre gyakorolt relatív fontosságáról világszerte sok publikáció látott már napvilágot [a hazai erdőkből egy-egy áttekintő dolgozatot KUTSZEGI és mtsai (2015), valamint SILLER (2004) tettek közzé], de eredményeikben különösen a mikorrhizaképző gombák tekintetében nincs erős konszenzus. A szóban forgó környezeti tényezők relatív fontossága ugyanis változik a vizsgált térlépték függvényében (LILLESKOV és PARRENT 2007), valamint környezeti gradiensek mentén, mint a tengerszint feletti magasság (GÓMEZ-HERNÁNDEZ és mtsai 2012) vagy a csapadékmennyiség (SALERNI és mtsai 2002). Mindemellett a kapcsolódó vizsgálatok eredményeit nagymértékben torzíthatja a tanulmányozott élőhely edafikus heterogenitása (egyedi környezeti adottságai), illetve a helyszínen aktuálisan limitáló környezeti tényezők (MCMULLAN-FISHER 2008). A nagygombák jelen munkában tárgyalt funkcionális csoportjainak faji összetételét befolyásoló (leggyakrabban kimutatott) környezeti faktorokat az 1. táblázat foglalja össze.

## A fán élő (lignikol) gombák funkcionális csoportjai

A faanyagban élő gombák döntő többsége egész életciklusa során képes bontani a faanyagot felépítő strukturális elemeket (pl. a cellulózt és a lignint). Ezen utóbbi fajokat a lignikolokon belül xilofágoknak nevezik. A xilofág fajok szűkebb értelemben úgynevezett obligát szaprotrófok (elhalt szerves anyagok lebontásán kívül másra, pl. parazitizmusra genetikailag képtelenek), melyek közös jellemzője, hogy nem képesek áttörni a gazdanövény védelmi rendszerét (ZMITROVICH és mtsai 2015). Az obligát szaprotróf életmódú fajok mellett azonban számos növényparazitizmusra is képes funkcionális csoport is elkülöníthető. Ilyenek pl. a lentebb tárgyalt fakultatív nekrotrófok és az obligát nekrotrófok.

A kambiumbontók (a fakultatív nekrotrófok, „latent invaders”) funkcionális csoportjába olyan taxonok tartoznak, amelyek ugyancsak a faanyagban élnek, de életciklusuk kezdetén még nem bontják a még élő, ereje teljében lévő fa strukturális elemeit, hanem biotróf parazita módon (a tápanyagok élő szervezetből történő elszívásával) annak funkcionáló sejtjeiből vonják el a szerves anyagokat (BODDY és mtsai 2008). Az ilyen életmenet-stratégiát követő gombafajokról még keveset tudunk, de gyanítható, hogy ezen fajok micéliuma az élő fa életciklusának döntő hányadában, látens módon már jelen van a fa testében. A fa öregedését követően ezek a fajok valódi parazita életmódra váltva képesek a faegyed gyors legyengülését, illetve részleges vagy teljes pusztulását okozni. A faegyed pusztulása után pedig ezek a fajok az elsők, amelyek (ilyenkor szaprotróf életmódra váltva) megkezdik a fa strukturális elemeinek lebontását. A kapcsolódó taxonok kizárólag az aszkuszos gombák közül (pl. a *Biscogniauxia*, a *Diaporthe*, a *Diatrype*, a *Hypoxylon* és a *Nectria* nemzetségből) kerülnek ki (ZMITROVICH és mtsai 2015).

Az élő faanyagban élnek úgynevezett obligát nekrotróf életmódú gombafajok is, melyek az aszkuszos gombák anamorf, azaz ivaros (termőtestképző) alakot sosem képző fajok nemzetségei (pl. a *Camarosporium*, a *Cytospora* és a *Phoma*) közé tartoznak. Ezek a fajok egyáltalán nem képesek az elhalt faanyag bontására, kizárólag az élő sejtekből vonnak el tápanyagokat (ZMITROVICH és mtsai 2015).

Erdészeti szempontból külön megemlítendő a *Steureum* és a *Chondrostereum* bazídiumos nagygombanemzetségek fajainak életmódja. Ezek az erdőgazdálkodással érintett erdőben különösen elterjedt fajok (pl. a *Ch. purpureum*, és a *S. hirsutum*) (2. ábra) életciklusuk döntő hányadát, noha obligát szaprotrófként töltik, de ezek aktív micéliumát is kimutatták már élő fák hajtásaiból (azok kambiumából), ahol kifejezetten parazita életmódot folytattak (SCHWARZE és mtsai 2000).

Faanyagbontó képességeiknek megfelelően az obligát szaprotróf nagygombákat korábban két külön



**2. ábra.** A *Stereum hirsutum* gombafaj termőteste főleg a fa halálakor még működő évgyűrűk, illetve a kambium környékén jelennek meg (fotó: Papp Viktor)



**3. ábra.** A *Fistulina hepatica* termőteste (fotó: Kutszegi Gergely)



**4. ábra.** A fehérkorhasztó gombák által bontott faanyag megjelenése (fotó: Kutszegi Gergely)



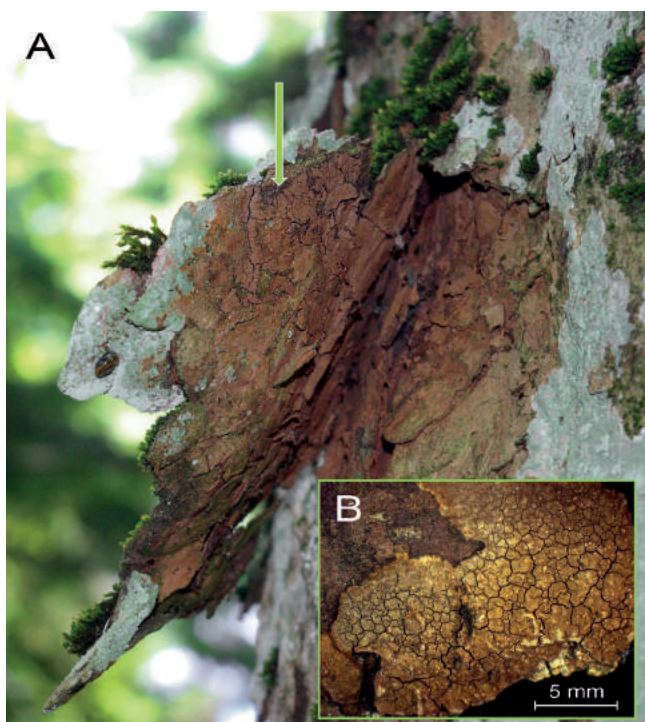
**5. ábra.** A (vörös-) barnakorhasztó gombák bontotta faanyag megjelenése (fotó: Kutszegi Gergely)



**6. ábra.** Az *Armillaria mellea* rhizomorfái (fotó: Papp Viktor)



7. ábra. A *Ganoderma cupreolaccatum* termőteste (fotó: Papp Viktor)



8. ábra. A *Hymenochaete carpatica* kéreglakó gombafaj öreg hegyi juharok leváló kéregdarabjai alatt fejleszti termőtesteit (A); a *Hymenochaete carpatica* kinagyított termőteste (B) (fotó: Papp Viktor)



9. ábra. A *Hericium coralloides* termőteste (fotó: Papp Viktor)

csoportban, fehér-, illetve barnakorhasztóként (vöröskorhasztóként) tárgyalták (BALDRIAN és VALÁŠKOVÁ 2008). Egyes xilofág gombafajok genomjának és enzimmészletének vizsgálata alapján viszont az újabb eredmények arra engednek következtetni, hogy ez a hagyományos felosztás nem alkalmazható bizonyos fán élő gombafajokra, így a faanyagokon csupán bevonatként (reszupinátus formában) megjelenő *Botryobasidium botryosum*, *Cylindrobasidium torrendii*, vagy a *Jaapia argillacea* fajra, illetve a *Fistulina hepatica* (3. ábra) és *Schizophyllum commune* fajra sem (FLOUDAS és mtsai 2015). Ezen taxonok korhasztási módjai eltérnek a szűkebb értelemben vett fehér- vagy barnakorhasztás fogalmától, ezért a faanyagok korhadási útjainak kategorizálását napjainkban újra kell gondolni (RILEY és mtsai 2014). A régi felosztás azonban a gyakorlatban még mindig jól alkalmazható, ezért érdemes ennek alapján bemutatnunk a kapcsolódó gombafajok kisebb funkcionális csoportjait.

Fehérkorhasztásról akkor beszélünk, amikor a gomba enzimszisztémájával képes a cellulóz és a lignin lebontására is. Az obligát szaprotróf nagygombák fajainak túlnyomó többsége fehérkorhasztó. A leggyakoribb fehérkorhasztó fajok nemzetségei pl.: *Antrodiella*, *Armillaria*, *Bjerkandera*, *Crepidotus*, *Daedaleopsis*, *Galerina*, *Hypholoma*, *Inonotus* s.l., *Junghuhnia*, *Mycena*, *Phellinus* s.l., *Phlebia*, *Pholiota*, *Pleurotus*, *Pluteus*, *Polyporus*, *Schizophora*, *Skeletocutis*, *Steccherinum*, *Trametes*, *Trichaptum*, *Xylaria*. A szóban forgó fajok korhasztása végén visszamaradt anyag a fehéres színű, homogén, puha és enyhén rostos szerkezetű hemicellulóz (4. ábra). Ezekkel ellentétben a (vörös-) barnakorhasztás során elsősorban a cellulóz bomlik le, így a visszamaradó anyag a kockákra felhasadozó szerkezetű, vöröses-barnás árnyalatú lignin (5. ábra) (STOKLAND és mtsai 2012). A leggyakoribb barnakorhasztó taxonok: *Antrodia* spp., *Coprinellus micaceus*, *Daedalea quercina*, *Fomitopsis pinicola*, *Laetiporus sulphureus*, *Phaeolus schweinitzii*, *Piptoporus betulinus*, *Plicaturopsis crispa*, *Postia* spp., *Pseudomerulius aureus*, *Sparassis crispa*, *Tapinella* spp. (KNUDSEN és VESTERHOLT 2012, RYVARDEN és GILBERTSON 1993, 1994).

A nagygombák között viszonylag kevés olyan lignikol gombafaj található, amik nekrotróf életmódot folytatnak. Utóbbiak közül kerülnek ki a fenyőfélék legjelentősebbeknek tartott tőkorhasztó, gyökérparazita gombái, pl. a *Heterobasidion annosum* s.l. fajkomplexumba tartozó taxonok. A kalapos (agarikoid) gombák között is előfordulnak olyan nemzetségek, amelyek már az élő fákat is képesek megtámadni, legyengíteni, majd elpusztítani, végül szaprotrófként tovább élni a holt faanyagokban. Egyes *Armillaria* fajok (pl. az *A. mellea*) is agresszív gyökérparaziták, melyek gyakran a fakéreg alatt felhatolnak a törzs alsó, legértékesebb részébe is. Jelenlétük a rájuk jellemző vastag rhizomorfiák (micéliumstrángok) alapján, termőtesteik hiányában is jól észlelhető (6. ábra).

Ezek az olykor jelentős anyagi károkat okozó gombák főként az egykorú, elegyetlen erdőkben jelennek meg tömegesen. A jellemzően élő fákat preferáló fán élő nagygombák között azonban számos olyan taxon is ismert, amelyek kifejezetten ritkáknak mondhatók (pl. *Climacodon septentrionalis*, *Ganoderma cupreolaccatum* (7. ábra), *Hapalopilus croceus*, *Laricifomes officinalis*) (DAHLBERG és CRONEBORG 2003, PAPP és SZABÓ 2013). Ritkaságuk vélhetően azzal magyarázható, hogy ezek többnyire olyan öreg, nagyméretű, élő fákhhoz kötődnek, amelyek rendszerint hiányoznak a faanyagtermelést szolgáló erdőkből.

Öregebb faegyedeket követnek a kéreglakó, úgynevezett kortikol gombák [pl. az *Aleurocystidiellum disciforme*, a *Dendrothele* spp., a *Hymenochaete carpatica* (8. ábra) és a *H. ulmicola*] is. Ezek a sokszor csak egy-egy fajhoz kötődő gombafajok az olykor erősen felrepedező, vagy barázdált fakéreg a környezethez képest gyakran párásabb mikroklimatikus adottságait használják ki. A fa elhalt, lepergő kérgét bontják; a fa szállítóelemeit és ezzel együtt magát a fát nem károsítják (PAPP 2013).

Az obligát szaprotróf nagygombák közül számos taxon (pl. *Aurantioporus alborubescens*, *Ceriporiopsis gilvescens*, *Hericium coralloides* (9. ábra), *Ischnoderma resinosum* (10. ábra), *Lentinellus vulpinus*, *Spongipellis delectans*, *Tricholomopsis rutilans*) jellemzően csak a nagyobb méretű, vastagabb holt faanyagon jelenik meg (HEILMANN-CLAUSEN és CHRISTENSEN 2005, HEILMANN-CLAUSEN és mtsai 2014, SILLER 2004). Ezek a fajok a hazai, gazdálkodással érintett erdőkből, alkalmas szubsztrátum híján, csak ritkábban fordulnak elő. A hazai gazdasági erdőkre többnyire a vékony ( $d < 10$  cm) holt faanyag dominanciája jellemző, melynek lebontására szintén specializálódtak nagygombataxonok: pl. a *Peniophora quercina*, a *Radulomyces molaris*, vagy a *Vuilleminia comedens* (BREITENBACH és KRÄNZLIN 1986).

Specialista obligát szaprotróf gombafajokat nemcsak a holtfa vastagsága, hanem annak korhadtsági foka szerint is elkülöníthetünk. Egyes fajok [pl. *Catinella olivacea*, *Flammulaster limulatus*, *Pluteus umbrosus* (11. ábra)] kifejezetten a végső korhadási állapotban lévő faanyagokat preferálják (HEILMANN-CLAUSEN és CHRISTENSEN 2003, SILLER 2004), míg mások (a fajok túlnyomó többsége) a tápanyagdúsabb, kevésbé korhadtt fadarabokat részesítik előnyben (ABREGO és SALCEDO 2013).

Fontos a holt faanyag faji minősége is. Noha az obligát szaprotróf gombafajok többsége inkább generalista, vagyis különösebben nem válogat a gazdafajok között (pl. *Galerina marginata*, *Gymnopilus penetrans*, *Hypholoma fasciculare*, *Pholiota gummosa*, *Pluteus cervinus*, *Postia stiptica*, *Psathyrella piluliformis*, *Schizopora paradoxa* s.l.). Mások csak nyitvatermőkön (pl. *Calocera viscosa*, *Galerina sideroides*, *Gymnopilus sapineus*, *Hypholoma capnoides*, *Pholiota spumosa*, *Pseudohydnum gelatinosum*,



10. ábra. Az *Ischnoderma resinosum* fiatal termőtestei (fotó: Kutszegi Gergely)



11. ábra. A *Pluteus umbrosus* termőteste (fotó: Kutszegi Gergely)



12. ábra. A *Hymenochaete rubiginosa* termőtestei tölgyfajok gesztrészén fejlődnek (fotó: Papp Viktor)

*Skeletocutis carneogrisea*, *Tapinella atrotomentosa*), vagy csak zárwatermőkön (pl. *Antrodiella faginea*, *Auricularia auricula-judae*, *Bjerkandera adusta*, *Cerrena unicolor*, *Crepidotus applanatus*, *Hapalopilus nidulans*, *Lenzites betulina*, *Panellus stipticus*, *Pleurotus pulmonarius*, *Trametes gibbosa*) nőnek (FOLCZ és PAPP 2014). Ugyanakkor akadnak olyan gombafajok is, amelyek kifejezetten bizonyos fafajokat követnek. Utóbbiak közé tartoznak a hazai tölgyesekben, pl. a tölgyek gesztjét bontó egyik leggyakoribb obligát szaprotróf nagygomba, a *Hymenochaete rubiginosa* (12. ábra), vagy a *Daedalea quercina*, illetve a *Xylobolus frustulatus* faj is (PAPP 2011).

### A mikorrhizaképző gombák funkcionális csoportjai erdei ökoszisztémákban

Az erdők faegyedeinek gyökérfelszínén megfigyelhető rendkívül fajgazdag mikorrhizaközösségek részét képező egyes gombafajok és kisebb funkcionális csoportok ökológiai szerepéről még kevés terepi méréseken alapuló tudásunk van, azonban főleg termőtest alapú (nem molekuláris szinten vizsgálódó) megfigyelések alapján elkülöníthetők vélhetően hasonló funkciókat betöltő gombataxonok. Nehéz pontos következtetéseket levonni, mert akár egyetlen faegyed is (a mikrogombákat is beleértve) egyszerre több száz mikorrhizaképző gombafajjal élhet együtt, és gyökérfelszínének mindössze egy négyzetcentiméterén is mikorrhizaképző gombafajok tucatjainak biztosíthat tápanyagátadó felületet (BAHRAM és mtsai 2011). Egy paradoxon, miszerint egy ilyen nagymértékben fajgazdag gombaközösség a mérsékelt égövi erdőalkotó fák relatíve alacsony fajszerű közösségén miként képes stabilan megélni (TEDERSON és mtsai 2014).

A termőtestek terepi megfigyelései alapján elkülöníthetünk a fafajok bizonyos csoportjaihoz kötődő mikorrhizaképző nagygombanemzetségeket. Ilyenek például a kizárólag fenyőféléket követő *Chroogomphus*, *Gomphidius* és *Suillus* fajok, vagy a legtöbbször lombos fafajokkal kapcsolatban álló *Leccinum* tinóruk. A legnagyobb fajszerű mikorrhizaképző nagygombanemzetségek (*Amanita*, *Boletus*, *Cantharellus*, *Cortinarius*, *Craterellus*, *Hebeloma*, *Hydnum*, *Hygrophorus*, *Inocybe*, *Laccaria*, *Lactarius*, *Paxillus*, *Russula*, *Tricholoma*, *Tuber*, *Xerocomus*) gazdaspektruma azonban ennél rendszerint szélesebb. A felsorolt nemzetségekbe tartozó gombafajok közül számos (specialista) faj csak egy-egy fafajhoz kötődik ugyan, míg mások több gazdafajot preferálóknak, vagy kifejezetten generalistáknak (a fapartnerek között egyáltalán nem válogatóknak) mondhatók. Ezen gombafajokról pl. KNUDSEN és VESTERHOLT (2012) munkája ad jelenleg naprakész, részletes áttekintést.

Az elegyetlen erdők fiatalabb (kb. 30 év alatti) és idősebb (kb. 80 év feletti) állományainak rendszerint eltérő fajösszetételű mikorrhizaképzőgomba-közösségei vannak (TWIEG és mtsai 2007). Kimutatták,



13. ábra. A *Laccaria amethystina* termőtestei (fotó: Kutszegi Gergely)

hogy egy erdőállomány fejlődésének (szukcessziójának) korai szakaszaiban rendszerint a kisebb telep méreteket fejlesztő („alkalomnak élő”, ruderális, azaz inkább „r” életmenetstratégiát követő) fajok [pl. *Amanita excelsa*, *A. rubescens*, *Cortinarius delibutus*, *Laccaria amethystina* (13. ábra), *L. laccata*, *Lactarius subdulcis*, *Paxillus involutus*, *Russula cyanoxantha*, *R. nigricans*, *Scleroderma citrinum*, *Thelephora terrestris*, *Tricholoma ustale*, illetve számos *Hebeloma* és *Inocybe* faj] dominálnak a gyökerek felszínén, míg a fejlődés későbbi fázisaiban inkább a kiterjedtebb, többéves micéliumot fejlesztő, nagyobb versenyképességű (K-stratégista) fajok (pl. *Ramaria fennica*, *Suillus bovinus*, *Tricholoma saponaceum*, *Xerocomus chrysenteron*, valamint számos *Leccinum* és *Cortinarius* faj) uralkodnak (BONET és mtsai 2004, BUÉE és mtsai 2011, DOUHAN és mtsai 2011, KAŁUCKA 2009, SMITH és mtsai 2002, TWIEG és mtsai 2007). Ez a felosztás azonban erdőállományok szintjén gyakran nem állja meg a helyét, mert mindez akár egy faegyed fiatalabb (a tövétől távolabb eső) és öregebb (a tövéhez közelebb lévő) gyökérrészein fejlődő gyökércsúcsai között is megfigyelhető (EGGER 1995).

Általánosságban elmondható, hogy a mikorrhizaközösségek fajokban elszegényednek, illetve nagymértékben átrendeződnek, ha a talaj (legtöbbször antropogén hatásra, pl. trágyázásra vagy savas ülepedésre) tápanyagban feldúsul, azaz eutrofizálódik. Ez azért következik be, mert ha a növényeknek kellő mennyiségű, számukra is felvehető (nitrátok és foszfátok formájában jelenlevő) nitrogén és foszfor áll rendelkezésükre, akkor – legalábbis a zárwatermőknek – nem feltétlenül szükséges a többlet tápanyagot jelentő mikorrhizás kapcsolat fenntartása (TARVAINEN és mtsai 2003). Tápanyagdús környezetben a zárwatermő növények irányítottan le tudják építeni a meglévő mikorrhizás kapcsolataikat. Ennek megfelelően elkülöníthetők a tápanyag-feldúsulásra erősen negatívan reagáló nagygombafajok (pl. *Amanita excelsa*, *Chroogomphus rutilus*, *Scleroderma citrinum*,

*Suillus variegatus*, illetve számos *Cortinarius* és *Russula* nemzetségbeli, valamint minden Bankeraceae és Thelephoraceae családbeli faj), és többlettápanyagot (zavarást) tolerálók (pl. *Amanita rubescens*, *Lactarius quietus*, *Paxillus involutus*, *Pseudocraterellus undulatus*, *Russula nigricans*) (BUÉE és mtsai 2011, HROUDA 2005, KUTSZEGI és DIMA 2008, PÁL-FÁM 2001, SUZ és mtsai 2014, TARVAINEN és mtsai 2003).

### Az avarbontó gombák funkcionális csoportjai

Az avarbontó (pontosabban talajlakó szaprotróf) nagygombák környezeti igényeiről és funkcionális csoportjairól kevesebbet tudunk, mint a fentebb részletezett fán élőkérről vagy a mikorrhizaképzőkérről. Mindemellett az avarbontó nagygombák csoportján belül is elkülöníthetők kifejezetten savanyú (főleg túlevelekből álló, pH < 5,0) (pl. *Agaricus essettei*, *Gymnopus dryophilus*), illetve bázikus (főleg lomblevelekből összetevődő, pH > 7,0) (pl. *Macrolepiota mastoidea*, illetve sok *Entoloma* faj) feltalajt és avartakarót előnyben részesítő taxonok (KNUDSEN és VESTERHOLT 2012).

Az erdőtalaj eutrofizációja a talajlakó szaprotróf nagygombafajok jelentős részére előnyösen hat [vö. KUTSZEGI és mtsai (2015) ennek ellentmondó eredményeivel], mert a kapcsolódó fajok nitrogén- és foszforigénye rendszerint magasabb a többi tárgyalt funkcionális csoport fajaiéhoz képest (TARVAINEN és mtsai 2003). Kifejezetten tápanyagdús talajt követő avarbontó nagygombafajok között említhető a *Clitocybe phaeophthalma*, a *C. nebularis*, a *Langermannia gigantea* és a *Lycoperdon molle* faj, valamint a nem fán élő tintagombafajok (*Coprinellus*, *Coprinopsis* és *Coprinus* nemzetségek) nagy része, illetve az *Entoloma*, a *Lepista* és a *Psathyrella* nemzetségbeli fajok zöme (KNUDSEN és VESTERHOLT 2012).

A fán élők mellett a talajlakó szaprotróf nagygombafajok között is akadnak olyanok (pl. *Clitocybula platyphylla*, *Coprinellus micaceus*, *Mutinus caninus*, *Peziza micropus*, *Phallus impudicus*), amelyek micéliumistrángokat (rhizomorfákat) képeznek a feltalajban és az avartakaró alsóbb rétegeiben. A micéliumistrángok gyors tápanyag- és vízszállításra alkalmas, párhuzamosan rendeződött gombafonalakból álló, csőszerű képződmények. A szóban forgó gombafajok ezeket a képleteket a feltalaj tápanyagdúsabb foltjai, vagy a korhadtabb holtfadarabok, mint egyes táplálékiszigetek között alakítják ki annak érdekében, hogy a belőlük mobilizált tápanyagokat hatékonyan és gyorsan (akár több mint 25 cm/óra sebességgel) szállíthassák a micéliumtelep bármely szegletébe. Az istrángképzők hozzájárulnak a legnagyobb kiterjedésű gombatelepeket az erdei talajban, melyek mérete meghaladhatja akár a négyzetkilométeres nagyságrendet is. Nagy kiterjedésük miatt lokális mechanikai bolygatásoknak (pl. disznótúrásnak), kiszáradásnak hatékonyabban állnak ellen, mint az istrángokat nem

képző gombafajok. Plasztikus istránghálózatokat hoznak létre, melyen keresztül gyakorlatilag újra felosztják az erdőtalaj tápanyagforrásait. A többi talajlakó szaprotróf gombafaj közül az istrángképző fajok rendelkeznek a legjobb versenyképességgel is (BODDY és mtsai 2009).

## A jelenleg széles körben alkalmazott, hagyományos erdőgazdálkodási gyakorlat hatása a gombaközösségekre

Hazánkban még nem készült olyan átfogó vizsgálat, amelyben a (nagy)gombák közösségszerkezetére kifejtett hatások szempontjából hasonlították volna össze az egyes erdőgazdálkodási gyakorlatokat. Magyarország erdei nagygombáinak közösségszerkezetét meghatározó környezeti faktorokról eddig összesen két munka (KUTSZEGI és mtsai 2015, valamint SILLER 2004) született, de ezek közül is csak az első vizsgált olyan környezeti változókat, amelyek az emberi hatásokat is megpróbálták reprezentálni. KUTSZEGI és mtsai (2015) az Őrségi Nemzeti Park területén végzett munkájukban is csak a múltbéli tájhasználat hatásait (az erdők, a rétek, illetve a szántók 160 évvel ezelőtti arányát a mintaterületeik 300 m-es körzetében) tanulmányozták, de erős, szignifikáns ( $p < 0,05$ ) összefüggéseket nem sikerült kimutatniuk. A hazai erdőgazdálkodási gyakorlat nagy- gombaközösségekre kifejtett hatásait csak hasonló (mérsékelt égövi lombhullató) erdőkben végzett, de külföldi vizsgálatok alapján, valamint az eddig közöletlen terepi tapasztalataink segítségével tudjuk az alábbi alfejezetekben jellemezni. Kapcsolódó témájú, célirányos kutatásokra a jövőben Magyarországon is nagy szükség lenne az erdei gombaközösségek szempontjából fenntartható erdőgazdálkodási gyakorlat hatékonyabb megtervezéséhez.

### A hagyományos erdőgazdálkodás során előnyben részesített fajok hatásai a nagygombákra

A nagygombák mindhárom tárgyalt funkcionális csoportjának közösségszerkezetét közvetlen, vagy közvetett módon, de a mérsékelt égövben csaknem mindig az élőhelyen jelenlevő faj(ok) alapozzák meg (KUTSZEGI és mtsai 2015). Az erdőgazdálkodással érintett állományok fafajösszetételét pedig döntően az erdőgazdálkodás befolyásolja, vagyis a gazdálkodás legalapvetőbb hatásai az erdei gombavilágra az általa előnyben részesített fafajokon keresztül valósul meg.

**Előnyös hatások.** Már a természetes bolygatást legkevésbé tükröző, hagyományos (vágásos) erdőgazdálkodás során is főleg a termőhelynek megfelelő,



őshonos állományokat alkotó főfajok természetes, mageredetű felújítását és nevelését részesítik előnyben (FRANK és SZMORAD 2014), ami a hazai funga (gombavilág) szempontjából mindenképpen kedvező.

**Hátrányos hatások.** A magyarországi nagygombaközösségek sokféleségének megőrzése szempontjából a hazai erdőgazdálkodás egyik leghátrányosabb fajválasztása a fehér akác (*Robinia pseudoacacia*). Különösen a síkvidéki területeken jellemző a nagy-kiterjedésű akácállományok létrehozása. Az akác egy Magyarországon inváziós, idegenhonos faj. Az akácok (és velük együtt az összes tájidegen fajból álló faállomány, pl. a hazánkban sokkal ritkábban előforduló, kizárólag nyugati ostorfából (*Celtis occidentalis*), vagy fekete dióból (*Juglans nigra*) álló faültetvények nagygombaközösségei szerkezetükben teljesen eltérnek minden más hazai erdőtársulás nagygombaközösségétől (RUDOLF és PÁL-FÁM 2005). Ez mindenekelőtt abban nyilvánul meg, hogy mindhárom említett faj (elsősorban) arbuszkuláris típusú mikorrhizát (AM) hoz létre, vagyis a mikorrhizaparnereik kizárólag olyan mikrogombák (a Glomeromycota gombatorzs fajai), amik a mérsékelt égövön főleg lágyszárú növényekkel élnek együtt és sosem képeznek termőtestet (READ 1992). Őshonos fajaink túlnyomó többsége (kivéve az *Acer*, a *Fraxinus* és az *Ulmus* nemzetséget) azonban egy másik mikorrhizatípust (az ektomikorrhizát, EM) képvisel, amit főleg nagygombafajok hoznak létre. Máshogy megfogalmazva, olyan nagygombafajok, amelyek a fákkal mikorrhizát is képeznek csak alig, vagy egyáltalán nem fordulnak elő a szóban forgó idegenhonos fajajok monodomináns állományaiban (vö. BRATEK és mtsai 1996). Az akác mindemellett légköri nitrogént kötő baktériumokkal is együtt él, ami az állományaiban jelentős, sok éven át fennmaradó talajeutrofizációt okoz, megnehezítve számos EM-gomba túlélését és elősegítve a magas nitrogénigényű talajlakó szaprotróf gombafajok térhódítását az élőhelyen. Az akácok fán élő nagygombaközösségének sokfélesége is elmarad az őshonos fajajú erdők ugyanezen közösségének diverzitásától (RUDOLF és PÁL-FÁM 2005). Pontosan ezért olyan tartós, időtálló az akác faanyaga, mert Európában nagyon kevés olyan fán élő gombafaj van, ami ezen faj faanyagában is megtalálja életfeltételeit. Az akác elsődleges lebontó gombái eredetének helyén, Észak-Amerikában maradtak. Más telepített, ám szintén idegenhonos fajaink, pl. a vörös tölgy (*Quercus rubra*) vagy a fenyőfajok (pl. *Larix decidua*) EM-képzők, ezért a fentebbiekhez képest ennyire drasztikus torzulásokat nem hoznak létre a nagygombák alkotta mikorrhizaközösségekben. Ezek a fajajok ugyanakkor hozhatnak magukkal idegenhonos (nagy)gombapartnereket, melyek eltolhatják a meglévő mikorrhizaközösségen belüli tömegességi viszonyokat, vagy akár teljesen le is szoríthatnak bizonyos gombafajokat az aktív gyökércsúcsok felszínéről. Ezen gombafajok (és egyben növénypartner

fajajaik) hatása a hazai mikorrhizaközösségek belső tömegességi viszonyaira azonban szinte ismeretlen. A leggyakrabban ültetett nemesített fajaink (pl. a nemes nyárok, vagy a nemes füzek) valószínűleg nem tartanak fent gyökereik felszínén fajösszetételükben különösen eltérő gombaközösségeket a természetesen előforduló nyár- és fűzfajainkhoz képest. A gombapartnerek gazdaspecifikussága rendszerint bizonyos növényfajok felett, inkább növénynemzetségek, -családok, -törzsek szintjén nyilvánul meg, ám ebben a témában hazai célirányos kutatásokat még nem végeztek.

A hazai erdőgazdálkodási gyakorlat fajválasztásának egy másik negatív aspektusát adja az elegyesség gyakran tudatos visszaszorítása. Az elegyfajok hiánya a nagygombák mindhárom tárgyalt funkcionális csoportját hátrányosan befolyásolja, mert kevesebb növénypartner közül, vagy összetételét tekintve csak egysíkúbb tápanyagforrásokból (szubsztrátumokból) válogathatnak.

Őshonos fajajok dugványozásakor a fogadó élőhely szempontjából idegen mikorrhizapartner gombafajok is bekerülhetnek a helyi mikorrhizaközösségbe. Az idegen mikorrhizaképző gombák efféle behurcolásának hatásairól azonban jelenleg még kevés irodalom áll rendelkezésünkre. SIMARD (2009) kanadai duglászfenyvesekben azt találta, hogy a területen természetes úton, magról kelt csemetek kezdetben jobban épültek be a helyi közös micéliumhálózatba, mint a mikorrhizálatlanul, vagy a területre idegen mikorrhizapartnerrel ültetett csemetek. Utóbbiak kezdeti növekedése is lassúbb üteműnek adódott a természetes újalathoz képest; a legsikeresebb regenerációt a helyben csírázott magokból fejlődött csemetékkel lehetett elérni.

Kétszáz és hatszáz méteres tengerszint feletti magasságzónában a hazai, erdőgazdálkodással érintett erdőkben a tölgyek, de főleg a kocsánytalan tölgy elegyarányát rendszerint mesterségesen magasabban tartják a természetesnél. Ennek két hátrányos vonatkozása lehet a nagygombaközösségek számára: (1) a túl magas tölgyarány mellett csak túl alacsony lehet a gombaközösségek sokféleségét nagymértékben emelő elegyfajok aránya, illetve (2) a tölgyek őshonosak ugyan, de faanyaguk gesztrésze, annak magas lignintartalma miatt csupán néhány fán élő specialista gombafajnak [pl. *Hymenochaete rubiginosa* (12. ábra), *Fomitiporia robusta* (*Phellinus robustus*), *Xylobolus frustulatus*] ad otthont. Holt faanyaga térfogatának túlnyomó többségét pedig az akár évtizedekig is hátramaradó gesztrész teszi ki. Mindemellett megemlítenő, hogy a tölgyek szijácsa (főleg a túlnyomórészt szijácsból álló, vékonyabb ágai) kifejezetten fajgazdag gombaközösséget tart el. Különösen a vágásos gazdálkodási módok véghasználatai után, kiváló újlási képességéből adódóan a gyertyán is képes csaknem monodomináns állományokat létrehozni. A Bükkben és az Aggteleki-karszt néhány részén ez a jelenség

kiválóan megfigyelhető. Mint ahogy általánosságban közel minden őshonos fafajunk egyeduralma, a gyer-tyáné is csökkenti az élőhely fungájának sokféleségét.

### A faanyagtermelés szempontjából kedvező faállomány-szerkezet hatásai a nagygombákra

Egy erdőállomány faállomány-szerkezete nagymértékben kihat a területen megtalálható mikroélőhelyek számára. A magasabb élőhelyi sokféleség általánosságban gazdagabb gombavilágnak is otthont ad (BODDY és mtsai 2008), de bizonyos gombacsoporthoz a hagyományos erdőgazdálkodási gyakorlat által előnyben részesített, homogén faállomány-szerkezet is előnyös lehet.

**Előnyös hatások.** A kifejezetten faanyagtermelést szolgáló, vágásos erdőkre jellemző egykorúság, a homogén faállomány-szerkezet, a magasán tartott záródás, a „hibátlan”, egyenes, hengeres, ágtiszta törzsű és szabályos lombkoronájú faegyedek nevelése, mindemellett az egy, vagy néhány fafajból álló, csökkent holtfa-készletű erdőállományok létesítése a nagygombák teljes közösségeinek szintjén egyértelműen kedvezőtlenül hatnak a gombák sokféleségére. Ez főleg az ilyen állományok alacsony szintű mozaikosságával és mikroélőhelyekben való szegénységével magyarázható. Ugyanakkor ezeket az állományokat olyan fiatal vagy középkorú, erejük teljében lévő faegyedek alkotják, amelyek bőségesen termelnek a területeken rendszerint hátra is maradó, vékonyabb (< 10 cm) átmérőjű, álló és fekvő, holtfadarabokat, valamint avart. Ezek a források (és térben egyenletes elérhetőségük) pedig a nagygombák számos kisebb funkcionális csoportját hatalmas előnyhöz juttatja.

Kellően csapadékos időjárást követően pontosan a fentebb részletezett szerkezetű, rendszerint fiatalabb (20–60 éves) erdőállományokban lehet a talajlakó (a mikorrhizaképző és az avarbontó) nagygombák szempontjából legnagyobb termőtest-termelési mértéket mérni (VOGT és mtsai 1992). Számos kiváló ehető,



14. ábra. A *Lactarius deliciosus* termőestestei (fotó: Kutszegi Gergely)

árusítható mikorrhizaképző gombafajunk [pl. *Boletus reticulatus*, *Craterellus cornucopioides*, *Lactarius deliciosus* (14. ábra)... stb.] kifejezetten az ilyen élőhelyeken terem gazdagon. A mikorrhizaközösségek fajdiverzitása is a hasonló korú állományokban a legmagasabb, mert ezeken a területeken az erdő szukcessziójának kezdetén nagy számban jellemző generalista gombafajok még meghatározó mértékben vannak jelen a később tömegessé váló gazdaspecifikus, K-stratégista fajokkal szemben (FRANKLAND 1992). A faállomány korának előrehaladásával az utóbbi fajok térhódítása miatt a mikorrhizaközösség rendszerint fajokban szegényebbé válik. A fiatal, homogén, vágásos erdőállományok egységesen vastag avarrétegét számos ehető, talajlakó szaprotróf nagygombafaj (pl. *Clitocybe nebularis*, *Lepista nuda*) is kifejezetten kedveli.

A vágásos erdők egységnyi területre eső magas törzsszáma miatt mindig bőségesen biztosítanak hullott gallyakat és ( $d < 10$  cm) ágakat. Ez a szinte teljesen szijácsból álló holtfafrakció kb. méteres térléptékben mozaikos, a gyakori elágazásaik miatt tápanyagban rendszerint gazdag (a termőtestek gyakran az elágazások környékén jelennek meg) szubsztrátumot jelent a generalista fán élő nagygombafajok egy egész sorának (ABREGO és SALCEDO 2011). Ilyen gombafajok pl. a *Diatrype*, a *Junghuhnia*, a *Phellinus* s.l., a *Schizopora*, a *Skeletocutis* és a *Stereum* nemzetségbe tartozók, valamint a *Polyporus alveolaris*, a *P. arcularius*, illetve a *Schizophyllum commune*.

A faanyagtermelést szolgáló erdők ép, életerős egyedekből álló, homogén szerkezetű állománya gazdasági értelemben több szempontból is előnyös ugyan, de pontosan ezen homogén állományszerkezetük teszi ki őket a számukra legjelentősebb gombákkal kapcsolatos veszélynek, a növénypatogén mikrogombáknak. Egy homogén erdőállományban nincs részleges menedék az olyan növénypatogénnal szemben, mint a nyár-levélfekélyt (*Melampsora* spp.), a nyár-kéregfekélyt (*Cryptodiaporthe* spp.), a szilfavészt (*Ophiostoma* spp.), a szelídgesztenye kéregrákját (*Cryphonectria parasitica*) vagy a tölgyfalisztharmatot (*Microsphaera quercina*) okozó gombafajok.

**Hátrányos hatások.** A fejezet elején részletezett, faanyagtermelés szempontjából kedvező faállomány-szerkezet legnagyobb hátránya a nagygombák szempontjából is a fák koreloszlásában, az erdő szerkezetében és fafaj-összetételében megmutatkozó homogenitás, illetve a különböző mikroélőhelyek – természetes erdőkhöz viszonyított – túl alacsony száma.

Az alsó lombkoronaszintek (amik rendszerint elegyfajokból állnak) és a cserjeszint esetleges hiánya a humid (párás), erdei mikroklíma sérülésén keresztül fejti ki káros hatását a gombaközösségekre (JONES és mtsai 2003).

A faegyedek homogén koreloszlása (egységes mérete) a fán élő gombák szempontjából a rendszerint

hiányzó, vagy csökkent készletben elérhető vastagabb holtfadarabok miatt hátrányos. A nagyméretű, sérült faegyedek hiányával a vastag faanyagot kedvelő fán élő, és a gyengültségi (nekrótróf) parazita gombafajok maradhatnak szubsztrátum nélkül. Az egyenletes kor- és méreteloszlás nagy (több négyzetkilométeres) térléptékben negatívan hathat a mikorrhizaképző gombák közösségének sokféleségére is. Ez ennél a gombacsoportnál is különösen akkor következik be, amikor a teljes faállomány fiatal (kevesebb, mint kb. 20 éves) egyedekből áll és egyáltalán nincsenek a közelükben (kb. 10–20 m-es sugarú körön belül) idősebb (azonos fajú), meghagyott faegyedek. Ennek magyarázata, hogy a mikorrhizaközösségekben vannak inkább fiatal vagy öregebb faegyedeket (gyökérrészeket) preferáló gombafajok (TWIEG és mtsai 2007). A szóban forgó szituációban az idősebb faegyedeket követő gombafajoknak pedig nincs refúgiumuk a túléléshez. Mire a fiatal állomány felnő, és ezzel új lehetőségek nyílnának az öregebb faegyedeket követő gombafajok számára, utóbbiak már korábban eltűnhetnek az élőhelyről, rekolonizációjuk pedig csak távolabbi területekről történhet meg.

Fokozatos felújítógázások során a végvágást megelőzően kialakuló állományra jellemző a ritkán álló, idősebb faegyedek megléte. Ekkor a talajszintre is bőségesen lejutó fény, fejlett újulati szint kialakulását teszi lehetővé, mielőtt az anyaállomány utolsó, idős faegyedek is kitermelnék. Ebben az állapotban a cserjeszintben megerősödhetnek a szederfajok (pl. *Rubus fruticosus* agg., *Rubus caesius*), amelyek arbuskuláris (AM) mikorrhizát képző gombafajokkal élnek együtt (CARREÓN-ABUD és mtsai 2007). Erre az állapokra remek példa napjainkban a Szentendre 57/F (a Pilisben) és a Tarnaszentmária 5/A (a Mátrában) erdőrészletek faállománya. A szederfajok nagymértékű elszaporodásával lecsökken az idős fákkal és az azok újulataival kapcsolatban álló, ektomikorrhizaképző (EM) gombák mennyisége a talajban, mert az élőhelyük beszűkül. Ez nemcsak az EM-gombák közösségét szegényíti el, hanem elérhető, alkalmas gombapertnerek szempontjából megnehezíti az újulat megerősödését is (SIMARD 2009). Végül, amikor az öreg faegyedeket is kitermelik, megszűnik az EM-gombák utolsó menedéke is a területen, és csak azok a mikorrhizaképző nagygombafajok maradnak életben, amelyek képesek a facsemetékkel is EM-kapcsolatot létrehozni.

A faanyagtermelésre rendeltetett erdőállományokban – gazdasági szempontból – kizárólag a mageregetű faegyedek az igazán kívánatosak. A korábbi faállomány felnőtt tuskósarjait rendszerint eltávolítják, mert ezen faegyedek gesztrésze (a tövüknél sokszor hiányos floém- és szíjácsköpenyük miatt) gyakran már fiatalabb korban elkezd korhadni kiváló élőhelyet biztosítva az egészséges, sérülésmentes faegyedekre nem veszélyes nekrotróf parazita gombáknak. A tuskósarjak eltávolítása csökkenti a fán élő gombák

közösségének sokféleségét. Számos faj esetében a sarjzatot (a tuskósarjak megtartását) jogszabály is tiltja [153/2009. (XI. 13.) FVM-rendelet 28§ (3)].

A homogén faállomány-szerkezet a mikorrhizaközösségek szerkezeti sokféleségét is csökkenti. BEILER és mtsai (2010) Kanadában megfigyelték, hogy a faegyedek között létrejövő közös micéliumhálózatban vannak központi szerepet betöltő, úgynevezett elosztó faegyedek (hub trees). Ezek rendszerint a nagyobb méretű, életerős, nagy kereskedelmi értékű fák. Az elosztó faegyedek képesek a legnagyobb (ozmotikus, vagy a transpirációjukból eredő) szívóerőt kifejteni a közös micéliumhálózatra, a legtöbb gombákon keresztül létrejövő növény-növény kapcsolat is hozzájuk fut be, ezáltal központi szerepet játszanak a tápanyagok felosztásában, valamint az árnyékban várakozó (nem feltétlenül azonos fajú) újulat mikorrhizahálózaton keresztüli táplálásában. Az újulat által felvett tápanyagok és víz teljes mennyiségének 0–9,5%-a érkezik a közös micéliumhálózatban keresztül (SIMARD és mtsai 2012).

### A gazdasági erdőkben hátrahagyott holtfakészlet csökkent mennyiségének és minőségének következményei a nagygombák számára

Egy erdei életközösségben a holt faanyag áll potenciális szubsztrátumként a legnagyobb mennyiségben a gombák rendelkezésére. A fán élők számára a kevésbé korhadt faanyag fontos, a talajlakó szaprotrófok (az avarbontók) a tápanyagokban már szegényebb, korhadtabb darabokat részesítik előnyben, míg a mikorrhizaképzők az erdőtalaj nedvesebb részei mellett a már teljesen morzsalékos állagú korhadékban találják meg alkalmas szubsztrátumukat és környezeti feltételeiket. A hagyományos erdőgazdálkodási gyakorlatok céltudatosan – sokszor tévesen az erdő egészségi állapotát védve, vagy egyszerűen csak az azzal a szándékkal, hogy minden valamire használható, megtermelt faanyagot felhasználjanak – csökkentik az élőhelyeken térben és időben elérhető holtfa mennyiségét. A hagyományos erdőgazdálkodási gyakorlat, noha általánosságban negatívan hat az erdők holtfakészletére és az arra épülő életközösségekre, mégis származhat belőle néhány közvetett előny a nagygombák bizonyos kisebb funkcionális csoportjai számára.

**Előnyös hatások.** Általánosságban elmondható, hogy ha egy élőhelyről az ott élő szervezetek által megtermelt szerves anyagokból (rendszeresen) elszállítunk, az szinte semmilyen közvetlen szempontból nem lehet előnyös az adott élőhely számára, mert egy természetes életközösségben sohasem keletkezik fel nem használandó melléktermék, szűkebb értelemben vett „szemét” a szerves anyagokból. A természetes életközösségekben minden élőlény elhullajtott szerves anyagaina ráépül egy-egy másik faj anyagcseréje és élettevékenysége, így tartva önfenntartó,

végtelen körforgásban a globális tápanyagáramlási ciklusokat. Ezen ciklusok sebessége ugyanakkor időben nem állandó, vagyis kialakulhatnak bennük olyan helyzetek, amikor egy külső zavarás lehetőségeket nyitva a rendszerben éppen előnytelen szituációban lévő szervezeteknek, meggyorsítja a körfolyamatokat. Jelen munkához kapcsolódóan pl. egy fiatal erdőállomány tisztítása vagy gyérítése, azaz némi idő előtt keletkező holtfa biztosítása a rendszerben segíti a nagygombák mindhárom tárgyalt funkcionális csoportját. Ám ez a közvetett előny is csak akkor működik, ha a beavatkozás során keletkezett holtfa legalább egy része az élőhelyen marad. Ugyanakkor a gazdasági erdőkben számos tuskó is található, melyek nagyszámú obligát szaprotróf gombafaj mellett a kifejezetten eltemetett holtfaanyagot előnyben részesítő gombafajoknak (pl. *Coprinellus micaceus*, *Gymnopus fusipes*, *Hydropus subalpinus*, *Hymenopellis radicata*, *Tricholomopsis rutilans*, *Hypholoma* spp.) is bőséges, az erdő szinte minden pontján hozzáférhető szubsztrátumot biztosítanak.

**Hátrányos hatások.** A vágásos gazdálkodás alatt álló erdőkben a nagygombák szempontjából egyik legjelentősebb antropogén eredetű problémát a holtfakészlet szándékos mennyiségi és minőségi csökkentése, illetve alacsony szinten való tartása jelenti. A gombák elsősorban lebontó szervezetek, vagyis a mikorrhizaképzők és a biotróf paraziták kivételével (utóbbiak csak részben) teljes mértékben az elhalt szerves anyagok jelenlétére vannak utalva. Az elhalt szerves anyagok túlnyomó többségét pedig a holtfa teszi ki egy erdei ökoszisztémában. A holtfa mint élőhely szándékos csökkentése (a vastagabb darabok kihordása, a vékonyabbak helyszíni elégetése) legtöbbször azon tévhit miatt valósul meg, miszerint a holtfában olyan gombák élnek, amik veszélyt jelentenek az egészséges, élő faegyedekre. A holtfában élő gombafajok többsége azonban nem rendelkezik pa-



15. ábra. A *Fomes fomentarius* többéves termőteste (fotó: Papp Viktor)

razita, az élő szervezetek védekező rendszerét áttörni képes tulajdonságokkal. Utóbbira kizárólag azok a gyengültségi (nekrotróf) parazita fajok alkalmasak, amelyek valamilyen sérülésen keresztül meg tudják fertőzni az egészséges faegyedeket, több éven át annak élő részeiből el tudnak vonni tápanyagokat, majd idővel micéliumukkal a fa testét teljesen átszőve, el tudják azt ölni, végül szaprotróf életmódra áttérve az elpusztult fa anyagait tovább tudják bontani. A leggyakoribb ilyen nagygombataxonok pl. a *Diatrype disciformis*, az *Exidia glandulosa*, a *Fomes fomentarius* (15. ábra), a *Fomitopsis pinicola*, a *Ganoderma applanatum*, a *Hypoxylon fragiforme*, a *Neobulgaria pura*, a *Schizophyllum commune* és az *Armillaria* fajok (HEILMANN-CLAUSEN 2001, SILLER 2004). Ezen fajok miatt azonban kár a holtfaanyag mennyiségét csökkenteni az erdőkben, mert ez a beavatkozás az egész erdei életközösség számára többet árt, mint használ. Ezen fajok túlélőképessége ugyanis (részben biotróf aktivitásuk miatt) meglehetősen magas, így ha egy darab holtfát sem hagyunk az erdőben, ezek az élő fákban akkor is megtalálják az életfeltételeiket (BAUM és mtsai 2003).

A hagyományosan kezelt erdőkben hátramaradó kevés holtfa jórészt csak vékony ( $d < 10$  cm) ágakból, gallyakból áll. A vastagabb holtfadarabok rendszerint hiányoznak. Magyarországon eddig nagyon kevés olyan munkát tettek közzé, amikben számszerűen ismertették volna a gazdasági erdők holtfaviszonyait. ÓDOR és mtsai (2014) a mátrai (a Kékes és a Csörgő-völgy) erdőrezervátumokban átlagosan fellelhető hektáronkénti holtfatérfogat ( $80 \text{ m}^3/\text{ha}$ ) kb. egynegyedét mérték a Mátra gazdasági erdeiben. A főleg gazdasági erdőkben magas térfogatarányú vékony ágak faanyagában magas az ág elhalásakor még aktív szállítóelemek aránya, ami számos generalista, fán élő gombafajnak ad megfelelő, tápanyagdús, könnyen bontható szubsztrátumot (ABREGO és SALCEDO 2011). A vastagabb ( $d > 10$  cm) holtfadarabokat, azok jelentős méretű gesztrészét is preferáló gombafajok [pl. *Ceriporiopsis gilvescens*, *Fomes fomentarius* (6. ábra), *Hericium coralloides* (9. ábra), *Ischnoderma resinatum* (10. ábra), *Polyporus squamosus*, *Trametopsis cervina*, *Tricholomopsis rutilans*, illetve sok *Hypholoma*, *Pleurotus* és *Pluteus* faj] sokszor hiányoznak, vagy csak kevesen vannak a (fiatalabb) gazdasági erdőkben (HEILMANN-CLAUSEN és mtsai 2014, SILLER 2004). Számos Európa-szerte vörös listás, vagy hazánkban vörös listára javasolt fán élő nagygombafaj is a csökkent mennyiségben fellelhető, vastag faanyaghoz kötődik (HEILMANN-CLAUSEN és CHRISTENSEN 2003, RIMÓCZI és mtsai 1999).

BÖLÖNI és ÓDOR (2014) mérései szerint a gazdasági erdőkben főleg a tövön száradt álló (alászorult), vékonyabb faegyedek és a tuskók adják a teljes holtfatérfogat döntő hányadát. Pontosan ez a holtfafrakció az, ami a legkevesebb fán élő gombafajnak biztosít megfelelő élőhelyet (HEILMANN-CLAUSEN 2003).

Az alászorult, tövön száradt fának kidőlésük után megnő és kiegyenlítettébbé válik a víztartalmuk. Ezt a nedves talajhoz való közelebb kerülésük idézi elő, ami ideálisabb élőhelyekké teszi őket a fán élő gombák számára. Emellett a gazdálkodás alatt álló erdőkben gyakran csak a tuskók jelentenek alkalmas szubsztrátumot az igazán vastag ( $d > 30$  cm) holfaanyagot preferáló gombák számára. Számukra a tuskók azonban nem ideális élőhelyek, mert a tuskóknak rendszerint kisebb a nedvességtartalmuk, mint az ugyanakkora átmérőjű, fekvő fatörzseknek. Ráadásul a tuskók térfogatának döntő hányada a talajfelszín alatt található, ahol kisebb a faanyagbontó enzimek működéséhez nélkülözhetetlen oxigén koncentrációja is (STOKLAND 2012).

A faanyagtermelést szolgáló erdőkben rendszerint kevesebb a korhadtabb állapotú holt faanyag, mint az erdőrezervátumokban. A korhadtabb (a már teljes vastagságában megpuhult) faanyag jóval kevesebb tápanyagot tartalmaz a fa korai (még kemény, kéreggel részben vagy teljesen borított állapotú) korhadási fázisaihoz képest, ezért a fán élő gombák számára jelenlétük már kevésbé fontos (pl. SILLER 2004). A korhadtabb fadarabok kiegyenlített belső nedvességtartalma, hőmérséklete és a gombafonalak számára már könnyebben feltárható, puha, üregekkel teli (ezért oxigéndús) faanyaga miatt a talajlakó gombák részére különösen aszályos, vagy nagyon hideg időben jelentenek kiváló menedéket és tápanyagforrást (FUKASAWA 2012, WALKER és mtsai 2012).

Különösen a síkvidéki területeken jellemző az erdőállományok véghasználata után a kivágott fák tuskóinak maradéktalan eltávolítása, majd az ezt követő teljes talaj-előkészítés. Ez a különben meglehetősen költséges eljárás súlyosan károsítja az erdőlakó gombák összes funkcionális csoportjának sokféleségét, lerontja a talajszerkezetet és kiirtja az előző társulás csaknem minden olyan biológiai hagyatékát (a mikorrhizaképző gombák talajpropagulumait is beleértve), amikből az új faállomány erőteljesebben, gyorsabban fejlődhetne.

Az erdőkben gyakran túl erős vadhatás is megfigyelhető. A nagygombák szempontjából főleg a túl nagy egyedszámú vaddisznó-populáció táplálékkereső magatartása jelent problémát. Amellett, hogy hullatékukon számos trágyalakó mikrogombafaj él, részben a feltalaj túrásával és a közepesnél jobban elkorhadt faanyagok elaprózásával állnak kapcsolatban a nagygombaközösségekkel. Előbbi tevékenységük nagyban károsítja a gombatelepeket, míg a faanyag elaprózásának hatásait nehezebb jellemezni. Az elaprózódás előnyös is lehet, mert annak során több olyan táplálékziget is kialakulhat, amelyeken kevésbé érvényesül az interspecifikus verseny a fán élő gombafajok között. Ugyanakkor a túl apró, egymástól távol eső darabokban már lehetetlenné válik a fán élők túlélése; ezek a darabok (a vaddisznó által meggyorsított úton) a talajlakó gombákéi lesznek.

## A kitermelt faanyag előkészítési és mozgatási módjainak hatásai a nagygombákra

A gombaközösségek sokféleségére nemcsak a csökkent holtfaészlet hátrahagyása, hanem az élő fák kitermelésével járó (talaj-)zavarás is jelentős hatással van. Amíg a kisebb kiterjedésű, vagy kisebb erősségű, rendszerint természetes eredetű behatások (a szűkebb értelemben vett bolygatások) kifejezetten növelik az életközösségek és az élőhelyek sokféleségét, addig a nagyobbak, kiterjedtebbek, vagyis azok, amelyek antropogén eredetűek és nem a természetes erdődinamikát tükrözik (nemcsak néhány faegyedet érintenek), hanem sokkal inkább természeti katasztrófákhoz hasonlítanak (egész erdőrészekre hatnak ki) súlyosan károsítják a terület biológiai sokféleségét. Utóbbi behatásokat ebben a fejezetben bolygatások helyett zavarásokként említjük. Sajnos a hagyományos erdőgazdálkodási gyakorlat kivitelezése napjainkban jobban hasonlít a természeti katasztrófák kiterjedt mértékű, negatív hatásaihoz, mintsem a természetes erdődinamika által biztosított élőhelyteremtő bolygatáshoz.

**Előnyös hatások.** Az élő fa ledöntése után megkezdődik a kereskedelmi szempontból értékes faanyag előkészítése az elszállításra. Ennek során a korona és a törzs vékonyabb oldalágait eltávolítják és gyakran a helyszínen is hagyják. Amennyiben nem rakják kupacba, vagy égetik el, ezek az ágak kiváló, térben csaknem egyenletesen, de mégis szigetszerűen hozzáférhető, számos, kellően nagytérfogatú szubsztrátumfoltot nyújtanak a fán élő gombák részére. Ugyanakkor néhány ritka, tűznyomon élő gombafajunk (pl. *Coltricia perennis*, *Faerberia carbonaria*, *Geopyxis carbonaria*, *Hebeloma birrus*, *Lyophyllum anthracophilum*, *Pholiotia highlandensis*, *Psathyrella pennata*, *Rhizina undulata*) számára előnyös lehet a gallyak helyszíni elégetése is (SILLER 2007). Az értékes fatörzseknek sok olyan elágazó (villás, göcsörtös) részét is időnként hátra szokták hagyni, amik még tűzifaként is nehezen kezelhetők. Ezen fadarabok pedig nagyszerű (az elágazásaik miatt különösen tápanyagdús) élőhelyeket biztosítanak a vastagabb faanyagot preferáló gombafajoknak. Az említett elemek leválasztásával a munkaterületen jelentős mennyiségű fűrészpor is keletkezik, ami még egyáltalán nem korhadt fa ugyan, de nagy összfelülete miatt oxigéndús, jól hozzáférhető tápanyagot jelent a faanyag bomlási szukcessziójának végén álló, talajlakó gombák számára is.

A fakitermeléssel járó munkák abban az esetben is jelenthetnek némi előnyt a gombák számára, amikor (különösen a ledöntött faanyag vonzolásával) helyenként óhatatlanul megsértik az élő fák kérgét. Ezek a sérülések (tükröfoltok) rendszerint a talajhoz közel eső gyökfőt érintik, ahol ezzel a nekrotrof parazita gombafajok számára tökéletes infekciós zónát biztosítanak.

Bárhogyan is közelítik meg a kitermelésre szánt faegyedeket, ehhez a hegyvidéki régiókban olyan

feltáróutakra van szükség, amelyeken biztosított az erőgépek és a teherautók haladása. Az utak mentén gyakran alakulnak ki olyan erősen kisavanyodott, mohos útpadkák, amik természetes úton csak ritkábban keletkeznek (pl. kifordult gyökértányérok), azonban a keletkezésük után bizonyos idő elteltével mégis előnyös élőhelyet jelentenek az extrém savanyú talajt kedvelő gombafajoknak.

**Hátrányos hatások.** Természetesen maga a tény, miszerint a fakitermelés során szerves anyagot (élőhelyet és szubsztrátumot) távolítunk el az erdőállományból úgy, hogy közben az erdőtalajt jelentősen zavarjuk, nem kedvez a gombáknak. Azonban a fakitermelés minden mozzanata közül a gombákra és egyben az egész talajéletre legkárosabb tevékenység a ledöntött faanyag (különösen koronájával együtt történő) vonszolása. Vonszolás során pontosan a micélium élőhelye, az avar és a feltalaj sérül jelentős mértékben.

Ugyancsak nem kedvez a nagygombaközösségek sokféleségének, ha az előkészítés során levágott, vékonyabb ágakat kupacba rakva hagyják a helyszínen. Tíz–húszt méterenként egy halomba rakva az ágakat ugyanis megint csak homogenitási problémával szembesülünk. Az egyes ágdarabok mint önálló táplálékfoltok kerülnek ilyenkor túl közel egymáshoz, korlátlan utat engedve az agresszívan terjedő, gyors korhadást okozó, nagy versenyképességű fán élő gombafajoknak (ezeknek a taxonoknak eddig csak angol nyelven született letisztult definíciójuk: combative invaders). Vékony gallyak esetében ilyenek pl. a gazdasági erdőben kifejezetten közönséges *Phlebia radiata*, *Ph. rufa*, *Steccherinum ochraceum*, illetve a *Stereum* nemzetségbe tartozó fajok (HEILMANN-CLAUSEN és mtsai 2014). Ezek mellett számos fán élő gombafaj nem tud igazán érvényesülni, de amennyiben a gallyak szétszórta maradnak, a kevésbé agresszív fán élőknek is lesz (részleges menedékekben található, térben elszórt) szubsztrátumuk. Megszokott gazdálkodási gyakorlat az is, amikor az előkészítés során levágott ágakat kifejezetten a bentmaradó tuskókra helyezik, hogy azok korhadását elősegítsék, vagy az esetlegesen előtörő tuskósarjakat visszafogják. Ez a hátrahagyott nagyobb holtfamenyiség szempontjából előnyösnek látszó beavatkozás azonban a friss faanyag lebomlását inkább hátráltatja, mint segíti. Ugyanis azok a gombafajok, amelyek elsősorban a vékonyabb ágakat bontják, nemigazán találják meg az életfeltételeiket a tuskókban, azaz a relatíve vastagabb, tápanyagokban szegényebb, félig eltemetett, ezért oxigénben is hiányos faanyagokban. A tuskó lebontásában a gallyakra specializálódott gombafajoknak nincs jelentős szerepük. Mindemellett a tuskókra halmozott gallyakat idővel az avar is belepíti, ami csak még inkább elzárja a korhadáshoz nélkülözhetetlen oxigént a tuskóban élő lignikol gombáktól, illetve megnehezíti ezen utóbbi fajok szélel terjedő spóráinak célba jutását is. Az avar-, vagy gallytakaró csak szárazabb élőhelyeken jelenthet előnyt a tuskó

gyorsabb lebomlása szempontjából. Az ilyen területeken is csak akkor, amikor a tuskó már eleve annyira korhadt állapotban van, hogy már inkább a párásabb környezetet igénylő, talajlakó gombák kolonizálják és nem a nagy oxigénigényű fán élők.

A fentebb említett, tűznyomon élő gombafajokat leszámítva, a gallyak helyszíni elégetése káros a gombák minden más funkcionális csoportjának szempontjából, mert megszünteti a szubsztrátumukat.

A faanyag mozgatására szolgáló nagyméretű erőgépek is jelentős károkat okoznak az avarban és a feltalajban. A gombák tekintetében az általuk okozott talajtömörödés jelenti a legnagyobb gondot, ami a talajszerkezet lerontásával beszűkíti az egészséges talajélet előfeltételeit, többek között az átjárhatóságot a légzési gázok és a víz számára. A növényi anyagok bontásához pedig különösen sok légköri oxigén kell (STOKLAND 2012).

A feltáróutak nagymértékben zavart, tömörödött talajterületein, a ráhullott gallyakon növekvő gombákat leszámítva, alig található nagygombák (termőtestek). Az utak (keréknyomok) talaja gyakorlatilag a nagygombák tekintetében szinte lakatlan. A nehéz gépekkel gyakrabban járt, a sekély talajban helyenként az alapkőzetig is lenyúló, mély keréknyomokat viselő útszakaszok akár ökológiai barrierként (gátként) is akadályozhatják a micélium vegetatív terjedését. A jól feltárt erdőterületek (pl. a Börzsöny, a Bükk és a Mátra) túl sűrű, számos alternatív útvonalat és levágót is (gyakran feleslegesen) biztosító feltáróút-hálózata rengeteg potenciális élőhelyet vesz el a talajlakó szervezetektől.

### Az erdészeti beavatkozások időpontjainak hatásai a nagygombákra egy naptári év folyamán

Az erdőgazdálkodás által biztosított zavarások élőhelyekre gyakorolt hatásának erőssége attól is függ, hogy a beavatkozások egy naptári év folyamán mikor következnek be. A kiterjedtebb zavarásokat (pl. a gyérítéseket, bontásokat, véghasználatokat) célszerűbb a vegetációs időszakon kívül végezni, mert ekkor ezen beavatkozások élőhelyekre vetített káros hatásai kevésbé érvényesülnek.

**Előnyös hatások.** Ebben a témakörben nagyon kevés gombához kapcsolódó irodalom áll még rendelkezésünkre. Mindenesetre tény, hogy főleg késő ősz és télen (a vegetációs időszakon kívül) végzik az erdészeti beavatkozások (bontások, véghasználatok és a szálalás) zömét, ami különösen akkor teszi ki kisebb zavarásnak a talajlakó gombák micéliumát és kiterjedéseit, amikor a talaj fagyott állapotban van.

**Hátrányos hatások.** Minden olyan favágással járó erdészeti beavatkozás, amit a vegetációs időszakon belül, de főleg a tavasz (a lombfakadás), valamint a nyárutó és a kora őszi folyamán végeznek, különösen káros a nagygombákra. A mikorrhizaközösségek összetétele, szerkezete, belső dominanciaviszonyai minden év-

ben éppen a tavaszi lombfakadást követően alakul ki vagy esik át nagymértékű átrendeződésen (COURTY és mtsai 2008). A tél folyamán dormans (visszahúzó-dott, inaktív) állapotban lévő gombafajok ekkor újra aktívvá válnak és gyökérfelületeket foglalnak maguknak a télen dominánssá vált, télen is aktív fajok (pl. a *Cenococcum geophilum* mikrogomba) rovására. A mérsékelt égövön a nyárutó és a csapadékosabb, de még nem fagyos ősz, a talajlakó gombák számára az ivaros szaporodásról, azaz a termőtestképzésről szól. Az egyes nagygombafajok eltérő mértékben fektetnek energiát és felvett tápanyagokat az ivaros, illetve az ivartalan (a micélium vegetatív növekedésében megnyilvánuló) szaporodásukba. Azon nagygombafajok, amelyek inkább ivaroson (bazídió- vagy aszkospórákkal) szaporodnak, és egyéves telepeket képeznek a talajban (pl. *Laccaria amethystina* 13. ábra), jobban ki vannak téve az őszelel történő, a termőtesteket is érintő zavarásoknak (GHERBI és mtsai 1999).

### Az erdészeti beavatkozások térbeli és időbeli kiterjedtségének hatásai a nagygombákra

A zavarások (az antropogén eredetű, negatív hatások) biológiai sokféleségre gyakorolt hatásainak erősségét a beavatkozások időtartama (tartamossága) és térbeli kiterjedtsége is befolyásolja. Minél nagyobb térléptékben és időben minél hosszabban éri jelentős zavarás az élőhelyet, az annál inkább el fog szegényedni a zavarás előttről származó biológiai hagyatékokban (ld. alább) és fajokban, melyek az ökoszisztéma önálló, emberi ráfordítást nem igénylő körfolyamatait egymásra épülő élettevékenységeikkel biztosítják.

**Előnyös hatások.** A hagyományos (vágásos) erdőgazdálkodás egyetlen kapcsolódó előnyös hatása a nagygombákra az, miszerint az egyes beavatkozások rendszerint többéves visszatérési idővel kerülnek teljesítésre. Vagyis az ilyen kezelésű erdőállományokban két beavatkozás (pl. gyérités) között hosszú, zavarás nélküli évek (évtizedek) is eltelhetnek. Ekkora időintervallum a gombák összes funkcionális csoportja számára elegendő ahhoz, hogy egy-egy nagyobb zavarás után valamilyen szinten regenerálódhasson. Öt–tíz év alatt akár említésre méltó mennyiségű új, hozzáférhető szubsztrátum (pl. holtfa) is keletkezhet az élőhelyen.

**Hátrányos hatások.** A vágásos erdőgazdálkodáshoz kapcsolódó beavatkozások (pl. elő- és véghasználatok) térbeli kiterjedtsége annál negatívabban hat a gombaközösségekre, mennél nagyobb egybefüggő területet érintenek azonos időben. Erre láthatunk egy nagyon szemléletes negatív példát a Zempléni-hegység déli részén, ahol olyan kiterjedt (gyakran hagyásfa nélküli) véghasználatok is megfigyelhetők, amelyek egyszerre több szomszédos erdőrészt is érintenek (lásd pl. napjainkban a Tállya 16/B, C; 17/A–C; 18/A–C, E; 19–21/A; 21/B; 24/B és 25/A–B összesen 16 db szomszédos erdőrészt több mint 160 hektárjának időben egymáshoz nagyon közeli véghasználatát).

A több tíz (száz) hektáros egymáshoz közel fekvő területek egy-két éven belül történő véghasználat csupán kiterjedtségük miatt is nagyon károsak a nagygombák sokféleségére, mert ilyen esetekben az egyes természeti hagyatékok (az öreg faegyedek, a kevésbé, vagy a régebben zavart erdőrészek, illetve a nagyobb holtfadarabok), ahol a gombafajok túlélhetnek, térben túl távol kerülnek egymástól ahhoz, hogy a gombafajok belátható időn belül újra benépesíthessék a zavart területet. PEAY és mtsai (2010) a mikorrhizaképző gombák, SIITONEN (2001) pedig a fán élők tekintetében végeztek ilyen irányú vizsgálatokat.

Ugyancsak vágásos erdőkben realizálódik az az időbeliséget érintő probléma is, amelynek során a beavatkozások hatására, néhány nap alatt keletkező szubsztrátumok (pl. hátrahagyott gallyak, ágak és tuskók) csaknem azonos korhadási fázisban lépnek be a lebontó folyamatokba. Ebben az esetben egyrészt időben periodikussá válnak az elérhető tápanyagok, másrészt nem lesz elég nagy változatosság a fadarabok korhadtsági fokaiiban, ami közvetlenül hat ki a fán élő gombák közösség szerkezetére, de a korhadásuk előrehaladásával, idővel a talajlakó gombák közösségét is befolyásolják.

Egy természetes erdei életközösségben biológiai úton keletkeznek olyan átmeneti objektumok, mint pl. a fenyő- vagy a tölgyfajok lassan korhadó, vastag, késői korhadási fázisokig eljutott, fekvő törzsei, amelyek létrejöttéhez nagyon hosszú időre (akár 200–300 évre) is szükség lehet. Ez az idő a vágásos kezelés alatt álló erdőterületek vágásfordulójánál (80–100 évnél) többször hosszabb. Ezért, ha csak az ilyen objektumokat céltudatosan nem őrizzük meg, vagy segítjük elő a keletkezésüket, akkor a hagyományos erdőgazdálkodás során ezek sosem fognak létrejönni. Sok Európa-szerte vörös-listás, specialista (lignikol) gombafaj [pl. *Buglossoporus quercinus*, *Hericium cirrhatum*, *Pholiota squarrosoides*, *Pluteus umbrosus* (11. ábra)] kizárólag ilyen faanyagokon található meg (HEILMANN-CLAUSEN és CHRISTENSEN 2003, PAPP és DIMA 2014, SILLER 2004).

### Az erdei nagygombaközösségek sokféleségét élettevékenységükkel nagymértékben elősegítő gombafajok

Időnként az intenzív gazdálkodással érintett erdőkben is megfigyelhetők olyan fán élő nagygombafajok, amelyek kulcsszerepet játszanak a természetes erdődinamikában. Ezeknek az alább felsorolt gombafajoknak kiemelkedő szerepük van a faállomány szerkezet és az erdei életközösségek (nemcsak a gombák) sokféleségének előmozdításában, fenntartásában és tartamos megőrzésében. Ezek a kulcsfajok a széles körben elterjedt törzskorhasztók közül kerülnek ki: pl. *Armillaria mellea*, *Fomes fomentarius* (15. ábra), *Fomitopsis pinicola*, *Ganoderma cupreolaccatum* (7. ábra), *Inonotus obliquus* (16. ábra), *Kretzschmaria*



16. ábra. Az *Inonotus obliquus* termőteste (fotó: Papp Viktor)



17. ábra. A törzskorhasztó *Meripilus giganteus* gombafaj fertőzése miatt kidőlt bükkfa (A); a *Meripilus giganteus* gombafaj termőestei (B) (fotó: Papp Viktor)



18. ábra. A *Pleurotus ostreatus* termőteste (fotó: Papp Viktor)



19. ábra. A *Xylaria polymorpha* termőteste (fotó: Papp Viktor)

*deusta*, *Meripilus giganteus* (17. ábra), *Pleurotus* spp. (18. ábra), *Polyporus squamosus*, *Xylaria polymorpha* (19. ábra) (HEILMANN-CLAUSEN és mtsai 2014 nyomán). Ezen gombafajokkal megfertőződött faegyedeket, egyfajta természetközeli erdőgazdálkodási fogásként, az intenzív gazdálkodással érintett erdőkben is célszerű lenne érintetlenül hagyni.

## Természetes erdődinamikát tükröző gazdálkodási javaslatok a nagygombaközösségek sokféleségének megőrzésére

Az alábbi alfejezetekben tett erdőgazdálkodási javaslatokat praktikus okokból két megközelítési módot követve tárgyaljuk: egyrészt a nagygombák biológiai funkciói, másrészt különböző erdőgazdálkodási módok szerinti felosztásban. Mindkét megközelítés során igyekeztünk általánosan, különösebb ráfordítások nélkül alkalmazható, a nagygombák szempontjából csaknem minden hazai erdőtársulásban érvényes és hatékony kezelési lehetőségeket azok fontossági sorrendjének megfelelően (csökkenő sorrendben) feltüntetni. Külön soroltuk fel a többletmunka befektetésével járó, de a gombaközösségek sokféleségét nagymértékben megemelő erdészeti beavatkozásokat. Javaslatainkban a számszerűsített korlátozások meghatározása során a 124/2009. (IX.



24.) FVM-rendeletben rögzített értékeket minimumként vettük alapul.

Mindemellett megemlítendő, hogy az erdei (mikro-)élőhelyek jelentős mértékben egyedi környezeti mutatókkal rendelkeznek, vagyis a gombaközösségek védelmét célzó erdőgazdálkodási módok alkalmazása során akkor járunk el körültekintően, ha figyelembe vesszük a helyi környezeti adottságokat is. A gombákra (azok speciális mikroélőhelyekért folytatott állandó versengése miatt) különösen igaz, hogy gombabarád erdőgazdálkodási gyakorlatok alkalmazása során nem az egyes gombafajok számtalan igényét kell figyelembe venni, hanem a gombák számára általánosan előnyös szubsztrátumok keletkezését kell tudatosan elősegíteni és fenntartani. Amennyiben egy gombafajnak hosszú távon térben és időben megfelelően hozzáférhető és elegendő holt növényi anyag és zárterdei mikroklíma áll rendelkezésére, egyáltalán nem szorul védelemre vagy külön törődésre. A fajokkal szemben az egyes mikroélőhelyek védelme kell, hogy legyen a fő cél. Ezen a ponton érdemes azt is megemlíteni, hogy napjaink erdőgazdálkodása erdőrészesítés szintjén (intenzíven kezelet területeken akár 10–40 hektáros térléptékekben) folytat egységes gazdálkodást. Napjainkban már megfigyelhető ugyan, hogy az erdőtervezők egyre kisebb (3–10 hektáros) erdőrészesítéseket jelölnek ki, ám a természetes bolygatási rezsimet még ennél is kisebb (pl. az állományra jellemző 2–3 fmagasságnyi átmérőjű körnek megfelelő) térléptékekben kellene utánozni. Vagyis erdőrészesítés szintjén teljes, folyamatos erdőborítás mellett, csak ekkora térléptékekben kellene területre egységes beavatkozásokat végezni (lásd erre példaként az Aggtelek 53/C, vagy a Háromhuta 59/C erdőrészesítéseket az Aggteleki-karszton, illetve a Zempléni-hegységben). Továbbá minden erdőrészesítés kezelésének megtervezésénél fontos lenne külön számba venni, hogy milyen biológiai hagyatékok (pl. természetes maradvány- vagy ahhoz közeli élőhelyfoltok, nagyobb holtfadarabok, egyedi formájú faegyedek, a talajban fellelhető talajkémiai, mikrobiológiai vagy fizikai mintázatok, feldúsult szerves anyagok), vagy természetesen előforduló életformák tevékenységéből levezethető egyéb struktúrák találhatóak meg az adott erdőterületen, mert ezek azok a megőrzendő, edafikus paraméterek, amik a helyi függőt meghatározzák, megismételhetetlenné, egyedivé teszik (FRANK 2000).

### Erdőgazdálkodási javaslatok a nagygombák biológiai funkciói szerinti megközelítésben

Az alábbi szempontok (1–6.) közül az első három kétséget kizáróan olyan környezeti (a gombák szubsztrátumának minőségéhez és mennyiségéhez kapcsolódó) változók hatásait foglalja magába, amelyek a természetben alapvetően határozzák meg a gombák túlélését egy élőhelyen. A további három pont már magából az erdőgazdálkodásból adódik ugyan, de

ezek is elsősorban olyan alapvető környezeti feltételek teljesülésére vezethetők vissza, mint a micélium mechanikai károsodásának elkerülése, illetve a gombák számára ideális élőhelyfoltok térben és időben egyaránt megfelelő biztosítása. Az itt tárgyalt szempontok sorszáma egyben azok fontossági sorrendjét is tükrözi a gombaközösségek fennmaradása szempontjából (az első szempont a legfontosabb).

#### 1.) Fafajösszetétel

##### FÁN ÉLŐK

1. A termőhelynek megfelelő, őshonos fafajokból álló erdők előnyben részesítése;
  2. Az elegyesség élőhelyre jellemző, őshonos fafajokkal történő elősegítése és fenntartása;
  3. Az idegenhonos fafajokkal (különösen akáccal és helyenként *Pinus* fajokkal) történő kiterjedt síkvidéki erdősítések mérséklése.
- Célirányos kezelés: nem szükséges.

##### MIKORRHIZAKÉPZŐK

1. A termőhelynek megfelelő, természetes felújulásból származó, őshonos fafajok alkotta erdők előnyben részesítése;
  2. Az elegyesség területre jellemző, őshonos fafajokkal történő elősegítése és fenntartása;
  3. Az idegenhonos fafajokkal (különösen akáccal és helyenként *Pinus* fajokkal) történő kiterjedt síkvidéki erdősítések mérséklése;
  4. A természetes felújulásra képes állományok esetén a csemetekertből származó csemeték ültetésének mellőzése.
- Célirányos kezelés: nem szükséges.

##### TALAJLAKÓ SZAPROTRÓFOK

1. A termőhelynek megfelelő, őshonos fafajok alkotta állományok előnyben részesítése;
  2. Az elegyesség területre jellemző, őshonos fafajokkal történő elősegítése és fenntartása.
- Célirányos kezelés: nem szükséges.

#### 2.) Faállomány-szerkezet

##### FÁN ÉLŐK

1. Erdőrészesítés szintjén a folyamatos erdőborítás (örökerdő) kialakítása, fenntartása, a folyamatoságot megtörő véghasználatok kerülése;
  2. Vágásos gazdálkodás esetén 30 m-enként egy-egy hagyásfa végleges megkímélése;
  3. A tuskósarj-eredetű, vagy sérült faegyedek (hektáronként legalább 20–30 db), valamint a böhöncök megkímélése.
- Célirányos kezelés: az állományok homogén jellegének megtörése (1–2 fmagasságnyi átmérőjű lécek (kb. 150–200 méterenkénti) nyitásával és a ledöntött faanyag részben (legalább léckenként 1-1 kevésbé értékes faegyed) helyszínen hagyásával; vágásos üzem-

mód esetén a véghasználati területeken hektáronként minimum 500, de maximum 1000 m<sup>2</sup>-en, az élőhelyre jellemző fajú faegyedekből álló sosem, vagy csak ötszörös vágásfordulót követően kitermelésre kerülő hagyásfa-csoportok (2–3 folt) meghagyása.

### MIKORRHIZAKÉPZŐK

1. Erdőrészlet szintjén folyamatos erdőborítás fenntartása, a folyamatosságot megtörő véghasználatok kerülése, örökerdő létrehozása;
2. Vágásos gazdálkodás esetén 30 m-enként egy-egy hagyásfa végleges megkímélése;
3. A véghasználatok egész erdőrészletre való kiterjedésének kerülése (az arbuszkuláris mikorrhizát képző szederfajoknak is előnyös fényviszonyok létrehozásának kerülése);
4. Az állományok homogén jellegének megtörése (kb. 150–200 méterenként, 1–2 famagasságnyi átmérőjű) lékek nyitásával;
5. Két–három hektáronként egy, kitermelésre sosem kerülő, egészséges, az élőhelyre jellemző fajú faegyed meghagyása (a már a helyszínen lévő böhöncök megkímélése);

Célirányos kezelés: vágásos üzemmód esetén a véghasználati területeken hektáronként 2–3, minimum 500, de maximum 1000 m<sup>2</sup>-en elterülő, az élőhelyre jellemző fajú faegyedekből álló, kitermelésre sosem, vagy csak ötszörös vágásfordulóval kerülő, 5–10 egyedből álló hagyásfa-csoport meghagyása.

### TALAJLAKÓ SZAPROTRÓFOK

1. Erdőrészlet szintjén folyamatos erdőborítás fenntartása, a folyamatosságot megtörő véghasználatok kerülése, örökerdő létrehozása;
2. Az élőhelyen már eleve megtalálható holtfakészlet megkímélése;
3. Az állományok homogén jellegének megtörése (kb. 150–200 méterenként, 1–2 famagasságnyi átmérőjű) lékek nyitásával;
4. A cserjeszint védelme.

Célirányos kezelés: nem szükséges.

### 3.) Holtfakészlet

#### FÁN ÉLŐK

1. Az élőhelyen már eleve megtalálható holtfakészlet (különösen a nagyméretű darabok) megkímélése;
2. A ledöntött faanyag előkészítése során keletkező vastag ágvillák és a tüzelőként is nehezen kezelhető, göcsörtös törzsrészek hátrahagyása;
3. A hátrahagyott fekvő holtfa relatív térfogatarányának megnövelése a tövön száradt, vékony (mellmagassági törzsátmérő < 10 cm), alászorult faegyedek alkotta álló holtfakészlet rovására (gyérítések során a lábon álló száradék kb. kétharmadának ledöntése és hátrahagyása);
4. A tuskók megkímélése (a tuskózás és a teljes talaj-előkészítés kerülése);

5. A ledöntött faanyag előkészítése során keletkező gallyak és ágak kupacba rakásának mellőzése;

6. A vaddisznóállomány csökkentése (a holtfa állati eredetű, mechanikai elaprózásának csökkentése).

Célirányos kezelés: a 40 évnél fiatalabb, egykorú állományok gyérítése során keletkező ledöntött faanyag kb. 15 térfogatszázalékának helyszínen hagyása; két hektáronként egy állva hagyott, de meggyűrűzött (tövön szárított) faegyed létrehozása; 70 évnél idősebb állományokban a frissen kitermelt, de rosszabb minőségű rönkök egy részének (kb. 4–5 térfogatszázalékának) hátrahagyása; a kitermelendő, de töben már kikorhadt faegyedek 20–30 cm-el magasabban történő kivágása; hektáronként egy-egy (500–600 m<sup>2</sup>-ről összegyűjtött) kupacnyi, az előkészítés melléktermeként keletkezett gally helyszíni elégetése, elszene-sedett faanyag létrehozása és hátrahagyása.

### MIKORRHIZAKÉPZŐK

1. Az előrehaladott korhadtsági állapotú holtfa megkímélése;
2. A tuskózás és a teljes talaj-előkészítés kerülése (a tuskók, de elsősorban a talaj megkímélése).

Célirányos kezelés: nem szükséges.

### TALAJLAKÓ SZAPROTRÓFOK

1. Az előrehaladott korhadtsági állapotú holtfa megkímélése;
2. A hátrahagyott fekvő holtfa relatív térfogatának megnövelése a tövön száradt, vékony (mellmagassági törzsátmérő < 10 cm), alászorult faegyedek alkotta álló holtfakészlet rovására (gyérítések során a lábon álló száradék ledöntése és hátrahagyása);
3. A tuskók megkímélése.

Célirányos kezelés: a 40 évnél fiatalabb, egykorú állományok tisztítása során keletkező ledöntött faanyag kb. 15 térfogatszázalékának helyszínen hagyása.

### 4.) A ledöntött faanyag előkészítési és mozgatási módjai

#### FÁN ÉLŐK, MIKORRHIZAKÉPZŐK, TALAJLAKÓ SZAPROTRÓFOK

1. Kerülendő a ledöntött faanyag (különösen koronájával együtt történő) vonszolása (a késői korhadási fázisban lévő holtfadarabok és az egyedi mikroélőhelyek kiemelt védelme);
2. A faanyag mozgatására szolgáló nagyméretű erőgépek helyett minél kisebb gépek (pl. lánctalpas vasló) alkalmazása különösen az erdőrészleten belül (a talajtömörödés és -erózió minimalizálása);
3. A ledöntött faanyag előkészítésének (választékolásának és darabolásának) helyszíni (tő melletti) elvégzése;
4. A feltáróút-hálózat alternatív útvonalai számának minimalizálása, a kevésbé szükséges levágó utak végleges felhagyása.

Célirányos kezelés: a ledöntött faanyag előkészítése során nagymennyiségben keletkező fűrészpor és

gallytörmelék nem taposott helyekre juttatása (eltávolítása az utakról).

### 5.) Az erdészeti beavatkozások időpontjai egy naptári év folyamán

#### FÁN ÉLŐK, MIKORRHIZAKÉPZŐK, TALAJLAKÓ SZAPROTRÓFOK

1. A fakitermeléssel is járó erdészeti beavatkozások vegetációs időszakon kívüli (kb. december 1. és március 1. között történő), lehetőleg fagyott talajviszonyok melletti teljesítése.

Célirányos kezelés: nem szükséges.

### 6.) Az erdészeti beavatkozások térbeli és időbeli kiterjedtsége

#### FÁN ÉLŐK, MIKORRHIZAKÉPZŐK, TALAJLAKÓ SZAPROTRÓFOK

1. Vágásos gazdálkodás során kerülendő a szomszédos erdőrészek 10–15 éven belül történő közös gyéritése, véghasználata;

2. Különösen az intenzíven kezelt (gyakran 10–40 hektárnál is nagyobb), de a kisebb erdőrészek területében is térben és időben egységesen folytatott kezelési gyakorlat kiterjedtségének lecsökkentése 1–2 famagasságnyi átmérőjű körnek megfelelő térléptékekre;

3. Vágásos erdőkben az olyan szubsztrátumok (mint pl. a vastag holtfa és az egyéb mikroélethelyek) létrejöttének és ezek diszperz téreloszlás szerinti hátrahagyásának megsegítése, amelyek keletkezése több vágásfordulónyi időt vesz igénybe.

Célirányos kezelés: szálaló, vagy faegyedek csoport szelekcióján alapuló erdőgazdálkodási módokra való végleges áttérés.

### Gombaközösségek megőrzésére irányuló erdőgazdálkodási javaslatok üzemmódok szerinti megközelítésben

Az alábbi erdészeti beavatkozások és üzemmódok tekintetében felsorolt javaslatokat kizárólag olyan publikációk alapján tudtuk összegyűjteni (ezekből tüntettünk fel néhányat a fentebbi fejezetekben), amik eredetileg funkcionális (biológiai) szempontból vizsgálták a nagyombok környezeti igényeit. A hazai erdőtüremlésekben még senki sem végzett célirányos, az egyes üzemmódok gombaközösségekre gyakorolt hatásainak különbségeit feltáró kutatásokat, ezért itt csak a fentebbi funkcionális megközelítésből logikailag levezethető, ám kevésbé részletekbe menő tételket tudunk felsorolni. Az egyes használati típusok sorszáma a növekvő sorrendnek megfelelően mutatja a gombok sokféleségének megőrzése és fenntartása szempontjából egyre ideálisabb üzemmódokat.

## 1.) Előhasználatok

1. Az elegység megőrzése és fenntartása;

a) a nehezen újuló, ritka elegyfajok (pl. *Sorbus*, *Ulmus* spp.) és a pionír fajok (pl. *Betula*, *Populus*, *Salix* spp.) egyedeinek megkímélése, amíg elegyarányuk külön-külön el nem éri a 2–3%-ot;

b) az idegenhonos, inváziós fa és cserjefajok (pl. bálványfa (*Ailanthus altissima*), gyalogakác (*Amorpha fruticosa*), ostorfa, amerikai kőris (*Fraxinus pennsylvanica*), zöld juhar (*Acer negundo*), illetve az akácültvényeken kívül az akác) visszaszorítása;

2. A gyéritendő állományok alacsony holtfakészletének megnövelése a száradék, illetve a kitermelt faanyag 10–15 térfogatszázalékának hátrahagyásával (kifejezetten előnyös, ha utóbbi a gyengébb minőségű törzsek helyszínen hagyásával valósul meg);

3. A hagyományos készletgondozó fahasználatok során a kitermelendő teljes fatömeg (20 éves állományban az egyedek maximum egynegyedének) inkább mozaikos términtázat szerinti, kisebb (20–30 m átmérőjű) lékekből történő kivétele, mint az erdőrészt teljes területéről egyenletes összegyűjtése (a lékekben nem feltétlenül mikrotarvágás alkalmazása; a lékek egy részében a faegyedek 20–50%-ának meghagyása);

4. A beavatkozások keltette talajzavarás minimalizálása. Célirányos kezelés: a száradék kétharmadának ledöntése és helyszínen hagyása; előhasználatokat igénylő üzemmódok felhagyása, áttérés szálalásra.

## 2.) Tarvágás

1. Minimum 50%-ban őshonos, területre jellemző fajokból álló erdőállományok esetén a tarvágásos üzemmód mielőbbi, végleges felhagyása [2009. évi XXXVII. törvény (Etv.) 10. §, (2) bekezdése ezt elő is írja]; áttérés szálaló, vagy faegyedek csoport szelekcióján alapuló erdőgazdálkodási módokra;

2. A tarvágás fentebbi pontban leírtak ellenére történő gyakorlása esetén kiemelt figyelem fordítása az erdőtalaj erózióvédelmére, illetve tömörödésének minimalizálására (a mélyforgatás és a tuskózás kerülése);

3. Amennyiben minimum 50%-ban őshonos, területre jellemző fajokból álló erdőtüremlés letermelése történt tarvágással, és a tarvágás engedélyezésének oka ezzel nem áll ellentétben, a letermelt állomány biológiai hagyatékainak (pl. a gallytörmelék és a tuskók, de különösen a nagyobb, vagy korhadtabb holtfadarabok) megóvása.

Célirányos kezelés: nem szükséges.

## 3.) Fokozatos felújítógátások

1. A fokozatos felújítógátás időtartamának lehetőség szerint 3–30 évről minél hosszabbra (legalább 30–50 évre) történő elnyújtása (az újulat minél változatosabb koreloszlásának megalapozása);

2. A fokozatos felújítógátások beavatkozásai során keletkező tuskók, illetve a ledöntött faanyag kb. 5–10 térfogatszázalékának hátrahagyása minden beavatkozás után [kifejezetten előnyös, ha a hátrahagyandó faanyag a kereskedelemben kevésbé értékesnek számító törzsekből (törzsrészekből), vagy az előkészítés során keletkező változatos struktúrájú darabok helyszínen hagyásából adódik össze];

3. Az egyes beavatkozások kivitelezése minél több (30–50 év alatt legalább három, de maximum öt, egymástól időben távol eső) ütemben úgy, hogy térben és korban egyaránt mozaikos utódállomány jöjjön létre; az első bontógátás erélye legyen a későbbiekhez képest relatíve alacsony, érintse a törzsek 5–15%-át; ez még nem enged szabad utat a szeder- és a különböző, nem erdei lágyszárúfajok féktelen térhódításának, azonban a cserjeszintig lejutó fény mennyiségét emellett növeli meg, hogy a növekedésnek induló újulat számára ideális fajösszetételű, erdei mikorrhizaközösség is még bőven biztosított maradjon; a 10–15 év múlva bekövetkező második beavatkozás lehet erősebb, az eredeti állományt tekintve a tövek 20–40%-át érintő, míg a fennmaradó 1–3 visszatérés során azonos tőszámok (rendre 10–20%) kiemelése mellett a végül már maximum 90%-ban letermelt anyaállományból csak a már korábban kiválasztott, esetleg növőtértöbblettel is megsegített értékfák nem maradnak hátra (ezek kapjanak kb. 50%-os vágáskoremelést); ezen a ponton induljon a következő 80–100 éves vágásforduló, melynek csak a közepén kerüljenek a szóban forgó törzsek kivágásra azaz csak akkor, amikor ismét vannak már a területen 80 év körüli faegyedek;

4. A harmadik pontban leírt javaslat kivitelezése miatt megszorodó visszatérések okozta zavarás mérséklése az állományon belül minél kisebb erőgépek alkalmazásával (kivételes védelem fordítása a mikroélőhelyekre és a nagyobb, korhadtabb, vagy az előző beavatkozás(ok) során hátrahagyott holtfadarabokra). Célrányos kezelés: áttérés száralásra; öthektáronként legalább egy, az élőhelyre jellemző fajú faegyed végleges megkímélése, annak természetes pusztulásával keletkező holtfa helyszínen hagyása.

#### 4). Szálalógátások

1. A szálalógátás kivitelezésének 30–60 évről minél hosszabb (50–100 éves) időszakra nyújtása (a véghasználati területek létrejöttének térbeni és időbeni minimalizálása);

2. A beavatkozások során keletkező tuskók, illetve a ledöntött faanyag kb. 5–10 térfogatszázalékának tudatos hátrahagyása minden beavatkozás után (a kevésbé értékes törzsek, vagy az előkészítés során keletkező darabok helyszínen hagyásával);

3. A vágásérettséget (célátmérőt) elért faegyedek kitermelése 4–5 visszatérés során, egy alkalommal a törzsek 20–25%-át érintve, 3–6 egyedből álló csoportokban, térben (egymástól 20–50 méterre) és időben

(10–20 éves különbségekkel) mozaikosan (az újulat és egyben az idős faegyedek minél változatosabb koreloszlásának megalapozása);

4. A fentebbiek miatt megszorodó visszatérések okozta zavarás mérséklése (a mikroélőhelyek és a holtfadarabok védelme, az állományon belül minél kisebb erőgépek alkalmazása).

Célrányos kezelés: áttérés száralásra; öthektáronként legalább egy, az élőhelyre jellemző fajú, uralkodó faegyed végleges megkímélése, annak természetes pusztulásával keletkező holtfa helyszínen hagyása.

#### 5). Átalakító üzemmód

1. Az erdőtársulás élő- és holtfaészletét jellemző szerkezeti és faji sokféleség előrelátóan megtervezett magasan tartása és a faanyagtermelés mellett egyenrangú célként való végleges beiktatása a mindenkori üzemterv szempontrendszerébe;

a) Közel állandó élőfa-észletű és növedékű, őshonos fafajokból álló örökzöldök létrejöttének elősegítése egy-egy elszórtan elhelyezkedő, nem feltétlenül vágáskorban lévő faegyed, vagy 3–5 törzset számláló facsoportok kitermelésével úgy, hogy térben mozaikos állomány jöjjön létre (a kitermelendő mennyiségért lásd a száralás tárgyalásánál az 1. pontot);

b) A vegyeskorúság (többszintesség) megalapozása 30–70 év leforgása alatt, 2–4 beavatkozás során azal a céllal, hogy a lehető legtöbb természetes létező korosztályt képviselje a faegyedek (az átalakító üzemmód maximális hossza kb. 70 év legyen, melyet száralás kövessen);

c) Fiala (20–50 éves) egykorú, vágásos állományok üzemmódváltásánál a faegyedek 20–25%-ának kiemelése az előhasználatoknál leírt részleteknek megfelelően; egy 20–25 éves beavatkozás nélküli időszak után áttérés száralásra;

d) Az idősebb (51–100 éves) erdőrészetek átalakításával járó állománybontás során gyakran a meg-növekedett fénymennyiségre törzsükön fattyúhajtásokat fejlesztő faegyedek és az újonnan feltörekvő tuskósarjak 10–20%-ának végleges megkímélése, az egész állomány területén egyenletes fellelhetőségük biztosítása (lentebb, a száralás 2/e javaslatában megjelölt, véglegesen megtartandó faegyedek egy része a jelenleg szóban forgó faegyedek közül kerülhet ki);

e) A fentebbi pontban megnevezett egykorú, idősebb állományokban, ahol a fák (sarjeredetük, vagy állomány szintű, egyéb sérüléseik miatt) számottevő értékvesztés nélkül nem bírják el a száralásra való áttéréssel járó, az egyedek egy jelentős részét mindenképpen érintő, legalább 50–100%-os vágáskoremelést, célszerűbb egy meggyorsított, kb. 40–50 évig tartó, de mozaikosan ható szálalógátás alkalmazása, mint egy maximum 30 év alatt teljesített, az egész erdőrésztetire homogéneen gyakorolt fokozatos felújítógátás;

f) Alább, a száralás 2/a és 2/b pontjában javasolt, holtfaészletre vonatkozó javaslatok megfogadása;

g) A természetes felújulás elősegítése a mesterséges felújítás rovására a helyben csírázó csemeték fejlődésének megsegítésével; ennek kivitelezése történhet (1) a nagyvadállomány egyedszámának csökkentésével (részletesebben a száralás 3/b javaslatában), (2) a 2 m alatti magasságú faegyedekből nagyarányban álló meredek, vagy jelentős vadhatásnak kitett erdőterületek átmeneti elkerítésével, vagy (3) a néhány méter átmérőjű, de ígéretes újulatfoltok elbarikádolásával, amit az előkészítések során keletkező levágott lombkoronák terebélyesen hagyásával és megfelelő elhelyezéssel érhetünk el (terepi megfigyelések alapján);

2. A beavatkozások keltette antropogén eredetű zavarások minimalizálása;

a) A száraláshoz fűzött közelítési, faanyag-előkészítési és -mozgatási módokról szóló gondolatok (4. pont) betartása;

b) A túlnépesedett nagyvadállományok (az alábbi sorrendnek megfelelően: a vaddisznó, a muflon, az őz és a gímszarvas) jelentette legelési, magpredációs, taposási, illetve hullatékukkal talajeutrofizációt okozó nyomásának lecsökkentése az egyedszámok kb. megfelelésével;

Célirányos kezelés: a homogén állományszerkezet megtörése az állomány korától függetlenül hektáronként 5–10 db, az állományra jellemző mellmagassági törzsszátmérők felső 25%-ába, valamint a főfafaj(ok)hoz tartozó faegyed ledöntésével és helyszínen hagyásával; mielőbbi áttérés száralásra.

## 6). Száralás

1. Az élőhelyre jellemző elegyesség fenntartása és elősegítése a terület növedékteljesítményétől függően kb. 5–10 évente, hektáronként 0–25 db elszórtan álló faegyed, vagy 3–5 db egymástól minimum 30 méterre eső területen, területenként maximum 3–5 db szomszédos (nem feltétlenül azonos korosztályba eső) faegyed szimultán kitermelésével;

a) A nehezen újuló, ritka elegyfafajok (pl. *Sorbus*, *Ulmus* spp.) egyedeinek végleges, természetes pusztulásukig tartó megkímélése; elegyarányaik fajonként maximum 2–3%-os fenntartása; a belőlük keletkező holtfa helyszínen hagyása;

b) Az idegenhonos, inváziós fa- és cserjefajok (pl. bálványfa, gyalogakác, ostorfa, akác, amerikai kőris, zöld juhar) visszaszorítása különösen sík- és dombvidéki területeken;

c) Az élőhelyre természetesen jellemző főfafajok számának maximalizálása, elegyarányaik 20–30% alá csökkenésének kerülése (pl. domb- és hegyvidéki cseres-tölgyes vagy gyertyános-tölgyes zónában a kocsánytalan tölgy és helyenként a gyertyán több mint 80–90%-os elegyarányának lecsökkentése a többi főfafaj javára);

2. Az erdőtársulás élő- és holtfaészletét jellemző szerkezeti sokféleség magasán tartása (a mikroélelőhelyek számának maximalizálása);

a) A holtfaészlet gyarapítása 40–50 m<sup>3</sup>/ha-ra főleg a vastagabb (d > 20 cm) darabok relatív térfogatának megemelésével (ez a mennyiség az erdőrezervátumokban mérhető holtfaészlet kb. fele); a készletgyarapítás lehetőség szerint természetes úton elpusztult, letört, kidőlt faegyedek hátrahagyásával történjen;

b) A mindig helyszínen (az állományban) történő előkészítés során keletkező gallyak és a tüzelőnek is nehezen kezelhető, göcsörtös, bekorhadt ágrészek kupacba rakás nélküli hátrahagyása;

c) Az idős (a hagyományos üzemmódok vágásfordulójánál magasabb kort megélt, ám még mindig erejük teljében lévő, illetve az élettartamuk felső határában járó) egyedek korosztályának létrehozása és (10–15%-os elegyarány melletti) tervezett fenntartása;

d) Három-öt hektáronként a főfafaj egy uralkodó egyedének, majd idővel ugyanezen egyed holt faanyagának végleges megkímélése;

e) A főfafajhoz tartozó egyedi formájú (bármilyen módon sérült vagy rendellenes növekedésű) faegyedek (hektáronként minimum 1–2, de maximum 5 db) és idővel a belőlük keletkező holtfa megtartása;

3. Erdőrészlet szintjén örökerdő fenntartása;

a) A talajszinten zárterdei mikroklíma biztosítása, leszámítva azokat a kb. 1–2 famagasságnyi átmérőjű körnek megfelelő területű (nem feltétlenül kör alakú) véghasználati részeket, amiket faegyedek csoportselektációjával, célirányosan alakítunk ki (facsoportok szintjén is mozaikos állomány létrehozása);

b) A tölgyek természetes felújulásának elősegítése a nagyvad (az alábbi sorrendnek megfelelően: a vaddisznó, a muflon, az őz és a gímszarvas) jelentette legelési és magpredációs nyomás csökkentésével (egyedszámok legalább megfelelésével), illetve az előző pontban említett méretű lékek uralkodó tölgyegyedek közvetlen közelébe helyezésével (minél kevesebb csemetekerti, messziről érkező csemete alkalmazása);

c) Öthektáronként egy-egy csaknem azonos korú, egymáshoz közel elhelyezkedő faegyedekből álló (3–6 törzset számláló) facsoport megtartása „idős” korig (hagyományos értelemben legalább másfél vágásfordulónak megfelelő ideig);

4. A rövid (kb. ötéves) visszatérési időkből adódó gyakoribb zavarás minimalizálása körültekintően kivitelezett terepmunkával;

a) A mikroélelőhelyek (az avar és a feltalaj, valamint a nagyobb, korhadtabb holtfadarabok) védelme;

b) Az állományokon belül minél kisebb erőgépek (pl. fordulékony, lehetőleg lánctalpas vasló) használata (vonszolásos fakihordási módszerek felhagyása);

c) Minél kevesebb közelítő nyom létrehozása (inkább ugyanazon nyomvonalak többszöri taposása, mint újabbak nyitása).

Célirányos kezelés: nem szükséges.

## Köszönetnyilvánítás

A szerzők köszönetüket fejezik ki dr. Siller Irénnek a kézírathoz fűzött értékes észrevételeiért.

## Irodalomjegyzék

- ABREGO, N. és SALCEDO, I. (2011): How does fungal diversity change based on woody debris type? A case study in Northern Spain. – *Ekologija* **57**(3): 109–119.
- ABREGO, N. és SALCEDO, I. (2013): Variety of woody debris as the factor influencing wood-inhabiting fungal richness and assemblages: Is it a question of quantity or quality? – *Forest Ecology and Management* **291**: 377–385.
- BAHRAM, M., PÖLME, S., KÖLJALG, U. és TEDERSOO, L. (2011): A single European aspen (*Populus tremula*) tree individual may potentially harbour dozens of *Cenococcum geophilum* ITS genotypes and hundreds of species of ectomycorrhizal fungi. – *FEMS Microbiology Ecology* **75**: 313–320.
- BALDRIAN, P. és VALÁŠKOVÁ, V. (2008): Degradation of cellulose by basidiomycetous fungi. – *FEMS Microbiology Reviews* **32**: 501–521.
- BAUM, S., SIEBER, T. N., SCHWARZE, F. W. M. R. és FINK, S. (2003): Latent infections of *Fomes fomentarius* in the xylem of European beech (*Fagus sylvatica*). – *Mycological Progress* **2**(2): 141–148.
- BEILER, K. J., DURALL, D. M., SIMARD, S. W., MAXWELL, SH. A. és KRETZER, A. M. (2010): Architecture of the wood-wide web: *Rhizopogon* spp. genets link multiple Douglas-fir cohorts. – *New Phytologist* **185**: 543–553.
- BODDY, L., FRANKLAND, J. C. és VAN WEST, P. (szerk.) (2008): *Ecology of saprotrophic basidiomycetes*. – The British Mycological Society, Academic Press, London, 372 pp.
- BODDY, L., HYNES, J., BEBBER, D. P. és FRICKER, M. D. (2009): Saprotrophic cord systems: dispersal mechanisms in space and time. – *Mycoscience* **50**: 9–19.
- BONELLO, P., BRUNS, T. D. és GARDES, M. (1998): Genetic structure of a natural population of the ectomycorrhizal fungus *Suillus pungens*. – *New Phytologist* **138**: 533–542.
- BONET, J. A., FISCHER, C. R. és COLINAS, C. (2004): The relationship between forest age and aspect on the production of sporocarps of ectomycorrhizal fungi in *Pinus sylvestris* forests of the central Pyrenees. – *Forest Ecology and Management* **203**: 157–175.
- BÖLÖNI, J. és ÓDOR, P. (2014): *A holtfa mennyisége a mérsékelt övi erdőkben* – In: BARTHA, D. és PUSKÁS, L. (szerk.): *A holtfa*. *Silva naturalis* Vol. 5. Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, pp. 203–217.
- BREITENBACH, J. és KRÄNZLIN, F. (1986): *Fungi of Switzerland, Vol 2*. – Mykologia, Luzern, 412 pp.
- BRATEK, Z., JAKUCS, E., BÓKA, K. és SZEDLAY, GY. (1996): Mycorrhizae between black locust (*Robinia pseudoacacia*) and *Terfezia terfezioides*. – *Mycorrhiza* **6**: 271–274.
- BUÉE, M., MAURICE, J.-P., ZELLER, B., ANDRIANARISOA, S., RANGER, J., COURTECUISSÉ, R., MARÇAIS, B. és LE TACON, F. (2011): Influence of tree species on richness and diversity of epigeous fungal communities in a French temperate forest stand. – *Fungal Ecology* **4**: 22–31.
- CARRÉON-ABUD, Y., SORIANO-BELLO, E. és MARTÍNEZ-TRUJILLO, M. (2007): *Role of arbuscular mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by micropropagated blackberry (Rubus fruticosus var. brazos) plants*. – In: VELÁZQUEZ, E. és RODRÍGUEZ-BARRUECO, C. (szerk.): *First International Meeting on Microbial Phosphate Solubilization*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 161–165.
- COURTY, P.-E., BUÉE, M., DIEDHIOU, A. G., FREY-KLETT, P., LE TACON, F., RINEAU, F., TURPAULT, M.-P., UROZ, S. és GARBAYE, J. (2010): The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. – *Soil Biology & Biochemistry* **42**: 679–698.
- COURTY, P.-E., FRANC, A., PIERRAT, J.-C. és GARBAYE, J. (2008): Temporal changes in the ectomycorrhizal community in two soil horizons of a temperate oak forest. – *Applied and Environmental Microbiology* **74**(18): 5792–5801.
- DAHLBERG, A. és CRONEBORG, H. (2003): 33 threatened fungi in Europe. Complementary and revised information on candidates for listing in Appendix I of the Bern Convention. – T-PVS (2001) 34. rev., Strasbourg. 82 pp.
- DOUHAN, G., W., VINCENOT, L., GRUYTA, H. és SELOSSE, M.-A. (2011): Population genetics of ectomycorrhizal fungi: from current knowledge to emerging directions. – *Fungal Biology* **115**: 569–597.
- EGGER, K. N. (1995): Molecular analysis of ectomycorrhizal fungal communities. – *Canadian Journal of Botany* **73**(1S): 1415–1422.
- FIORÉ-DONNO, A.-M. és MARTIN, F. (2001): Populations of ectomycorrhizal *Laccaria amethystina* and *Xerocomus* spp. show contrasting colonization patterns in a mixed forest. – *New Phytologist* **152**: 533–542.
- FLOUDAS, D., HELD, B. W., RILEY, R., NAGY, G. L., KOEHLER, G., RANSELL, A. S., YOUNUS, H., CHOW, J., CHINIQUY, J., LIPZEN, A., TRITT, A., SUN, H., HARIDAS, S., LABUTTI, K., OHM, R. A., KÜES, U., BLANCHETTE, R. A., GRIGORIEV, I. V., MINTO, R. E. és HIBBETT, D. S. (2015): Evolution of novel wood decay mechanisms in Agaricales revealed by the genome sequences of *Fistulina hepatica* and *Cylindrobasidium torrendii*. – *Fungal Genetics and Biology* **76**: 78–92.
- FOLCZ, Á. és PAPP, V. (2014): *Az erdei holtfa gombavilága*. – In: BARTHA, D. és PUSKÁS, L. (szerk.): *A holtfa*. *Silva naturalis* Vol. 5. Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, pp. 49–74.
- FRANK, T. (szerk.) (2000): *Természet – Erdő – Gazdálkodás*. – Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Pro Silva Hungaria Egyesület, Eger, 167 pp.
- FRANK, T. és SZMORAD, F. (2014): *Az erdők kezelésének jogszabályi háttere*. – In: FRANK, T. és SZMORAD, F. (szerk.): *Védett erdők természetességi állapotának fenntartása és fejlesztése*. Rosalia kézikönyvek 2. Duna-Ípoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest, pp. 51–62.
- FRANKLAND, J. C. (1992): *Mechanisms in Fungal Succession*. – In: CARROLL, G. C. és WICKLOW, D. T. (szerk.): *The Fungal Community: Its organization and role in the ecosystem*, Second Ed. Marcel Dekker, Inc., New York, pp. 383–401.
- FUKASAWA, Y. (2012): Effects of wood decomposer fungi on tree seedling establishment on coarse woody debris. – *Forest Ecology and Management* **266**: 232–238.
- GHERBI, H., DELARUELLE, C., SELOSSE, M.-A. és MARTIN, F. (1999): High genetic diversity in a population of the ectomycorrhizal basidiomycete *Laccaria amethystina* in a 150-year-old beech forest. – *Molecular Ecology* **8**: 2003–2013.
- GÓMEZ-HERNÁNDEZ, M., WILLIAMS-LINERA, G., GUEVARA, R. és LODGE, D. J. (2012): Patterns of macromycete community assemblage along an elevation gradient: options for fungal gradient and metacommunity analyses. – *Biodiversity and Conservation* **21**: 2247–2268.
- HEILMANN-CLAUSEN, J. (2001): A gradient analysis of communities of macrofungi and slime moulds on decaying beech logs. – *Mycological Research* **105**(5): 575–596.
- HEILMANN-CLAUSEN, J. (2003): *Wood-inhabiting Fungi in Danish Deciduous Forests – Diversity, Habitat Preferences and Conser-*

- vation. – *PhD Dissertation*, Royal Veterinary and Agricultural University, Frederiksberg, Denmark, 46 pp.
- HEILMANN-CLAUSEN, J., AUDE, E., VAN DORT, K., CHRISTENSEN, M., PILTAVER, A., VEERKAMP, M., WALLEYN, R., SILLER, I., STANDOVÁR, T. és ÓDOR, P. (2014): Communities of wood-inhabiting bryophytes and fungi on dead beech logs in Europe – reflecting substrate quality or shaped by climate and forest conditions? – *Journal of Biogeography* **41**(12): 2269–2282.
- HEILMANN-CLAUSEN, J. és CHRISTENSEN, M. (2003): *Does size matter? – Tree part and size preferences of red-listed wood-inhabiting fungi in Danish beech forests.* – In: HEILMANN-CLAUSEN, J. Wood-inhabiting fungi in Danish deciduous forests – Diversity, habitat preferences and conservation. PhD dissertation, Royal Veterinary and Agricultural University, Frederiksberg, Denmark. 21 pp.
- HEILMANN-CLAUSEN, J. és CHRISTENSEN, M. (2005): Wood-inhabiting macrofungi in Danish beech-forests – conflicting diversity patterns and their implications in a conservation perspective. – *Biological Conservation* **122**: 633–642.
- HROUDA, P. (2005): Bankeraceae in Central Europe 2. – *Czech Mycology* **57**(3–4): 279–297.
- JONES, M. D., DURALL, D. M. és CAIRNEY, J. W. G. (2003): Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. – *New Phytologist* **157**: 399–422.
- KALUCKA, I. (2009): *Macrofungi in the secondary succession on the abandoned farmland near the Białowieża old-growth forest.* – *Monographiae Botanicae*, Vol. 99. – Polish Botanical Society, Warszawa, 155 pp.
- KNUDSEN, H. és VESTERHOLT, J. (szerk.) (2012): *Funga Nordica: agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera*, Second Ed, Parts 1–2. – Nordsvamp, Copenhagen, 1083 pp.
- KUTSZEGI, G. és DIMA, B. (2008): A Bankeraceae család (Basidiomycota) irodalmi áttekintése és morfológiai jellemzése, a magyarországi fajok elterjedési adatai és határozókulcsa. – *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **47**(2): 149–180.
- KUTSZEGI, G., SILLER, I., DIMA, B., TAKÁCS, K., MERÉNYI, ZS., VARGA, T., TURCSÁNYI, G., BIDLÓ, A. és ÓDOR, P. (2015): Drivers of macrofungal species composition in temperate forests, West Hungary: functional groups compared. – *Fungal Ecology* **17**: 69–83.
- LILLESKOV, E. A. és PARRENT, J. L. (2007): Can we develop general predictive models of mycorrhizal fungal community–environment relationships? – *New Phytologist* **174**: 250–256.
- MCMULLAN-FISHER, S. J. M. (2008): Surrogates for cryptogam conservation – associations between mosses, macrofungi, vascular plants and environmental variables. – *PhD dissertation*, University of Tasmania, School of Geography and Environmental Studies, Hobart, 205 pp.
- ÓDOR, P., KUTSZEGI, G., PAPP, V., GUBA, E., JÓZSEF, J. és BENEDEK, L. (2014): Az erdőgazdálkodás holtfa viszonyokra és szaproxil biodiverzitásra gyakorolt hatása a Mátrában. – *Poszter*. IX. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia, Szeged, összefoglaló pp. 96.
- PÁL-FÁM, F. (2001): A Mecsek hegység nagygombái. – *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **40**(1–2): 5–66.
- PAPP, V. (2011): Adatok a *Xylobolus* nemzetség magyarországi előfordulásáról. – *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **50**(2): 173–182.
- PAPP, V. (2013): Corticioid basidiomycetes of Hungary I. The genus *Hymenochaete*. – *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **52**(1–2): 45–56.
- PAPP, V. és DIMA, B. (2014): A *Pholiota squarrosoides* első magyarországi előfordulása és előzetes filogenetikai vizsgálata. – *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **53**(1–2): 33–42.
- PAPP, V. és SZABÓ, I. (2013): Distribution and host preference of poroid basidiomycetes in Hungary I. – *Ganoderma*. – *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* **9**: 71–83.
- PEAY, K. G., GARBELOTTO, M. és BRUNS, T. D. (2010): Evidence of dispersal limitation in soil microorganisms: isolation reduces species richness on mycorrhizal tree islands. – *Ecology* **91**(12): 3631–3640.
- READ, D., J. (1992): *The mycorrhizal fungal community with special reference to nutrient mobilization.* – In: CARROLL, G. C. és WICKLOW, D. T. (szerk.): *The Fungal Community: Its organization and role in the ecosystem*, Second Ed. Marcel Dekker, Inc., New York, pp. 631–652.
- RILEY, R., SALAMOV, A. A., BROWN, D. W., NAGY, L. G., FLOUDAS, D., HELD, B. W., LEVASSEUR, A., LOMBARD, V., MORIN, E., OTILLAR, R., LINDQUIST, E. A., SUN, H., LABUTTI, K. M., SCHMUTZ, J., JABBOUR, D., LUO, H., BAKER, S. E., PISABARRO, A. G., WALTON, J. D., BLANCHETTE, R. A., HENRISSAT, B., MARTIN, F., CULLEN, D., HIBBETT, D. S. és GRIGORIEV, I. V. (2014): Extensive sampling of basidiomycete genomes demonstrates inadequacy of the white-rot/brown-rot paradigm for wood decay fungi. – *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* **111**(27): 9923–9928.
- RIMÓCZI, I., SILLER, I., VASAS, G., ALBERT, L., VETTER, J. és BRATEK, Z. (1999): Magyarország nagygombáinak javasolt vörös listája. – *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **38**(1–3): 107–132.
- RUDOLF, K. és PÁL-FÁM, F. (2005): A nagygombák funkcionális eloszlásának vizsgálata erős antropogén hatásnak kitett élőhelyeken a Belső Cserhátban. – *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **44**(1–2): 37–44.
- RYVARDEN, L. és GILBERTSON, R. L. (1993): *European Polypores (Abortiporus–Lindneria)*, Part 1. – *Fungiflora*, Oslo, 387 pp.
- RYVARDEN, L. és GILBERTSON, R. L. (1994): *European Polypores (Meripilus–Tyromyces)*, Part 2. – *Fungiflora*, Oslo, 388–743 pp.
- SALERNI, E., LAGANÀ, A., PERINI, C., LOPPI, S. és DE DOMONICUS, V. (2002): Effects of temperature and rainfall on fruiting of macrofungi in oak forests of the Mediterranean area. – *Israel Journal of Plant Sciences* **50**: 189–198.
- SCHWARZE, F. W. M. R., ENGELS, J. és MATTHECK, C. (2000): *Fungal Strategies of Wood Decay in Trees.* – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 185 pp.
- SITONEN, J. (2001): Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. – *Ecological Bulletins* **49**: 11–41.
- SILLER, I. (2004): Hazai montán bükkös erdőrezervátumok (Mátra: Kékes Észak, Bükk: Öserdő) nagygombái. – *Doktori (PhD-) értekezés*, Budapesti Közgazdaságtudományi és Államigazgatási Egyetem, Budapest, 113 pp.
- SILLER, I. (2007): Néhány tűznyomon élő gombafaj Magyarországon. – *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **46**(2): 257–268.
- SIMARD, S. W. (2009): The foundational role of mycorrhizal networks in self-organization of interior Douglas-fir forests. – *Forest Ecology and Management* **258S**: 95–107.
- SIMARD, S. W., BEILER, K. J., BINGHAM, M. A., DESLIPPE, J. R., PHILIP, L. J. és TESTE, F. P. (2012): Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modelling. – *Fungal Biology Reviews* **26**: 39–60.
- SMITH, J. E., MOLINA, R., HUSO, M. M. P., LUOMA, D. L., MCKAY, D., CASTELLANO, M. A., LEBEL, T. és VALACHOVIC, Y. (2002): Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. – *Canadian Journal of Botany* **80**: 186–204.

- SMITH, S. E. és READ, D. J. (2008): *Mycorrhizal symbiosis*, Third Ed., – Elsevier Ltd., Oxford, 787 pp.
- SONG, Y. Y., ZENG, R. S., XU, J. F., LI, J., SHEN, X. és YIHDEGO, W. G. (2010): Interplant Communication of Tomato Plants through Underground Common Mycorrhizal Networks. – *PLoS ONE* 5(10): e13324.
- STOKLAND, J. N. (2012): *Wood decomposition*. – In: STOKLAND, J. N., SIITONEN, J. és JONSSON, B. G. Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, New York, pp. 10–28.
- STOKLAND, J. N., SIITONEN, J. és JONSSON, B. G. (2012): *Biodiversity in dead wood*. – Cambridge University Press, New York, 509 pp.
- SUZ, L. M., BARSOUM, N., BENHAM, S., DIETRICH, H. P., FETZER, K. D., FISCHER, R., GARCÍA, P., GEHRMAN, J., KRISTÖFEL, F., MANNINGER, M., NEAGU, S., NICOLAS, M., OLDENBURGER, J., RASPE, S., SÁNCHEZ, G., SCHRÖCK, H. W., SCHUBERT, A., VERHEYEN, K., VERSTRAETEN, A. és BIDARTONDO, M. I. (2014): Environmental drivers of ectomycorrhizal communities in Europe's temperate oak forests. – *Molecular Ecology* 23(22): 5628–5644.
- TALBOT, J. M., BRUNS, T. D., SMITH, D. P., BRANCO, S., GLASSMAN, S. I., ERLANDSON, S., VILGALYS, R. és PEAY, K. G. (2013): Independent roles of ectomycorrhizal and saprotrophic communities in soil organic matter decomposition. – *Soil Biology & Biochemistry* 57: 282–291.
- TARVAINEN, O., MARKKOLA, A. M. és STRÖMMER, R. (2003): Diversity of macrofungi and plants in Scots pine forests along an urban pollution gradient. – *Basic and Applied Ecology* 4: 547–556.
- TEDERSOO, L., BAHRAM, M., PÖLME, S., KÖLJALG, U., YOROU, N. S., WIJESUNDERA, R., RUIZ, L. V., VASCO-PALACIOS, A. M., THU, P. Q., SUIJA, A., SMITH, M. E., SHARP, C., SALUVEER, E., SAITTA, A., ROSAS, M., RIIT, T., RATKOWSKY, D., PRITSCH, K., PÖLDMAA, K., PIEPENBRING, M., PHOSRI, CH., PETERSON, M., PARTS, K., PÄRTEL, K., OTSING, E., NOUHRA, E., NJOUONKOU, A. L., NILSSON, R. H., MORGADO, L. N., MAYOR, J., MAY, T. W., MAJUAKIM, L., LODGE, D. G., LEE, S. S., LARSSON, K.-H., KOHOUT, P., HOSAKA, K., HIIESALU, I., HENKEL, T. W., HAREND, H., GUO, L.-D., GRESLEBIN, A., GRELET, G., GEML, J., GATES, G., DUNSTAN, W., DUNK, CH., DRENKHAN, R., DEARNALEY, J., DE KESEL, A., DANG, T., CHEN, X., BUEGGER, F., BREARLEY, F. Q., BONITO, G., ANSLAN, S., ABELL, S. és ABARENKOV, K. (2014): Global diversity and geography of soil fungi. – *Science* 346(6213): 1256688.
- TWIEG, B. D., DURALL, D. M. és SIMARD, S. W. (2007): Ectomycorrhizal fungal succession in mixed temperate forests. – *New Phytologist* 176: 437–447.
- VOGT, K. A., BLOOMFIELD, J., AMMIRATI, J. F. és AMMIRATI, S. R. (1992): *Sporocarp production by basidiomycetes, with emphasis on forest ecosystems*. – In: CARROLL, G. C. és WICKLOW, D. T. (szerk.): *The Fungal Community: Its organization and role in the ecosystem*, Second Ed. Marcel Dekker, Inc., New York, pp. 563–581.
- WALKER, J. K. M., WARD, V., PATERSON, C. és JONES, M. D. (2012): Coarse woody debris retention in subalpine clearcuts affects ectomycorrhizal root tip community structure within fifteen years of harvest. – *Applied Soil Ecology* 60: 5–15.
- WINTERHOFF, W. (szerk.) (1992): *Fungi in vegetation science*. – Kluwer Academic Press, The Netherlands, 258 pp.
- ZMITROVICH, I. V., WASSER, S. P. és ȚURA, D. (2015): *Wood-inhabiting fungi*. – In: MISRA, J. K., TEWARI, J. P., DESMUKH, S. K. és VÁGVÖLGYI, Cs. (szerk.): *Fungi from different substrates*. Taylor & Francis Group, LLC, Boca Raton, pp. 17–74.

## Conservation of macrofungal biodiversity in managed forests: recommendations for management

Gergely Kutszegi<sup>1</sup> & Viktor Papp<sup>2</sup>

<sup>1</sup>MTA Centre for Ecological Research, Institute of Ecology and Botany, Alkotmány út 2–4, H–2163 Vácraátót, Hungary. E-mail: kutszegi.gergely@okologia.mta.hu

<sup>2</sup>Szent István University, Department of Botany, Villányi út 29–43, H–1118 Budapest, Hungary E-mail: papp.viktor@kertk.szie.hu

In this chapter, the effects of forest management practices on macrofungal biodiversity are discussed. The fundamental role of wood-inhabiting, mycorrhizal and terricolous saprotrophic macrofungi in forest ecosystems and the mechanisms by which they function are reviewed; macrofungal guilds with considerable importance for forest management are listed. The positive and negative effects of the traditional (mainly shelterwood) Hungarian silviculture practices to macrofungal biodiversity are detailed separately. Special considerations were taken as for the effects of the preferred tree taxa, stand structure, dead wood properties, logging, skidding and log preparation characteristics, as well as the spatio-temporal severity and timing of management practices. In both the macrofungal and the silvicultural points of view, alternative forest management practices that are achievable in practice, but mimic the natural disturbance regime are listed to promote a sustainable conservation for macrofungal biodiversity.

Key words: alternative forest management practices, conservation, biodiversity, mycorrhizal fungi, shelterwood management system, terricolous saprotrophic fungi, wood-inhabiting fungi