

**SZENT ISTVÁN EGYETEM**

Környezettudományi Doktori Iskola

**A MADARAK SZEREPE A HERNYÓKÁRTEVŐK ELLENI  
VÉDEKEZÉSBEN, TÖLGYESEKBEN**

DOKTORI (PHD) ÉRTEKEZÉS

**BERECZKI KRISZTINA**

**GÖDÖLLŐ**

**2017**

**A doktori iskola**

**megnevezése:** Szent István Egyetem, Környezettudományi Doktori Iskola

**tudományága:** Környezettudomány

**vezetője:** Csákiné Dr. Michéli Erika, D.Sc  
egyetemi tanár (professzor)  
Szent István Egyetem,  
Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar  
Környezettudományi Intézet  
Talajtani és Agrokémiai Tanszék

**Témavezető:** Dr. Báldi András, az MTA doktora  
MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézet  
MTA ÖK Lendület Ökoszisztéma-szolgáltatás Kutatócsoport

**Társ-témavezető:** Dr. Elek Zoltán  
MTA-ELTE-MTM Ökológiai Kutatócsoport

.....  
A témavezető jóváhagyása

.....  
A társ-témavezető jóváhagyása

.....  
Az iskolavezető jóváhagyása

## TARTALOMJEGYZÉK

<b>1. BEVEZETÉS</b> .....	5
1.1. <i>A téma aktualitása, jelentősége</i> .....	5
1.2. <i>Problémafelvetés, célkitűzés</i> .....	8
<b>2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS</b> .....	11
2.1. <i>A rovarkárok dinamikája, térbeli és időbeli trendjei</i> .....	11
2.2. <i>A defoliáció ökológiai, gazdasági és társadalmi következményei</i> .....	13
2.3. <i>A madarak szerepe az erdei ökoszisztéma működésében</i> .....	14
2.4. <i>A lokális és táji tényezők kártevő-szabályozást befolyásoló hatása</i> .....	17
2.4.1. <i>Fafaj-kompozíció és állományszerkezet</i> .....	17
2.4.2. <i>Élőhelyfragmentáció és szegélyhatás</i> .....	19
2.5. <i>Hiányterületek az eddigi kutatások tükrében</i> .....	21
<b>3. ANYAG ÉS MÓDSZER</b> .....	23
3.1. <i>I. vizsgálat: Az erdőheterogenitás és az erdőszerkezet hatása a rovarevő énekesmadarakra, a madarak általi hernyópredációra és a hernyók okozta rágáskárra</i> .....	23
3.1.1. <i>Vizsgálati területek, mintavételi elrendezés</i> .....	23
3.1.2. <i>Adatgyűjtés</i> .....	25
3.1.3. <i>Adatfeldolgozás</i> .....	29
3.2. <i>II. vizsgálat: Az erdőszegélyek hatása a rovarevő énekesmadarakra és a madarak általi hernyópredációra</i> .....	34
3.2.1. <i>Vizsgálati területek, mintavételi elrendezés</i> .....	34
3.2.2. <i>Adatgyűjtés</i> .....	37
3.2.3. <i>Adatfeldolgozás</i> .....	38
<b>4. EREDMÉNYEK</b> .....	41
4.1. <i>I. vizsgálat: Az erdőheterogenitás és az erdőszerkezet hatása a rovarevő énekesmadarakra, a madarak általi hernyópredációra és a hernyók okozta rágáskárra</i> .....	41
4.1.1. <i>A biológiai változók mért értékei</i> .....	41
4.1.2. <i>A heterogén és homogén állományok közötti különbségek</i> .....	41
4.1.3. <i>A vizsgált élőlénycsoportok közötti interakciók</i> .....	46
4.1.4. <i>Az erdőszerkezet fajösszetételre gyakorolt hatása</i> .....	49
4.2. <i>II. vizsgálat: Az erdőszegélyek hatása a rovarevő énekesmadarakra és a madarak általi hernyópredációra</i> .....	52
4.2.1. <i>Predációs ráta</i> .....	52
4.2.2. <i>Madárabundancia</i> .....	54

<b>5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK</b> .....	59
5.1. <i>I. vizsgálat: Az erdőheterogenitás és az erdőszerkezet hatása a rovarevő énekesmadarakra, a madarak általi hernyópredációra és a hernyók okozta rágáskárra</i> .....	59
5.1.1. Az erdőszerkezet hatása a madarak és lombfogyasztó hernyók közösségeire.....	59
5.1.2. A rovarevő énekesmadarak hernyókra gyakorolt hatása.....	62
5.1.3. Hernyóabundancia és rágáskár.....	64
5.2. <i>II. vizsgálat: Az erdőszegélyek hatása a rovarevő énekesmadarakra és a madarak általi hernyópredációra</i> .....	66
5.2.1. Szegélyhatás.....	66
5.2.2. Madarak által nyújtott kártevő-szabályozás a fragmentált tájban.....	69
5.3. <i>Értékelés és gyakorlati javaslatok</i> .....	70
<b>6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK</b> .....	75
<b>7. ÖSSZEFOGLALÁS</b> .....	77
<b>8. SUMMARY</b> .....	79
<b>9. MELLÉKLETEK</b> .....	81
9.1. M.1. Irodalomjegyzék.....	81
9.2. M.2. Ábrajegyzék.....	90
9.3. M. 3. A mátrai heterogén és homogén erdőállományokban megfigyelt madárfajok a májusi pontszámlálás során.....	91
9.4. M.4. A mátrai heterogén és homogén állományokban megfigyelt hernyófajok a kocsánytalan tölgy lombkoronájából vett mintákban.....	92
9.5. M. 5. A Mátrában végzett erdőszerkezeti felmérés során felvételezett fa- és cserjefajok jegyzéke.....	93
9.6. M. 6. Moran I correlogram a mátrai mintavételi pontok közötti autokorreláció tesztelésére.....	94
9.7. M. 7. Az egyes erdőszerkezeti változók lineáris diszkriminancia értékei a Mátrában.....	96
9.8. M 8. Az erdőszerkezeti változók közötti interkorrelációs mátrix a Mátrában.....	97
9.9. M. 9. A rovarevő énekesmadarak egyedszáma és az egyes erdőszerkezeti változók közötti Pearson-féle korrelációs együtthatók értékei a Mátrában.....	98
9.10. M 10. Az erdőszerkezeti változók közötti interkorrelációs mátrix a Zselicben.....	99
9.11. M. 11. A rovarevő énekesmadarak egyedszáma és az egyes erdőszerkezeti változók közötti Pearson-féle korrelációs együttható értékei a Zselicben.....	100
<b>10. HOZZÁJÁRULÁSOM A VIZSGÁLATOKHOZ</b> .....	101
<b>11. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS</b> .....	103

## 1. BEVEZETÉS

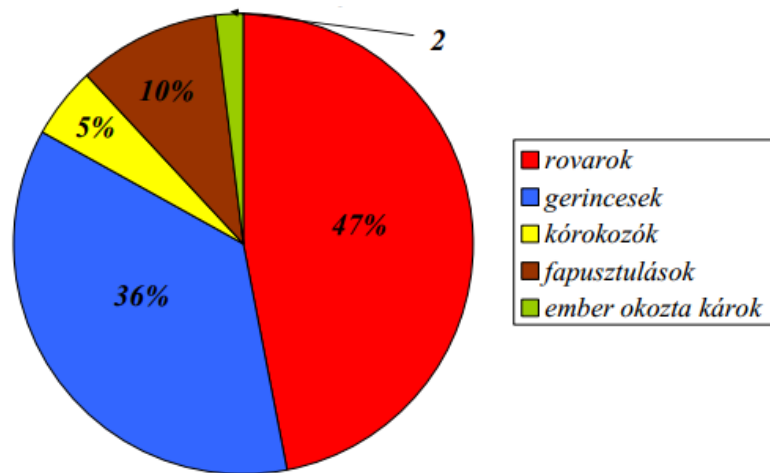
### *1.1. A téma aktualitása, jelentősége*

Az emberi társadalom az ökoszisztémák szerves részét képezi, tevékenységével közvetve vagy közvetlenül hatást gyakorol a környezetére, amely állapota visszahat az emberi élet minőségére (DÍAZ et al. 2015). Az elmúlt évtizedekben lejátszódó gyors társadalmi változások hatalmas terhet róttak az ökoszisztémákra, sok esetben visszafordíthatatlan változásokat okozva. A népességrobbanás és urbanizálódás következtében megnövekedett élelmiszer és nyersanyag-igény nagyarányú élőhely-pusztításhoz, valamint az intenzív gazdálkodási rendszerek kialakulásához vezetett, amely következménye a természetes élőhelyek visszaszorulása, állapotuk leromlása. Különösen nagyarányú pusztítás érte az erdőket (GLOBAL FOREST RESOURCES ASSESSMENT 2010). A termőföld és a faanyag iránti igény már az ókorban is jelentős erdőterületek kiirtását eredményezte, az iparosodást követően azonban ugrásszerűen megnövekedett az erdőirtás mértéke (SOMOGYI 2001). Napjainkban a pusztítás ugyan enyhe csökkenő tendenciát mutat, mégis évente átlagosan 13 millió hektár erdőterület tűnik el a föld színéről (GLOBAL FOREST RESOURCES ASSESSMENT 2010). A nagyarányú erdőpusztítás ellenére a világ szárazföldjeinek 30%-át (kb. 4 billió ha) jelenleg is erdők borítják (GLOBAL FOREST RESOURCES ASSESSMENT 2010). Ezek a fennmaradt erdőterületek adják a világ természetes/természetközeli ökoszisztémáinak túlnyomó részét, ráadásul az általuk nyújtott szolgáltatások elengedhetetlenek az emberi élet fenntartásához. A közvetlen gazdasági hasznot nyújtó nyersanyagok szolgáltatásán túl, az erdők kulcsszerepet töltenek be a lokális és globális klíma, valamint a hidrológiai ciklusok szabályozásában, továbbá jelentős szerepet játszanak az erózióvédelemben.

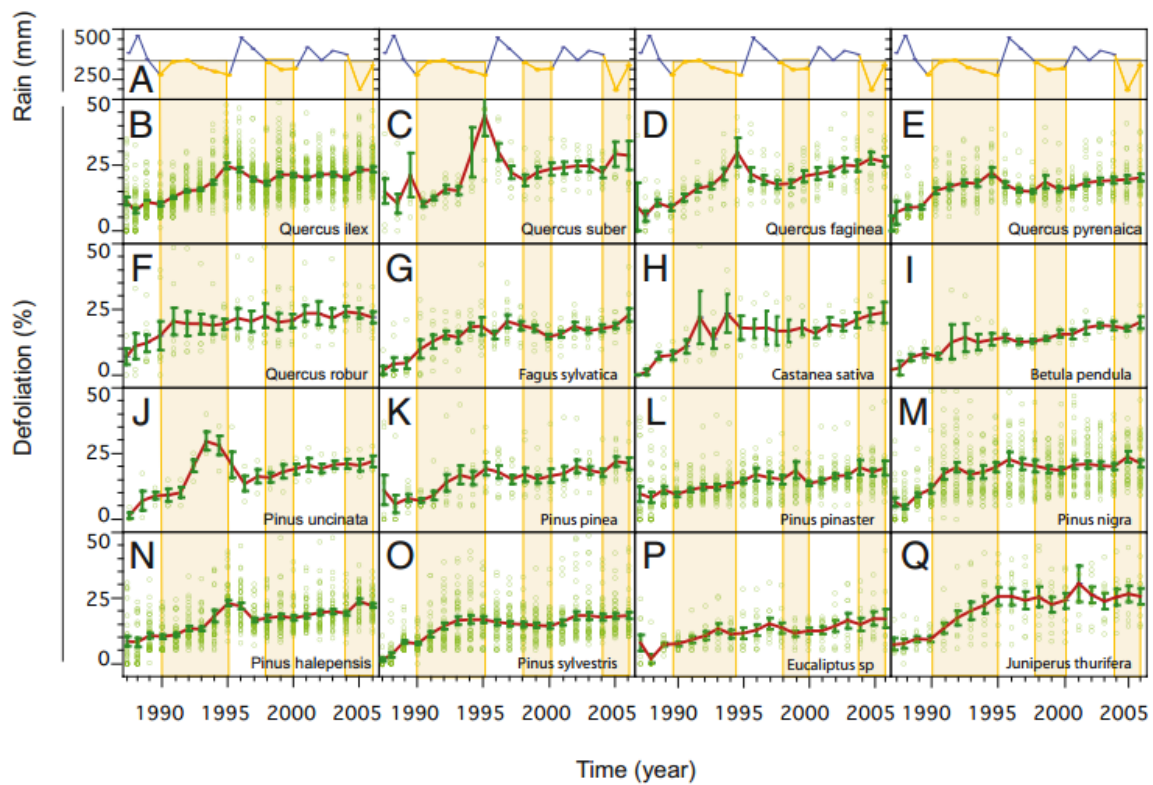
Az erdei ökoszisztémák sokrétű funkcióit/szolgáltatásait és az emberi társadalmak fennmaradásában betöltött alapvető szerepét felismerve, Európában az elmúlt évtizedekben az erdőterületek egyre inkább „multifunkcionálissá” kezdenek válni: a faanyagtermelésen túl védelmi funkciókat látnak el és rekreációs célokat is szolgálnak. Ennek ellenére Európa erdei jelenleg is a világ legintenzívebben kezelt erdőterületei közé tartoznak. Az erdőgazdálkodás az európai gazdaság húzóágazata: 4,3 millió embert foglalkoztat és több, mint 400 millió m<sup>3</sup> faanyagot termel évente (BIO INTELLIGENCE SERVICE 2011). A gazdasági rendeltetésű erdőkre ráadásul a vágásos üzemmód egyeduralgó, néhány országban szinte kizárólagos szerepe jellemző. Magyarországon például a faanyagtermelést szolgáló erdők 97%-át vágásos üzemmódban kezelik (VARGA 2009). A vágásos üzemmód ugyanakkor egykorú, egy vagy néhány fafajból álló, gyér cserjeszintű, homogén állományszerkezetű, ültetvényyszerű erdők kialakulásához vezet (MATTHEWS 1991). Az üzemmód alkalmazása során kialakuló

vágásterületek a mikroklíma és a vízháztartás gyökeres megváltozását, valamint a talaj degradációját eredményezik. Továbbá az állomány letermelése gyökeresen megváltoztatja a tájat, erdőszegélyek kialakulásához vezet és növeli a megmaradt erdőfoltok fragmentáltságát. Mindezen hatások következménye végső soron az erdei ökoszisztéma változatosságának, és vele az erdő ellenálló- és önszabályozó képességének csökkenése (VARGA 2009). Az ellenálló-képesség csökkenése pedig egyértelműen maga után vonja a biotikus és abiotikus károkkal szembeni fogékonyság növekedését, amely az erdő egészségi állapotának leromlásához vezet.

A fentiek alapján Európa erdei általánosan rossz egészségi állapotban vannak. 2005-ben például a teljes európai erdőterület 6,4 %-át (6,99 millió ha) érintette valamilyen károsító hatás, amely összesen 22 millió m<sup>3</sup> faanyagot érintett (BIO INTELLIGENCE SERVICE 2011). Bár extrém időjárási körülmények esetén hatalmas abiotikus károk keletkezhetnek (széltörés, hótörés, fagykár, stb.), a károk legnagyobb része mégis biotikus eredetű, melyen belül szembetűnő a rovarkárok magas aránya Európában és Magyarországra vonatkoztatva egyaránt (1. ábra). A rovarkárok közül kiemelkedik a lombfogyasztó rovarok, elsősorban a Lepidoptera fajok kártétele, melyek a teljes rovarkár több, mint feléért felelősek (ICP FOREST 2011). Az általuk okozott közepes vagy erős lombvesztést (> 25%) mutató fák aránya Európában az elmúlt évtizedekben rendszeresen meghaladta a 20%-ot (UN-ECE/FAO 2010). A lombvesztés által leginkább veszélyeztetett régiók közé tartozik a Mediterrán térség, valamint Kelet-és Közép-Európa lombhullató erdei (ICP FOREST 2011). E térségekben ráadásul a lombvesztés mértéke egyértelmű növekvő tendenciát mutat. Míg az 1980-as években a vizsgált fák 13%-ánál volt tapasztalható 25%-os vagy annál nagyobb lombvesztés, addig a 2000-es évekre ez az arány csaknem megduplázódott (UN-ECE/FAO 2010). A rovarkárok növekvő trendje összefüggésbe hozható az aszályok növekvő gyakoriságával (2. ábra), így a klímaváltozás tükrében a jövőben még gyakoribb és súlyosabb kártételekkel számolhatunk (CSÓKA 1997, JACTEL et al. 2009). A rendszeres rovargradációk pedig a kedvezőtlen abiotikus tényezőkkel együtt kárláncolatokat eredményezhetnek, amely végső soron tömeges fapusztuláshoz vezethet (MCMANUS és CSÓKA 2007).



1. ábra. A biotikus erdőkárok megoszlása 2013-ban Magyarország erdeiben (Forrás: HIRKA 2014).



2. ábra. A lombvesztés százalékos aránya és az éves csapadékmennyiség közötti összefüggés 16 európai fafajra nézve (Forrás: CARNICER et al. 2011).

A jelenlegi és jövőbeli fapusztulások elkerülésének leghatékonyabb módja az erdő kártevőkkel szembeni ellenálló-képességének növelése. Az erdei ökoszisztémák ellenálló-képessége több tényező függvénye, ugyanakkor az erdő „immunrendszerének” egyik legfontosabb összetevői kétségtelenül a kártevők természetes ellenségei. A természetes ellenségek – a predátor és parazita szervezetek – a kártevők fogyasztása révén hozzájárulhatnak populációik csökkentéséhez és ezáltal az okozott károk mérsékléséhez (TAKEKAWA és GARTON 1984). A kártevő rovarok legfontosabb természetes ellenségei az énekesmadarak, melyek rovarfogyasztásuk révén jelentős szerepet játszanak az erdők egészségi állapotának fenntartásában. A madarak ugyanakkor rendkívül érzékenyen reagálnak a lokális és táji tényezők változásaira. Az erdőterületek erős fragmentáltsága, az intenzív kezelés által kialakított homogén állományszerkezet, az erdő elegyességének, természetességének csökkenése mind jelentős hatást gyakorol a rovarevő énekesmadarak faj- és egyedszámára és ezáltal az általuk nyújtott kártevő-szabályozás hatékonyságára (BOULINIER et al. 2001, FULLER 2003, MAG és ÓDOR 2015). E tényezők ugyanakkor nem csupán a madarakra, hanem a rovarokra is hatást gyakorolnak (SAMALENS és ROSSI 2011) és ezáltal is befolyásolhatják a rovarok és madarak közötti táplálkozási kapcsolatokat intenzitását. Az erdőszerkezet és a táji tényezők, valamint a madarak és hernyók faj- és egyedszámai tehát egy összetett rendszert alkotnak, melyet a predáció és a herbivória folyamatai kapcsolnak össze. A környezeti (pl. klímaváltozás) és társadalmi változások (pl. vágásos üzemmód uralkodóvá válása) továbbá jelentős módosító hatást gyakorolnak e rendszer elemeire, mely végső soron az egész rendszerre kihat, növelve annak sérülékenységét. A fent leírtaknak megfelelően egyre égetőbb szükség van a rovarevő énekesmadarak által nyújtott kártevő-szabályozás működésének rendszerszintű megértésére, amely elengedhetetlen egy természetes folyamatokra alapozó fenntartható erdőgazdálkodási gyakorlat megteremtéséhez.

### *1.2. Problémafelvetés, célkitűzés*

Bár az erdő szerkezeti tulajdonságainak, valamint a tágabb táji környezetnek a madarakra gyakorolt hatása régóta kutatott téma (pl. MOSKÁT 1991, SEKERCIOGLU 2006, ROSENWALD et al. 2011), csakúgy, mint a madarak hernyófogyasztása (pl. HOLMES 1990, MOLS és VISSER 2007), a szintézis jellegű, rendszerszintű kutatás rendkívül ritka. Ennek egyik oka kétség kívül a predáció mérésének, számszerűsítésének a nehézsége. A gyurmából készült álpréda alkalmazásával ugyan történtek a rendszer több elemére kiterjedő, átfogóbb kutatások, ezek nagy része a trópusi, szubtrópusi élőhelyekre (GONZÁLEZ-GÓMEZ et al. 2006, HOWE et al. 2009), valamint a tundra–tajga övre koncentrálódik (MUIRURI et al. 2016, FERRANTE et



al. 2014). A mérsékelt övi lombhullató erdőkben zajló kártevő-szabályozás hatékonyságáról és működési mechanizmusáról ugyanakkor kevés ismerettel rendelkezünk.

Jelen tanulmány célja éppen ezért a madarak által nyújtott természetes kártevő-szabályozás mechanizmusának átfogó, rendszerszintű vizsgálata mérsékelt övi tölgyerdőkben. A kutatás kiterjed a madarak és hernyók faj- és egyedszámaira, a köztük lévő táplálkozási kapcsolat intenzitására, a hernyók általi lombvesztés mértékére, valamint a lokális és táji tényezők fenti elemekre gyakorolt hatásának vizsgálatára. Az értekezés két, egymással szoros kapcsolatban álló vizsgálatot tartalmaz. Az első vizsgálat a lokális élőhelyi változók kártevő-szabályozásra gyakorolt hatását foglalja magába. A vizsgálat célja az erdőheterogenitás és az egyes erdőszerkezeti változók hatásának feltárása a rovarevő énekesmadarak és a lombfogyasztó hernyók közösségeire (egyedszám, fajszám, fajösszetétel), valamint a madarak általi predáció intenzitására és a hernyók által okozott lombvesztés mértékére. Elemzésünk két lépésből állt. Elsőként heterogén és homogén erdőtípusok közötti különbségek kimutatására törekedtünk. Feltételeztük, hogy a heterogén vegetációs szerkezetű erdők – melyek mozaikos faállomány-szerkezettel és gazdag cserjeszinttel jellemezhetők – a rovarevő énekesmadarak magasabb faj- és egyedszámát tartják fenn, mint a homogén területek, továbbá magasabb predációs rátával, alacsonyabb hernyó-egyedszámmal és alacsonyabb levélkárral jellemezhetők. A homogén és heterogén erdőtípusok közötti különbségek kimutatásán túl célul tűztük ki a madár és hernyóközösségek között formálódó kapcsolatokat vizsgálatát, valamint a heterogenitás összetevőit jelentő erdőszerkezeti változók hatásának feltárását. a madarak-hernyók-növények közötti táplálkozási kapcsolatrendszerre. Főbb hipotéziseink a következők:

- 1) A természetes/természetközeli erdőkre jellemző szerkezeti jellemzők (pl. gazdag cserjeszint, álló és fekvő holtfa jelenléte, elegyesség, idős fák megléte, stb.) pozitív hatást gyakorolnak a rovarevő énekesmadarak faj- és egyedszámára, valamint negatív hatást a lombfogyasztó hernyók faj- és egyedszámaira.
- 2) A rovarevő énekesmadarak faj- és egyedszámának növekedése a heterogén erdőszerkezetű élőhelyeken magasabb predációs rátát eredményez.
- 3) A magasabb predációs ráta következtében alacsonyabb a hernyók egyedszáma és ennek következtében csökken a hernyók általi rágáskár.
- 4) A heterogén és homogén erdőterületek fajkészlete eltér egymástól mind a madarak, mind a hernyók esetében. A fajösszetételt erősen befolyásolják az egyes szerkezeti változók.

Az értekezés második részében az erdőszegély, mint táji struktúra hatását vizsgáltuk a rovarevő énekesmadarak faj- és egyedszámára, valamint a madarak általi predációs rátára. A madarak és hernyók közötti táplálkozási kapcsolat finom térleptékű mintázatának feltárása

érdekében négy különböző távolságot vizsgáltunk az erdőszegélytől az erdőbelső felé haladva.

Az alábbi hipotéziseket teszteltük:

- 1) A rovarévó énekesmadarak egyedszáma magasabb az erdőszegélyben, mint az erdőbelsőben.
- 2) A predációs ráta pozitívan korrelál a madarak egyedszámával, így követi a madarak egyedszám-változásait az erdőszegélytől az erdőbelső irányába haladva.
- 3) A rovarévó énekesmadarak egyedszám-változásai a szegélytől az erdőbelső felé haladva az erdőszerkezet változásaival állnak kapcsolatban.
- 4) Továbbá feltételezzük, hogy mind a predációs ráta, mind a madarak egyedszáma lineárisan változik az erdőszegélytől mért növekvő távolsággal.

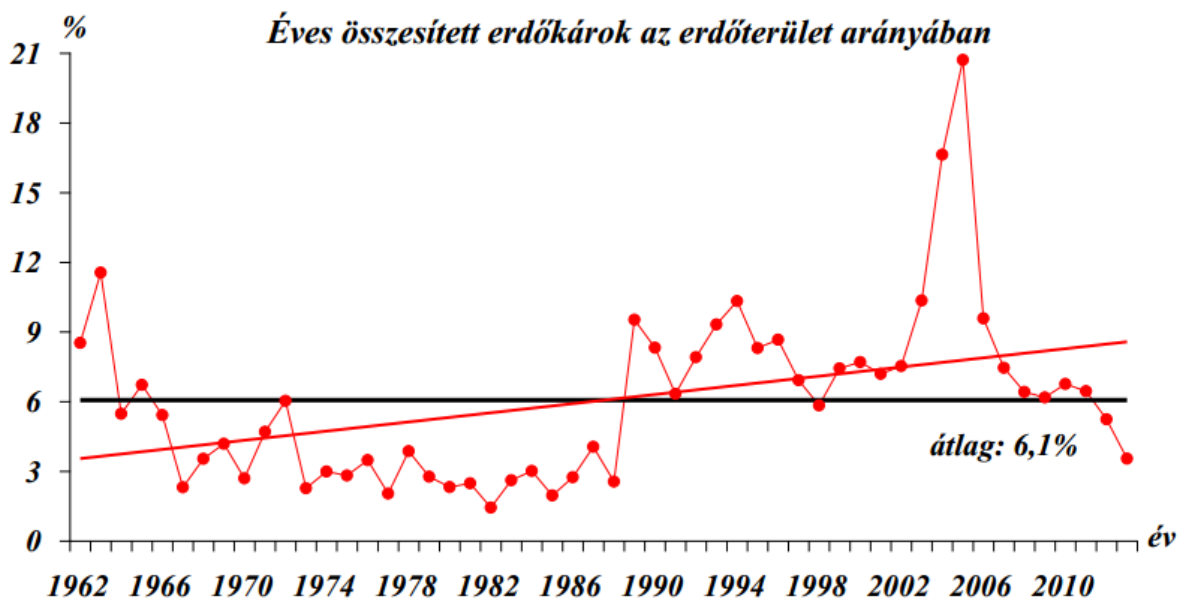
## 2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

### 2.1. A rovarkárok dinamikája, térbeli és időbeli trendjei

Az ENSZ 2010-ben közzétett globális erdőfelmérése alapján évente átlagosan 35 millió ha-ra tehető a valamely biotikus vagy abiotikus tényező által károsított erdőterület nagysága (GLOBAL FOREST RESOURCES ASSESSMENT 2010). A károk legnagyobb része biotikus eredetű, melynek közel fele rovarok általi kártétel (BIO INTELLIGENCE SERVICE 2011). Erdészeti szempontból kiemelkedő jelentőséggel bírnak a lombfogyasztó fajok. Az általuk okozott defoliáció az európai erdők leggyakoribb kárformája (UN/ECE FAO 2010). Erdőkre gyakorolt hatásaik ugyanakkor nagy térbeli és időbeli változékonyságot mutatnak. A legtöbb lombfogyasztó rovarfaj populációit hosszú és rövid távú dinamika egyaránt jellemzi, vagyis populációméretük éveken belül és évek között is jelentős változásokat mutat (MARQUIS és PASSOA 1989). Az éveken belüli, szezonális változások különösen jellemzőek például a tölgyek (*Quercus* spp.) lombfogyasztó közösségeire, melyek faj- és egyedszáma, valamint fajösszetétele is jelentős változást mutat az év során (SUMMERVILLE és CRIST 2003). Magyarországi tölgyerdőkben például egyedszámuk márciustól a májusi maximumig gyorsan növekszik, majd szeptemberig lassú, októbertől pedig hirtelen csökkenés mutatkozik. Hasonló mintázat rajzolódik ki fajszaámuk tekintetében is, ám itt a tetőzés később, május végén, június elején következik be. A faj- és egyedszám szezonális változásain túl a fajösszetételben is változások figyelhetők meg. A közép európai tölgyesek tavaszi, kora nyári lombfogyasztó faunáját az araszoló (Lepidoptera: Geometridae) és bagolylepkefajok (Lepidoptera: Noctuidae) hernyói dominálják, ezzel szemben késő nyáron a levélaknázók és gubacsokozók dominanciája jellemző (CSÓKA 1998). Az éven belüli, szezonális dinamika mellett a legtöbb rovarfaj esetén egy hosszútávú, évek közötti dinamika is kirajzolódik, amelyet az egyedsűrűség hosszú periódusú hullámzó mozgása jellemez (TÓTH 2014). A hullámzó mozgás tetőpontján, az egyedsűrűség hirtelen megemelkedésekor tömegszaporodás, gradáció következik be. A gradáció periodicitása fajonként jelentős változatosságot mutat, ráadásul erősen függ a környezeti és klimatikus tényezőktől (ILYINYKH et al. 2011). A melegebb, szárazabb időjárási körülmények között gyakran megfigyelhető a gradációk gyakoribbá válása (KLAPWIJK et al. 2013). A gradációknak nem csupán időbeli, hanem térbeli komponense is van. A legtöbb gradációra hajlamos faj esetében térbeli szinkronizáció figyelhető meg, melynek eredménye a gradáció nagy területekre való kiterjedése. Igaz ez például a gyapjaslepke (*Lymantria dispar*), vagy az apácalepke (*Lymantria monacha*) esetében is, mely fajok az elmúlt évtizedek legnagyobb rovargradációit okozták az európai erdőkben (TÓTH 2014). 2005-ben például a gyapjaslepke Magyarországon 212 000 ha-on

károsított, és a károsított területek több, mint felén erős mértékű kártétel, sok helyen tarrágás volt tapasztalható (CSÓKA és HIRKA 2009).

A rovarok időbeli egyedszámváltozásait vizsgáló hosszútávú adatsorok ráadásul a rovargradációk térbeli és időbeli kiterjedését vetítik előre. Az erdőkárokat nyilvántartó európai adatbázis (Database on Forest Disturbances in Europe - DFDE) alapján a gradációk során károsított faanyag mennyisége és a károsított terület nagysága egyaránt növekedett az elmúlt évtizedek során (BIO INTELLIGENCE SERVICE 2011). A magyarországi erdőkben bekövetkező károkat az Erdészeti Tudományos Intézet Erdővédelmi Osztálya közel fél évszázada gyűjti. E hosszútávú adatsorból az összes kárformát figyelembe véve egy növekvő trend rajzolódik ki (3. ábra). A magyar erdőkben ráadásul évről évre újabb idegenhonos rovarfajok telepednek meg, melyek közül sok jelentős kárpotenciállal bír. Ezzel párhuzamosan őshonos, korábban csekély károkat okozó fajok szaporodnak el tömegesen, továbbá a klasszikus kártevő fajok tömegszaporodásai is egyre nagyobb területeket érintenek (CSÓKA 2009). Amennyiben beigazolódnak a klímakutatók Magyarországra és Európára vonatkozó előrejelzései, akkor az eddiginél súlyosabb aszályokra és az extrém időjárási események növekvő gyakoriságára kell számítani. Mindez pedig együtt jár mind az abiotikus, mind a biotikus károk térbeli és időbeli növekedésével és ezáltal súlyosabb hatású kárláncolatok kialakulásával (JACTEL et al. 2009).



**3. ábra.** Az éves összesített erdőkár az erdőterület arányában Magyarországon (Forrás: HIRKA 2014).

## 2.2. *A defoliáció ökológiai, gazdasági, társadalmi következményei*

A rovarok által okozott erdőkárok legnagyobb része (40%) defoliáció, vagyis a rágás következtében kialakult lombvesztés (BIO INTELLIGENCE SERVICE 2011). A defoliáció mértékétől és gyakoriságától függően, a lombvesztés számos ökológiai, gazdasági és társadalmi következménnyel járhat, melyek akár hosszútávú változásokat indíthatnak el az erdei ökoszisztéma és az emberi társadalom működésében egyaránt.

A lombfogyasztó rovarok a levelek részleges vagy teljes elfogyasztása révén jelentős hatást gyakorolnak a gazdanövényre, befolyásolva annak növekedését, kondícióját, reprodukcióját, sőt esetenként a túlélését is (RIESKE és DILLAWAY 2008). A gyapjaslepke által okozott ismétlődő lombvesztés például 50%-al is visszavetheti a tölgyek átmérőnövekedését, míg a fák csúcsajtásaiban, csúcsrügyeiben élő rovarok a magassági növekedést gátolják, csökkentve ezzel a megtámadott faegyedek kompetíciós képességét (TÓTH 2014). A lombvesztés mindemellett jelentős hatást gyakorolhat a fák fekunditására is. Kocsányos tölgyön végzett kutatások szerint egy kismértékű (8-12%-os) lombvesztés is jelentősen, akár 60-80%-al csökkentheti a makktermést (CRAWLEY 1985). Mindezen hatások eredménye a fák egészségi állapotának leromlása, amely rossz termőhelyi viszonyok mellett fapusztuláshoz vezethet. A domináns vagy elegyfajok kiterjedt pusztulása súlyos zavarást jelent az erdei ökoszisztémának, mely hosszú távon az elegyarány eltolódásához vezethet. Az elegyarány eltolódása pedig az ökoszisztéma folyamataiban indíthat változásokat (JEPSEN et al. 2013). A fapusztulás például együtt jár a legfontosabb tápanyagok eltűnésével, amely a trofikus struktúra megváltozását eredményezheti. A makktermés és egyéb termések számos madár és emlős számára jelentenek fontos élelemforrást; a fák fekunditásának csökkenése így számos faj populációinak visszaszorulásához vezethet (LIEBHOLD és ELKINTON 2003). Ezen felül a fák méretének, valamint ezáltal az erdő szerkezetének változása szintén kedvezőtlen hatást gyakorolhat az erdőhöz, különösen a nagyméretű fákhöz kötődő madarakra (CASTELLO et al. 1995). A rovarfogyasztó populációk (elsősorban madarak) csökkenése felerősítheti a lombfogyasztó rovarok okozta biotikus károkat, pozitív visszacsatolású interakciókat eredményezve. A közösségszerkezetben lejátszódó változások pedig tájszerkezeti változásokat idézhetnek elő, amely az ökoszisztéma drasztikus átalakulásához vezethet. Emellett az ismétlődő defoliáció további következménye a fák genetikai diverzitásának csökkenése, melynek hosszútávú evolúciós hatásai lehetnek, mint például a csökkent képesség a környezeti változásokra való gyors alkalmazkodásra (TÓTH 2014). A rovarok ellen alkalmazott peszticidek, fungicidek szintén rendkívül sok negatív környezeti hatással rendelkeznek. Több rovarölő és gombaölő szerről ismert, hogy számos élőlénycsoportra negatív hatást gyakorol (CARSON 1962). Mindemellett a mesterséges szerek jelentősen befolyásolják a talajok

tápanyagegyensúlyát, és ezáltal a talajközösségeket (TURBÉ et al. 2010), amely további negatív változásokat idéz elő az erdei ökoszisztéma folyamataiban.

A fent említett széleskörű ökológiai hatásokon túl a defoliáció súlyos gazdasági következményekkel járhat, különösen a faanyagtermelés céljából kezelt erdők esetében. A faanyagcsökkenés okozta gazdasági kiesés ráadásul exponenciálisan növekszik a defoliáció mértékével (REIS et al. 2012) és elérheti akár a 310 \$-t egy ha-ra és egy évre vonatkoztatva (LYYTIKAINEN-SAARENMAA és TOMPPPO 2002). A faanyag kieséséhez ugyanakkor hozzáadódnak még a nem faanyag jellegű nyersanyagok (pl. vad, termések, magvak, vadgyümölcsök, gyógynövények) kiesései, valamint a védekezés költségei. Ez utóbbit is beleszámolva egyes becslések 4100 EUR/ha/év gazdasági kiesést említenek rovargradáció esetén (RIERA et al. 2012).

A faanyagon túl az erdők számos rekreációs lehetőséget nyújtanak, amit gyakran fenyegetnek rovargradációk. Nyugat-Európában a 90-es években nagyjából 1 billió turista látogatta az erdőket (COFORD 2009). A biotikus károk ugyanakkor jelentős hatással vannak az erdő esztétikai értékeire, csökkentve annak rekreációs értékét. Mindez további gazdasági kiesést jelent, elsősorban a rekreációs céllal fenntartott erdőterületeken. A rovargradációk továbbá számottevő egészségügyi kockázatot is jelenthetnek. A gypjaslepke és számos bűcsújárólepke hernyója például erősen allergén szőrökkel rendelkezik, amely gyakran súlyos irritációkat okoz. A gypjaslepke 1996–97-es gradációja idején például Bulgáriában le kellett zárni a turisták által gyakran látogatott erdőterületeket (BIO INTELLIGENCE SERVICE 2011).

### *2.3. A madarak szerepe az erdei ökoszisztéma működésében*

A fent említetteknek megfelelően az erdőt érő rovarkárok széleskörű ökológiai változásokat idézhetnek elő az erdei ökoszisztéma működésében, melynek súlyos gazdasági és társadalmi vonzatai lehetnek. A klímaváltozással összefüggésben kirajzolódó negatív trendek pedig a kockázatok további növekedését vetítik előre (CSÓKA 1997). Mindehhez társul a vágásos üzem mód által kialakított homogén erdőszerkezet kártevőkkel szembeni csökkent ellenálló-képessége. Az erdőkárok növekvő tendenciája tehát legtöbb esetben a klímaváltozás és az uralkodó erdőgazdálkodási módok együttes hatásának következménye (CSÓKA 2009, KLAPWIJK et al. 2013). A súlyos ökológiai és gazdasági károk elkerülésének leghatékonyabb és hosszú távon is leginkább járható útja az erdők immunrendszerének, önszabályozó- és ellenálló-képességének növelése (CSÓKA 2009).

Az ökoszisztémák kártevőkkel szembeni ellenálló-képességének, önszabályozó folyamatainak legfontosabb összetevői a kártevők természetes ellenségei. A kártevők fogyasztása révén a természetes ellenségek – ragadozó és parazita szervezetek – csökkentik a

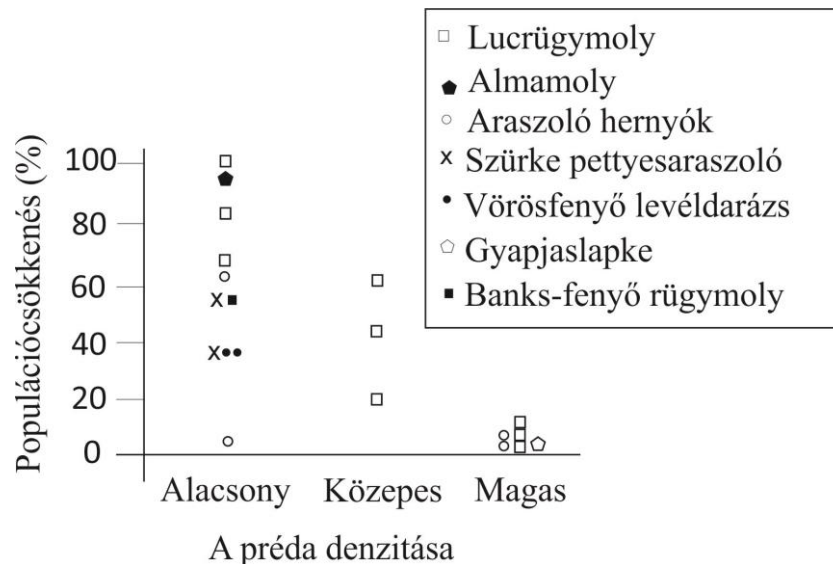
kártevők populációinak méretét, ezáltal hatást gyakorolnak azok gazdanövényeire is, növelve annak növekedését, reprodukciós sikerét és túlélési esélyét (SANZ 2001, MANTYLA et al. 2008a). Végső soron tehát a természetes ellenségek jelentősen hozzájárulhatnak a kártevők által okozott gazdasági károk mérsékléséhez (TAKEKAWA és GARTON 1984, MOLS és VISSER 2007). A természetes ellenségek általi kártevő-szabályozás tehát egyike azon ökoszisztéma-szolgáltatásoknak, melyek az ökoszisztémák fenntartásában, folyamatainak szabályozásában betöltött szerepük mellett egyértelmű gazdasági jelentőséggel bírnak.

A mérsékelt övi lombhullató erdők legjelentősebb, évről-évre legnagyobb károkat okozó kártevői a Lepidoptera fajok lombfogyasztó hernyói (ICP FOREST 2011), melyek legfontosabb természetes ellenségei a rovarvő énekesmadarak (SEKERCIOGLU 2006). Potenciális táplálékforrásaik között a hernyók kiemelt jelentőséggel bírnak magas fehérje- és tápanyagtartalmuk, valamint nagy tömegben való jelenlétük miatt (HOLMES 1990). Közép-európai tölgyesekben végzett vizsgálatok alapján a cinegék étrendjében a hernyók aránya rendszeresen meghaladja az 50%-ot, míg a csuszka (*Sitta europaea*) esetében a 97%-ot is elérheti (KRISTIN és PATOCKA 1997). A fiókák étrendjében a hernyók aránya még jelentősebb lehet. SEKI és TAKANO (1998) vizsgálatai szerint akár kizárólagos táplálékforrásként is szerepelhetnek, arányuk a teljes étrend 90 %-át rendszeresen meghaladja. Egy fészekalj felneveléséhez tehát jelentős mennyiségű hernyót kell zsákmányolni. Egyes megfigyelések például egy széncinege pár esetében napi 360 etetést dokumentáltak (GYURKÓ et al. 1966). Mivel fiókaetetés során a cinegék egyszerre átlagosan 2-3 tételt visznek a fészekhez, a fiókákkal naponta megetetett hernyók száma 1000 körül lehet. A fészekalj felnevelése általában 2–3 hetet vesz igénybe, vagyis ez idő alatt egyetlen széncinege pár 15–20 ezer hernyót zsákmányolhat (GYURKÓ et al. 1966). Ez a hernyómennyiség a széncinege 0,3 ha-os területében közepes/erős lombvesztést okozhat (CSÓKA 2009). Ráadásul a leggyakoribb zsákmányaik épp a tömegszaporodásra hajlamos, jelentős károkat okozó araszoló- és bagolylepke fajok hernyói közül kerülnek ki. A cinkék preferált táplálékai például a kis téliaraszoló (*Operophtera brumata*), a nagy téliaraszoló (*Erannis defoliaria*) a tölgyilonca (*Tortrix viridana*) és a sárgás lombbagoly (*Cosmia trapeziana*) hernyói (KRISTIN és PATOCKA 1997). A harkályok étrendjében továbbá még a kisebb rovarvő énekesmadarak által kevésbé kedvelt gyapjaslepke hernyói is nagy arányban megtalálhatók (CSÓKA 2009).

A hernyók ily mértékű zsákmányolása révén a rovarvő énekesmadarak jelentős hatást gyakorolhatnak a hernyópulációk méretére. Eddigi kutatások eredményei szerint a madarak hernyófogyasztása 20–70%-os populációcsökkenést idézhet elő (HOLMES 1990, SCHWENK et al. 2010, BRIDGELAND et al. 2010), és ezáltal jelentősen csökkentheti a rágáskár mértékét. A hernyók által okozott kár csökkenése pedig a fák kondíciójának, növekedési ütemének,

reprodukciós képességének növekedéséhez vezet (SIMONETTI et al. 2007, GIFFARD et al. 2012). A madarak hernyófogyasztása tehát a hernyópopulációkra gyakorolt hatásán keresztül a hernyók gazdanövényeit is befolyásolhatja, így kedvező hatást gyakorolhat az erdő egészségi állapotára. A madarak erdővédelmi jelentőségét jól példázzák az odútelepekkel végzett kísérletek. A madarak mesterségesen megnövelt egyedszáma nem csupán a hernyók denzitásának csökkenését vonja maga után az odútelepek környezetében, hanem együtt jár a rágott levelek arányának, illetve a rágott felület méretének csökkenésével is (SANZ 2001). A madarak kizárása ezzel szemben a hernyók egyedszámának és ezzel együtt a rágáskárnak a növekedését eredményezte számos kizárásos kísérletben (pl. SCHWENK et al. 2010, STRONG et al. 2000). A rovarévó énekesmadarak magas egyedszámának fenntartása tehát kulcsfontosságú az erdei ökoszisztémák egészséges működésének megőrzésében. A madarak hernyópopulációra gyakorolt hatása azonban nem csupán a madarak egyedszámától függ, hanem a hernyópopuláció kiindulási mérete is befolyásolja (SEKERCIOGLU 2006). HOLMES (1990) egy áttekintő tanulmányában kimutatta, hogy a rovarévó énekesmadarak hernyópredációja alacsony hernyódenzitásnál 40–70%-os populációcsökkenést eredményez, közepes denzitásnál 20–60%-os csökkenés várható, míg magas denzitás esetén mindössze 0–10%-os csökkenés tapasztalható (4. ábra). A leghatékonyabb kontroll magas madárdenzitás és alacsony vagy közepes hernyódenzitás esetén várható. A madarak általi kártevő-szabályozás hatékonyságát tehát elsősorban a madarak és a hernyók egyedszám-viszonyai határozzák meg. A rovarévó énekesmadarak és a lombfogyasztó rovarok egy adott élőhelyen való elterjedését, denzitását és diverzitását azonban az élőhely lokális jellemzői, valamint a tágabb táji környezet tulajdonságai egyaránt befolyásolják (MOSKÁT és WALICZKY 1992, BOULINIER et al. 2001, SAMALENS és ROSSI 2011). Így a madarak általi kártevő-szabályozás hatékonyságának vizsgálatához, működési mechanizmusának jobb megértéséhez elengedhetetlen a lokális és táji hatások figyelembevétele.





**4. ábra.** A rovarévó énekesmadarak általi predáció hernyópopulációra gyakorolt hatása a hernyódenzitás függvényében hét különböző kártevő esetén (Forrás: HOLMES 1990).

#### 2.4. A lokális és táji tényezők kártevő-szabályozást befolyásoló hatása

Az erdei ökoszisztémák lokális tulajdonságai és tágabb táji környezete a fent említetteknek megfelelően jelentősen befolyásolhatja a madarak általi kártevő-szabályozás hatékonyságát a madarak és prédáik populációira gyakorolt hatása által. A madarak és hernyók populációit befolyásoló lokális tényezők közé tartoznak az erdő kompozicionális és szerkezeti tulajdonságai, valamint mikroklimatikus viszonyai (VAN DONGEN és SCOTT 2002, HEWSON et al. 2011). Az erdőterületek jelentős fragmentáltsága következtében azonban a tágabb táji környezetnek is meghatározó szerepe van mind a hernyók mind a madarak tekintetében. Az erdőfolt mérete, a szegélyek jelenléte, az erdőfoltot körülvevő mátrix tulajdonságai mind fontos tényezők, melyek jelentős hatást gyakorolhatnak a madarak és hernyók elterjedésére, faj- és egyedszámaira és ezáltal a hernyók általi defoliáció mértékére (BOULINIER et al. 2001, WESOLOWSKI és ROWINSKI 2006). A következőkben ezen lokális és táji tényezők potenciális hatásait foglalom össze az eddigi kutatások eredményeinek áttekintésével.

##### 2.4.1. Fafaj-kompozíció és állományszerkezet

Az erdei ökoszisztémák kompozicionális és szerkezeti tulajdonságai fontos szerepet játszanak a kártevő-szabályozás hatékonyságában, azáltal, hogy meghatározzák a mikroélőhelyek számát (a herbivoroknak és természetes ellenségeiknek is), hatást gyakorolnak a mikroklimára, valamint befolyásolják az egyes fák fiziológiai állapotát és ezzel együtt a kártevőkkel szembeni fogékonyságát (JACTEL et al. 2009). Az erdő florisztikai, kompozicionális jellemzői közé tartozik például a fafaj-összetétel és az elegyesség. E tulajdonságok leginkább a fitofág rovarok

elterjedését, populációik méretét és dinamikáját, valamint ezen keresztül a defoliáció mértékét befolyásolják (CSÓKA 2009). A specialista, monofág rovarok esetében kiemelt jelentőséggel bír a táplálékul szolgáló gazdafaj elterjedése. Ugyanakkor a polifág, tápnövények széles skáláján táplálkozó lombfogyasztó rovarok esetében is megfigyelhető, hogy tömegszaporodásaik azokról az élőhelyekről indulnak, amelyeket a leginkább kedvelt tápnövényeik dominanciája jellemzi. Az ezüstös ősziaraszoló (*Epirrita autumnata*) nagy területeket érintő tömegszaporodásai például rendszeresen Észak-Európa nyír által dominált erdeiből indulnak ki (BABST et al. 2010), az apácalepke a luc- és erdeifenyő által uralt területeken okoz rendszeresen tarrágásokat (VANHANEN et al. 2007), a gyapjaslepke nagy területekre kiterjedő gradációi pedig rendszeresen a csertölgy uralta állományokból indulnak ki (CSÓKA és HIRKA 2009). A gazdafaj elterjedése mellett a fafaj-összetétel szerepe is kiemelendő. Széles körben feltételezett, hogy az elegyes állományok kevésbé veszélyeztetettek a rovarkártevőkkel szemben az elegyfajok ún. „hígító hatása” (dilution effect) miatt (JACTEL et al. 2009). Vagyis az elegyes erdőben a növényevő rovarok nehezebben találhatnak rá optimális tápnövényükre, mint elegyetlen állományokban. Ez különösen igaz a monofág defoliátorok esetén. Számos tanulmány igazolta, hogy az elegyesség jelentősen tudja csökkenteni pl. a fenyőrontó darázs (*Neodiprion sertifer*) által okozott károk mértékét (KAITANIEMI et al. 2007). Emellett egyes polifág defoliátorok, mint például a gyapjaslepke esetében is megfigyelték, hogy az általa okozott defoliáció mértéke jelentősen lecsökken az elegyes állományokban (5. ábra). A fitofág rovarokra gyakorolt hatása mellett az elegyesség a természetes ellenségek, így a rovarevő énekesmadarak populációit is befolyásolhatja. Az elegyes állományokban rendelkezésre álló változatosabb, éven belül és évek között is kiegyenlített táplálékkínálat lehetővé teszi a madarak számára, hogy populációik mérete ne csökkenjen akkor sem, ha a fő táplálékukat jelentő hernyók alacsony egyedszámmal vannak jelen (CSÓKA 2009). Az elegyfajokon túl hasonló szerep jut a cserjeszintnek, valamint a holt faanyagoknak is, melyek számos fitofág, xilofág vagy ragadozó rovarnak nyújtanak kizárólagos élőhelyet (KOVÁCS és CSÓKA 2014), biztosítva a bőséges és kiegyenlített táplálékforrást a rovarevő madarak számára. A holtfa, valamint az odvas fák nem csupán táplálkozó, hanem fontos költőhelyül szolgálnak a legtöbb énekesmadár számára (ÓNODI és WINKLER 2014). Az erdőben jelenlévő holtfa mennyiségi és minőségi jellemzői, valamint térbeli eloszlása tehát rendkívül nagy jelentőséggel bírnak a madarak általi kártevő-szabályozás szempontjából (MAG és ÓDOR 2015). A legtöbb odúlakó énekesmadár a fészkelési időszakban az odú körüli meghatározott territóriumon belül keresi táplálékát, így az odvas fák térbeli eloszlása egyben azt is meghatározza, hogy az erdő mekkora területén érvényesül a madarak hernyópopulációt szabályozó hatása (CSÓKA 2009). A rovarevő énekesmadarak számára fontos szerkezeti elemek (cserjeszint, holtfa, elegyfajok) jelenléte és térbeli eloszlása tehát kulcsfontosságú egy hatékony

kártevő-szabályozás fenntartásához. A szerkezetileg homogén, elegyetlen erdőterületeken a rovarevő énekesmadarak rendszerint kevésbé találják meg életfeltételeiket, miközben a homogén erdők optimális feltételeket biztosítanak a rovarkártevőknek (SEKERCIOGLU 2010, VAN DONGEN és SCOTT 2002). A homogenitás tehát az erdő rovarkárokra szembeni ellenálló-képességét és a szabályozó mechanizmusok hatékonyságát egyaránt csökkentheti, ezzel szemben a heterogenitás mindkettőt növelheti.



**5. ábra.** Gyapjaslepke általi defoliáció 2006 júniusában Doba község határában. A bal oldalon látható elegyetlen kocsányos tölgyes 60-70%-os lombvesztést szenvedett, míg a jobb oldali kőris-szil-hárs elegyes tölgyesben a defoliáció mértéke nem haladta meg a 20%-ot (Forrás: CSÓKA 2009).

#### 2.4.2. Élőhelyfragmentáció és szegélyhatás

Az erdei élőhelyek múltbéli és jelenlegi pusztítása a korábbi egybefüggő erdőterületek feldarabolódásához vezetett, melynek következtében az erdőfoltok szétszórt hálózata maradt fenn az őket körülvevő mátrixba ágyazva (SAUNDERS et al. 1991, FAHRIG 2003). Az erdőfoltok mérete, az erdőszegélyek, a szomszédos élőhelyek tulajdonságai, valamint az erdőfoltok közötti összeköttetés mind fontos tényezők, melyek alapvetően befolyásolják az erdei élőlények közösség szerkezetét, és ezáltal hatást gyakorolnak az ökológiai folyamatokra és a fajok közötti kapcsolatokra (MURCIA 1995, EWERS és DIDHAM 2007).

A madarakat és az általuk nyújtott kártevő-szabályozást tekintve a fragmentáció fent említett komponensei közül kiemelendő az erdőszegélyek hatása (ŠÁLEK et al. 2010). Szegélyhatás alatt értjük mindazon abiotikus és biotikus változásokat, melyek két szomszédos élőhely találkozásánál jelennek meg (MURCIA 1995). Az erdőszegélyeket általában dús, gazdag

vegetáció jellemezi, amely kiváló búvó- és fészkelőhelyül szolgál a madarak számára (SAARIKIVI és HERCZEG 2014). Mindemellett a szegélyek dús növényzete a lombfogyasztó rovarok számára is bőséges táplálékul szolgál, ezáltal növelve azok egyedszámát (BARBER és MARQUIS 2011). A lombfogyasztó rovarok magas denzitása pedig tovább vonzza a rovarévó énekesmadarakat (MCCOLLIN 1998). A rovarok és a madarak denzitásának szegélyekben tapasztalható növekedése gyakran vonja maga után a közöttük lévő táplálkozási kapcsolatok intenzitásának növekedését (GONZÁLEZ-GÓMEZ et al. 2006, BARBARO et al. 2014). Ugyanakkor az erdőszegélyek a fent említett pozitív hatások mellett számos negatív hatást gyakorolhatnak a rovarévó énekesmadarakra. A szegélyekben például gyakran tapasztalható a fészkelőpredáció kockázatának növekedése, amely a fészkelési siker csökkenésén keresztül negatívan befolyásolja a madarak populációit (BATÁRY és BÁLDI 2004). A negatív hatások eredménye a madarak egyedszámának csökkenése a szegélyekben a zárt erdőterületekhez képest (KARANTH et al. 2006). A madarak egyedszámának csökkenése pedig alacsonyabb predációs rátához vezet, vagyis a hernyók mintegy „kiszabadulnak” a predációs nyomás alól. Mindez a gradációk gyakoribbá válásához és súlyosabb kártételekhez vezethet (TERBORGH et al. 2001). A szegélyek madarakra és az általuk nyújtott kártevő-szabályozásra gyakorolt hatása tehát messze nem egyértelmű, és mindmáig vita tárgyát képezi. Tovább bonyolítja a helyzetet a szegélyhatások élőhely- és kontextusfüggése (RIES és SISK 2004). Az erdőfolt mérete, a foltok közötti diszperzió, valamint a szomszédos élőhely tulajdonságai mind módosíthatják a szegélyek madarakra és hernyókra gyakorolt hatását. Az erdőfolt méretének csökkenése például egyértelműen negatívan befolyásolja az erdőhöz kötődő madarak diverzitását és denzitását (SEKERCIOGLU et al. 2002), miközben növeli az erdőfoltok rovargradációkkal szembeni fogékonyságát (COCCO et al. 2010). A gradációkkal szembeni fogékonyság növekedését viszont ellensúlyozhatja az élőhelyfragmentáció generalista lombfogyasztó rovarok elterjedését korlátozó szerepe (JACTEL et al. 2009). WESOŁOWSKI és ROWINSKI (2006) kis téliaraszolóra koncentráló kutatásaikban például a diszperziós képesség jelentős csökkenését mutatták ki a fragmentáció mértékének növekedésével. Hasonló megfigyelések történtek más lombfogyasztó fajok, mint például a gyapjaslepke esetében is (VANDERMEER et al. 2001).

Az erdőfragmentáció tehát számos komponense (szegélyhatás, foltméret, foltok közötti diszperzió) által gyakorol hatást mind a madarakra, mind a rovarokra, ráadásul e hatások gyakran ellentétesek. Továbbá a táji hatások szerepét gyakran a lokális tényezők is befolyásolják. Például egy erdőfolt mérete mellett a lokális szerkezeti tulajdonságai is meghatározzák, hogy mennyire vonzó a rovarévó énekesmadarak számára (LAIOLO 2002). Ahhoz tehát, hogy a kártevő-szabályozás mechanizmusát minél teljesebben megértsük, a lokális és táji hatások együttes vizsgálatára van szükség.

## 2.6. *Hiányterületek az eddigi kutatások tükrében*

A rovarévó énekesmadarak, a lombfogyasztó hernyók és a táplálékukat jelentő fák levélzete egy összetett tritrofikus kapcsolatrendszer alkot, melyet számos külső lokális és táji hatás befolyásolhat. A külső tényezők a rendszer minden elemére hatást gyakorolhatnak, befolyásolva annak működését. Az egyes lokális és táji tényezők madarakra, valamint lombfogyasztó hernyókra gyakorolt hatását az elmúlt évtizedekben számos tanulmány vizsgálta (ROSENWALD et al. 2011, VAN DONGEN és SCOTT 2002). Hasonlóan sok ismerettel rendelkezünk a rovarok térbeli és időbeli dinamikájáról (CSÓKA 1998, SUMMERVILLE és CRIST 2003), a gazdanövényhez kötődő viszonyáról (BABST et al. 2010), valamint az általuk okozott kártétel mértékéről és az erdő kártevőkkel szembeni fogékonyságának összetevőiről (CSÓKA 2009, WESOLOWSKI és ROWINSKI 2006). Kevés azonban a szintetizáló kutatás, amely a madarak-hernyók-növények közötti kapcsolatrendszer komplex módon vizsgálja, figyelembe véve mind a madarak mind a hernyók faj- és egyedszámviszonyait, a közöttük formálódó táplálkozási kapcsolatok intenzitását, a hernyók által okozott kártétel mértékét, valamint a lokális és táji hatások befolyásoló szerepét. Az erdők kártevőkkel szembeni ellenálló-képességének növeléséhez, egy fenntartható, természetes folyamatokra alapozó erdőgazdálkodás megteremtéséhez viszont elengedhetetlen az erdő természetes szabályozó mechanizmusainak, mint például a madarak általi kártevő-szabályozás működésének minél teljesebb megértése. Ehhez viszont elengedhetetlen az átfogó, rendszer minden elemére kiterjedő kísérletes vizsgálatok kivitelezése. Ezt felismerve az elmúlt évtizedben ugrásszerűen megnövekedett a madarak hernyópredációját közvetlenül vizsgáló kísérletes tanulmányok száma. Az álpréda használata a predációs ráta mérésére világszerte elterjedt módszerré vált (pl. HOWE et al. 2009). Ennek ellenére a vizsgálatok túlnyomó többsége trópusi ökoszisztémákból és a déli féltekéről (pl. GONZÁLEZ-GÓMEZ et al. 2006, BARBARO et al. 2014), illetve a tajga–tundra övből (pl. MANTYLA et al. 2008a, JEPSEN et al. 2013, MUIRURI et al. 2016) származik. E régiókban ugyanakkor a lombfogyasztó rovarok általi kártétel korántsem jelent akkora problémát, mint a mérsékelt övi lombhullató erdőkben, ahonnan ezidáig rendkívül kevés átfogó, kísérletes eredménnyel rendelkezünk (BERECZKI et al. 2014, BERECZKI et al. 2015). Ráadásul az eddigi eredmények ellentmondásosak, különösen az élőhelyfragmentáció kártevő-szabályozásra gyakorolt hatását tekintve. Egyes tanulmányok a predációs ráta növekedéséről számolnak be a fragmentált tájban (GONZÁLEZ-GÓMEZ et al. 2006), míg mások a madarak eltűnését, a hernyók predációs nyomás alól való „kiszabadulását” jelzik (TERBORGH et al. 2001). Tehát bőven akad még megválaszolendő kérdés a madarak által nyújtott kártevő-szabályozás hatékonyságát, működését illetően. E kérdések megválaszolása jelentősen hozzájárulhat az erdő

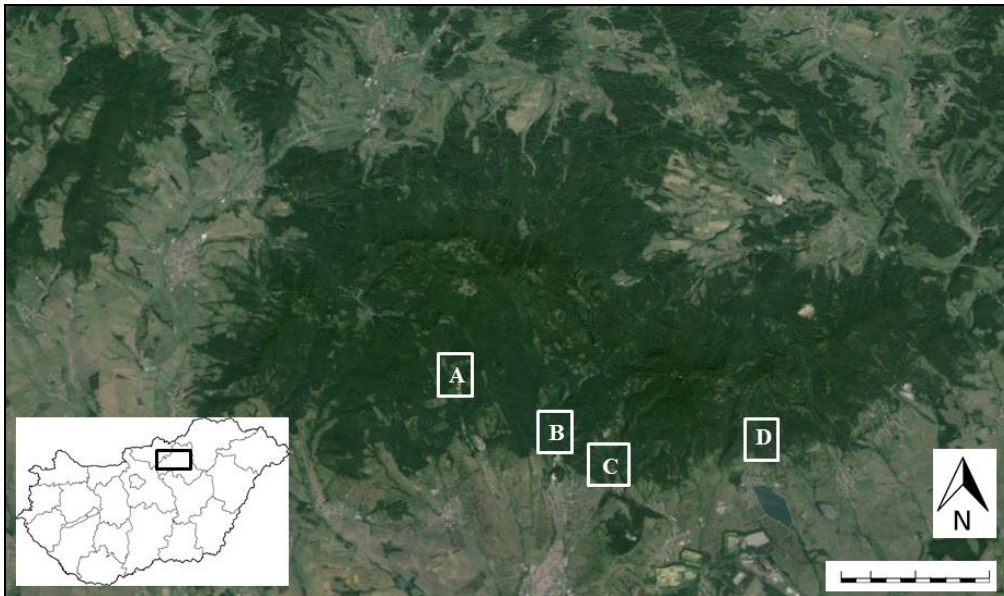
ellenálló-képességnek, egészségi állapotának növeléséhez, amely a klímaváltozás rovarokra gyakorolt pozitív hatásait figyelembe véve egyre égetőbbé válik.

### 3. ANYAG ÉS MÓDSZER

*3.1. 1. vizsgálat: Az erdőheterogenitás és az erdőszerkezet hatása a rovarevő énekesmadarakra, a madarak hernyófogyasztására és a hernyók okozta rágáskárra.*

#### 3.1.1. Vizsgálati területek, mintavételi elrendezés

Mintavételi területeink a Bükki Nemzeti Park Mátrai Tájvédelmi Körzetének részét képező Déli-Mátra területén Gyöngyösoroszi, Gyöngyössolymos, Mátrafüred és Markaz települések határában helyezkedtek el (47°50'19.33"N, 19°57'49.13"E; 6. ábra), 400–500 m tengerszint feletti magasságon. A Déli-Mátra domborzatát hosszú, lankás déli kitettséggű lejtők határozzák meg, melyeket szűk déli-délkeleti futású völgyek tagolnak. A kistáj nyugati részének (Gyöngyösoroszi, Gyöngyössolymos) jellemző kőzete az andezit és az andezittufa, míg keleten (Markaz) a dácit és a riolittufa uralkodik. A terület éghajlatát a változatos domborzat következtében kialakuló mozaikszerű mikroklíma jellemzi. Az évi átlagos középhőmérséklet 9 °C, az évi átlagos csapadékösszeg pedig 600 mm (DÖVÉNYI 2010). A földtani és domborzati viszonyoknak, valamint a növénytakarónak köszönhetően a területen az erdőtalajok uralkodnak. Leggyakoribb talajtípus a Ramann-féle barna erdőtalaj (DÖVÉNYI 2010). A Déli-Mátra potenciális vegetációja a tatárjuharos-lösztölgyes, valamint a cseres és elegyes molyhos tölgyesek gyepekkel tagolt komplexe (BÖLÖNI et al. 2007). A szőlőtermesztés ezt megszüntette, s a déli perem képét jelentősen átformálta. Jelenlegi fás növényzetét főként a száraz, melegkedvelő fajokban bővelkedő cseres-kocsánytalan tölgyes és molyhos tölgyes bokorerdő adja, melyet az északi peremen felvált a gyertyános-kocsánytalan tölgyes. Bár a kistáj jelenleg elsősorban borvidékeiről és bányászatáról híres, az északi területeinek jelentős részét kiterjedt erdőségek alkotják, melyek a középkor óta rengeteg igényt elégítenek ki. Az erdőkre a vágásos üzemmód jellemző (VARGA 2009), ahol a vágásforduló időtartama 100–120 év, a regenerációs periódus 5–15 év; a tisztítást jellemzően a fiatal állományokban, a gyérítést pedig a középkorú állományokban végzik. A vágásos üzemmód jellemzően egykorú, néhány fafajból álló homogén állományszerkezetet eredményez hiányzó, vagy gyér cserjeszinttel (VARGA 2009). Jellemző továbbá az idős fák, valamint a nagyméretű álló és fekvő holtfa ritka előfordulása. Az állomány szerkezeti tulajdonságai ugyanakkor jelentősen függenek az erdőkezelés intenzitásától, valamint az állomány korától. Tehát vágásos üzemmód esetén is jelentős szerkezeti különbségek alakulhatnak ki az állományok között a beavatkozások gyakoriságának és erélyének mértékétől függően.



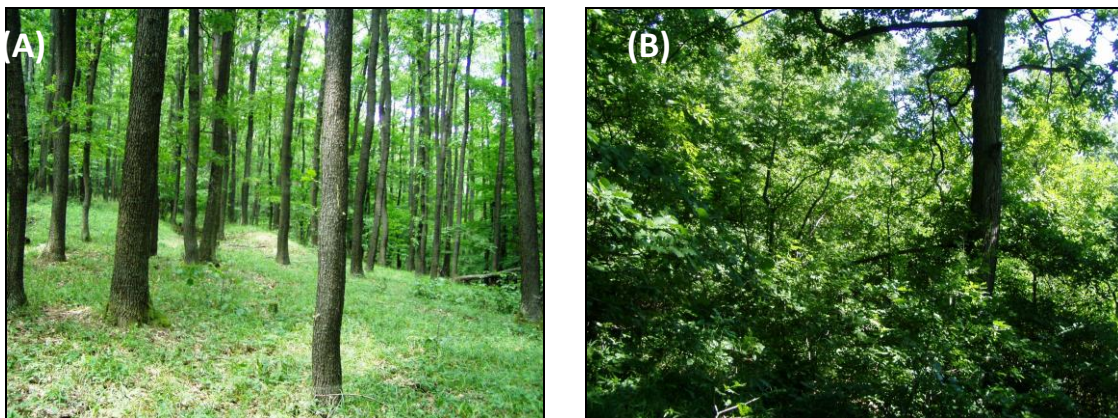
**6. ábra.** A mintavételi területek elhelyezkedése a Mátrában. A: Gyöngyösoroszi - Károlytáró ( $47^{\circ}52'11,74''\text{N}$ ;  $19^{\circ}59'1,58''\text{E}$ ), B: Gyöngyössolymos - Lajosháza ( $47^{\circ}51'7,75''\text{N}$ ;  $19^{\circ}55'52,06''\text{E}$ ), C: Mátrafüred ( $47^{\circ}49'58,40''\text{N}$ ;  $19^{\circ}58'22,86''\text{E}$ ), D: Markaz ( $47^{\circ}50'39,54''\text{N}$ ;  $20^{\circ}3'13,75''\text{E}$ ).

Mintavételünk adott kritériumok alapján kiválasztott mintavételi fákhöz kötődött. A mintavételi fák kiválasztása rétegzett random mintavétellel történt, melynek első lépéseként az Állami Erdészeti Szolgálat (ÁESZ 2002) erdészeti adatbázisából szisztematikusan leválogattuk a mintaterület 80 évnél idősebb cseres-tölgyes állományait kizárva az északi és a meredek ( $> 25^{\circ}$ ) lejtőket, valamint a felszíni víz által befolyásolt területeket. A kiválasztott erdőrészeket terepi bejárás és az erdészeti adatbázis adatai alapján homogén és heterogén kategóriába soroltuk. A homogén és heterogén állományok elkülönítése kvalitatív döntésen alapult, amely során a faállomány-szerkezetet és a cserjeszint jellemzőit vettük figyelembe. Homogénnek tekintettük az egykorú, néhány fafajból álló, gyér cserjeszinttel rendelkező állományokat. Ezzel szemben a heterogén erdőállományokat mozaikos szerkezet, vegyes koreloszlás, gazdag cserjeszint és a holt faanyag különböző formáinak jelenléte jellemezte. A két állománytípus elkülönülését a későbbiekben statisztikailag is vizsgáltuk (lásd. 33. oldal). A szisztematikusan kijelölt homogén és heterogén állományokat párba állítottuk oly módon, hogy a területileg egymás mellett elhelyezkedő, eltérő típusba besorolt állományok egy párt képezzenek. A párokon belül terepi bejárás alapján kiválasztottunk egy-egy mintavételi fát. Ily módon a mintavételi fák is párt alkottak; a pár egyik tagja homogén, a másik heterogén állományban helyezkedett el (7. ábra). A fapárok képzésekor külön figyelmet fordítottunk arra, hogy a vizsgált biológiai változók fapáron belüli különbségei csak az erdőszerkezet eltéréseiből adódjanak. Ennek érdekében az alábbi kritériumokat határoztuk meg:



- 1) A párokon belül az állomány kora, átlagos magassága és a környezeti tényezők (kitettség, lejtőszög, talajtípus) megegyezzenek;
- 2) Az erdőszerkezet markáns különbséget mutasson a pár heterogén és homogén állományban lévő tagja között;
- 3) A fapárok tagjai körül min. 50 m sugarú körön belül az állomány egységes képet mutasson;
- 4) A kiválasztott mintafák mindegyike kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) legyen, a párokon belül a mintafa fiziognómiai tulajdonságai ne térjenek el jelentősen;
- 5) A párok két tagja közötti távolság minimum 100, maximum 500 m legyen, míg a párok közötti távolság 500–2000 m között változzon;
- 6) A fapárok erdőbelsőben helyezkedjenek el, távol az erdőszegélytől.

A fenti kritériumok alapján összesen 20 fapárt, vagyis 40 fát jelöltünk ki. A kijelölt mintafákon történt a predációs ráta mérése, valamint mintafáink jelentették a madárszámlálás és a vegetációs felmérés középpontját. A fapárok térben függetlenül jelentek meg; a térbeli autokorrelációt Moran I correlogram és szemivariogram használatával teszteltük. Autokorrelációt nem tapasztaltunk (M.6. melléklet).



**7. ábra.** Egy fapár (A) homogén és (B) heterogén tagja. A kijelölt mintafák mindegyike kocsánytalan tölgy.

### 3.1.2. Adatgyűjtés

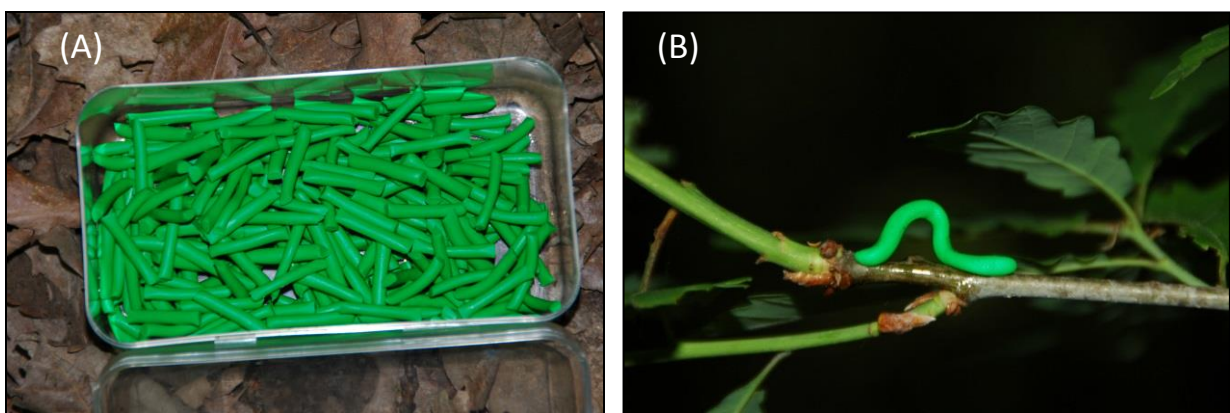
Az adatgyűjtés 2011 vegetációs periódusában zajlott és magába foglalta az erdőszerkezet kvantitatív felmérését, a predációs ráta kísérletes mérését, a rovarrevő énekesmadarak abundanciájának felvételezését, a lombfogyasztó hernyók mintavételét, valamint a hernyók általi rágáskár becslését.

A kvantitatív erdőszerkezeti felmérés során a fafaj-összetételt, valamint a faállomány-szerkezet és a cserjeszint jellemzőit mértük fel. A fafaj-összetétel és a faállomány-szerkezet

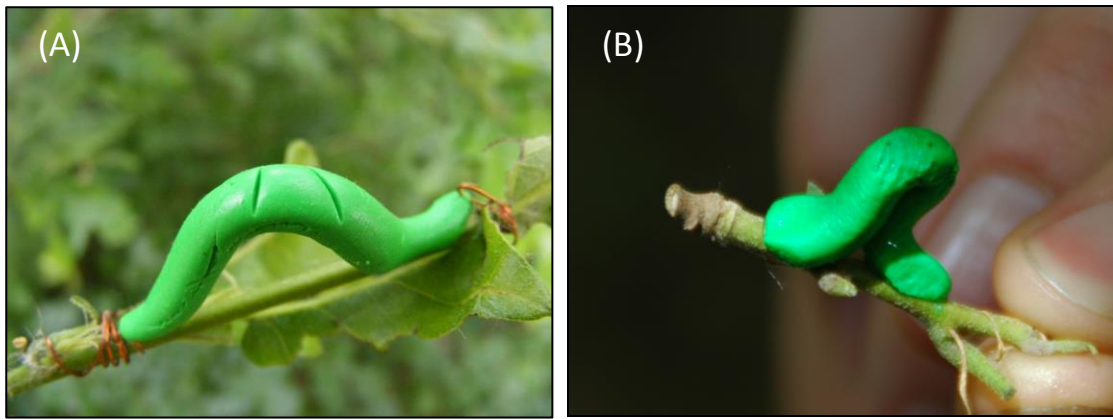
felmérése során mintaegységnek a mintavételre kiválasztott faegyedek körüli 15 m sugarú kört tekintettük, melynek területe 0,07 ha. A mintába azok a mintakörön belül található faegyedek kerültek, melyek mellmagassági átmérője meghaladta az 5 cm-t. A mintába kerülő fák törzsenkénti felmérése során a következő adatok kerültek feljegyzésre: faj, mellmagassági átmérő (DBH), odúk száma és egészségi állapot. Az utóbbit egy négyfokozatú ordinális skálán adtuk meg (1: ép, egészséges; 2: korona sérült, beteg; 3: törzs-, tőrsérült, beteg, 4: holtfa; HORVÁTH 2012). A törzsenkénti felmérés mellett az állomány záródását és a holtfa-mennyiségét is felmértük. A záródás méréséhez konvex szférikus denziométert használtunk (LEMMON 1956), amellyel a mintafáktól 7 m távolságra a négy égtáj irányában 4 mérést végeztünk. A fekvő holtfa mérését vonal menti mintavétellel (*line intercept sampling*) végeztük (WARREN és OLSEN 1964, VAN WAGNER 1968). A felmérés során három egyenként 20 m hosszú transzektet jelöltünk ki, melyek kiindulási pontja a mintafa volt, irányuk a földrajzi északhoz képest a következő: 0°, 60°, 120°. A transzekttek által keresztezett, 5 cm átmérőt meghaladó fekvő holtfa transzekttekkel való keresztezési ponton mért átmérőjét lejegyeztük (VAN WAGNER 1968). A cserjeszint felmérése során cserjének tekintettük az 50 cm magasságot meghaladó, de az 5 cm mellmagassági átmérőt el nem érő fás szárú egyedeket, beleértve a cserje fajokat és az újulatot. A terepi felmérés során a cserjéket két méretkategóriába osztottuk: a 130 cm magasságot meghaladó egyedeket nagy-cserjének, az ez alatti egyedeket pedig kicsi-cserjének definiáltuk. A nagy-cserjék felmérését a mintafák körüli 5,65 m sugarú körön belül végeztük, míg a kicsi-cserjéket a négy égtáj irányában, a mintafáktól 6 m távolságra kijelölt 1,5 m sugarú mintakörökön belül mértük fel. A két cserjekategória külön kezelését és eltérő mintavételét különböző méretük és habitusuk indokolta. A cserjefelmérés során a fajonkénti darabszámot rögzítettük, valamint a mintafa körüli 15 m sugarú körre megbecsültük a cserjeszint teljes borítását és megadtuk a térbeli mintázatát. A cserjeszinthez hasonlóan, az aljnövényzetet is fajtól függetlenül, méretkategória szerint értelmeztük. Vagyis aljnövényzethez soroltunk minden 50 cm magasságot nem meghaladó lág-, illetve fásszárú egyedet. A lágyszárú szint borítását a mintafa körüli 15 m sugarú körre becsültük.

A predációs ráta számszerűsítésére és a területek közötti összehasonlítására gyurmából készült álprédát alkalmaztunk (8. ábra A). A gyurma rugalmas tulajdonságának köszönhetően megőrzi a predáció nyomait, valamint lehetőséget nyújt a predátorok azonosítására is (HOWE et al. 2009, 9. ábra). A módszer nem teszi lehetővé a predációs ráta pontos mérését az álpréda mozdulatlansága miatt, de azonos méretű, alakú és színű prédák esetén egyes területek közötti különbségek kimutatására alkalmas (GONZÁLEZ-GÓMEZ et al. 2006, HOWE et al. 2009). Álprédánk modell fájának a kis téliaraszoló hernyóját választottuk, mivel e faj egyike a hazai tölgyesek leggyakrabban és legnagyobb egyedszámban előforduló lombfogyasztó rovarjainak

(CSÓKA 1998). Álprédáink színükben, méretükben és alakjukban megfeleltek a kis téliaraszoló 5. stádiumú hernyójának (25 mm hosszú, 3.5 mm széles). A „gyurmahernyókat” 2011. május közepén, a hernyók abundancia-maximumának idején helyeztük ki mintafáinkra. A kihelyezést megelőzően előkísérleteket végeztünk, melyek elsősorban az adott mintafára kihelyezett álprédák optimális darabszámának, rögzítési stratégiájának, valamint a kísérlet időtartamának megválasztására irányultak. Az optimális darabszám meghatározásához 5-ös, 10-es, 15-ös és 20-as csoportokban mértük a predációs rátát 2011. május elején, a mintavételi területünkön random kiválasztott kocsánytalan tölgyeken. Célunk annak a csoportnak a kiválasztása volt, amelynél a predáció nyomait mutató műhernyók száma minden esetben legalább 1 volt, de nem fordult elő maximális predáció. Ezáltal biztosítottuk, hogy a predációs ráta minden esetben mérhető és összehasonlítható legyen. Esetünkben ez a 15-ös csoportnál teljesült. A kísérlet időtartamának megválasztásához már a 15-ös csoportot vettük alapul és 10 napon keresztül feljegyeztük a napi predációs rátát. Az irodalmi adatokkal összehangban azt tapasztaltuk (MANTYLA et al. 2008a), hogy kihelyezéstől számított hat napig a predáció növekszik, majd hirtelen lecsökken. Ebből arra következtethetünk, hogy a madarak egy hét alatt megtanulják megkülönböztetni az álprédát a valóditól. Az előkísérletek tapasztalatai alapján mintafáink ágaira 15 álprédát rögzítettünk egymástól minimum 50 cm távolságra. A rögzítéshez pillanatragasztót használtunk (8. ábra B). A kihelyezett álprédákat a rögzítés napjától számítva kétnaponta ellenőriztük, a predációs nyomokat feljegyeztük, a predátorok nyomait őrző álprédákat beszedtük. Hat nap elteltével minden álprédát begyűjtöttünk és laborba szállítottunk, ahol a predációs nyomokat mikroszkóp alatt vizsgáltuk. Feljegyeztük a nyomok számát és a predátorokat, különös tekintettel a madarakra. A madarak csőrnyoma minden esetben azonosítható és elkülöníthető volt más predátor csoportoktól (pl. ízeltlábúak, kisemlősök) (9. ábra).



**8. ábra.** A kis téliaraszoló mintájára gyurmából készített álpréda szállítása (A) és elhelyezése a fákra (B).



**9. ábra.** Csőrnyom (A) és ízeltlábúak mandibulájának (B) nyoma a kis téliaraszoló mintájára gyurmából készült álprédában.

A rovarrevő énekesmadarak abundancia becslésére pontszámlálást végeztünk a mintafáink körüli 100 m sugarú körben (GREGORY et al. 2004). A pontszámlálás relatív módszer, amely abszolút abundanciák becslésére nem alkalmas, ám egy adott élőhelyfoltot egy abundancia-index-szel jellemez (MOSKÁT 1986). A módszer kutatásunk célkitűzéséhez kiválóan alkalmazható, mivel célunk nem a területen fészkelő madárállomány abszolút abundanciájának becslése volt, hanem a „hernyócsúcs” idején a területen tartózkodó és táplálkozó madárfajok felmérése. A hazai kutatások alapján kétszeri pontszámlálás javasolt (MOSKÁT 1991, SZÉP 2000, WINKLER 2005), de mivel kísérletünk fontos részét képezte a predációs ráta mérésének, valamint a madárabundancia becslésének időbeli összehangolása, a számlálást a hernyók abundancia-maximumának idején, május közepén (május 13–16) végeztük. A megfigyelés minden reggel napkelte után fél órával kezdődött és legkésőbb 9 órakor ért véget. Erős szél, valamint esős idő esetén a felmérést elhalasztottuk. Minden ponton 10 percet töltve akusztikus és vizuális megfigyelés alapján jegyeztük fel a 100 m-en belül tartózkodó madarakat.

A lombzatban táplálkozó hernyók kvantitatív és kvalitatív mintavétele céljából lombmintákat vettünk a mintafáinktól maximum 20 m távolságban elhelyezkedő kocsánytalan tölgyekről. Minden mintafa körül öt kocsánytalan tölgyet jelöltünk ki random módon. A kijelölt fákról teleszkópos ágvágóval vágunk le egy nagyjából 30 cm-es ágat 3–4 m magasságból. Az ágra a levágás előtt lombhálót húztunk, hogy elkerüljük a hernyók „megszökését” (10. ábra). Az azonos mintavételi fa körül levágott ágakat almintáknak tekintettük, a levágást követően összesítettük. A levágott lombmintákat zacskóba helyeztük és jégakkukkal ellátott hűtőszatyrokban tároltuk a laborba szállításig. A laborban a lombmintákból kiválogattuk a hernyókat, melyek később faj szintű határozásra kerültek. A mintavétel a predációs ráta mérésével és a madarak abundancia becslésével egyidejűleg zajlott 2011 májusában.



**10. ábra.** Lombminta-vétel a hernyók kvantitatív és kvalitatív mintavételezéséhez.

A rágáskár becslésére a hernyók mintavételezésekor levágott lombmintákat használtuk. Minden mintában feljegyeztük a levelek teljes számát, valamint a rágott levelek számát. Rágottnak abban az esetben minősítettük a levelet, amennyiben a teljes levélfelület legalább 5 %-a hiányzott. A levélsodratokat szintén rágott levélnek tekintettük. Az abiotikus (pl. csúcsszáradás) és egyéb biotikus károk (pl. gombák okozta levélfoltosodás) azonban nem kerültek rögzítésre.

### 3.1.3. Adatfeldolgozás

A statisztikai elemzést megelőzően a fent ismertetett módon felvételezett terepi adatokból (erdőszerkezet adatai, predációs ráta, madárfelmérés, hernyóminta, levélminta) kiszámoltuk az elemzés során használt biológiai változók értékeit. A számolás részleteit az alábbiakban ismertetem.

A terepen mért adatokból számolt erdőszerkezeti változókat az 1. táblázat foglalja össze. A 15 m sugarú mintakörön belül rögzített faegyedek adataiból megadtuk az 1 ha területre vonatkoztatott törzsszámot, valamint a mintaterületre vonatkozó fajszámot. A területen rögzített fafajok listáját az M.5. melléklet tartalmazza. A mellmagassági átmérő adatokból a 40 cm átmérőt meghaladó fák 1 ha-ra vonatkoztatott számát, az átlagátmérőt, az átmérő variációs koefficiensét, valamint a körlapösszeget számoltuk ki.

A **körlapösszeg** megállapításához elsőként a mintavétel során rögzített faegyedek körlapját számoltuk ki a következő képlet szerint:

$$T = (A^2\pi)/4$$

ahol  $T$  a körlap területe,  $A$  pedig a mellmagassági átmérő. A mintaterületen belüli körlapokat összegeztük és 1 ha területre vonatkoztatva  $m^2$ -ben adtuk meg.

A **fekvő holtfa** mennyiségét a vonal menti mintavétel adataiból az alábbi képlet alapján számoltuk (WAGNER 1968):

$$V = (\pi^2 \Sigma d^2) / 8L$$

ahol  $V$  az egységnyi területre eső térfogat,  $d$  a mintába került fák átmérője,  $L$  a mintavétel során alkalmazott vonal hossza. Az  $L$  és  $d$  értékét  $m$ -ben megadva az eredményt  $m^3/m^2$ -ben kaptuk meg, ezt 10 000-el felszorozva a fekvő holtfa mennyiségét  $m^3/ha$ -ban adtuk meg.

A **lombkorona záródásának** számolásához a szférikus denziométer által egy pontban végzett négy mérést átlagoltuk, és százalékos formára hoztuk. Ez az érték a záródáshiány százalékban kifejezve, amely értéket 100-ból levonva a lombkorona záródásának százalékos értékét kaptuk meg.

Az állományszintű **egészségi állapotot** az egyes fák négyfokozatú ordinális skálán megadott egészségi állapotának körlapösszeggel súlyozott átlagaként adtuk meg.

A cserjeszintet jellemző változók számolásához a terepen alkalmazott két méretkategóriánk (kiscserje, nagycserje) adatait összevontuk. A cserjeszint denzitását  $db/ha$ -ban

adtuk meg, a cserjék fajszámát pedig a mintaterületre vonatkoztattuk. A területen rögzített cserjefajok listáját az M.5. melléklet tartalmazza.

**1. táblázat.** A terepen mért adatokból számolt erdőszerkezeti változók összefoglaló táblázata.

<b>Erdőjellemező</b>	<b>Mértékegység</b>
<i>Fafaj-összetétel</i>	
Fafajszám	db/mintaterület
<i>Faállomány-szerkezet</i>	
Törzsszám	db/ha
Nagy fák denzitása (DBH > 40)	db/ha
Körlapösszeg	m <sup>2</sup> /ha
Átlag DBH	cm
Méret szerinti heterogenitás	-
Holtfa mennyisége	m <sup>3</sup> /ha
Odvas fák száma	db/ha
Lombkorona záródás	%
Állomány egészségi állapota	-
<i>Cserje- és lágyszárúsínt</i>	
Cserjedenzitás	db/ha
Cserjék fajszáma	db/mintaterület
Cserjeborítás	%
Lágyszárúsínt borítása	%

A madárfelmérés adataiból a 100 m sugarú körön belül megfigyelt madarak faj- és egyedszámát adtuk meg. Az elemzésbe azon madárfajokat vontuk be, amelyek legalább az év bizonyos szakaszában (pl. költési időszak) hernyófogyasztók, illetve fiókáikat hernyóval táplálják, így az álprédák potenciális predátorai lehettek. A hernyófogyasztó és a hernyóval egyáltalán nem táplálkozó madarak elkülönítéséhez a Nyugati Palearktikum madarai című CD-ROM-ot vettük alapul („The Complete Birds of the Western Palearctic”, CRAMP 1998).

A predációs ráta mérésére szolgáló álprédák predációs adatainak feldolgozásakor a predációs nyomokat az alábbi csoportokra osztottuk: madár, ízeltlábú, kisemlős, valamint azonosíthatatlan. Amennyiben egy álprédán több predátor csoport nyomait is megtaláltuk, azokat külön predációs eseménynek vettük és minden csoporthoz rögzítettük. Ugyanakkor két azonos nyomot egy predációs eseménynek tekintettünk. Az össz-predáción túl az egyes predátor csoportok általi predációt külön is megadtuk, az elemzés során azonban kizárólag a madarak által okozott sérüléseket, csőrnyomokat vettük figyelembe. Vagyis amennyiben egy álpréda csak ízeltlábúak vagy kisemlősök nyomait tartalmazta, ill. a nyomokat nem tudtuk azonosítani, az elemzésben nem predáltként szerepelt. Az elemzés során mintaegységnek a mintafákat tekintettük. A predációs rátát a csőrnyomot tartalmazó álprédák összes álprédához viszonyított

arányaként adtuk meg minden mintafa esetén. Vagyis a minta elemszám megegyezett a mintafák számával ( $n = 40$ ).

A 40 mintafa körüli 5 random fáról gyűjtött lombmintákat az adatfeldolgozás során egyesítettük. A lombmintából gyűjtött hernyók abundanciáját a levélszámra standardizáltuk és 100 levélre jutó egyedszámként adtuk meg. A rágáskárt a rágott levelek összes levélhez viszonyított arányaként fejeztük ki.

A statisztikai elemzést három lépésben végeztük. Elsőként a homogén és heterogén szerkezetű állományokban jelentkező különbségek kimutatására törekedtünk. Vagyis az elemzés ezen szakaszában a fapárok homogén, illetve heterogén tagját külön csoportként kezeltük és a markánsan eltérő állományszerkezet egyes élőlénycsoportokra és ökológia folyamatokra (erdőszerkezeti változók, rovarrevő énekesmadarak abundanciája és fajszáma, predációs ráta, hernyók faj- és egyedszáma, valamint a rágáskár) gyakorolt hatását vizsgáltuk. Az elemzések első lépéseként a homogén–heterogén párok közötti kvalitatív döntés alátámasztására lineáris diszkriminancia analízist (LDA) végeztünk az összes vizsgált erdőszerkezeti változó (fafaj-összetétel, faállomány-szerkezet és a cserjeszint jellemzői) bevonásával (BORCARD et al. 2009). Az LDA alapján képzett osztályozás segítségével ellenőriztük az „a priori” osztályozás helyességét. Ezt követően a fapárok két tagja (homogén és heterogén) közötti különbségek kimutatására páros Student's t-tesztet alkalmaztunk. Az elemzést megelőzően az adatokat teszteltük a statisztikai próba alkalmazási feltételeinek (normál eloszlás, varianciák homogenitása) teljesülése végett. Az elemzéseket az R 2.13.0 (R DEVELOPEMENT CORE TEAM 2011) statisztikai program „MASS” (VENABLES és RIPLEY 2002) csomagjával végeztük.

Az elemzés második szakaszában a vizsgált élőlénycsoportok és ökológiai folyamatok közötti interakciók vizsgálatára törekedtünk általános lineáris kevert modellek (GLMM) alkalmazásával (ZUUR et al. 2009). Az elemzés e szakaszában a fapárok homogén és heterogén tagjait összevontuk, és az egyes erdőszerkezeti változók élőlénycsoportokra gyakorolt hatását külön-külön vizsgáltuk. Külön modellekben vizsgáltuk az erdőszerkezeti változók (1) madarak, illetve (2) hernyók faj- és egyedszámára gyakorolt hatását, (3) a madarak egyedszáma és a predációs ráta közötti összefüggést, (4) a predációs ráta és a hernyók egyedszáma közötti interakciót, (5) és a hernyók egyedszámának rágáskárra gyakorolt hatását. Az (1) modell esetén az erdőszerkezeti változók standardizált értékei szerepeltek magyarázó változóként, a madarak faj- és egyedszáma pedig függő változóként. A (2) modellnél szintén a standardizált erdőszerkezeti változókat tekintettük magyarázó változónak, a hernyók faj- és egyedszámát pedig függő változónak. A (3) modellnél magyarázó változóként a madarak egyedszáma szerepelt, míg függő változóként a predációs rátát alkalmaztuk. A (4) modellnél viszont a



predációs ráta szerepelt magyarázó változóként, függő változónak pedig a hernyók egyedszámát tekintettük. Az (5) modellben a hernyók egyedszáma már magyarázó változóként szerepelt, míg a függő változó a rágáskár volt. Az elemzéseket megelőzően ellenőriztük a változók normalitásra vonatkozó feltételeinek teljesülését, és amennyiben szükséges volt (nagycsérjék egyedszáma) logaritmikus transzformációt alkalmaztunk (SOKAL és ROHLF 1995). Továbbá a modellezést megelőzően a függő és potenciális magyarázó változók közötti összefüggések vizsgálatára korreláció analízist végeztünk, valamint teszteltük az egyes magyarázó változók közötti interkorrelációkat (M.8 és M.9 melléklet). A modellszelekciós eljárás során csak azokat a magyarázó változókat tartottuk meg, amelyek szignifikánsan korreláltak a függő változóval, homogén szórásdiagrammal rendelkeztek, valamint alacsony interkorrelációt ( $r_{\text{abs}} < 0,35$ ) mutattak a többi magyarázó változóval szemben. A modellezés során a nem szignifikáns interakciókat egyesével távolítottuk el backward szelekcióval, a „maximum likelihood” módszert alkalmazva. Random faktorként a fapárt alkalmaztuk. A random hatás tesztelését a „maximum likelihood” elve alapján végeztük (FARAWAY 2006). A modellek értékelése során, a legjobb modell kiválasztásához a statisztikai próbák eredményein túl a diagnosztikus ábrákat (az illeszkedés ellenőrzése, a reziduumok normalitása, a variancia állandóságának ellenőrzése) is figyelembe vettük. Az elemzéseket az R 2.13.0 (R DEVELOPEMENT CORE TEAM 2011) statisztikai program „nlme” (PINHEIRO et al. 2011), „gplots” (WARNES et al. 2012) csomagjával végeztük.

Az elemzés utolsó lépéseként az erdőheterogenitás és az egyes erdőszerkezeti változók fajösszetételre gyakorolt hatását elemeztük. A heterogén és homogén állományokban tapasztalható fajösszetétel különbségeinek kimutatására indikátorfaj-elemzést végeztünk (DUFRENE és LEGÉNDRE 1997), majd ezt követően redundancia-analízis alkalmazásával vizsgáltuk az egyes erdőszerkezeti változók és a fajösszetétel közötti összefüggéseket (PALMER 1993). Külön elemeztük az egyes erdőszerkezeti változók rovarevő énekesmadarakra és lombfogyasztó hernyók közösségeire gyakorolt hatását. Mindkét faj mátrix esetében Hellinger transzformációt hajtottunk végre a fajösszetétel adatok zéró értékeinek kezelése végett (LEGÉNDRE és GALLAGHER 2001). Az eredmények megjelenítésére korrelációs biplotot alkalmaztunk, melyen a fajokat és az erdőszerkezeti változókat tüntettük fel. Az elemzéseket az R 2.13.0 „vegan” (OKSANEN et al. 2007) és „labdsv” (DUFRENE és LEGÉNDRE 1997) csomagjával végeztük.

### 3.2. II. vizsgálat: Az erdőszegélyek hatása a rovarevő énekesmadarakra és a madarak hernyófogyasztására

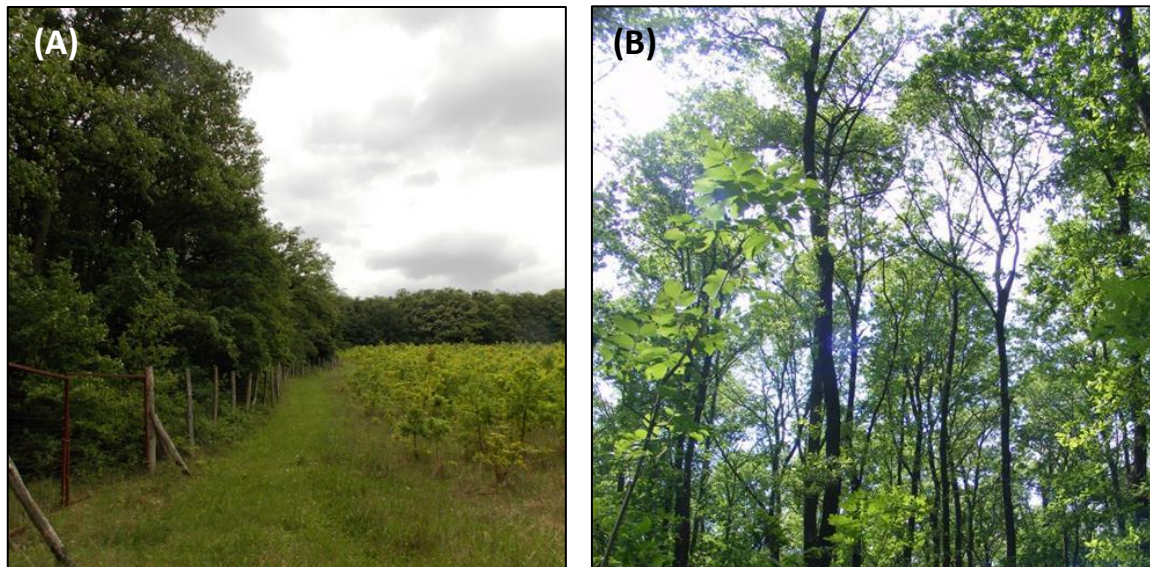
#### 3.2.1. Vizsgálati területek, mintavételi elrendezés

Vizsgálati területeinket a Duna-Dráva Nemzeti Park Zselicségi Tájvédelmi Körzetének területén Bőszénfa, Zselickisfalud, Boldogasszonyfa és Vásárosbéc települések határában jelöltük ki (46°13'13.48"N, 17°47'18.17"E; 11. ábra). A Zselicségi Tájvédelmi Körzet a Dunántúli-dombság nagytájon belül a Zselici kistáj északnyugati részén található Somogy és Baranya megyékben. A terület domborzatát széles, lankás dombhátak és közöttük húzódó völgyek határozzák meg. Számos forrása és patak jellegű vízfolyása van. A tengerszint feletti magasság 250–350 m között változik. Éghajlata kissé hűvösebb és csapadékosabb a környező tájakénál. Az évi átlagos középhőmérséklet 10 °C, az évi átlagos csapadékösszeg pedig 680–730 mm (DÖVÉNYI 2010). Az éghajlatnak és különösen a tavaszi-őszi csapadékmaximumnak is köszönhetően a Zselicben nagy összefüggő erdőségek alakultak ki, melyek állományalkotó fafajai a bükk (*Fagus sylvatica*), a gyertyán (*Carpinus betulus*), valamint alacsonyabb, déli kitettséggű területeken a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) és a csertölgy (*Quercus cerris*). A középkorban több irtásfalu is megtelepedett a szélesebb völgyekben. Az erdőpusztulás felgyorsulását a német telepések megjelenése indította el, aminek következtében fokozatosan elterjedt a szénégetés és a patakokra egyre több fűrészüzem települt. A kistáj jelentős részét még napjainkban is összefüggő erdőségek határozzák meg, melyek a falvak közelében nedves kaszálórétekkel, legelőkkel és szántókkal szabdalva alakítanak ki egy jellegzetes, mozaikos tájat (DÖVÉNYI 2010). E mozaikos tájban az Országos Erdészeti Adattár (ÁESZ 2002), valamint előzetes terepbejárások alapján négy középkorú erdőállományt jelöltünk ki (2. táblázat). Az állományok kijelöléséhez az alábbi kritériumokat határoztuk meg:

- 1) az erdőállomány egy oldalán nyílt élőhellyel legyen határos;
- 2) a nyílt élőhellyel érintkező szegély markáns legyen, az erdőszerkezet jelentős eltérést mutasson az erdőbelsőhöz képest (12. ábra);
- 3) az erdőszegély hossza minimum 100 m legyen;
- 4) az erdőállományok fafaj-összetétele, kora és átlagos magassága ne mutasson jelentős különbséget;
- 5) a domborzati- és vízrajzi viszonyok hasonlóak legyenek (kijelöléskor kerültük a meredek lejtőket (>25°), valamint a felszíni víz által befolyásolt területeket);
- 6) az erdőállományok egymástól viszonyított távolsága minimum 1 km legyen.



**11. ábra.** A kijelölt erdőállományok elhelyezkedése a Zselicségi Tájvédelmi Körzet területén. A mintavételi kvadrátok koordinátái:  $46^{\circ}13'14,50''\text{N}$ ;  $17^{\circ}48'18,89''\text{E}$  (erdőállomány 1);  $46^{\circ}13'13,48''\text{N}$ ;  $17^{\circ}47'18,17''\text{E}$  (erdőállomány 2);  $46^{\circ}12'31,86''\text{N}$ ;  $17^{\circ}46'1,63''\text{E}$  (erdőállomány 3) és  $46^{\circ}14'1,14''\text{N}$ ;  $17^{\circ}45'45,39''\text{E}$  (erdőállomány 4).



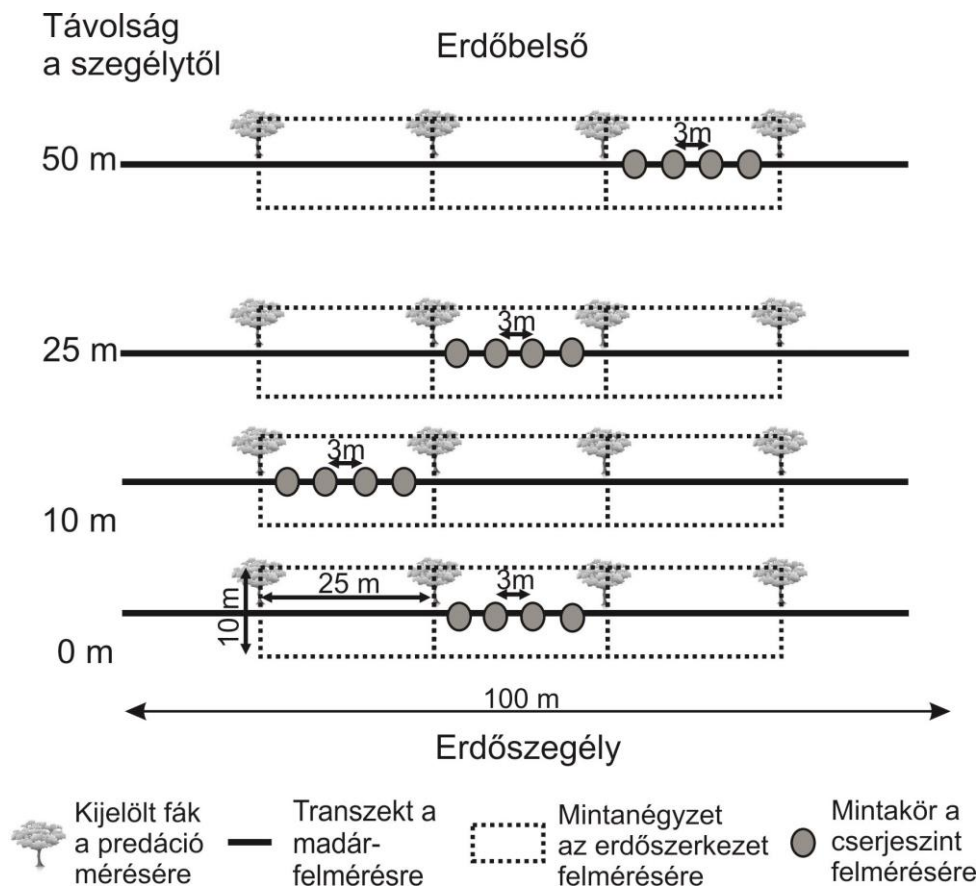
**12. ábra.** Egy erdőfolt szegélye (A) és belső területe (B) a Zselicben. A főfafaj minden erdőfolt esetében a kocsánytalan (*Quercus petraea*) tölgy volt.

**2. táblázat.** A kijelölt erdőállományok kora, magassága és fafaj-összetétele (Forrás: Nébih Országos Erdőállomány Adattár, 2012).

	Kor (év)	Magasság (m)	Főfafaj	Főfafaj elegyaránya (%)
Erdőállomány 1	74	28	KTT*	97
Erdőállomány 2	119	32	KTT*	96
Erdőállomány 3	104	30	KTT*	100
Erdőállomány 4	74	27	KTT*	69

\*: kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*)

A kiválasztott erdőállományokban négy, egyenként 100 m hosszú transzektet jelöltünk ki a szegéllyel párhuzamosan, melyek szegélytől mért távolsága a következő volt: 0 m, 10 m, 25 m és 50 m. Az 50 m-es távolságot erdőbelsőnek tekintettük a rovarevő énekesmadarakra vonatkozó korábbi tanulmányok eredményeire alapozva (BARBARO et al. 2012, 2014). Vagyis a közvetlen szegélyben és az erdőbelsőben egy, az átmeneti távolságokon két transzekt helyezkedett el. Ez a kísérleti elrendezés lehetővé tette a hernyófogyasztás finom léptékű változásainak vizsgálatát az erdőszegélytől az erdőbelső felé haladva. A rovarevő énekesmadarak abundanciájának becslése a négy transzekt mentén történt. A madarak hernyófogyasztásának kísérletes vizsgálatához minden transzekt mentén négy kocsánytalan tölgyet jelöltünk ki, egymástól 25 m távolságra. A faállomány felmérése a transzekt mentén kijelölt mintanégyzetekben történt. Minden transzekt mentén három, egyenként 10 x 25 m-es (szélesség x hosszúság) mintanégyzetet jelöltünk ki, oly módon, hogy a transzekt a mintanégyzetek középvonalában húzódjon. A három mintanégyzet közül randomszám generátor segítségével választottunk egy mintanégyzetet, amelyben a faállomány-felmérést ténylegesen elvégeztük. Az itt kapott értékeket a teljes sávra vonatkoztattuk. A cserjeszint felméréséhez a faállomány vizsgálatára kijelölt mintanégyzeteken belül négy, egyenként 1,5 m átmérőjű mintakört jelöltünk ki egymástól 3 m-es távolságra. A mintakörök a mintanégyzet középvonalában, a távolságokat jelölő transzekt mentén helyezkedtek el. A kísérleti elrendezés sematikus rajza az 13. ábrán látható.



**13. ábra.** Mintavételi elrendezés a predációs ráta, a madárabundancia és az erdőszerkezet vizsgálatára a szegélytől mért távolság függvényében.

### 3.2.2. Adatgyűjtés

Az adatgyűjtés 2013 vegetációs periódusában zajlott és magába foglalta az erdőszerkezet kvantitatív felmérését, a predációs ráta kísérletes mérését és a rovarévó énekesmadarak abundanciájának felvételezését.

A predációs ráta számszerűsítésére gyurmából készült álprédát használtunk, melyet a kis téliaraszoló mintájára formáztunk meg. A módszer részletes leírását az 1. vizsgálat tartalmazza (ld. 28. oldal). Az álprédákat 10-es csoportokban rögzítettük a predáció vizsgálatára kijelölt fákra 1,5–2,5 m közötti magasságban egymástól 50 cm távolságra (40 álpréda egy transekt mentén, 160 álpréda egy erdőállományban, 640 álpréda a négy állományban összesen). A predáció detektálása az álprédákon az 1. vizsgálatban leírtak szerint történt.

A rovarévó énekesmadarak abundancia becslésére a szegéllyel párhuzamos 100 m hosszú transektet használtunk (GREGORY et al. 2004). A transektet mentén lassú egyenletes sebességgel (kb. 1-1,5 km/h) haladva akusztikus és vizuális megfigyelés alapján jegyeztük fel a transekt mindkét oldalától 5 m távolságon belül tartózkodó madarakat. A felmérést a madarak

költési időszakában kétszer végeztük május végén, illetve június közepén. A megfigyelés minden reggel napkelte után fél órával kezdődött és legkésőbb 9 órakor ért véget. Erős szél, valamint esős idő esetén a felmérést elhalasztottuk.

Az erdőszerkezeti felmérést minden transzekt mentén egy random módon választott mintanégyzetben végeztük el (részletek fentebb). A felmérés a fafaj-összetételre, a faállomány-szerkezetre és a cserjeszintre terjedt ki. A faállomány felmérése a mintanégyzet teljes területén történt (10 x 25 m). Minden 5 cm-nél nagyobb törzsmérővel rendelkező fa esetén feljegyeztük a fafajt, valamint a mellmagassági átmérőt. A cserjeszint vizsgálatát négy, egyenként 1,5 m sugarú körben végeztük. A mintakörökön belül minden 50 cm magasságot meghaladó, de 5 cm-nél kisebb törzsmérővel rendelkező fásszárú egyedet feljegyeztünk, beleértve a cserjéket és az újulatot is.

### 3.2.3. Adatfeldolgozás

A statisztikai elemzést megelőzően a fent ismertetett módon felvételezett terepi adatokból (erdőszerkezet adatai, madárfelmérés, predáció) kiszámoltuk az elemzés során használt biológiai változók értékeit. A számolás részleteit az alábbiakban ismertetem.

A predációs rátát az 1. vizsgálatban ismertetett módon állapítottuk meg (32. oldal). Az elemzés során mintaegységnek a transzekt mentén elhelyezkedő mintafákat tekintettük. A predációs rátát a csőrnyomot tartalmazó álprédák összes álprédához viszonyított arányaként adtuk meg minden mintafa esetén. Vagyis a minta elemszám megegyezett a mintafák számával ( $n = 64$ ).

A madarak abundanciáját a transzektokra vonatkoztatva, a megfigyelt egyedek teljes számaként adtuk meg. A két felmérés adatai közül minden megfigyelt madárfaj esetén a maximum értéket vettük figyelembe (BARBARO et al. 2014). Az elemzésbe azon madárfajokat vontuk be, amelyek legalább az év bizonyos szakaszában (pl. költési időszak) hernyófogyasztók, illetve fiókáikat hernyóval táplálják, s így az álprédák potenciális predátorai lehettek (CRAMP 1998).

A terepen felmért erdőszerkezeti adatokból a 3. táblázatban összefoglalt erdőszerkezeti változókat számoltuk. A fafajszámot a mintaterületre, a fák és cserjék egyedszámát viszont 1 ha-ra vonatkoztattuk. A mellmagassági átmérőt az egyes fák átmérőinek átlagaként cm-ben adtuk meg. A körlapösszeg számolásához szintén az egyes fák mellmagassági átmérőjét vettük alapul. Az átmérőből elsőként az adott fa körlapját számoltuk ki a  $T = (A^2\pi)/4$  képlet alapján – ahol „T” a körlap területe, „A” pedig a mellmagassági átmérő –, majd a körlapokat összegeztük és  $m^2/ha$ -ban adtuk meg. A fák méret szerinti heterogenitásának számolásakor szintén a fák

mellmagassági átmérőjét vettük alapul. A méret szerinti heterogenitást az egyes fák átmérőjének variációs koefficienseként adtuk meg.

**3. táblázat.** A vizsgált erdőszerkezeti változók és azok mértékegységei.

<i>Fafaj-kompozíció</i>	<i>Faállomány-szerkezet</i>				<i>Cserjeszint</i>
Fafajsám	Fák egyedszáma	Átlag DBH	Körlapösszeg	Méret szerinti heterogenitás	Cserjék egyedszáma
db/mintaterület	db/ha	cm	m <sup>2</sup> /ha	-	db/ha

A statisztikai elemzés során a szegélytől való távolság biológiai változókra (madárabundancia, predációs ráta, erdőszerkezeti változók) gyakorolt hatását és a biológiai változók közötti összefüggéseket egyaránt elemeztük. Az egyes biológiai változók közötti összefüggéseket lineáris kevert modellekkel (GLMM) vizsgáltuk (ZUUR et al. 2009), a szegélyhatás tesztelésére pedig egytényezős varianciaanalízist (ANOVA, Tukey *post hoc* teszt) alkalmaztunk.

A modellezés során a következő lineáris modelleket építettük fel: (1) predációs ráta függése a szegélytől való távolságtól, (2) predációs ráta függése a madárabundanciától, (3) madárabundancia függése az erdőszerkezettől, (4) madárabundancia függése a szegélytől való távolságtól. Az első két modellben (1-2) a predációs ráta függő változóként szerepelt, a szegélytől vett távolság (1) és a madárabundancia (2) pedig magyarázó változóként. A (3) modellben a madárabundanciát tekintettük függő változónak és egyes erdőszerkezeti változók standardizált értékei magyarázó változóként szerepeltek. A (4) modellben a madárabundancia szintén függő változóként szerepelt, a magyarázó változó pedig a szegélytől vett távolság volt. A mintavételi elrendezésből adódó térbeli hatásokat random faktor bevonásával vettük figyelembe. Mind a négy modell esetében az erdőállományt alkalmaztuk random faktorként.

A modellezést megelőzően sor került a függő és a magyarázó változók közötti korreláció, valamint a magyarázó változók közötti interkorrelációk ellenőrzésére (M.10. melléklet). Ellenőriztük a modellek normalitásra vonatkozó feltételeinek teljesülését, és amennyiben szükséges volt logaritmikus transzformációt alkalmaztunk (SOKAL és ROHLF 1995). A modellszelekciós eljárás során csak azokat a magyarázó változókat tartottuk meg, amelyek szignifikánsan korreláltak a függő változóval, homogén szórásdiagrammal rendelkeztek, valamint alacsony interkorrelációt ( $r_{\text{abs}} < 0,35$ ) mutattak a többi magyarázó változóval szemben. A modellezés során a nem szignifikáns interakciókat egyesével távolítottuk el backward

szelekcióval, a „maximum likelihood” módszert alkalmazva. A random hatás tesztelését a „restricted maximum likelihood” elve alapján végeztük (FARAWAY 2006). A modellek értékelése során, a legjobb modell kiválasztásához a statisztikai próbák eredményein túl a diagnosztikus ábrákat (az illeszkedés ellenőrzése, a reziduumok normalitása, a variancia állandóságának ellenőrzése) is figyelembe vettük. Továbbá a többváltozós modellekben a változók közötti multi-kollinearitás vizsgálatára a varianciainflációs tényezőt („variance inflation factor” - VIF) is kiszámoltuk (LIAO és VALLIANT 2012).

A szegélytől való távolság hatásának vizsgálatakor a lineáris modellek mellett egytényezős varianciaanalízist (ANOVA, Tukey *post hoc* teszt) alkalmaztunk az egyes távolságok (0 m, 10 m, 25 m, 50 m) közötti különbségek kimutatására. Külön teszteltük az egyes erdőszerkezeti változók, a madárabundancia és a predációs ráta változását a szegélytől való távolság függvényében.

Az elemzéseket az R 2.13.0 statisztikai program (R DEVELOPEMENT CORE TEAM 2011, version 2.13.0) „nlme” (PINHEIRO et al. 2011) és „faraway” (FARAWAY 2016) csomagjával végeztük.



## 4. EREDMÉNYEK

4.1. I. vizsgálat: Az erdőheterogenitás és az erdőszerkezet hatása a rovarevő énekesmadarakra, a madarak hernyófogyasztására és a hernyók okozta rágáskárra

### 4.1.1. A biológiai változók mért értékei

A kihelyezett álprédákon 27,5%-os (SD = 13,77; n = 40) átlagos predációs rátát mértünk. A predáció 81%-át (SD = 11,69; n = 40) a madarak adták. Ízeltlábúak mandibulájának nyomait az álprédák 43,2%-án (SD = 12,26; n = 40) találtuk, míg a nyomok 1,2%-a (SD = 0,41; n = 40) azonosítatlan maradt. Az álprédák 25,3%-a (SD = 7,24; n = 40) több, mint egy nyomot tartalmazott.

A 40 mintavételi ponton összesen 31 madárfajt rögzítettünk, melyek közül 26 rovarevő, vagyis a hernyók potenciális predátora. A rovarevő énekesmadarak átlagos abundanciája 7,58 egyed/mintapont volt (SD = 3,86; n = 40), átlagos fajszámuk pedig 5,28 faj/mintapont (SD = 1,94; n = 40). A legnagyobb egyedszámmal előforduló fajok közé tartozott az erdei pinty (*Fringilla coelebs*), a barátposzáta (*Sylvia atricapilla*), a széncinege (*Parus major*) és a kék cinege (*Cyanistes caeruleus*). A mintaterületeken megfigyelt madárfajok listáját az M.3. melléklet tartalmazza.

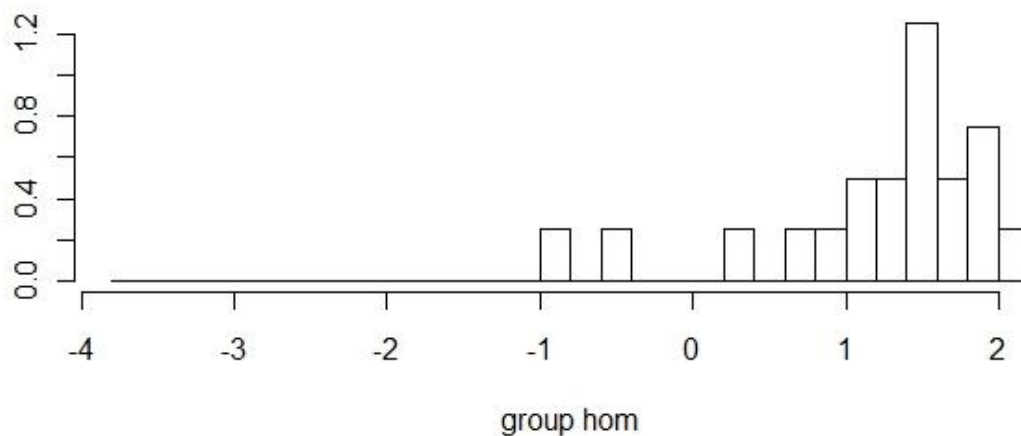
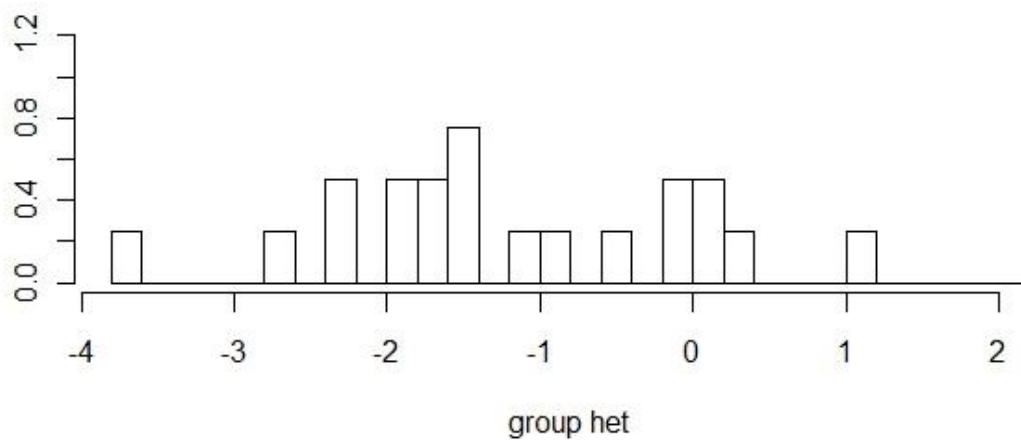
A mintaterületeken összesen 20 fajba tartozó hernyót rögzítettünk, melyek közül 19 a Lepidoptera, 1 pedig a Hymenoptera rendbe tartozott. A hernyók átlagos egyedszáma 1,28 egyed/100 levél volt (SD = 0,52, n = 40) az átlagos fajszámuk pedig 0,71 faj/100 levél (SD = 0,26; n = 40). A legnagyobb egyedszámmal előforduló hernyók a Tortricidae és a Geometridae családba tartoztak. A Tortricidae családon belül az *Archips xylosteana* és a *Choristoneura hebenstreitella* fordult elő a legnagyobb egyedszámmal. A Geometridae családon belül pedig a kis téliaraszoló és az aranyárga téliaraszoló (*Agriopsis aurantiaria*) voltak a domináns fajok. A mintaterületeken rögzített hernyófajok listáját az M.4. melléklet tartalmazza.

A rágott levelek átlagos aránya a mintákban 0,49 (SD = 0,14; n = 40) volt.

### 4.1.2. A heterogén és homogén állományok közötti különbségek

A kvalitatív módon kijelölt homogén és heterogén állományok szétválását az LDA kvantitatív módon megerősítette (14. ábra). Az „a priori” és az a posteriori osztályozás az objektumok 85 % - nál megegyezett (4. táblázat). Az LDA összesen hat erdőállományt sorolt be a várttól eltérő csoportba (4. táblázat). A téves besorolás mind a hat esetben egy vagy két erdőszerkezeti változóra vezethető vissza. Az általunk heterogénnek tekintett, de az LDA által homogénnek besorolt „A3” jelölésű mintaterületen például a nagy fák denzitása és az odúk száma alacsonyabb

volt más heterogén területekhez képest, ugyanakkor más erdőszerkezeti változók (pl. a fák méret szerinti heterogenitása, cserjedenzítés, holtfa mennyisége) mért értékei megfelelnek a heterogén szerkezetű erdőállományoknak. Az 5. táblázatban látható, hogy a vizsgált 14 erdőszerkezeti változó közül mindössze öt változó (nagy fák denzitása, odúk száma, cserjedenzítés, cserjeborítás, fák méret szerinti heterogenitása) alapján történt téves besorolás. Az LDA elemzés további részleteit az M.7. melléklet tartalmazza.



**14. ábra.** Az „a priori” csoportok hisztogramja az első diszkrimináló tengely értékei mentén. A „het” a heterogén, a „hom” pedig a homogén állományokat jelöli.

**4. táblázat.** Az LDA előrejelző erejét leíró táblázat. A „tévesen” osztályozott állományok száma félkövér betűtípussal van kiemelve. A főfafaj minden állomány esetén a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) volt.

		Előrejelzett állománycsoport	
		HETEROGÉN	HOMOGEN
Állomány típus	heterogén	16	<b>2</b>
	homogén	<b>4</b>	18

**5. táblázat.** Az LDA által újra osztályozott erdőállományok, valamint az eredeti osztályozáshoz vezető erdőszerkezeti változók listája. A főfafaj minden állomány esetén a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) volt.

Kód	Állomány típus	Állomány típus az LDA alapján	Erdőszerkezeti változó
A3	heterogén	homogén	nagy fák denzitása, odúk száma
A4	heterogén	homogén	odúk száma, cserjedenzitás, cserjeborítás
A11	heterogén	homogén	nagy fák denzitása, méret szerinti heterogenitás
A12	heterogén	homogén	odúk száma
B9	homogén	heterogén	nagy fák denzitása, méret szerinti heterogenitás
B12	homogén	heterogén	méret szerinti heterogenitás, cserjedenzitás

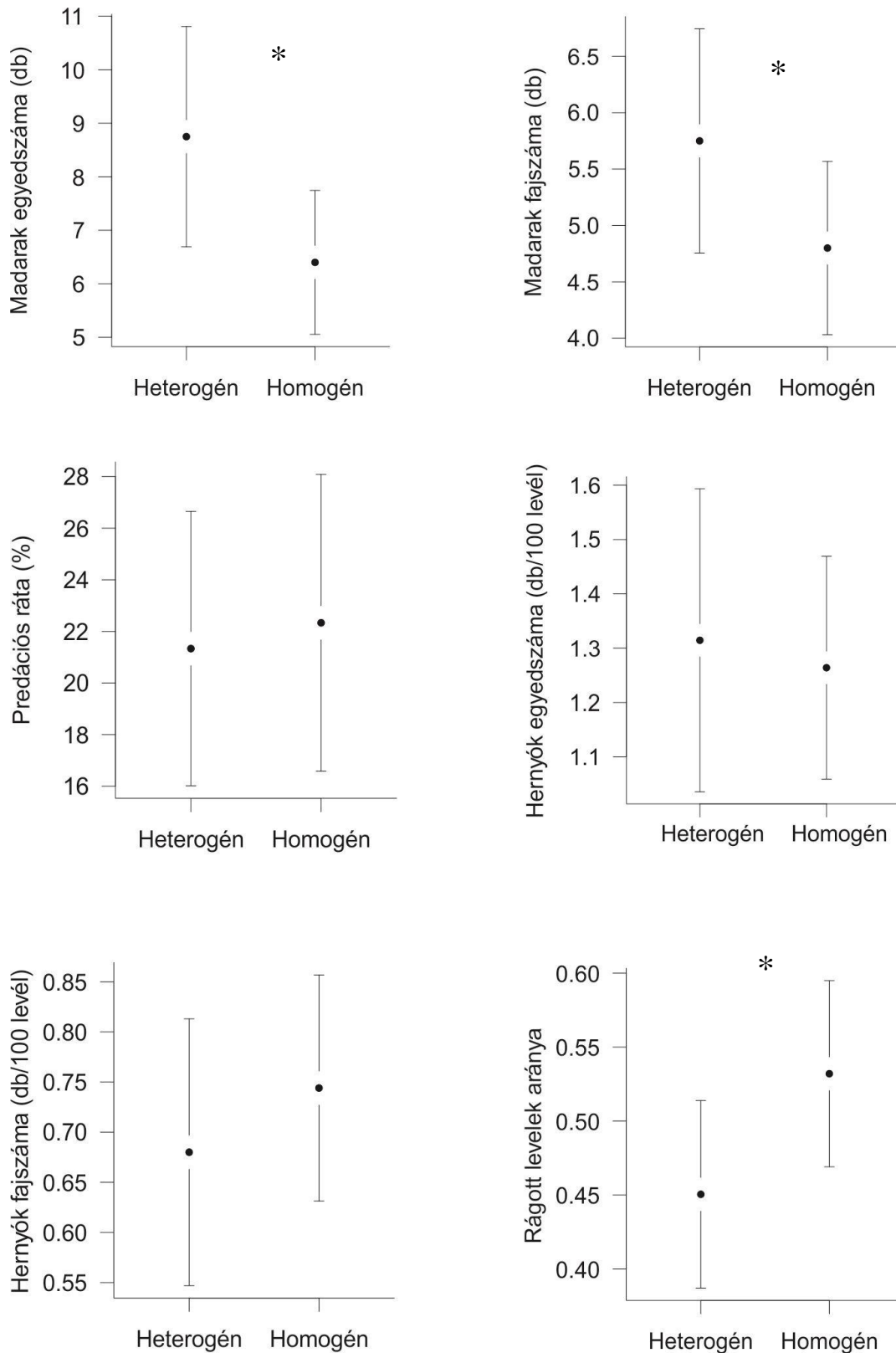
A heterogén és homogén állományok között jelentős szerkezeti különbségeket tártunk fel a Student's t-tesztek alapján (6. táblázat). A különbségek elsősorban a faállomány-szerkezetet és a cserjeszintet érintették. A faállomány szerkezeti jellemzők közül a 40 cm mellmagassági átmérőt meghaladó nagy fák denzitása, a fák méret szerinti heterogenitása, valamint az odúk száma szignifikánsan magasabb volt a heterogén állományokban, mint a homogén területeken. A cserjeszint jellemzői közül a cserjedenzitás, a cserjék fajszáma és borítása egyaránt szignifikánsan nagyobb értéket mutatott a heterogén területeken. Ezzel szemben a fafajszám, a törzsszám, a körlapösszeg, az átlag DBH, a holtfa mennyisége, a lombkorona záródás és az állományok egészségi állapota nem tért el szignifikánsan a két állománytípus között ( $p = 0,127 - 0,837$ ).

**6. táblázat.** Az egyes erdőszerkezeti változók heterogén és homogén állományok közötti különbségei a páros Student's t-tesztek alapján. A szignifikáns különbségek félkövér betűtípussal lettek jelölve.

<b>Erdőjellemező</b>	<b>Átlag (SD) a heterogén állományban</b>	<b>Átlag (SD) a homogén állományban</b>	<b>t<sub>19</sub></b>	<b>p</b>
<i>Fafaj-összetétel</i>				
Fafajszaám (db/mintaterület)	3,15 (1,14)	2,90 (1,17)	0,72	0,240
<i>Faállomány-szerkezet</i>				
Törzsszáma (db/ha)	718,57 (421,29)	780,00 (304,93)	0,62	0,729
Nagy fák denzitása (DBH > 40 cm) (db/ha)	30,71 (37,73)	7,86 (14,27)	2,63	<b>0,008</b>
Körlelapösszeg (m <sup>2</sup> /ha)	29,40 (6,94)	30,61 (8,82)	0,61	0,726
Átlag DBH (cm)	22,68 (5,99)	22,14 (5,44)	0,47	0,320
Méret szerinti heterogenitás (DBH variációs koefficiense)	108,42 (96,17)	41,54 (26,73)	2,99	<b>0,004</b>
Holtfa mennyisége (m <sup>3</sup> /ha)	12,58 (13,67)	8,46 (7,56)	1,18	0,127
Odúk száma (db/ha)	1,10 (2,25)	0,10 (0,31)	2,01	<b>0,029</b>
Lombkorona záródása (%)	87,79 (7,84)	89,78 (7,67)	1,00	0,837
Állomány egészségi állapota	1,52 (0,30)	1,55 (0,31)	0,46	0,676
<i>Cserjeszint és aljnövényzet</i>				
Cserjedenzitás (db/ha)	10298,47 (5056,08)	3790,82 (4023,90)	4,87	<b>&lt;0,001</b>
Fajszaám (db/mintaterület)	8,75 (3,46)	4,90 (4,36)	3,73	<b>&lt;0,001</b>
Cserjeborítás (%)	38,25 (16,16)	19,30 (23,02)	3,10	<b>0,003</b>
Lágyszárúszint borítása (%)	59,00 (18,04)	55,75 (20,47)	0,51	0,308

A szerkezeti jellemzőkben mutatkozó szignifikáns különbségeken túl további különbségeket tártunk fel a homogén és heterogén állományok között a Student's t-tesztek alapján. A heterogén állományok a rovarévó énekesmadarak szignifikánsan magasabb faj- és egyedszámát tartották fenn, mint a homogén állományok (egyedszám:  $t_{19} = 2,02$ ;  $p = 0,029$ ; fajszaám:  $t_{19} = 2,06$ ;  $p = 0,027$ ). A predációs ráta ( $t_{19} = 0,28$ ;  $p = 0,607$ ), valamint a hernyók faj- és egyedszáma (egyedszám:  $t_{19} = 0,46$ ;  $p = 0,324$ ; fajszaám:  $t_{19} = -1,05$ ;  $p = 0,85$ ) ugyanakkor nem különbözött szignifikánsan a két területtípus között, ellenben a rágáskár jelentősen nagyobbak bizonyult a homogén területeken a heterogén állományokhoz képest ( $t_{19} = 2,03$ ;  $p = 0,024$ ) (15. ábra).

A madarak és hernyók esetében a heterogén és homogén területeken rögzített fajonkénti egyedszám adatokat az M.3. és M.4. melléklet tartalmazza.

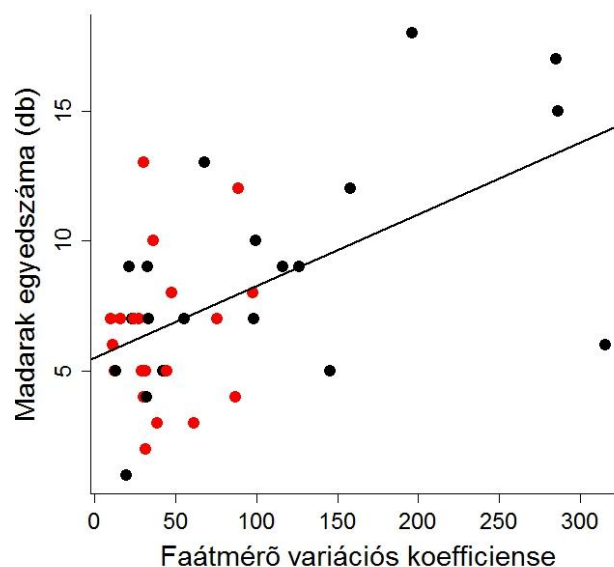


**15. ábra.** A rovarévó énekesmadarak és hernyók átlagos egyed- és fajszámai, a predációs ráta és a hernyók általi rágáskár átlagos értékei a heterogén és homogén erdőállományokban. Átlag  $\pm$  95% konfidencia intervallum. A \* a két állománytípus közötti szignifikáns eltéréseket jelzi.

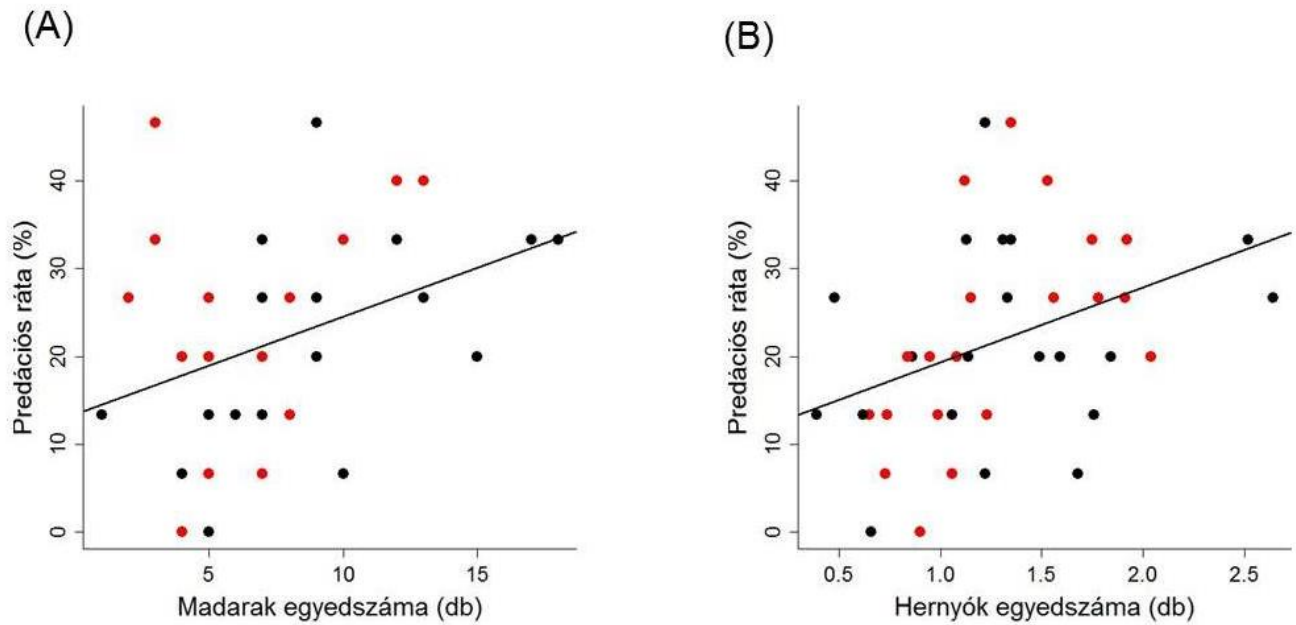
#### 4.1.3. A vizsgált élőlénycsoportok közötti interakciók

Az erdőszerkezet jelentős hatást gyakorolt a rovarrevő énekesmadarak abundanciájára. A GLMM modellek alapján a fák méret szerinti heterogenitása (vagyis a DBH variációs koefficiense) szignifikánsan megnövelte a madarak egyedszámát (GLMM, estimate: 2,37; Log.Ratio = 18,13;  $p < 0,0001$ ) (16. ábra), a fák fajszáma pedig marginális pozitív hatást gyakorolt a madárabundanciára (GLMM, estimate: 0,87; Log.Ratio = 2,90;  $p = 0,089$ ). A vegetációszerkezet további jellemzői és a madárabundancia között tapasztalt korrelációs értékeket az M.9. melléklet tartalmazza. A mellékletben szembevetendő a cserjedenzitás és a madárabundancia közötti erős pozitív korreláció ( $r = 0,492$ ;  $p < 0,001$ ), a lineáris kevert modellekben azonban a faállomány szerkezeti jellemzői meghatározóbbak voltak.

A hipotézisünknek megfelelően a madárabundancia növekedése a predációs ráta növekedését vonta maga után (GLMM, estimate = 0,167; Log.Ratio = 5,70;  $p = 0,017$ ) (17. ábra A). A megnövekedett predációs rátának a hernyóabundanciára gyakorolt feltételezett negatív hatását azonban nem tudtuk kimutatni. (GLMM, estimate = 0,076; Log.Ratio = 3,65;  $p = 0,560$ ). Ezzel szemben a hernyóabundancia szignifikáns pozitív hatást gyakorolt a predációs rátára (GLMM, estimate = 1,282; Log.Ratio = 6,33;  $p = 0,021$ ) (17. ábra B). A hernyóabundancia és a rágáskár között viszont nem találtunk összefüggést (GLMM, estimate = 0,067; Log.Ratio = 2,49;  $p = 0,115$ ).

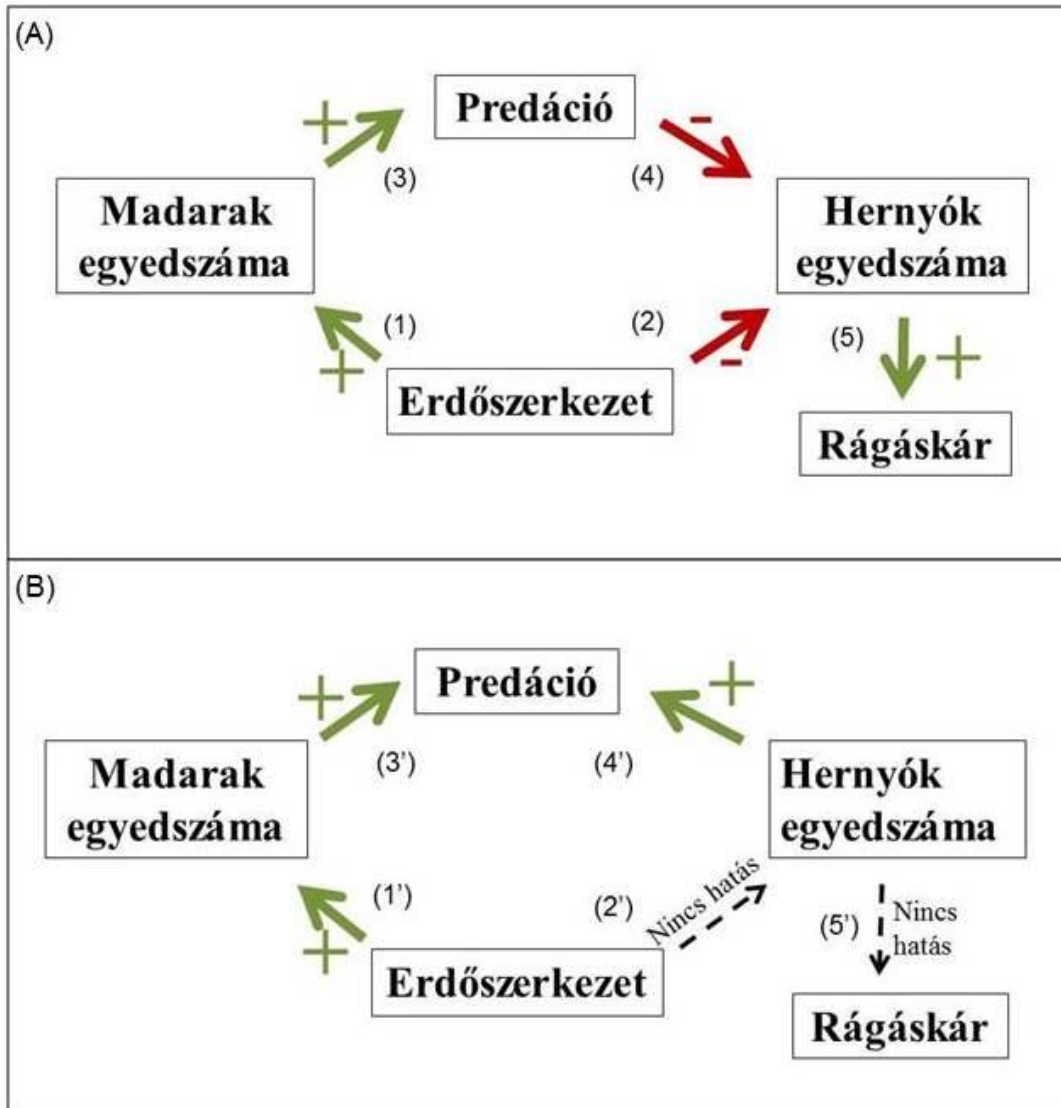


**16. ábra.** A fák méret szerinti heterogenitásának a madárabundanciára gyakorolt hatása ( $r = 0,554$ ;  $p < 0,001$ ). A piros körök a homogén, a fekete körök pedig a heterogén állományokat jelölik.



**17. ábra.** A predációs ráta függése a madarak ( $r = 0,366$ ;  $p < 0,02$ ) (A) és a hernyók abundanciájától ( $r = 0,378$ ;  $p < 0,02$ ) (B). A piros körök a homogén, a fekete körök pedig a heterogén állományokat jelölik.

A lineáris modellek eredményeit összevetve a hipotéziseinkkel láthatjuk, hogy a heterogén erdőszerkezet madárabundanciára gyakorolt pozitív hatása, valamint a madárabundancia és a predációs ráta közötti pozitív összefüggés megerősítést nyert. Ugyanakkor a heterogén erdőszerkezet hernyók abundanciájára gyakorolt feltételezett negatív hatása, valamint a pozitív kapcsolat a hernyóabundancia és a levélkár között nem volt kimutatható. Továbbá, a predációs ráta és a hernyóabundancia között negatív összefüggést vártunk, de ezzel szemben egy ellentétes irányú, pozitív kapcsolatot mutattunk ki (18. ábra).



**18. ábra.** A vizsgált rendszer elemei közötti feltételezett hatások (A), valamint a vizsgálat eredményei alapján kirajzolódó kapcsolatok (B). A nyilak a feltételezett, illetve mért hatások irányát mutatják a rendszer elemei között. A különböző nyíltípusok a közvetlen (folytonos vonal) és közvetett (szaggatott) hatásokat jelölik. A + pozitív hatást, a – negatív hatást jelent, míg a nincs hatás esetében nem kaptunk szignifikáns összefüggést a vizsgált változók között. A vizsgált hipotézisek a következők voltak: a heterogén erdőszerkezet megnöveli a madárabundanciát (1) és csökkenti a hernyóabundanciát (2), a predációs ráta pozitívan függ a madarak egyedszámától (3), nagyobb predációs nyomás csökkenő hernyóabundanciához vezet (4), és a levélkár pozitívan függ a hernyóabundanciától. Ezzel szemben a következő összefüggéseket kaptuk: A heterogén erdőszerkezet pozitív hatást gyakorol a rovarévó énekesmadarak egyedszámára (1'), de nem befolyásolja a hernyók egyedszámát (2'), a predációs ráta pozitívan függ mind a madarak (3') mind a hernyók egyedszámától (4'), és a levélkár pedig nem függ a hernyók egyedszámától.



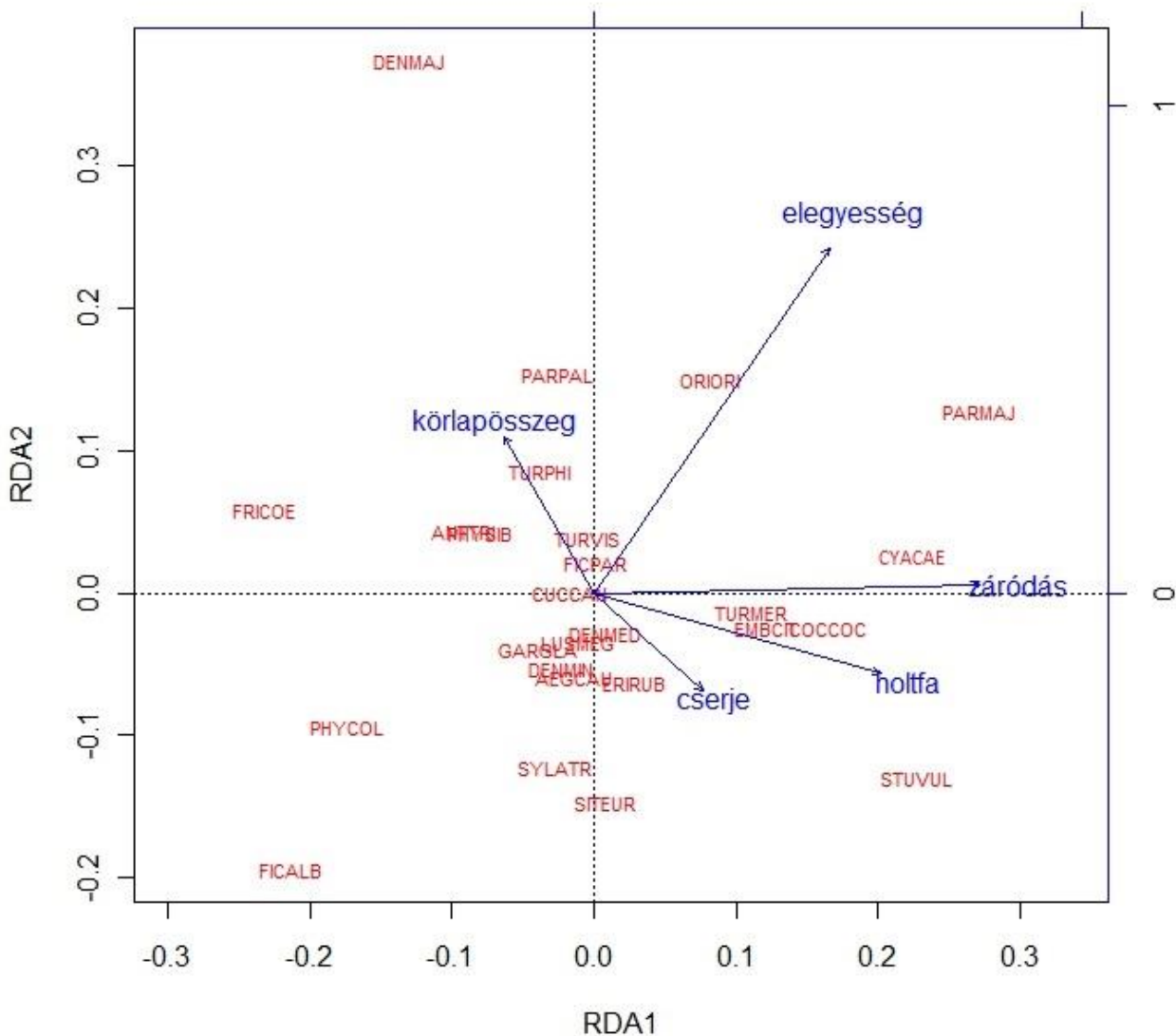
#### 4.1.4. Az erdőszerkezet fajösszetételre gyakorolt hatása

A heterogén és homogén állományok fajösszetételében jelentkező különbséget indikátorfaj-elemzéssel teszteltük. A rovarevő énekesmadarak közösségét tekintve egyedül az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) jelenléte kötődött egy adott állománytípushoz: nevezetesen a heterogén állományokban szignifikánsan nagyobb gyakorisággal fordult elő, mint a homogén szerkezetű erdőállományokban (INDVAL; indikátor érték = 0,343;  $p = 0,014$ ). A lombfogyasztó hernyóközösség esetében szintén egy faj – vadgesztenye-araszoló (*Alsophila aescularia*) – kötődött egy adott állománytípushoz, ám az örvös légykapóval ellentétben e faj a homogén állományokban volt gyakoribb (INDVAL; indikátor érték = 0,340;  $p = 0,039$ ).

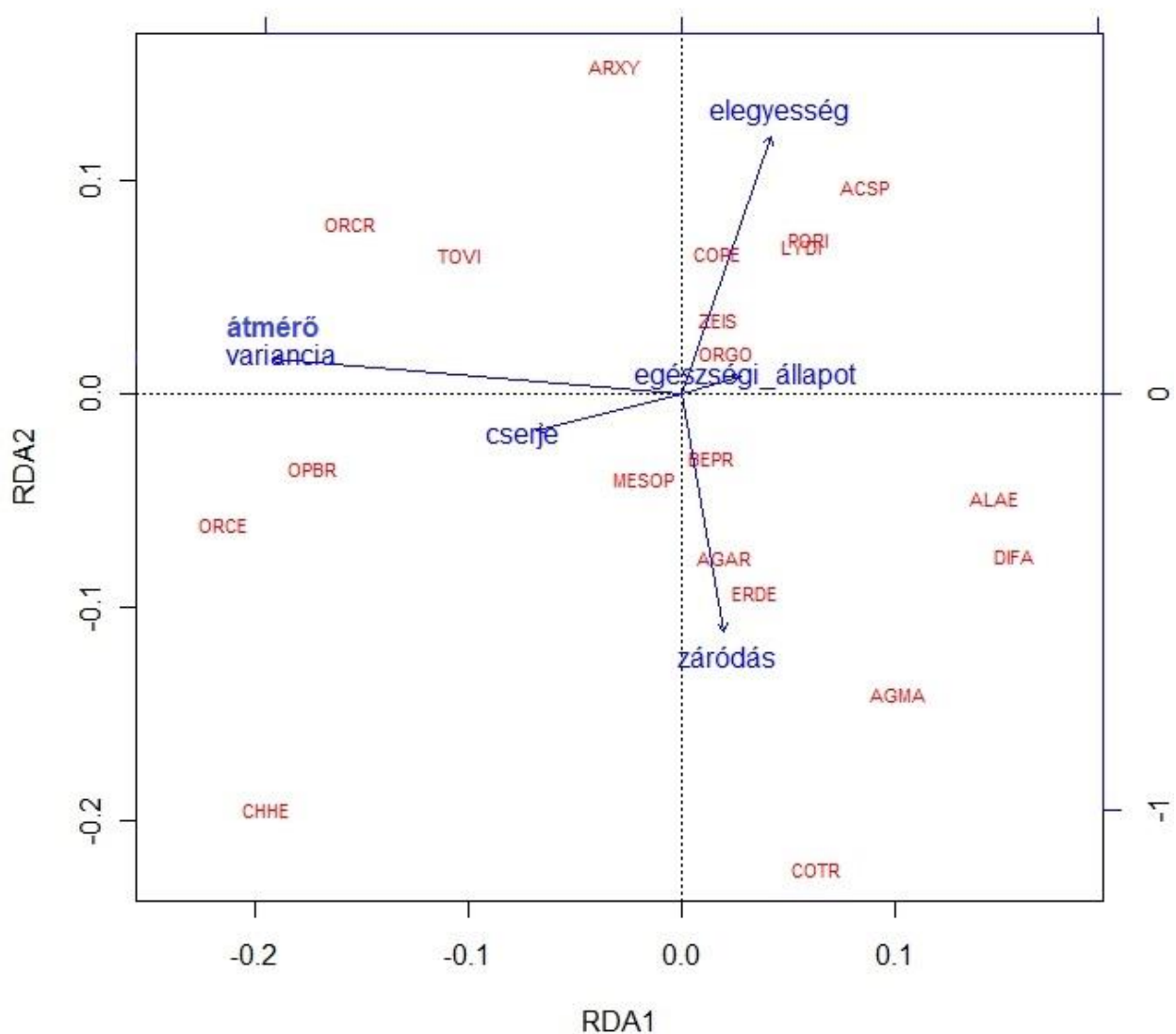
A heterogén és homogén állományok fajösszetételében jelentkező különbségek kimutatását követően RDA ordinációt végeztünk a fajok és erdőszerkezeti változók közötti összefüggések kimutatására. A rovarevő énekesmadár-közösség esetén az RDA ordináció a faj – környezeti változók korrelációját 75,32%-ban magyarázta meg és az első két tengelyhez kapcsolódó stresszértékek 0,06 és 0,05 voltak. Ezek a tengelyek 84,04 %-át magyarázták a faj-adatbázishoz köthető kumulatív varianciának és 40,63 %-át a fajok és az erdőszerkezeti változók közötti kapcsolatoknak. Kevés faj kötődött sajátos szerkezeti feltételekhez (19. ábra). Közülük a nagy fakopáncs (*Dendrocopos major*) kifejezetten a nagyobb körlepősszeggel jellemezhető erdőállományokhoz kötődött. A nagyobb körlepősszeg iránti preferencia a barátcinege (*Parus palustris*) és az erdei pinty esetében is megfigyelhető. A széncinege számára a zártabb, elegyes területek kedveztek, míg a kék cinege szintén a zárt erdőkhöz kötődött. Az erdei pinty (*Fringilla coelebs*) ezzel szemben az alacsony záródású, nyíltabb állományokat kedvelte. Az elegyesség a sárgarigó (*Oriolus oriolus*) jelenlétére gyakorolt kedvező hatást, ezzel szemben az örvös légykapó az elegyetlen állományokban fordult elő nagyobb gyakorisággal. A heterogén területeket jellemző gazdag cserjeszint pedig a vörösbegynek (*Erithacus rubecula*) kedvezett leginkább.

Az RDA ordináció a hernyók esetében a fajok – környezeti változók korrelációját 65,70 %-ban magyarázta meg és az első két tengelyhez kapcsolódó stresszértékek 0,03 és 0,02 voltak. Ezek a tengelyek 99,92 %-át magyarázták a faj-adatbázishoz köthető kumulatív varianciának és 99,43 %-át a fajok és az erdőszerkezeti változók közötti kapcsolatoknak. A rovarevő énekesmadarakhoz hasonlóan a hernyók esetében is kevés faj kötődött sajátos szerkezeti feltételekhez. Az *Cosmia trapeziana* és az *Agriopis aurantiaria* például a zártabb erdőterületeken fordult elő nagyobb gyakorisággal. A kis téliaraszoló és a közepes tavaszi-fésűsbagoly (*Orthosia cerasi*) a gazdagabb cserjeszinthez kötődött. Az elegyesség a tollascsapú araszoló (*Colotois pennaria*) és az *Acrobasis* fajok előfordulási gyakoriságát növelte meg, míg a *Mesoneura opaca*

az elegyetlen állományokat kedvelte. Az *Alsophila aescularia* pedig azokban az állományokban fordult elő nagyobb gyakorisággal, ahol a fák méret szerinti heterogenitása alacsonyabb volt.



**19. ábra.** RDA biplot a rovarévó énekesmadarakra. A nyilak a jelzett erdőszerkezeti változók értékeinek növekedését jelölik. A hárombetűs rövidítések a következő fajneveket jelzik: DENMAJ = nagy fakopáncs (*Dendrocopos major*), PARPAL = barátcinege (*Parus palustris*), PARMAJ = széncinege (*Parus major*), CYACAE = kék cinege (*Cyanistes caeruleus*), ORIORI = sárgarigó (*Oriolus oriolus*), TURPHI = énekes rigó (*Turdus philomelos*), FRICOE = erdei pinty (*Fringilla coelebs*), ERIRUB = vörösbecg (*Erithacus rubecula*), SYLATR = barátposzáta (*Sylvia atricapilla*), SITEUR = csuszka (*Sitta europaea*), PHYCOL = csilpcsalp füzike (*Phylloscopus collybita*), FICALB = örvös légykapó (*Ficedula albicollis*), STUVUL = seregély (*Sturnus vulgaris*)



**20. ábra.** RDA biplot a hernyókra. A nyilak a jelzett erdőszerkezeti változók értékeinek növekedését jelölik. A négybetűs rövidítések a következő fajneveket jelzik: ARXY = *Archips xylosteana*, ACSP = *Acrobasis* sp., AGAR = *Agriopis aurantiaria*, ERDE = *Erannis defoliaria*, AGMA = *Agriopis marginaria*, ALAE = *Alsophila aescularia*, DIFA = *Diurnea fagella*, COPE = *Colotois pennaria*, ZEIS = *Zeiraphera isertana*, ORGO = *Orthosia gothica*, TOVI = *Tortrix viridana*, MESOP = *Mesoneura opaca*, ORCE = *Orthosia cerasi*, OPBR = *Operophtera brumata*, COTR = *Cosmia trapeziana*, CHHE = *Choristoneura heibensteinella*.

#### 4.2. II. vizsgálat: Az erdőszegélyek hatása a rovarevő énekesmadarakra és a madarak hernyófogyasztására

##### 4.2.1. Predációs ráta

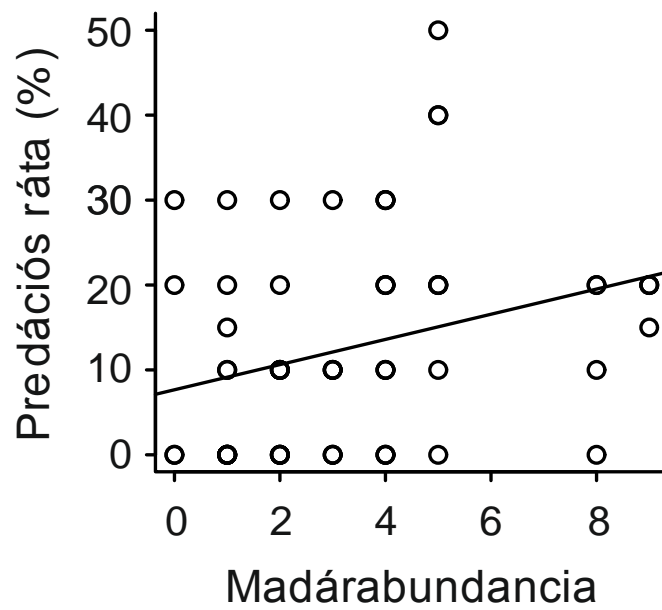
Az álprédákon mért átlagos predációs ráta 19,06 % (SD = 14,44; n = 65) volt. A teljes predáció 66,42 %-át (SD = 1,22; n = 65) a madarak adták. Vagyis az összes predációs esemény kétharmada madarak általi predáció. Ragadozó ízeltlábúak mandibula nyomait az álprédák 27,86 %-án (SD = 7,064; n = 65) találtuk meg, 0,32 %-án (SD = 0,21; n = 65) kisemlősök fognyomait azonosítottuk, míg a nyomok 3,28 %-a (SD = 0,24; n = 65) maradt azonosítatlan.

A rovarevő énekesmadarak abundanciája szignifikáns pozitív hatást gyakorolt a predációs rátára (7. táblázat, 21. ábra). Az erdőszegélytől mért távolság szintén befolyásolta a predációs rátát, ez a hatás azonban nem lineáris (7. táblázat). A szegélyben mért predációs ráta szignifikánsan magasabb volt, mint a szegélytől 10, illetve 25 m-re tapasztalt érték. Az erdőszegély és az erdőbelső között ugyanakkor nem mértünk szignifikáns különbséget. Az erdőbelsőben mért predációs ráta továbbá az átmeneti távolságokon mért értékektől sem tért el szignifikánsan (22. ábra).

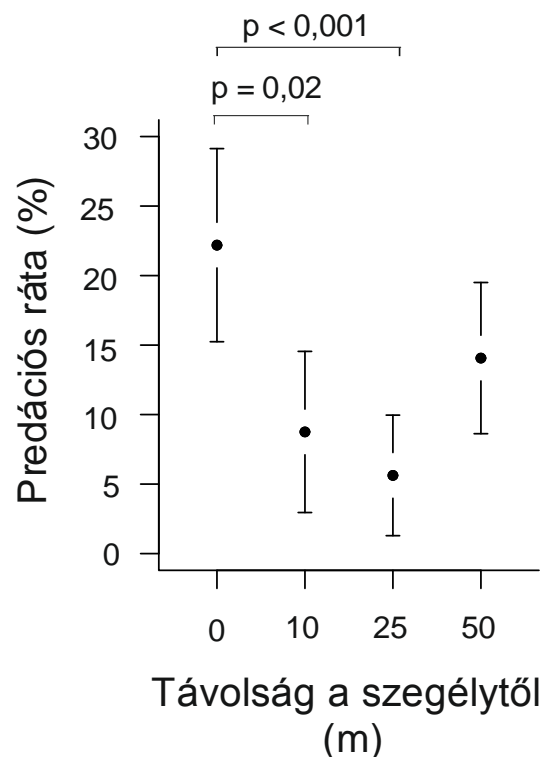
**7. táblázat.** A szegélytől mért távolság és a madárabundancia<sup>a</sup> predációs rátára gyakorolt hatása az általános lineáris kevert modellek alapján.

<b>Függő változó</b>	<b>Magyarázó változó</b>	<b>df</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
Predációs ráta	Távolság	59	1,594	0,212
	Madárabundancia	59	5,968	<b>0,015</b>

<sup>a</sup> Az elemzésbe azon madárfajokat vontuk be, melyek legalább az év bizonyos szakaszában hernyófogyasztók.



**21. ábra.** A rovarevő énekesmadarak egyedszámának predációs rátára gyakorolt hatása ( $r = 0,30$ ;  $p = 0,017$ ). A folytonos vonal jelzi az illesztett általános lineáris modellt.



**22. ábra.** A szegélytől mért távolság predációs rátára gyakorolt hatása. Az ábrán csak a szignifikáns különbségeket jelöltük.

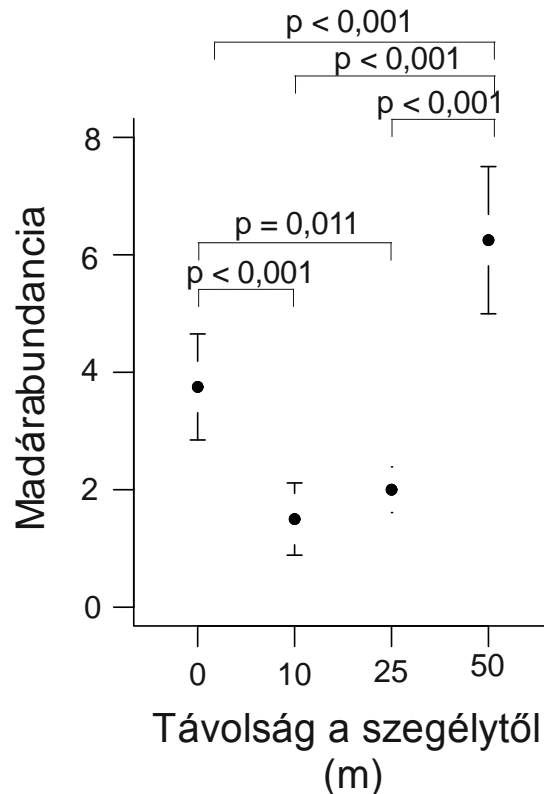
#### 4.2.2. Madárabundancia

A négy erdőállományban összesen 15 madárfaj 77 egyedét azonosítottuk (8. táblázat). A 15 regisztrált fajból 14 rovarévő, vagyis álpredáink potenciális predátora. Elemzésünkbe e fajok adatait vontuk be. Az átlagos madárabundancia 3,38 (SD = 2,50; n = 16) egyed volt transzektenként, míg az átlagos fajszám 2,75 (SD = 1,69; n = 16) faj/transzekt volt. A legnagyobb egyedszámmal előforduló fajok közé tartozott az erdei pinty, a széncinege, valamint a fekete rigó (*Turdus merula*) (8. táblázat).

**8. táblázat.** A megfigyelt madárfajok egyedszám értékei az egyes transzettek mentén.

Magyar név	Tudományos név	Összes	0 m	10 m	25 m	50 m
Széncinege	<i>Parus major</i> L.	9	2	1	2	4
Kékcinege	<i>Cyanistes caeruleus</i> L.	4	2	-	1	1
Erdei pinty	<i>Fringilla coelebs</i> L.	15	3	1	4	7
Barátposzáta	<i>Sylvia atricapilla</i> L.	6	4	1	-	1
Seregély	<i>Sturnus vulgaris</i> L.	2	2	-	-	-
Csilpcsalp füzike	<i>Phylloscopus collybita</i> L.	3	1	-	-	2
Csuszka	<i>Sitta europaea</i> L.	3	-	-	-	3
Közép fakopáncs	<i>Dendrocopos medius</i> L.	2	1	1	-	-
Nagy fakopáncs	<i>Dendrocopos major</i> L.	3	-	-	2	1
Fekete harkály	<i>Dryocopus martius</i> L.	1	1	-	-	-
Sárgarigó	<i>Oriolus oriolus</i> L.	2	1	1	-	-
Énekes rigó	<i>Turdus philomelos</i> Brehm	4	-	1	1	2
Fekete rigó	<i>Turdus merula</i> L.	8	2	-	1	5
Vörösbegy	<i>Erithacus rubecula</i> L.	1	-	-	1	-
Meggyvágó	<i>Coccothraustes</i> <i>coccothraustes</i> L.	1	-	1	-	-
<i>Azonosítatlan</i>		13	5	1	1	6
<b>Összes</b>		<b>77</b>	<b>24</b>	<b>8</b>	<b>13</b>	<b>32</b>

A rovarévő énekesmadarak abundanciája szignifikáns változást mutatott az erdőszegélytől mért távolság függvényében (9. táblázat), ez a változás azonban nem lineáris. Az egyes távolságok közötti többszörös összehasonlítás kimutatta, hogy a madárabundancia az erdőbelsőben volt a legmagasabb, míg a szegélytől 10, illetve 25 m-re a legalacsonyabb. A szegélyek a madarak nagyobb abundanciáját tartották fenn, mint az átmeneti távolságok, de alacsonyabbat, mint az erdőbelső (23. ábra).



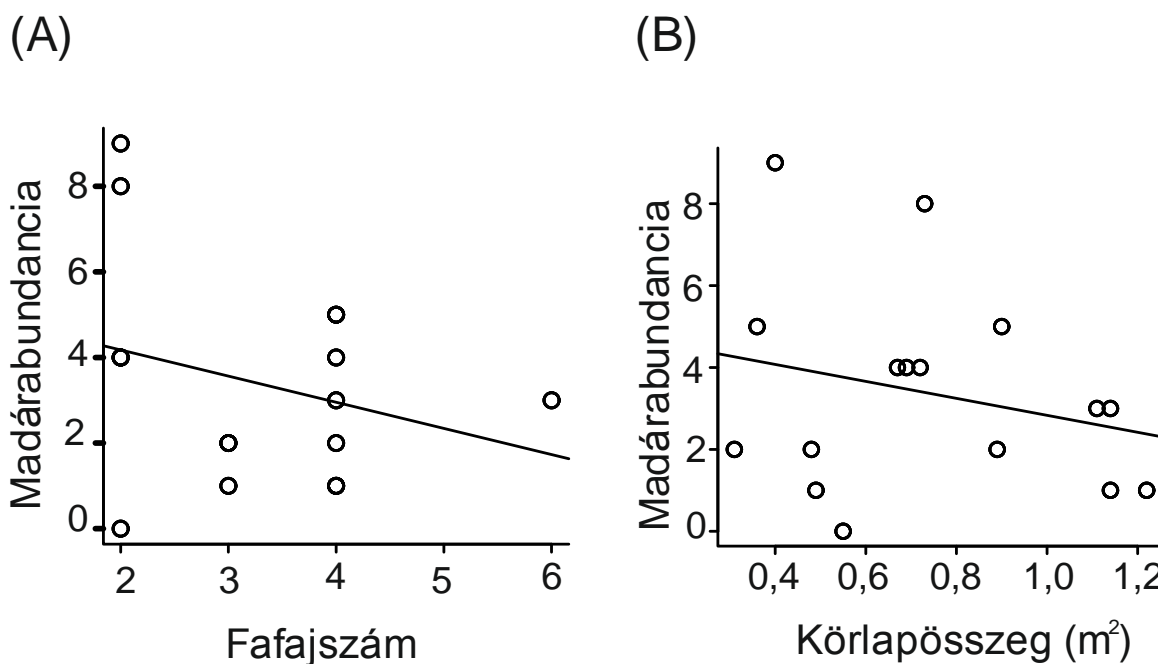
**23 ábra.** A szegélytől mért távolság madárabundanciára gyakorolt hatása. Az ábrán csak a szignifikáns különbségeket jelöltük.

Az erdőszegélytől mért távolságon túl az erdőszerkezet szintén hatást gyakorolt a rovarévó énekesmadarak abundanciájára (M.11. melléklet). A fajokszám és a körlopösszeg a madárabundanciát szignifikánsan negatívan befolyásolta (9. táblázat, 24. ábra). Mindkét erdőszerkezeti változó szignifikánsan függött a szegélytől mért távolságtól (egyszempontú ANOVA, fajokszám:  $df = 59$ ;  $F = 6,356$ ;  $p = 0,0008$ ; 24. ábra A; körlopösszeg:  $df = 59$ ;  $F = 4,470$ ;  $p = 0,0067$ ; 24. ábra B). Az erdőszegély a fajokszám és a körlopösszeg mellett a fák egyedszámára szignifikáns (egyszempontú ANOVA,  $df = 59$ ;  $F = 4,563$ ;  $p = 0,006$ ; 25. ábra), az átlag DBH-ra (egyszempontú ANOVA,  $df = 59$ ;  $F = 2,312$ ;  $p = 0,0851$ ; 25. ábra) pedig marginális szignifikáns hatást gyakorolt. Ez utóbbi két erdőszerkezeti változó és a madárabundancia között azonban nem mutattunk ki összefüggést (9. táblázat). A cserjék egyedszáma és a méret szerinti heterogenitás nem függött a szegélytől mért távolságtól (egyszempontú ANOVA, cserjék egyedszáma:  $df = 59$ ;  $F = 0,478$ ;  $p = 0,492$ ; 25. ábra; méret szerinti heterogenitás:  $df = 59$ ;  $F = 0,301$ ;  $p = 0,585$ ; 25. ábra) és nem gyakorolt szignifikáns hatást a rovarévó énekesmadarak abundanciájára sem (9. táblázat).

**9. táblázat.** A szegélytől mért távolság és az egyes erdőszerkezeti változók madárabundanciára<sup>a</sup> gyakorolt hatása a lineáris kevert modellek alapján.

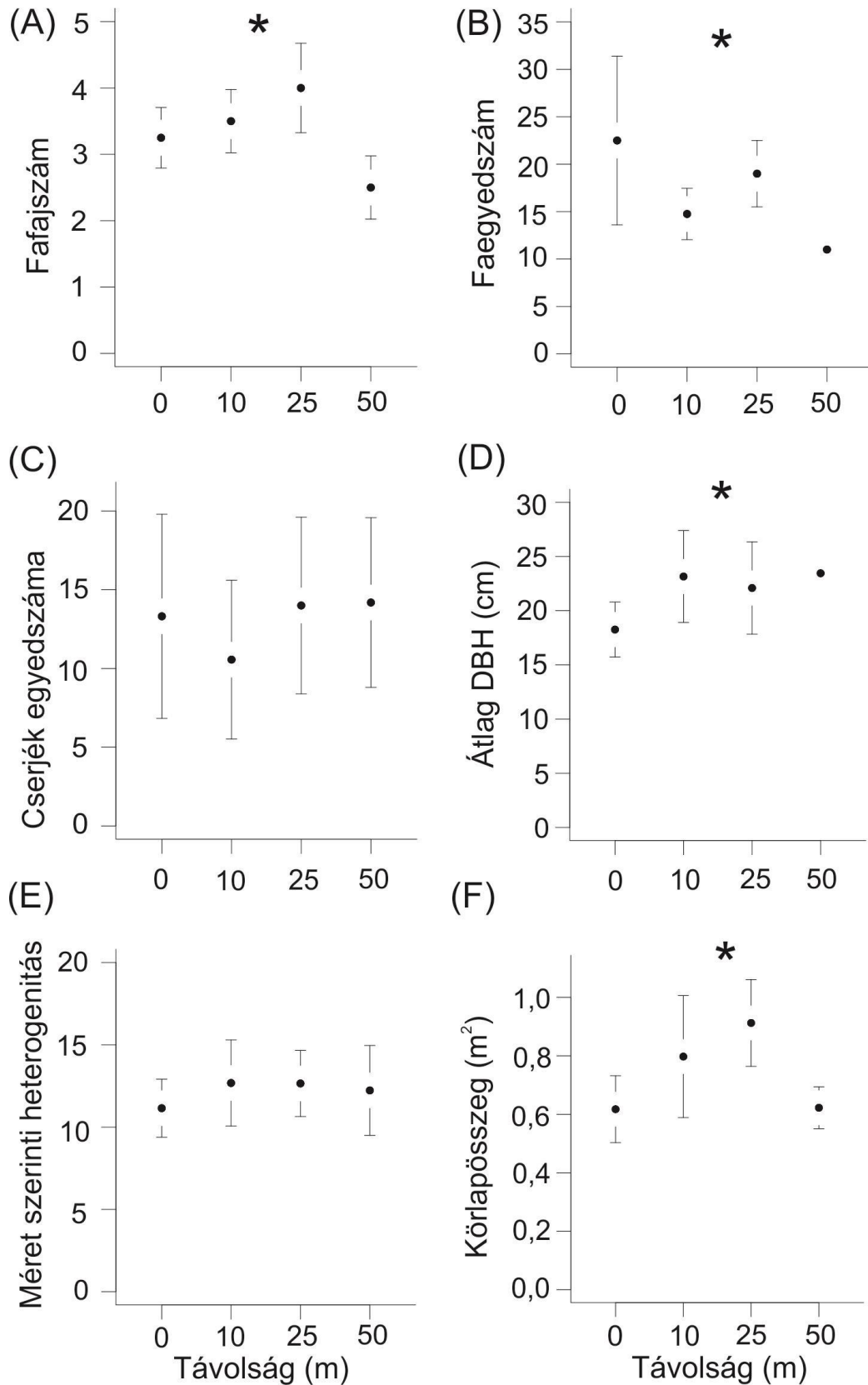
Függő változó	Magyarázó változó	df	F	p
Madárabundancia	Távolság	59	20,336	<0,0001
	Fafajszám	59	10,011	0,0025
	Fák egyedszáma	59	0,057	0,811
	Átlag DBH	59	0,989	0,324
	Fák méret szerinti heterogenitása	59	2,279	0,136
	Körlapösszeg	59	4,096	0,047
	Cserjék egyedszáma	59	0,002	0,959

<sup>a</sup> Az elemzésbe azon madárfajokat vontuk be, melyek legalább az év bizonyos szakaszában hernyófogyasztók.



**24 ábra.** A rovarévi énekesmadarak abundanciájának függése a (A) fafajszámtól ( $r = -0,278$ ;  $p = 0,0260$ ), valamint a (B) körlapösszegtől ( $r = -0,249$ ;  $p = 0,047$ ).





**25. ábra.** Az erdőszerkezet változása a szegélytől mért távolság függvényében. A szignifikáns különbségeket \* jelöli.



## 5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

*5.1. I. vizsgálat: Az erdőheterogenitás és az erdőszerkezet hatása a rovarevő énekesmadarakra, a madarak hernyófogyasztására és a hernyók okozta rágáskárra*

### 5.1.1. Az erdőszerkezet hatása a madarak és lombfogyasztó hernyók közösségeire

Az erdő kompozicionális és szerkezeti jellemzői alapvetően befolyásolják az erdei élőlényközösségek összetételét és egyedszámviszonyait (REGNERY et al. 2013). Jelen tanulmányban az erdőheterogenitás és az egyes erdőszerkezeti változók (elegyesség, térbeli heterogenitás, holtfa, cserjeszint, záródás) rovarevő énekesmadarakra és lombfogyasztó hernyóközösségekre gyakorolt hatását vizsgáltuk. Az eddigi kutatási eredmények alapján tudjuk, hogy a szerkezetileg heterogén erdők általában változatos és kedvező életfeltételeket teremtenek sok élőlénycsoport, köztük a rovarevő énekesmadarak számára (FREEMARK és MERRIAM 1986, SEKERCIOGLU 2002, ROSENWALD et al. 2011), ezzel szemben gyakran negatívan befolyásolják a lombfogyasztó rovarok populációit (JACTEL et al. 2009). Az erdőheterogenitás madarakra gyakorolt kedvező hatását jelen vizsgálatunk is megerősítette. A szerkezetileg heterogén erdőállományokban a rovarevő énekesmadarak faj- és egyedszáma egyaránt magasabb volt, mint a homogén szerkezetű erdőkben (BERECZKI et al. 2014). A heterogenitást jelző erdőszerkezeti változók a madarak egyedszámára gyakorolt pozitív hatás mellett fajösszetételüket is befolyásolták. Ezzel szemben a hernyóabundancia nem különbözött a homogén és heterogén erdőtípusok között (BERECZKI et al. 2014). A faállomány és a cserjeszint jellemzőinek hernyóabundanciára gyakorolt hatását vizsgálva sem tapasztaltunk összefüggést az erdőszerkezet és a hernyópopuláció mérete között. Vagyis vizsgálatunkban az erdő szerkezeti jellemzői a rovarevő énekesmadarak esetén meghatározóbb szerepet játszottak, mint a lombfogyasztó hernyók közösségét nézve.

Az erdő szerkezeti jellemzői és a rovarevő madárközösségek közötti összefüggéseket dolgozatunkban több különböző adatfeltárási módszerrel vizsgáltuk. Elsőként a madarak egyedszáma és az egyes erdőszerkezeti változók közötti korrelációt teszteltük. A legerősebb összefüggést a cserjeszint jellemzői – cserjedenzitás, cserjeborítás, cserjék fajszáma – és a madárabundancia között kaptuk. Ez az eredmény összhangban áll korábbi hazai (SZÉKELY és MOSKÁT 1991) és nemzetközi kutatási eredményekkel (FULLER 2003), melyek a cserjeszint meghatározó szerepét tárták fel a madarak egyedszám-viszonyait tekintve. Lineáris kevert modellünkben ezzel szemben a faállomány szerkezeti és kompozicionális jellemzői meghatározóbbak voltak, mint a cserjeszint. A fák méret szerinti heterogenitása és az elegyesség gyakorolta a legjelentősebb pozitív hatást a madarak egyedszámára (BERECZKI et al. 2014).

Ebből arra következtethetünk, hogy a különböző fajú-, kor- és méretkategóriájú fák együttes jelenléte egy adott területen jelentősen megnöveli a rovarévó énekesmadarak egyedszámát. Korábbi kutatások eredményei szerint különösen az idős, 40 cm mellmagassági átmérőt meghaladó, nagyméretű fák jelenléte kedvező az erdei madárközösségek számára (FULLER 2003, DIAZ 2008). Az idős fák ugyanis általában változatosabb lombkorona-szerkezettel rendelkeznek, mint a fiatal fák, és ezáltal több költő- táplálkozó- és menedékhelyet nyújtanak a rovarévó énekesmadarak számára, megnövelve azok egyedszámát (FULLER 2003, DIAZ 2008). Hasonló szerep jut az elegyfajoknak is. Jelenlétük az erdei életközösségben megnöveli a fitofág rovarok diverzitását és ezáltal stabilabb, évek között és éveken belül is kiegyenlítettebb táplálékkínálatot jelent a madarak számára (LAILOLO 2002, CSÓKA 2009). Az elegyesség továbbá különböző lombkoronaszerkezetű fák együttes jelenlétét is jelenti, így növeli a strukturális diverzitást, amely pozitív hatást gyakorolhat a madarak egyedszámára gazdag költő- táplálkozó- és búvóhelyül szolgálva (HINSLEY et al. 2009). Több hazai szerző kiemeli például a táplálkozóhelyek fontosságát (SZÉKELY és MOSKÁT 1991, TÖRÖK 1992). Valószínűsíthető tehát, hogy a faállomány szerkezete és bizonyos szerkezeti elemek jelenléte meghatározóbb a madarak egyedszáma szempontjából, mint a faállomány faji összetétele.

A madarak egyedszáma mellett fajösszetételük is jelentősen függ az erdő szerkezeti jellemzőitől (MOSKÁT és WALICZKY 1992, LAILOLO 2002). Számos madárfaj kötődik például bizonyos szerkezeti elemekhez, melyek jelenléte vagy hiánya meghatározza az adott madárfaj megtelepedését és ezáltal az erdei madárközösségek összetételét (FULLER 2003). Ilyen szerkezeti elem például a cserjeszint, amely számos madárfaj számára jelent táplálkozó- és búvóhelyet. Vizsgálatunkban a cserjeszinthez való kötődés leginkább a vörösbecs esetén volt megfigyelhető. Érdekes azonban, hogy a cinegék és poszáták elkerülték a magas cserjedenzitással jellemezhető területeket. Ez összefüggésben lehet a hazai megfigyeléssel, mely szerint a fiókákat etetése idején mind a cinegék, mind a poszáták előnyben részesítik a fák vékony ágait táplálékkeresésükkor (SZÉKELY és MOSKÁT 1991). A cserjeszint mellett a faállomány szerkezeti jellemzői is hatást gyakoroltak a madárközösség fajösszetételére. A szerkezeti elemekhez való legjelentősebb kötődés a nagy fakopáncs esetében rajzolódott ki: lényegesen nagyobb gyakorisággal fordult elő azokon a területeken, amelyek nagyobb körlapösszeggel jellemezhetők. A körlapösszeg harkályok faj- és egyedszámára gyakorolt pozitív hatását már több vizsgálat kimutatta (KUMAR et al. 2014, CZESZCZEWIK et al. 2015). A körlapösszeg mellett ugyanakkor a fák minőségi jellemzői sokkal meghatározóbbak lehetnek a harkályok számára. Egyes kutatások eredményei szerint ugyanis csupán az álló holtfa körlapösszege gyakorol pozitív hatást a harkályközösségre, az élő fa körlapösszege növekedése ezzel szemben negatívan befolyásolja a harkályok egyedszámát (TREMBLAY et al.

2015). Számos harkályfaj, mint például a kis és a közép fakopáncs (*Dendrocopos minor*, *Dendrocopos medius*) mind a táplálkozást, mind az odúkészítést tekintve teljes mértékben a korhadó, holt faanyagra szorul (ÓNODI és WINKLER 2014, ASSADI et al. 2015). Odúkészítésükkel a harkályok számos erdei élőlénynek biztosítják életfeltételüket, ezáltal kulcsszerepet játszanak az erdei ökoszisztémák működésében és különösen az odúlakó madárközösségek kialakulásában. A hazai erdei madárfajok 35%-a odúköltő, ugyanakkor legtöbbjük nem képes saját odút készíteni, hanem a harkályok által vájt odvakra vannak utalva (CSÓKA et al. 2001). Jellegzetesen másodlagos odúköltők a cinegék, a légykapók és a csuszka (ÓNODI és WINKLER 2014). E fajok megtelepedése tehát a harkályok és az odúkészítésre alkalmas fák jelenlétéhez kötött. Mivel e fajok a hernyók elsődleges predátorai, megtelepedésük az erdő egészségi állapota szempontjából is kulcsfontosságú. Vagyis az idős, lábon álló korhadó fák különösen nagy szerepet tölthetnek be a hatékony kártevő-szabályozás működésében. A holt faanyag pozitív hatását jelen dolgozatunkban azonban közvetlenül nem sikerült igazolni. Ennek magyarázatául szolgálhat a facsonkok mintaterületen tapasztalt alacsony száma.

Összességében elmondható tehát, hogy az erdő szerkezeti jellemzői meghatározó szerepet játszanak a rovarévó énekesmadarak faj- és egyedszámviszonyainak, valamint közösség szerkezetének alakulásában. Ez alapján az erdészeti kezelés nagyban hozzájárulhat a gazdag madárközösségek fenntartásához a madarak számára kedvező szerkezeti elemek (holtfa, idős fa, elegyfajok) fenntartása által. Bizonyos szerkezeti elemek hiánya viszont a madárközösségek hanyatlásához vezethet. A fészkelésre alkalmas odvas fák alacsony mennyisége például az elmúlt évtizedekben jelentősen hozzájárult számos európai harkályfaj (pl. közép fakopáncs, kis fakopáncs, zöld küllő (*Picus viridis*)) és közvetve több másodlagos odúköltő faj állományainak csökkenéséhez (MIKUSINSKI és ANGELSTAM 1997). A holt faanyag alacsony mennyiségért pedig nagyrészt az erdőgazdálkodás okolható. Egyes erdészeti fahasználatok, mint például a tisztítás és gyérítés közvetlenül is jelentős negatív hatást gyakorolnak a holtfa mennyiségére (CSÓKA et al. 2000). Az erdészeti fahasználatokat tehát célszerű lenne úgy megtervezni, hogy több holt faanyag maradjon az erdőben (ÓNODI és WINKLER 2014). Jelen tanulmány eredményei a holt faanyag közvetlen pozitív hatását ugyan nem igazolták, ugyanakkor felhívták a figyelmet a méret szerinti heterogenitás és az elegyesség szerepére. Az európai erdőkre jellemző vágásos üzem ugyanakkor homogén, egykorú, egy vagy kevés fafajból álló erdők létrejöttét eredményezi (MATTHEWS 1991). A homogén, ültetvényyszerű erdőkben viszont a legtöbb énekesmadárfaj nem találja meg az életfeltételeit. A térben heterogén fahasználat és a különböző korcsoportok egyidejű fenntartása viszont kedvező hatást gyakorolhat a madarak faj- és egyedszámára, miközben nem növeli az erdészeti kártevőknek számító lombfogyasztó hernyók populációit.

### 5.1.2. A rovarevő énekesmadarak hernyókra gyakorolt hatása

Az erdei élőhely szerkezeti és kompozicionális jellemzői tehát jelentős hatást gyakorolnak a rovarevő énekesmadarak denzitására, valamint közösség szerkezetére (BERSIER és MEYER 1994, LAIOLO 2002). A madárállomány denzitás- és diverzitásviszonyai pedig erősen befolyásolják a madarak és hernyók közötti táplálkozási kapcsolat intenzitását (BERECZKI et al. 2014), és ezáltal a madarak általi kártevő-szabályozás hatékonyságát. Tehát végső soron az erdő szerkezeti jellemzői a madárközösségekre gyakorolt hatásukon keresztül hatást gyakorolhatnak a madarak általi kártevő-szabályozás hatékonyságára is. Jelen tanulmányunkban a kártevő-szabályozás hatékonyságát a predációs ráta közvetlen, kísérletes mérésével értékeltük a szerkezeti jellemzők függvényében. Bár vizsgálatunkban nem mutattunk ki közvetlen különbséget a homogén és heterogén állományszerkezetű erdőkben mérhető predációs ráta között (BERECZKI et al. 2014), eredményeinkből fontos következtetéseket vonhatunk le a predációs ráta, valamint a madarak és hernyók egyedszámai közötti kapcsolatokról. Korábbi kutatási eredményekkel összevetve fontos összefüggések rajzolódnak ki, melyek egyértelműen felhívják a figyelmet a madarak erdei élőhelyen betöltött szabályozó szerepére. Az első jelentős összefüggés a madarak denzitása és a predációs ráta között tapasztalható. Nevezetesen, a predáció intenzitása elsősorban a madarak egyedszámától, nem pedig a fajszámától függ (GONZÁLEZ-GÓMEZ et al. 2006, HOWE et al. 2009, BERECZKI et al. 2014, BERECZKI et al. 2015). Lineáris összefüggés révén az egyedszám duplázódása a predációs rátát is közel duplájára növeli. Fontos megjegyezni azonban, hogy ez az egyszerű összefüggés nem univerzális érvényű, nem áll fenn minden predátor csoport esetén. A predátorok denzitásának növekedése ugyanis megnövelheti az intraguild predáció valószínűségét, valamint az intra- és interspecifikus kompetíció erősségét (SCHMITZ 2007). A magas predátor denzitás tehát nem minden esetben jelent magas predációs rátát a kártevő populációra nézve. Agrár élőhelyen például több tanulmány számol be az intraguild predáció kártevő-szabályozásra gyakorolt negatív hatásáról (pl. ROSENHEIM és HARMON 2006). A rovarevő énekesmadarak magas denzitásának fenntartása az erdei élőhelyeken viszont az eddigi irodalmak alapján minden esetben kedvezőnek bizonyult a kártevő-szabályozás szempontjából (pl. SANZ 2001, MANTYLA et al. 2008a). S mivel a madarak egyedszáma erősen függ az erdő szerkezeti jellemzőitől (BERECZKI et al. 2014, MAG és ÓDOR 2015), az erdőszerkezet és ezáltal az erdőkezelés jelentős közvetett hatást gyakorolhat a predációs rátára. Vagyis a madarak számára kedvező szerkezeti elemek fenntartása közvetve a predációs ráta növekedését eredményezheti. Fontos kérdés azonban a kártevő-szabályozás hatékonysága szempontjából, hogy a magas madárabundancia és ezáltal a magas predációs ráta fenntartása milyen hatást gyakorol a hernyóközösségekre nézve. Kizárásos kísérletek eredményei számos esetben számoltak be a predációs ráta és a hernyóabundancia

közötti negatív összefüggésről (pl. TANHUANPÄÄ et al. 2001, SCHWENK et al. 2010). Vagyis a magasabb predációs ráta a hernyók egyedszámának csökkenéséhez vezethet. Ugyanakkor a madarak hernyók egyedszámára gyakorolt közvetlen negatív hatása nem minden esetben mutatható ki, mint ahogy jelen vizsgálatunkban sem (BERECZKI et al. 2014). Ez egyrészt visszavezethető a vizsgálatok rövid időtartamára, amely alapján nem következtethetünk a hernyók hosszú távú egyedszám változásaira. Másrészt a madarak hernyópopuláció-csökkentő hatása nem csupán a madarak egyedszámától függ, hanem a hernyópopuláció kiindulási mérete is jelentősen befolyásolja (SEKERCIOGLU 2006). Eddigi kutatások eredményei szerint a madarak – és általában a generalista predátorok – szerepe alacsony prédadenzitásnál jelentősebb, mint magas prédadenzitás esetén (SOUTHWOOD és COMINS 1976). HOLMES (1990) például 40–70%-os populációcsökkenést mért, amennyiben a területen a hernyók alacsony denzitása volt tapasztalható. Jelen vizsgálatunk a madarak alacsony prédadenzitásnál várható populációcsökkentő hatását nem igazolta. Ugyanakkor magasabb predációs rátát mértünk a nagyobb hernyóabundanciával jellemezhető területeken, amelyből arra következtethetünk, hogy a madarak képesek követni a hernyóabundancia változásait. Vagyis más szavakkal ott táplálkoztak, ahol a préda nagyobb egyedsűrűséggel jelent meg. A prédadenzitás növekedésére adott numerikus és funkcionális választ már korábbi vizsgálatok is leírták a rovarévó énekesmadarak esetén (HOLMES 1990, MANTYLA et al. 2008a, BERECZKI et al. 2014). Ez alapján a madarak kártevő-szabályozásban betöltött szerepe nem feltétlenül a préda egyedszámának közvetlen csökkentésében keresendő, hanem sokkal inkább a prédadenzitás további növekedésének megakadályozásában, és ezáltal két tömegszaporodás közötti időtartam elnyújtásában (pl. SEKERCIOGLU 2010, BERECZKI et al. 2014). Ezzel a feltételezéssel áll összhangban a SOUTHWOOD és COMINS (1976) által kidolgozott szinoptikus populáció model, melyet elsőként HOLMES alkalmazott a rovarévó énekesmadarak és a hernyópopulációk közötti kapcsolat leírására. Az ő értelmezésében a tömegszaporodásra hajlamos erdészeti kártevők két gradációja közötti csúcsot egy „természetes ellenség szakadék” („natural enemy ravine”) választ el egymástól (HOLMES 1990). Ezt a feltételezést erősíti meg például a *Choristoneura fumiferana* populációival végezett modellezés is, melynek eredménye szerint a madaraknak nagy szerepe van a hernyópopuláció alacsony szinten tartásában (CRAWFORD és JENNINGS 1989). Ez azért fontos, mert a mérsékelt övi erdőkben az egyes lombfogyasztó hernyófajok általában alacsony denzitással vannak jelen és egyedszámuk csak tömegszaporodás idején emelkedik meg jelentősen (HOLMES 1990). A tömegszaporodás ráadásul foltokban történik és erős térbeli, ill. időbeli variabilitás jellemzi, vagyis tömegszaporodások szórványosan és változó rendszerességgel alakulnak ki (ALLSTADT et al. 2013). A gradáló populációk így csak rövid időre és lokálisan jelentenek nagy mennyiségű táplálékot a madarak számára. A

legtöbb lombfogyasztó hernyó tömegszaporodások közötti alacsony egyedszámmal jellemezhető populációja viszont biztos táplálékot jelent a madarak számára. A madarak így jelentősen függenek a nem tömegszaporodó prédától (HOLMES 1990). Különösen erős ez a függés fészkelési időszakban, amikor a fiókák etetése nagy mennyiségű, tápanyagban gazdag táplálékot igényel (SEKI és TAKANO 1998).

Összevetve vizsgálatunk eredményeit a korábbi kutatási tapasztalatokkal valószínűsíthető, hogy a rovarevő énekesmadarak jelentős hatást gyakorolnak a lombfogyasztó hernyók populációira. Ez a hatás azonban nem feltétlenül jelenti a hernyópopuláció közvetlenül mérhető csökkentését, de jelentheti a gradációs periódus elnyújtását. Ennek igazolására azonban hosszútávú vizsgálatok szükségesek.

### 5.1.3. Hernyóabundancia és rágáskár

A madarak kártevő-szabályozásban betöltött szerepének vizsgálatakor nem elegendő csupán a hernyópopulációkra gyakorolt hatásukat értékelni, hanem a hernyók táplálékául szolgáló gazdanövényre gyakorolt közvetett hatásukat is figyelembe kell venni. Erdészeti szempontból ugyanis egyedül a kártétel mértékének csökkenése jelenthet hatékony kártevő-kontrollt. Tanulmányunkban a madárpredáció hernyópopulációkra gyakorolt közvetlen negatív hatását ugyan nem sikerült kimutatni, a heterogén állományszerkezetű erdők, amelyek a rovarevő énekesmadarak nagyobb egyedszámát tartották fenn, alacsonyabb rágáskártól szenvedtek. Vagyis eredményeink alapján valószínűsíthető a madarak jelenlétének közvetett pozitív hatása az erdők egészségi állapotára. Ezt a közvetett hatást, melyet a madarak magas egyedszámának fenntartása által végső soron az erdőszerkezet gyakorol a lombfogyasztó rovarok okozta biotikus kárra, már korábbi vizsgálatok is dokumentálták (pl. MOORE et al. 1991). Ugyanakkor fontos megjegyezni, hogy kísérletünkben nem találtunk közvetlen összefüggést a hernyóabundancia és a rágáskár között, így a madarak levélkárra gyakorolt hatását csak közvetve értékelhetjük. A hernyóabundancia és a rágáskár közötti hiányzó összefüggés magyarázatául öt lehetséges alternatív hipotézist állítottunk fel. Először is, a hernyók okozta rágáskár a hernyók denzitása mellett a táplálkozási aktivitásuktól is függ. A táplálkozási aktivitást pedig számos tényező befolyásolhatja, mint például a predátorok jelenléte (MCARTHUR et al. 2012). Vagyis a madarak magas denzitása és intenzív táplálkozása a heterogén területeken csökkenthette a hernyók táplálkozási intenzitását. Ily módon a heterogén területeken tapasztalt alacsonyabb levélkár közvetve a madarak jelenlétének is tulajdonítható. A hernyók táplálkozási intenzitását, valamint a táplálkozás időtartamát továbbá jelentősen befolyásolja a táplálék minősége, elsősorban kémiai összetétele és fizikai tulajdonságai (COLEY et al. 2006, WRIGHT et al. 2010). A nagyobb víztartalmú és N-tartalmú levelek például optimális táplálékot nyújtanak a



lombfogyasztó hernyók számára, így ezeken szívesebben táplálkoznak, gyorsabban bebábozódnak. Az alacsony N-tartalmú leveleken fejlődő hernyóknak ezzel szemben több időre van szükség a kifejlődéshez, így tovább táplálkoznak, amely összességében nagyobb rágáskárhoz vezethet. A lassabb fejlődés ugyanakkor megnövelheti a madarak általi predáció kockázatát, így a hernyók előnyben részesítik a számukra könnyebben emészthető, magas víz- és tápanyagtartalmú fiatal leveleket (COLEY et al. 2006). A víz és N-tartalom mellett nagy szerep jut a másodlagos anyagcseretermékeknek, mint például a tannin vagy a terpének. A tannin például jelentősen csökkenti a növényi szövetekben található fehérjék emészthetőségét, és ezáltal lassítja a hernyók kifejlődését (PEARSE 2011). A másodlagos anyagcseretermékek így a növények herbivórok elleni védekezésének fontos eszközei. Megemlítenéd, hogy a növények képesek egyes másodlagos anyagcseretermékek termelésével aktívan magukhoz csalogatni a herbivórok természetes ellenségeit (VAN BAEL et al. 2003). A legújabb kutatási eredmények jelzik, hogy a korábbi elképzelésekkel ellentétben a madarak is képesek érzékelni a növények által kibocsátott illékony anyagokat (MANTYLA et al. 2008a, 2008b). A másodlagos anyagcseretermékek tehát nem csupán a hernyók fejlődését és táplálkozását befolyásolják, hanem fontos szerepük lehet a madarak általi predációs ráta alakulásában is. A másodlagos anyagcseretermékek szintézise, valamint a levél víz- és N tartalma viszont elsősorban a termőhelyi jellemzők függvénye; a talaj víz- és tápanyagtartalma, az élőhely fényviszonyai, a fák egészségi állapota mind jelentősen befolyásolja (WRIGHT et al. 2010). Ennek megfelelően a különböző erdőkezelési módok szintén hatással lehetnek a levél minőségére (FORKNER és MARQUIS 2004). Ennélfogva elképzelhető, hogy a tanulmányunkban vizsgált heterogén és homogén szerkezetű erdők különböztek a levél kémiai összetételét és fizikai tulajdonságait tekintve, vagyis a heterogén szerkezetű erdőkben tapasztalható alacsonyabb rágáskár a madarak közvetett hatása mellett levélminőségbeli különbségekre is visszavezethető. Másik lehetséges magyarázat a hernyók egyedszáma és a rágáskár közötti összefüggés hiányára a heterogén területek magas cserjedenzítése. A cserjék jelenléte ugyanis alternatív táplálékforrásként csökkentheti a tölgyekre nehezedő herbivor nyomást. További lehetséges magyarázat, hogy a nagyméretű hernyó fajok, mint például a bagolylepkék hernyói (Lepidoptera: Noctuidae) többnyire éjjel aktívak, napközben pedig gyakran a fatörzsön vagy a vastagabb ágakon tartózkodnak (STAMP és CASEY 1993). Az általunk alkalmazott mintavételi módszer tehát ily módon alábecsülhette az adott fán ténylegesen táplálkozó hernyók egyedszámát. Emellett előfordulhat, hogy a nagyobb hernyók már bebábozódtak a mintavételünkör és ennélfogva nem kerültek be a mintába. Az általuk okozott rágáskár viszont megmaradt a leveleken és felvételezésre került. Továbbá a rágáskár felvételezésékor csupán a rágott levelek számát adtuk meg, amely a rágáskár meghatározásának egy kevésbé pontos módja szemben a rágott felület

pontos meghatározásával (BÖHM et al. 2011). Vagyis a hernyók egyedszáma és a rágáskár közötti hiányzó összefüggés módszertani okokra is visszavezethető.

Dolgozatunkban egy a madaraktól a hernyókon át a hernyók táplálékát jelentő növényekig terjedő tritrofikus táplálkozási kapcsolatot vizsgáltuk. Bár több összefüggést nem sikerült kimutatnunk (pl. madarak hernyóabundanciára gyakorolt hatása, hernyók egyedszáma és rágáskár közötti összefüggés), a madarak növényekre gyakorolt pozitív hatása közvetve megerősítést nyert. Ezt a felsőbb táplálkozási szintről a növényekig terjedő kaszkád hatást már korábbi tanulmányok is leírták (SIMONETTI et al. 2007, BRIDGELAND et al. 2010, BÖHM et al. 2011, MANTYLA et al. 2011, GIFFARD et al. 2012), jelezve, hogy az ökoszisztémák szerveződésében az alulról jövő ún. *bottom-up* hatások mellett a felülről érkező, *top-down* hatásoknak is szerepe van. BRIDGELAND et al. (2010) például a madarak, hernyók és növények közötti kapcsolatot vizsgálva az esetek 18%-ban talált szignifikáns trofikus kaszkádot, vagyis a madaraktól a növényekig végigvezethető hatást. A trofikus kaszkád általában ott volt szignifikáns, ahol nagy volt a csapadékmennyiség, a talaj tápanyagtartalma, valamint a fák növekedési üteme (BRIDGELAND et al. 2010). Vagyis a *top-down* hatások erőssége a növények számára elérhető forrásoktól függ. Ezt erősíti meg FORKNER és HUNTER (2000) mérsékelt övi tölgyesek herbivor közösségére kiterjedő kísérlete is, melynek eredményei szerint a műtrágyázott területeken a lombrágók és levélaknázók denzitása egyaránt magasabb volt. Mindebből arra következtethetünk, hogy a tritrofikus kapcsolatrendszer alapvetően alulról irányított, de bizonyos körülmények között a predátorok, mint például a rovarevő énekesmadarak stimulálhatják a növények növekedési ütemét (BRIDGELAND et al. 2010). Abban az esetben, amikor a fák növekedését limitáló faktorok a vízhiányról a herbivória felé tolódnak a rovarevő madarak potenciálisan csökkenthetik a herbivória mértékét (BRIDGELAND et al. 2010). Különösen akkor jelentős ez a szerep, amikor a legjelentősebb herbivórok egyben a madarak kedvelt prédái.

## 5.2. II. vizsgálat: Az erdőszegélyek hatása a rovarevő énekesmadarakra és a madarak hernyófogyasztására

### 5.2.1. Szegélyhatás

A rovarevő énekesmadarak faj- és egyedszámának az erdőszegélyekben való eloszlása régóta kutatott téma (pl. FULLER és WHITTINGTON 1987). A kutatási eredmények azonban mindmáig ellentmondásosak. Egyes szerzők pozitív (BARBARO et al. 2014, BATÁRY et al. 2014), míg mások negatív (KARANTH et al. 2006) szegélyhatást dokumentáltak. Vagyis a madarak szegélykedveléséről és szegélykerüléséről egyaránt rendelkezünk irodalmi adatokkal.

Az ellentmondásos eredményekből a szegélyhatások élőhely- és kontextusfüggésére következtethetünk (RIES és SISK 2004), amely egyértelműen felhívja a figyelmet a lokális kutatások szerepére. Az erdőszegély azonban a fajok eloszlásán túl a fajok közötti kapcsolatokra is jelentős hatást gyakorol (MURCIA 1995, EWERS és DIDHAM 2007), így potenciálisan befolyásolja a madarak általi hernyópredációt. Ezt felismerve az elmúlt években egyre több tanulmány vizsgálta a szegélyek hatását a rovarevő énekesmadarak táplálkozási intenzitására, vagyis a predációs rátára. E tanulmányok eredményei szintén ellentmondóak. KOH és MENGE (2006) trópusi ökoszisztémában végzett vizsgálatukban például arról számolnak be, hogy az erdőszegélytől való távolság növekedése semmilyen hatást nem gyakorol a predációs rátára. Ezzel szemben más szerzők (pl. GONZÁLEZ-GÓMEZ et al. 2006, SKOCZYLAS et al. 2007, BARBARO et al. 2012, BARBARO et al. 2014) egyértelmű pozitív szegélyhatást írtak le a hernyópredációra nézve. E vizsgálatok szintén elsősorban trópusi ökoszisztémákból, ill. a déli féltekéről származnak. A mérsékelt övi lombhullató erdőkben ugyanakkor a hernyópredáció erdőszegélyekben való eloszlása egy kevésbé kutatott téma. Jelen dolgozat ebből a szempontból hiánypótlónak tekinthető. Tanulmányunkban a hernyópredáció és a madárabundancia finom térskálán történő változását vizsgáltuk az erdőszegélytől az erdőbelső felé haladva. Ellentétben az eddigi irodalmi adatokkal, a rovarevő énekesmadarak egyedszáma és a predációs ráta esetén egyaránt egy jellegzetes, nem lineáris mintázatot tapasztaltunk az erdőbelső felé haladva (BERECZKI et al. 2015). A tapasztalt mintázat értelmében mind a madárabundancia, mind a predációs ráta magas volt az erdőszegélyben, a szegélytől távolodva hirtelen jelentős csökkenést mutatott, majd az erdőbelsőben ismét megemelkedett. A madarak egyedszáma az erdőbelsőben volt a legmagasabb, míg a predációs ráta esetén a szegély és az erdőbelső nem különbözött szignifikánsan. Tehát amennyiben csak a szegélyt és az erdőbelsőt hasonlítanánk össze egymással, arra következtethetnénk, hogy a szegély negatívan befolyásolja a madarak egyedszámát, a predációs rátára viszont nincs hatással. A szegélytől 10, illetve 25 m-re tapasztalt alacsony egyedszám és predációs ráta viszont arra enged következtetni, hogy mind a szegély, mind az erdőbelső kedvező élőhely a madarak számára, melyek táplálkozásukkal mindkét élőhelyen magas predációs rátát tartanak fenn. Ez utóbbit alátámasztja, hogy a madarak egyedszáma és a predációs ráta között hipotézisünknek és irodalmi adatoknak (GONZÁLEZ-GÓMEZ et al. 2006, HOWE et al. 2009, BERECZKI et al. 2014) megfelelően pozitív lineáris kapcsolatot tapasztaltunk. A predációs ráta változása a szegélytől az erdőbelső felé haladva tehát követte a madárabundancia változását, viszont ellentétben a madarak egyedszámával – amely az erdőbelsőben volt a legmagasabb – a legintenzívebb predációt a szegélyben mértük. Ez alapján feltételezhető, hogy a madarak táplálkozási intenzitása a szegélyben nagyobb volt, mint az erdőbelsőben. Korábbi kutatási eredményekből tudjuk, hogy a szegélyek a lombfogyasztó

rovarok számára kedvező feltételeket tartanak fenn. A szegélyekben rendelkezésre álló több fény gazdagabb, dúsabb növényzetet eredményez, ezáltal bőségesebb táplálékforrást jelent a hernyók számára (MURCIA 1995). A közvetlen fény és hő ráadásul a hernyók fejlődésére is pozitív hatást gyakorol (KINGSOLVER et al. 2004). A hernyók magas egyedszáma pedig táplálékkoncentrációt jelent a madarak számára, amely eredménye végsős soron a madarak és hernyók közötti táplálkozási kapcsolat intenzitásának növekedése a szegélyekben (GONZÁLEZ-GÓMEZ et al. 2006). A hernyóabundanciára vonatkozó adatok hiányában ezt a feltételezést jelen dolgozatban nem tudtuk megerősíteni.

A fentiek alapján tehát arra következtethetünk, hogy a predációs ráta változása a szegélytől az erdőbelső felé haladva elsősorban a madarak egyedszám-változásával, ill. feltételezhetően a madarak számárafontos táplálékforrás eloszlásával állhat kapcsolatban. További kérdésünk viszont, hogy a rovarévó énekesmadarak általunk tapasztalt egyedszám-változása a szegélytől az erdőbelső felé haladva mivel magyarázható. Irodalmi adatokból tudjuk, hogy a madarak – valamint valamennyi élőlény – szegélyekben tapasztalt eloszlása a számukra fontos források eloszlását követi (RIES és SISK 2004). Ilyen fontos forrás például a táplálék. Mivel kísérletünkben a hernyóabundancia vizsgálatára nem volt lehetőségünk, erre vonatkozóan nem tudunk következtetéseket levonni. Vizsgáltuk viszont a faállomány és a cserjeszint jellemzőinek finom térleptékű változását. Ezen erdőszerkezeti változók határozzák meg a költő- búvó- és táplálkozóhelyek eloszlását, így feltételeztük, hogy a madarak eloszlása követi az erdőszerkezet változásait. Ezzel szemben ellentmondó eredményt kaptunk. A madarak egyedszáma ugyanis negatív összefüggést mutatott egyes erdőszerkezeti változókkal, amelyek általában pozitív hatást gyakorolnak a madárabundanciára. Ilyen szerkezeti elem például a fafajok száma vagy a körlepösszeg, melyek madarakra gyakorolt kedvező hatását számos tanulmány igazolta (LAIOLO 2002, LAWLER és EDWARDS 2002, BEREZKI et al. 2014). A madarak szegélyekben való eloszlását vizsgáló tanulmányok továbbá a cserjeszint szerepére hívják fel a figyelmet. Számos vizsgálat írta le a cserjedenzitást, mint a legfontosabb magyarázó változót a madarak szegélyekben való eloszlását tekintve (BERRY 2001, BATÁRY et al. 2014). A gazdag cserjeszinttel rendelkező szegélyek ugyanis gazdag és változatos mikroélőhelyeket nyújtanak a madarak számára (SAARIVIKI és HERCZEG 2014), ezáltal vonzó élőhelynek számítanak. Ellentétben ezekkel az eredményekkel jelen dolgozatunkban nem találtunk összefüggést a cserjeszint borítása és a rovarévó énekesmadarak egyedszáma között. Az erdőszerkezet és a madárabundancia között tapasztalt ellentmondó eredmények magyarázatául szolgálhat, hogy a faállomány és a cserjeszint jellemzőiben nem tapasztaltunk markáns különbséget az erdőszegélytől az erdőbelső felé haladva. Az erdőszerkezet madarakra gyakorolt hatása így kisebb lehetett, mint például az 1. vizsgálatban (42-52. o.), ahol az erdőszerkezetben markáns

különbségek rajzolódtak ki. A madárabundancia esetén tapasztalt jellegzetes, nem lineáris mintázat magyarázatául szolgálhat továbbá, hogy a szegély és az erdőbelső között a szegélyt kedvelő fajok már nem, a zárt erdőhöz kötődő fajok pedig még nem találhatók meg, ill. alacsony egyedszámmal vannak jelen. E feltételezés igazolására azonban nem rendelkezünk elegendő adattal a területen rögzített alacsony fajszaám miatt.

Jelen dolgozat az erdőszegély rovarrevő énekesmadarakra és a madarak általi predációs rátára gyakorolt hatását egy finom térskálán vizsgálta, s ezáltal egy nem várt, nem lineáris mintázatot mutatott ki mind a madarak egyedszámára, mind a predációs rátára. Ugyanakkor meg kell említeni, hogy a finom térskála alkalmazása módszertani problémákhoz is vezethetett, amelyek kiküszöbölésére a jövőbeli vizsgálatok esetén nagy figyelmet kell fordítani. Nevezetesen, a szegélyben és az attól 10 m-re futó transzekt esetén potenciális átfedés lehetett a madarak egyedszámát tekintve. Ugyanakkor vizsgálatunkat a hernyócsúcs idején végeztük, amikor a madarak átlagos keresési ideje 40%-al alacsonyabb, mint a hernyócsúcs előtt és után (NAEF-DAENZER 1999). Vagyis ebben az időszakban a madarak lényegesen kisebb távolságokat mozognak táplálkozás során, amely csökkenthette a két transzekt közötti átfedést. Eredményeink alapján további kutatások tervezését javasoljuk, melyek célja a módszertani hibák kiküszöbölése a szegélyek madarakra és a madarak általi predációra gyakorolt hatásának finom léptékű vizsgálatakor. Az egyes madáregyedek többszöri számolásának elkerülése végett például javasolható a madárszámlálás kiegészítése táplálkozási vizsgálatokkal, vagy a madarak kamerás megfigyelése, jelölése szintén csökkentheti a módszertani hibák kockázatát (GREGORY et al. 2004) és teljesebb képet adhat a rovarrevő énekesmadarak szegélyekben való eloszlásáról és táplálkozásáról. Ez utóbbi megértéséhez viszont elengedhetetlen a táplálékul szolgáló lombfogyasztó rovarok egyedszámának finom térskálájú vizsgálata a predációs ráta felmérése mellett. Továbbá a jövőbeli kutatásoknak minél több élőhelytípusra kellene kiterjedniük, hogy a madarak hernyókártevők elleni védekezésben betöltött szerepéről általános képet kapjunk a fragmentált tájban.

### 5.2.2. Madarak által nyújtott kártevő-szabályozás a fragmentált tájban

A madarak fragmentált tájban betöltött szerepének értékelésekor azonban figyelembe kell vennünk, hogy a szegélyhatás a fragmentációnak mindössze egyetlen összetevője (SAUNDERS et al. 1991). Az erdőfolt méretének csökkenése, az erdőfoltokat körülölelő környező élőhelyek tulajdonságai, az élőhelypusztítással együtt járó növekvő zavarás mind jelentős hatást gyakorol a rovarrevő énekesmadarak populációira (FAHRIG 2003), és ezzel együtt az általuk nyújtott kártevő-szabályozás hatékonyságára. Az erdőfolt méretének csökkenése például számos esetben közvetlenül is összefüggésbe hozható az énekesmadarak állományainak csökkenésével.

ROBBINS (1989) vizsgálatai szerint például az énekes rigó előfordulási gyakorisága egy 0,1 ha-os erdőfoltban 20%, egy 100 ha-os foltban viszont már 80%. A csökkenő foltméret negatív hatása különösen jelentős a vándormadarak és az erdőhöz erősen kötődő madárfajok esetén. Észak-Amerika trópusokra vándorló madarainak elmúlt évtizedekben tapasztalt hanyatlása például egyértelműen visszavezethető a dél-amerikai telelőhelyeken tapasztalt nagymértékű erdőfragmentációra és a telelésre alkalmas élőhelyek visszaszorulására (WHITCOMB et al. 1981). Kiemelendő továbbá, hogy az erdei élőhely szétdarabolódása együtt jár a fészekparazitizmus és fészekrablás gyakoriságának növekedésével, és ezáltal további negatív hatást gyakorolhat a fészkelő madárállományra (ROBINSON et al. 1995, BATÁRY és BÁLDI 2004). A fészkaljpredáció gyakorisága továbbá erősen függ az adott élőhelytől, valamint az erdőfoltot körülvevő szomszédos élőhely típusától. BATÁRY és BÁLDI (2004) 64 vizsgálatra kiterjedő meta-analízisükben kimutatták, hogy a fészkaljpredáció kockázata a szántóföldekkel körülvett lombhullató erdőkben a legnagyobb. A fészkelési siker csökkentésén keresztül a fészkaljpredáció jelentős negatív hatást gyakorolhat a madárpopuláció denzitására, és ezáltal csökkentheti a lombfogyasztó rovarokra nehezedő predációs nyomást.

Az erdőfragmentáció kártevő-szabályozásra gyakorolt hatásának minél teljesebb megértéséhez tehát nem elegendő a fragmentáció egyetlen komponensének vizsgálata, hanem komplex, átfogó kutatásokra van szükség, melyek a fragmentáció egyes összetevői közötti interakciók madarakra és a predációs rátára gyakorolt hatását is vizsgálják. Ilyen összetett tanulmány azonban mindmáig kevés született. Ezek közé tartozik BARBARO et al. (2012) kutatása, aki az erdőszegély és a foltméret együttes hatását vizsgálta a madarak faj- és egyedszámára, valamint az álprédán mért predációs rátára. A szegélyekben a madarak magasabb faj- és egyedszámát tapasztalta az erdőbelsőhöz képest, ugyanakkor az erdőfolt méretének nem volt hatása sem a madarakra, sem a predációs rátára (BARBARO et al. 2012).

### *5.3. Értékelés és gyakorlati javaslatok*

A madarak szerepe az erdei ökoszisztémák működésében és az erdő egészségi állapotának fenntartásában már régóta ismert és kutatott téma. A kezdeti kutatások elsősorban megfigyeléseken, valamint a madarak kizárásának hernyókra gyakorolt hatásán alapultak (pl. HOLMES 1990, SANZ 2001). A Milleneumi Ökoszisztéma Felmérés (Milleneum Ecosystem Assessment – MEA 2005) megjelenése ugyanakkor ráirányította a figyelmet az ökoszisztéma-szolgáltatások közvetlen, kísérletes mérésének fontosságára, valamint az egyes szolgáltatások eltérő élőhelyeken tapasztalható állapot-felmérésének égető szükségességére. A MEA megjelenésével közel egy időben kezdett terjedni az álpréda alkalmazása a hernyópredáció közvetlen, kísérletes mérésére. A módszer lehetőséget biztosít a predációs ráta terepi

körülmények közötti mérésére, valamint az eltérő élőhelyeken mért predációs nyomás összehasonlítására (HOWE et al. 2009). A módszer elterjedése óta számos tanulmány született (GONZÁLEZ-GÓMEZ et al. 2006, HOWE et al. 2009, BARBARO et al. 2012), azonban mindmáig kevés a komplex kutatás, amely az élőhelyek összehasonlításán túl az egyes lokális és táji változók madarakra, predációs rátára, hernyópopulációkra és az általuk okozott rágáskárra gyakorolt hatását együttesen vizsgálja. Továbbá a vizsgálatok túlnyomó része trópusi ökoszisztémákból származik, és rendkívül kevés kutatás irányul a mérsékelt övi tölgyes állományokra. Pedig a tölgyesek hatalmas területet foglalnak el hazánkban és Európában egyaránt (BÖLÖNI et al. 2008), továbbá mind gazdaságilag, mind ökológiailag kiemelt jelentőséggel bírnak (ZOLUBAS és ZIOGAS 2006). Mindemellett Európa tölgyesei a rovargradációk által leginkább fenyegetett élőhelyeinek számítanak (ICP FOREST 2011), így a természetes kártevő-szabályozó mechanizmusok működésének megértése rendkívül fontos feladat, különösen a klímaváltozás kártevőkre gyakorolt pozitív hatásának tükrében.

A fentiek értelmében jelen dolgozat több szempontból is hiánypótlónak tekinthető és hozzájárul a kártevő-szabályozás mechanizmusának jobb megértéséhez, valamint egy természetes folyamatokra alapozó, fenntarthatóbb erdőgazdálkodás alapjainak megteremtéséhez. Kutatásunk alapján megállapíthatjuk:

- 1) A mérsékelt övi tölgyesekben a rovarevő énekesmadarak a lombfogyasztó hernyók hatékony predátorai, mivel a hernyókra nehezedő teljes predációs nyomás több, mint 80%-át ők adják. Egyedszámuk növekedése magasabb predációs rátát eredményez, ráadásul képesek a hernyóabundancia változásaira aktívan reagálni. A madarak általi predáció így nagy szerepet játszhat a hernyópopuláció alacsony szinten tartásában és a gradációs periódusok közötti időtartam elnyújtásában.
- 2) A madarak aktív jelenléte az erdei ökoszisztémában közvetve hatást gyakorolhat az erdő egészségi állapotára. A magas predációs nyomás a hernyók általi rágáskár csökkenéséhez, így a fák egészségi állapotának javulásához vezet.
- 3) A madarak hernyópopulációkra, valamint a hernyók általi rágáskárra gyakorolt hatása erősen függ az adott élőhely lokális szerkezeti jellemzőitől, valamint a tágabb táji környezettől.
- 4) Az erdő szerkezeti jellemzői a madarak faj-, és egyedszámát, valamint a madárközösségek összetételét egyaránt befolyásolják, így közvetett hatást gyakorolnak a predációs rátára. Az erdőkezelés tehát jelentősen hozzájárulhat a természetes kártevő-szabályozás hatékonyságának növeléséhez a rovarevő énekesmadarak számára kedvező

szerkezeti elemek fenntartása (pl. idős fa, elegyesség, térbeli heterogenitás, holt fa, cserjeszint, stb.) által.

- 5) Az erdei élőhelyek növekvő fragmentációja az erdőszegélyek növekvő szerepéhez vezet. A szegélyekben tapasztalt magas madárabundancia és predációs ráta alapján megállapíthatjuk, hogy a rovarevő énekesmadarak az erdőszegélyekben is képesek a lomfogyasztó hernyók populációinak szabályozására.

A fenti megállapításokat összegezve hangsúlyozzuk az erdőkezelés szerepét a madárközösségek gazdagságának és a kártevő-szabályozás hatékonyságának fenntartásában. Eredményeink rávilágítottak, hogy a leghatékonyabb kártevő-szabályozás a nagy kiterjedésű, szerkezetileg heterogén erdőállományokban valósulhat meg. Európa tölgy dominanciájú erdőterületeinek uralkodó gazdálkodási típusa ugyanakkor a vágásos üzemmód, amelynek eredménye egy alapvetően egy-két korosztályból és egy-két fafajból álló, alacsony cserjedenzitással jellemezhető homogén erdőállomány létrejötte (MATTHEWS 1991). A tájra az eltérő korú erdők durva léptékű (5-10 ha-os egykorú erdőrészekből álló) mozaikja jellemző, melyeket nagy kiterjedésű vágásterületek vesznek körül. Ezen üzemmódon belül az állományszintű heterogenitás növelésének lehetséges módja a finomabb térskálán történő térben heterogén fahasználatok kivitelezése, a felújítási időszak elnyújtása, a vágásterületeken hagyásfacsoportok visszahagyása. Jelen dolgozat eredményei alapján a következő javaslatokat tehetjük az erdőgazdálkodás számára a madarak általi kártevő-szabályozás hatékonyságának növelése szempontjából:

- 1) A vágásokat célszerű térben és időben eltolva, több lépcsőben végezni, ezáltal növelve a térbeli heterogenitást és biztosítva a különböző korcsoportok egyidejű jelenlétét egy nagyobb térskálán.
- 2) Nagy figyelmet kell fordítani a vágásforduló megválasztására, illetve a felújítási időszak időbeli elnyújtására. A vágásforduló növelésével biztosítható, hogy megfelelő mennyiségű idős fa álljon rendelkezésre. A vágásforduló növelése ráadásul a nagyobb letermelt fatömeg miatt nem jelent gazdasági kiesést (ÓNODI és WINKLER 2014).
- 3) A még élő, idősebb fák, facsoportok állományban hagyására nagy hangsúlyt kell fektetni. Ezek az idős fák egyrészt utánpótlást jelenthetnek a holt faanyagok, másrészt a hagyásfacsoportok révén az erdő architektúrája, struktúrája bonyolultabbá válik, ezáltal több és változatosabb mikroélőhelyet és táplálékforrást nyújt az erdei élőlények számára (LARRIEU et al. 2012).



- 4) Az öreg élő, a korhadó és a holtfa egyaránt fontos szerepet tölt be az erdei ökoszisztéma önszabályozó képességében, így célszerű mindhárom típusból megfelelő mennyiséget hagyni az erdőben (REGNERY et al. 2013). A megfelelő mennyiségű holt faanyag állományban hagyása gazdasági kiesés nélkül is lehetséges. Ennek egyik módja, hogy gyérítések során a holt faanyagot nem távolítják el. Emellett minden olyan faanyagot, amelynek nincs gazdasági haszna, célszerű az erdőben tartani. Ráadásul számos élőhelyen mesterségesen is állítanak elő holtfákat a fák égetésével, gyűrűzésével, kivágásával (FRANK 2014). Ez utóbbinak elsősorban az intenzíven kezelt területeken lehet jelentősége (ÓNODI és WINKLER 2014).

Bár Magyarországon jelenleg is a vágásos üzemmód az uralkodó erdőgazdálkodási mód, az elmúlt években jelentős előrelépés történt a folyamatos erdőborítás melletti erdőgazdálkodás terjesztésében (FRANK 2000). Ez a gazdálkodási gyakorlat magába foglalja a szálalás üzemmódot, melynek eredménye egy heterogén állományszerkezet létrejötte, ahol minden kor és méretkategória jelen van. Jelen tanulmányban a faállomány méret szerinti heterogenitása bizonyult a legfontosabb erdőszerkezeti változónak a rovarrevő énekesmadarak egyedszámát és az általuk végzett kártevő-szabályozás hatékonyságát tekintve, így ezáltal a heterogenitás e formáját növelő gazdálkodási mód jelentősen hozzájárulhat az erdő rovarkárokkal szembeni védekező képességének fenntartásához. Továbbá a szálalás üzemmód melletti gazdálkodás nem jár a vágásos üzemmódra jellemző nagyméretű vágásterületek kialakulásával, így csökkenti a fragmentáció mértékét és növeli az erdőfoltok méretét. A szálalás melletti folyamatos erdőborítás biztosítja a természetes folyamatok hatékonyabb működését. Napjainkra már számos evidencia bizonyítja e gazdálkodási mód erdei ökoszisztémákra gyakorolt pozitív hatását. Jelen dolgozat egy újabb aspektusból bizonyítja az erdőheterogenitás jótékony hatását. Kutatásunkkal bizonyítottuk, hogy a nagyobb szerkezeti heterogenitás, különösen a különböző méretkategóriájú fák egyidejű jelenléte hatékonyabb kártevő-szabályozást biztosít, ezáltal növeli az erdő rovarokkal szembeni ellenálló- és önszabályozó képességét, így végső soron egészségesebb erdőt eredményez.

A szálalás ugyanakkor Magyarországon elsősorban a bükkös zónára korlátozódik, míg a tölgy dominanciájú területekre kevésbé jellemző. Ezekben az élőhelyeken is kezdik bevezetni a folyamatos erdőborítást biztosító gazdálkodást, de itt inkább a szálaló vágásnak megfelelő fahasználatok jellemzőek, átalakító üzemmód keretében. A szálalás (illetve tágabb értelemben az örökzöld gazdálkodás) szélesebb körben való alkalmazása és a tölgyes zónára való kiterjesztése jelentősen hozzájárulhatna a természetes kártevő-szabályozás hatékonyságának növeléséhez.



## 6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Magyarországon elsőként alkalmaztam gyurmából készült álprédát a hernyókra nehezedő predációs nyomás kísérletes mérésére. A módszert előkísérletek révén pontosítottam és sikeresen alkalmaztam mérsékelt övi tölgyesekben, ahonnan ez idáig nem rendelkezünk álprédán mért predációs adatokkal.
2. A módszer alkalmazásával lehetőségem nyílt a madarak, a hernyók és a rágáskár közötti kapcsolatok vizsgálatára, valamint az erdőszerkezet és az erdőszegély e kapcsolatrendszerre gyakorolt hatásának feltárására. E rendszerszintű, terepi kísérletes megközelítés nemzetközi szinten is újszerűnek számít.
3. Megállapítottam, hogy a predációs ráta pozitívan függ a rovarévó énekesmadarak egyedszámától, valamint a hernyók egyedszámától is.
4. Kimutattam, hogy az erdőszerkezet jelentős hatást gyakorol a rovarévó énekesmadarak egyedszámára és a hernyók általi rágáskárra. Eredményeim szerint a heterogén szerkezetű erdők a rovarévó énekesmadarak szignifikánsan magasabb egyedszámát tartják fenn és ezzel együtt alacsonyabb rágáskártól szenvednek.
5. Kimutattam, hogy a vizsgált erdőszerkezeti változók közül a faállomány méret szerinti heterogenitása növeli meg leginkább a madarak egyedszámát és ezzel együtt a predációs rátát. Ez alapján az erdőkezelés jelentősen hozzájárulhat az egészségesebb erdők fenntartásához és a biotikus erdőkárok mérsékléséhez a térben heterogén fahasználat megvalósításával és az idős facsoportok megtartásával.
6. Az erdőszerkezet a madarak és hernyók egyedszám-viszonyain túl fajösszetételüket is befolyásolja. Eredményeim a harkályfajok (különösen a nagy fakopáncs) magas körlapösszeghez való erős kötődéséről tanúskodnak. További madárfajok esetében mutattam ki heterogenitást jelző szerkezeti elemekhez való kötődést (pl. sárgarigó – elegyesség, vörösbecs – cserjeszint).
7. A lokális erdőszerkezeti változók mellett az erdőszegélyek madarakra és madarak általi predációs rátára gyakorolt hatását vizsgáltam. A szegélyektől való távolság függvényében egy nem várt mintázatot tapasztaltam. Nevezetesen a szegély és az erdőbelső egyaránt magas madárabundanciát és predációs rátát tartott fenn, ám a szegélytől távolodva mindkét érték jelentősen lecsökkent. A madarak egyedszáma az erdőbelsőben volt a legmagasabb, míg a predációs ráta esetén a szegély és az erdőbelső nem különbözött szignifikánsan. Ebből arra következtethetünk, hogy a madarak a fragmentált táj erdőszegélyeiben is képesek jelentős predációs nyomást gyakorolni a hernyópopulációkra.



## 7. ÖSSZEFOGLALÁS

A rovarevő énekesmadarak hernyófogyasztásuk révén kulcsszerepet játszanak az erdei ökoszisztéma rovarkárokkal szembeni ellenálló-képességében, egészségi állapotának fenntartásában. A biotikus károk elmúlt évtizedekben tapasztalt növekvő trendjei méginkább ráirányítják a figyelmet a madarak hernyópopulációkat szabályozó szerepére. A természetes kártevő-szabályozás irodalma ennek megfelelően növekedett az elmúlt évtizedekben. Kevés azonban az átfogó, kísérletes munka, amely a madarak, a hernyók, és a hernyók táplálékául szolgáló növények által alkotott tritrofikus kapcsolatrendszerrel vizsgálja. Még kevesebbet tudunk az egyes lokális szerkezeti jellemzők és a tágabb táji környezet fenti kapcsolatrendszerre gyakorolt hatásáról. Jelen doktori disszertáció komplex, rendszerszintű megközelítése révén hiánypótlónak tekinthető.

A doktori disszertáció két, egymással szorosan összefüggő vizsgálat eredményeit foglalja össze. Az első vizsgálat az erdőheterogenitás és az egyes erdőszerkezeti változók hatását kutatta a madaraktól a hernyókon át a növényekig terjedő táplálkozási kapcsolat egyes elemeire. Eredményeink rámutattak, hogy a predációs ráta elsősorban a madarak denzitásától függ, míg a fajszám nem gyakorol rá jelentős hatást. A magas predációs ráta ugyan nem eredményezte közvetlenül a hernyópopuláció csökkenését, ugyanakkor feltételezhető, hogy közvetve hozzájárult a hernyók által okozott károk mérsékléséhez. A heterogén erdőállományokban, ahol a madarak nagy egyedszámban voltak jelen, alacsonyabb rágáskárt tapasztaltunk. A madarak egyedszáma, fajszámukkal és fajösszetételükkel együtt erősen függött az erdő szerkezeti jellemzőitől. A fák méret szerinti heterogenitása és az elegyesség különösen kedvező hatást gyakorolt a madarak egyedszámára, ezáltal közvetve megnövelte a kártevő-szabályozás hatékonyságát.

A második vizsgálat az erdőszegélyek madarakra és madarak általi predációra gyakorolt hatását kutatta. A szegélyektől az erdőbelső felé haladva egy nem várt mintázatot tapasztaltunk. Nevezetesen a szegély és az erdőbelső egyaránt magas madárabundanciát és predációs rátát tartott fenn, ám a szegélytől távolodva mindkét érték jelentősen lecsökkent. A szegély és az erdőbelső ugyanakkor nem különbözött jelentősen a hernyókra nehezedő predációs nyomás tekintetében, így arra következtethetünk, hogy a madarak a fragmentált táj erdőszegélyeiben is jelentős szerepet játszanak a hernyópopulációk szabályozásában.

Eredményeink rámutattak, hogy a rovarevő énekesmadarak által nyújtott kártevő-szabályozás hatékonysága elsősorban a madarak egyedszámától függ, melyet viszont az erdő szerkezeti jellemzői erősen befolyásolnak. Ez alapján hangsúlyozzuk az erdőkezelés kártevő-szabályozásban betöltött szerepét! Az erdőheterogenitás, és elsősorban a madarak számára

kedvező szerkezeti elemek fenntartása jelentősen hozzájárulhat az erdők egészségi állapotának és önszabályozó képességének növeléséhez, amely a klímaváltozás rovarkártevőkre gyakorolt pozitív hatásának tükrében egyre égetőbb kérdéssé válik.

## 8. SUMMARY

By consuming insect pests, the insectivorous birds play a key role in the resistance of forest ecosystems against insect damages and thereby the maintenance of forests in a good health condition. The increasing trends of forest damages caused by pests have even more drawn the attention to the birds role in the regulation of insect populations. In addition, the literature of the natural pest control have been significantly increased during the last centuries. Nonetheless, there are a lack of the complex, experimental studies, which examine the whole tritrophic relationships formed by birds, caterpillars and plants. We know even less about the effect of the local forest structural variables as well as the broader landscape characteristics on these relationships. This PhD thesis aimed to fill this gap by examining the relationships among birds, caterpillars and trees as well as the effects of local and landscape characteristics on this trophic link.

The PhD thesis summarizes the results of two closely related studies. The first study examined the effect of forest heterogeneity on the relationships among birds, caterpillars and leaf damage. Our results showed that the predation rates primarily depends on the abundance of birds, while the species richness has no effect on it. The high predation pressure did not necessarily lead to decreasing caterpillar abundance, however, indirectly contributes to the mitigation of plant damage. In the heterogeneous forest stands, where birds were present with high abundance, we detected lower leaf damage. The bird abundance – together with their species richness and composition – in turn was highly dependent on certain forest structural variables. The tree size heterogeneity as well as the tree species richness have particularly favorable effect on the abundance of insectivorous birds and thereby indirectly increased the efficiency of the natural pest control.

The second study aimed to examine how insectivorous bird abundance and their predation on caterpillars were affected by forest edges. We found an unexpected U-shaped pattern for predation rate as well as for bird abundance, having peaks both at the edge and in the interior, while significantly lower in between. The bird abundance and predation rate did not differ significantly between edges and forest interior, which implies that edges and interiors are also favorable habitats for insectivorous birds. The high predation rate at edges proves that birds are able to control herbivores in fragmented landscapes. Based on the above mentioned issues, we add evidence for the debate on the effect of forest edges on the interaction between birds and insects.

Our results show, that the efficiency of the natural pest control provided by birds is primarily depended on the bird abundance, which in turn is strongly influenced by forest

structural variables. Based on this, we emphasize the role of forest management in the natural pest control! The forest heterogeneity, and primarily the maintenance of the certain structural variables can significantly contribute to the increase of forest health condition and resistance against insect damages, which is becoming more urgent in relation to the predicted positive effect of climate change on insect herbivores.



## 9. MELLÉKLETEK

## 9.1. M.1. Irodalomjegyzék

- ALLSTADT A. J., HAYNES K. J., LIEBHOLD A. M., JOHNSON D. M. (2013): Long-term shifts in the cyclicity of outbreaks of a forest defoliating insect. *Oecologia*, 172 (1) 141-151 p.
- ASSADI S. B., KABOLI M., ETEMAD V., KHANAPOSHTANI M. G., TOHIDIFAR M. (2015): Habitat selection of cavity-nesting birds in the Hyrcanian deciduous forests of Northern Iran. *Ecological Research*, 30 (5) 889-897 p.
- ÁLLAMI ERDÉSZETI SZOLGÁLAT - ÁESZ (2002): Magyarország erdőállományai. ÁESZ, Budapest.
- BABST F., ESPER J., PARLOW E. (2010): Landsat TM/ETM+ and tree-ring based assessment of spatiotemporal patterns of the autumnal moth (*Epirrita autumnata*) in northernmost Fennoscandia. *Remote Sensing of Environment*, 144 (3) 637-646 p.
- BARBARO L., BROCKERHOFF E. G., GIFFARD B., VAN HALDER I. (2012): Edge and area effects on avian assemblages and insectivory in fragmented native forests. *Landscape Ecology*, 27 (10) 1451-1463 p.
- BARBARO L., GIFFARD B., CHARBONNIER Y., VAN HALDER I., BROCKERHOFF, E. G. (2014): Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Diversity and Distributions*, 20 (2) 149-159 p.
- BARBER N. A., MARQUIS R. J. (2011): Light environment and the impacts of foliage quality on herbivorous insect attack and bird predation. *Oecologia*, 166 (2) 401-409 p.
- BATÁRY P., BÁLDI A. (2004): Evidence of an edge effect on avian nest success. *Conservation Biology*, 18 (2) 389-400 p.
- BATÁRY P., FRONCZEK S., NORMANN C., SCHERBER C., TSCHARNTKE C. (2014): How do edge effect and tree species diversity change bird diversity and avian nest survival in Germany's largest deciduous forest? *Forest Ecology and Management*, 319 (1) 44-50 p.
- BERECZKI K., ÓDOR P., CSÓKA GY., MAG ZS., BÁLDI A. (2014): Effects of forest heterogeneity on the efficiency of caterpillar control service provided by birds in temperate oak forests. *Forest Ecology and Management*, 327 (1) 96-105 p.
- BERECZKI K., HAJDU K., BÁLDI A. (2015): Effects of forest edge on pest control service provided by birds in fragmented temperate forests. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 61 (3) 289-304 p.
- BERRY L. (2001): Edge effects on the distribution and abundance of birds in a southern Victorian forest. *Wildlife Research*, 28 (1) 239-245 p.
- BERSIER L-F., MEYER D. R. (1994): Bird assemblages in mosaic forests: the relative importance of vegetation structure and floristic composition along a successional gradient. *Acta Oecologica*, 15 (5) 561-576 p.
- BIO INTELLIGENCE SERVICE (2011): Disturbances of EU forests caused by biotic agents. Final Report. European Commission (DG ENV) 273 p.
- BORCARD D., GILLET F., LEGÉNDRE P. (2009): Numerical ecology with R. Springer, New York, 306 p.
- BOULINIER T., NICHOLS J. D., HINES J. E., SAUER J. R., FLATCHER C. H., POLLOCK K. H. (2001): Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology*, 82 (4) 1159-1169 p.
- BÖHM S. M., WELLS K., KALKO E. K. V. (2011): Top-down Control of Herbivory by Birds and Bats in the canopy of Temperate Broad-leaved Oaks (*Quercus robur*). *PLoS ONE*, 6 (4) e17857
- BÖLÖNI J., MOLNÁR ZS., KUN A., BÍRÓ M. (Szerk.) (2007): Általános Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer, Vácrátót. 439 p.

- BÖLÖNI J., MOLNÁR ZS., BÍRÓ M., HORVÁTH F. (2008): Distribution of the (semi-) natural habitats in Hungary II. Woodlands and shrublands. *Acta Botanica Hungarica*, 50 (suppl.): 107-148 p.
- BRIDGELAND W. T., BEIER P., KOLB T., WHITHAM T. G. (2010): A conditional trophic cascade: Birds benefit faster growing with strong links between predators and plants. *Ecology*, 91 (1) 73-84 p.
- CARNICER J., COLL M., NINYEROLA M., PONS X., SÁNCHEZ G., PEÑULEAS J. (2011): Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 108 (4) 1474-1478 p.
- CARSON R. (1962): Silent Spring. Houghton Mifflin, Boston. 400 p.
- CASTELLO J. D., LEOPOLD D. J., SMALLIDGE P. J. (1995): Pathogens, patterns and processes in Forest ecosystems. *BioScience*, 45 (1) 16-24 p.
- COCCO A., COSSU A. Q., ERRE P., NIEDDU G., LUCIANO P. (2010): Spatial analysis of gypsy moth population in Sardinia using geostatistical and climate models. *Agricultural and Forest Entomology*, 12 (4) 417-426 p.
- COFORD (NATIONAL COUNCIL FOR FOREST RESEARCH & MANAGEMENT) (2009): COFORD Annual Report.  
Available from: <http://www.coford.ie/publications/listofcofordpublications/>
- COLEY P. D., BATEMAN M. L., KURSAR T. A. (2006): The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. *Oikos*, 115 (2) 219-228 p.
- CRAMP S. (1998): The complete birds of the western palearctic on CD-ROM. Oxford CD-ROM, Oxford.
- CRAWFORD H. S., JENNINGS D. T. (1989): Predation by birds on spruce budworm *Choristoneura fumiferana*: functional, numerical and total responses. *Ecology* 70 (1) 152-163 p.
- CRAWLEY M. J. (1985): Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. *Nature*, 314 (6007) 163-164 p.
- CSÓKA GY. (1997): Increased insect damage in Hungarian forests under drought impact. *Biologia Bratislava*, 52 (2) 159-162 p.
- CSÓKA GY. (1998): Oak defoliating insects in Hungary. 334-335. p. In: MCMANUS M. L., LIEBHOLD A. M. (Szerk.): *Proceedings: Population dynamics, impacts and integrated management of forest defoliating insects*. USDA Forest Service General Technical Report NE-247.
- CSÓKA GY. (2009): A természetesség hatása az erdők egészségi állapotára. 34-47 p. In: VARGA B. (Szerk.): *A folyamatos erdőborítás fenntartása melletti gazdálkodás alapjai*. Pro Silva Hungaria, Budapest. 186 p.
- CSÓKA GY., DOBROSI D., FRANK T., KOVÁCS T., TRASER GY. (2000): Az elpusztult korhadó fa szerepe az erdei biodiverzitás fenntartásában. 85-98 p. In: FRANK T. (Szerk.): *Természet, erdő, gazdálkodás*. Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület, Pro Silva Hungaria Egyesület. Eger. 213 p.
- CSÓKA GY., DOBROSI D., FRANK T., KOVÁCS T., TRASER GY. (2001): Holt fa az élő erdő szolgálatában. *Erdészeti Lapok*, 136 (1) 246-268 p.
- CSÓKA GY., HIRKA A. (2009): Gyapjaslepke (*Lymantria dispar* L.) legutóbbi tömegszaporodása Magyarországon. *Növényvédelem*, 45 (4) 196-201 p.
- CZESZCZEWIK D., ZUB K., STANSKI T., SAHEL M., KAPUSTA A., WALANKIEWICZ W. (2015): Effects of forest management on bird assemblages in the Bialowieza Forest, Poland. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 8 (3) 377-385 p.
- DIAZ L. (2008): Influences of forest type and forest structure on bird communities in oak and pine woodlands in Spain. *Forest Ecology and Management*, 223 (1) 54-65 p.
- DÍAZ S., DEMISSEW S., CARABIAS J., JOLY C., LONSDALE M., ASH N., LARIGAUDERIE A., ADHIKARI J. R., ARICO S., BÁLDI A., BARTUSKA A.,

- BASTE I. A., BILGIN A., BRONDIZIO E., CHAN K. M. A., FIGUEROA V. E., DURAIAPPAH A., FISCHER M., HILL R., KOETZ T., LEADLEY P., LYVER P., MACE G. M., MARTIN-LOPEZ B., OKUMURA M., PACHECO D., PASCUAL U. (2015): The IPBES Conceptual Framework – connecting nature and people. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 14 (1) 1-16 p.
- DUFRENE M., LEGENDRE, P. (1997): Species assemblages and indicator species the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67 (3) 345-366 p.
- DÖVÉNYI Z. (2010): Magyarország kistájainak katasztere. MTA Földrajztudományi Kutatóintézet, Budapest. 876 p.
- EWERS R. M., DIDHAM R. K. (2007): The effects of fragment shape and species' sensitivity to habitat edges on animal population size. *Conservation Biology*, 21 (4) 926-936 p.
- FAHRIG L. (2003): Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34 (1) 487-515 p.
- FARAWAY J. J., (2006): Extending the linear method with R. Chapman and Hall, London. 331 p.
- FARAWAY J. J. (2016): faraway: Functions and Datasets for Books by Julian Faraway. R package version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=faraway>
- FERRANTE M., LO CACCIATO A., LÖVEI G. L. (2014): Quantifying predation pressure along an urbanisation gradient in Denmark using artificial caterpillars. *European Journal of Entomology*, 111 (5) 649-654 p.
- FORKNER R. E., HUNTER M. D. (2000): What goes up must come down? Nutrient addition and predation pressure on oak herbivores. *Ecology*, 81 (6) 1588-1600 p.
- FORKNER R. E., MARQUIS R. J. (2004): Uneven-aged and even-aged logging alter foliar phenolics of oak trees remaining in forested habitat matrix. *Forest Ecology and Management*, 199 (1) 21-37 p.
- FRANK T. (Szerk.) (2000): Természet – erdő – gazdálkodás. BirdLife Hungary. Pro Silva Hungaria Society, Eger. 213 p.
- FRANK T. (2014): Holtfa-készítés és más erdőszerkezeti elem kialakítása, megőrzése. 146-148 p. In: FRANK T., SZMORAD F. (Szerk.): *Védett erdők természetességi állapotának fenntartása és fejlesztése: Hogyan csináljunk faállományból erdőt?* Rosalia Kézikönyvek 2. Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest.
- FREEMARK K. E., MERRIAM H. G. (1986): Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. *Biological Conservation*, 36 (2) 115-141 p.
- FULLER R. J. (2003): Bird life of woodland and forest. Cambridge University Press, Cambridge. 260 p.
- FULLER R. J., WHITTINGTON P. A. (1987): Breeding bird distribution within Lincolnshire ash-lime woodlands – The influence of rides and the woodland edge. *Acta Oecologica – Oecologia Generalis*, 8 (2) 259-268 p.
- GIFFARD B., CORCKET E., BARBARO L., JACTEL H. (2012): Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats. *Oecologia*, 168 (2) 415-424 p.
- GLOBAL FOREST RESOURCES ASSESSMENT (2010): Main Report. FAO Forestry Paper 163. Available from: <http://www.fao.org/forestry/fra/fra2010/en/>.
- GONZÁLEZ-GÓMEZ P. L., ESTADES C. F., SIMONETTI J. A., (2006): Strengthened insectivory in a temperate fragmented forest. *Oecologia*, 148 (1) 137-143 p.
- GREGORY R. D., GIBBONS D. W., DONALD P. F. (2004): Bird census and survey techniques. 13-24 p. In: SUTHERLAND W. J., NEWTON, I., GREEN R. E. (Szerk.): *Bird ecology and conservation – A handbook of techniques*. Oxford: Oxford University Press, 408 p.

- HEWSON C. M., AUSTIN G. E., GOUGH S. J., FULLER R. J. (2011): Species specific responses of woodland birds to stand level habitat characteristics: the dual importance to forest structure and floristics. *Forest Ecology and Management*, 261 (1) 1224-1240 p.
- HINSLEY S. A., HILL R. A., FULLER, R. J., BELLAMY P. E., ROTHERY P. (2009): Bird species distributions across woodland canopy structure gradients. *Community Ecology*, 10 (1) 99-110 p.
- HIRKA A. (Szerk.) (2014): A 2013. évi biotikus és abiotikus erdőgazdasági károk, valamint a 2014-ben várható károsítások. Erdészeti Tudományos Intézet, NÉBIH Erdészeti Igazgatóság. 210 p.
- HOLMES R. T., (1990): Ecological and evolutionary impacts of bird predation on forest insects; an overview. 6-13 p. In: MORRISON M. L., RALPH J. J., VERNER J., JEHL J. R. (Szerk.): *Avian foraging: Theory, methodology and applications*. Allen Press, Lawrence, 515 p.
- HORVÁTH F. (2012): Módszertani fejlesztések az erdőrezervátumok hosszú távú faállomány-szerkezeti kutatásához. Doktori (Ph.D.) értekezés. Sopron.
- HOWE A., LÖVEI G. L., NACHMAN G. (2009): Dummy caterpillars as a simple method to assess predation rates on invertebrates in a tropical agroecosystems. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 131 (3) 325-329 p.
- ICP FOREST (International Co-operative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects of Forests) (2011): The Condition of Forests in Europe. Executive Report. Institute for World Forestry, Hamburg. Available from: <http://www.icp-forests.org>.
- ILYINYKH A. V., KURENSHCHIKOV D. K., BABURIN A. A., IMRANOVA E. L. (2011): Factors influencing the duration of Gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) population outbreaks. *Russian Journal of Ecology*, 42 (3) 236-240.
- JACTEL H., NICOLL B. C., BRANCO M., GONZALEZ-OLABARRIA J. R., GRODZKI W., LÅNGSTRÖM B., MOREIRA F., NETHERER S., ORAZIO C., PIOUS D., SANTOS H., SCHELHAAS M. J., TOJIC K., VODDE F. (2009): The influences of forest stand management on biotic and abiotic risk of damage. *Annals of Forest Science*, 66 (7) 701 p.
- JEPSEN J. U., BIUW M., IMS R. A., KAPARI L., SCHOTT T., VINDSTAD O. P. L., HAGEN S. B. (2013): Ecosystem impacts of a range expanding forest defoliator at the Forest-Tundra ecotone. *Ecosystems*, 16 (4) 561-575 p.
- KAITANIEMI K., RIIHIMÄKI J., KORICHEVA J., VEHVILÄINEN H. (2007): Experimental Evidence for Associational Resistance against the European Pine Sawfly in Mixed Tree Stands. *Silva Fennica*, 41 (2) 259-268 p.
- KLAPWIJK M. J., CSÓKA GY., HIRKA A., BJÖRKMANN (2013): Forest insects and climate change: long-term trend sin herbivore damage. *Ecology and Evolution*, 3 (12) 4183-4196 p.
- KARANTH K. K., NICHOLS J. D., SAUER J. R., HINES J. E. (2006): Comparative dynamics of avian communities across edges and interiors of North American ecoregions. *Journal of biogeography* 33 (4) 674-682 p.
- KINGSOLVER J. G., RAGLAND G. J., SHLICHTA J. G. (2004): Quantitative genetics of continuous reaction norms: Thermal sensitivity of caterpillar growth rates. *Evolution*, 58 (7) 1521-1529 p.
- KOH L. P., MENGE D. N. L. (2006): Rapid assessment of Lepidoptera predation rates in neotropical forest fragments. *Biotropica*, 38 (1) 132-134 p.
- GYURKÓ I., KORODI GÁL J., GYÖRFY S., RÁTHONYI K. (1966): Observations on the Feeding of the Young of some Passaridae. *Aquila*, 1959 (1) 25-39 p.
- KOVÁCS T., CSÓKA Gy. (2014): Szaproxylofág gerinctelenek. 79-96 p. – In: CSÓKA Gy., LAKATOS F. (Szerk.): *A holtfa, Silva Naturalis 5.*, Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, 261 p.

- KRISTIN A., PATOCKA J., (1997): Birds as predators of Lepidoptera: selected examples. *Biologia Bratislava*, 52 (1) 319-326 p.
- KUMAR R., SHAHABUDDIN G., KUMAR A. (2014): Habitat determinants of woodpecker abundance and species richness in sub-Himalayan dipterocarp forests of north-west India. *Acta Ornithologica*, 49 (2) 243-256 p.
- LAILOLO P. (2002): Effects of habitat structure, floral composition and diversity on a forest bird community in north-western Italy. *Folia Zoologica*, 51 (1) 121-128 p.
- LARRIEU L., CABANETTES A., DELARUE A. (2012): Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *European Journal of Forest Research*, 131 (5) 773-786 p.
- LAWLER J. J., EDWARDS JR. T. C. (2002): Composition on cavity-nesting bird communities in montane aspen woodland fragments: the roles of landscape context and forest structure. *The Condor*, 104 (4) 890-896 p.
- LEGÉNDRE P., GALLAGHER E. (2001): Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129 (2) 271-280 p.
- LEMMON P. E., (1956): A spherical densiometer for estimating forest overstorey density. *Forest Science*, 2 (4) 314-320 p.
- LIAO D., VALLIANT R. (2012): Variance inflation factors in the analysis of complex survey data. *Survey Methodology*, 38 (1) 53-62 p.
- LIEBHOLD A., ELKINTON J. (2003): Oak mast seedling as a direct cause of gypsy moth outbreaks? *Population Ecology*, 45 (1) 160-161
- LYYTIKAINEN-SAARENMAA P., TOMPPONEN E. (2002): Impact of sawfly defoliation on growth of Scots pine *Pinus sylvestris* (Pinaceae) and associated economic losses. *Bulletin of Entomological Research*, 92 (1) 137-140 p.
- MAG ZS., ÓDOR P. (2015): The effect of stand-level habitat characteristics on breeding bird assemblages in Hungarian temperate mixed forests. *Community Ecology*, 16 (1) 156-166 p.
- MANTYLA E., ALESSIO G. A., BLANDE J. D., HEIJARI J., HOLOPAINEN J. K., LAAKSONEN T., PIIRTOLA P., KLEMOLA T. (2008a): From plants to birds: higher avian predation rates in trees responding to insect herbivory. *PlosOne*, 3 (7) e2832.
- MANTYLA E., KLEMOLA T., SIRKIÄ P., LAAKSONEN T. (2008b): Low light reflectance may explain the attraction of birds to defoliated trees. *Behavioral Ecology*, 19 (2) 325-330 p.
- MANTYLA E., KLEMOLA T., LAAKSONEN T. (2011): Birds help plants: a meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators. *Oecologia*, 165 (1) 143-151 p.
- MARQUIS R. J., PASSOA S. (1989): Seasonal diversity and abundance of the herbivore fauna of striped maple *Acer pensylvanicum* L. (Aceraceae) in western Virginia. *The American Midland Naturalist Journal*, 122 (2) 313-320 p.
- MATTHEWS J. D. (1991): Silvicultural systems in Practice. 65-244 p. In: MATTHEWS J. D. (Szerk.): *Silvicultural Systems*. Oxford: Oxford University Press.
- MCCARTHER C., ORLANDO P., BLANKS P. B., BROWN J. S. (2012): The foraging tightrope between predation risk and plant toxins: a matter of concentration. *Functional Ecology*, 26 (1) 74-83 p.
- MCCOLLIN D. (1998): Forest edges and habitat selection in birds: a functional approach. *Ecography*, 21 (3) 247-260 p.
- MCMANUS M., CSÓKA GY. (2007): History and impact of gypsy moth in north America and comparison to the recent outbreaks in Europe. *Acta Silvatica et Lignaria Hungaria*, 3 (1) 47-64 p.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment) (2005): Ecosystems and human well-being: Biodiversity synthesis. World Resources Institute, Washington. 137 p.
- MIKUSINSKI G., ANGELSTAM P. (1997): European woodpeckers and anthropogenic habitat change – a review. *Die Vogelwelt*, 118 (1) 277-284 p.

- MOLS C. M. M., VISSER M. E. (2007): Great tits (*Parus major*) reduce caterpillar damage in commercial apple orchards. *Plos One*, 2 (2) e202.
- MOORE R., WARRINGTON S., WHITTAKER J. B. (1991): Herbivory by insects on oak trees in pure stands compared with paired mixtures. *Journal of Applied Ecology*, 28 (1) 290-304 p.
- MOSKÁT CS. (1986): Madárszámlálási módszerek hatékonyságának vizsgálata a Pilis-hegységben. *Állattani Közlemények*, 73 (1-4) 51-59 p.
- MOSKÁT CS. (1991): Multivariate plexus concept in the study of complex ecological data: an application to the analysis of bird-habitat relationships. *Coenoses*, 6 (2) 79-89 p.
- MOSKÁT CS., WALICZKY Z. (1992): Bird-vegetation relationships along ecological gradients: ordination and plexus analysis. *Ornis Hungarica*, 2 (1) 45-60 p.
- MURCIA C. (1995): Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10 (1) 58-62 p.
- MUIRURI E. V., RAINIO K., KORICHEVA J. (2016): Do birds see the forest for the trees? Scale-dependent effects of tree diversity of avian predation on artificial larvae. *Oecologia*, 180 (3) 619-630 p.
- NAEF-DAENZER B., KELLER L. (1999): The foraging performance of great and blue tits in relation to caterpillar development and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology*, 68 (4) 708-718 p.
- OKSANEN J., KINDT, R., LEGENDRE, P., O'HARA R. B. 2007. Vegan: Community Ecology Package version 1.8-6. Available from: <http://cran.r-project.org>
- ÓNODI G., WINKLER D. (2014): A holt fa szerepe az odúlakó madárközösségek kialakulásában. 125-144 p. In: CSÓKA GY., LAKATOS F. (Szerk.): *Silva Naturalis. Vol 5. A Holtfa*. Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron. 261 p.
- PALMER M. W. (1993): Putting things in even better order: The advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*, 74 (8) 2215-2230 p.
- PEARSE I. S. (2011): The role of leaf defending traits in oaks on the preference and performance of a polyphagous herbivore, *Orgyia vetusta*. *Ecological Entomology*, 36 (5) 635-642 p.
- PINHEIRO J., BATES D., DEBROY S., SARKAR D. (2011): nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-102.
- R DEVELOPEMENT CORE TEAM (2011): R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. <<http://www.R-project.org/>>
- REGNERY B., COUVET D., KUBAREK L., JULIEN J-F., KERBIRIOU C. (2013): Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecological Indicators*, 34 (1) 221-230 p.
- REIS A. R., FERREIRA L., TOMÉ M., ARAUJO C., BRANCO M. (2012): Efficiency of biological control of *Gonipterus platensis* (Coleoptera: Curculionidae) by *Anephes nitens* (Hymenoptera: Mymaridae) in cold areas of the Iberian Peninsula: implications for defoliation and wood production in *Eucalyptus globulus*. *Forest Ecology and Management*, 270 (1) 216-222 p.
- RIERA P., SIGNORELLO G., THIENE M., MAHIEU P-A., NAVRUD S., KAVAL P., RULLEAU B., MAVSAR R., MADUREIRE L., MEYERHOFF J., ELSASSER P., NOTARO S., DE SALVO M., GIERGICZNY M., DRAGOI S. (2012): Non-market valuation of forest goods and services: Good practice guidelines. *Journal of Forest Economics*, 18 (4) 259-270 p.
- RIES L., SISK T. D. (2004): A predictive model of edge effects. *Ecology*, 85 2917-2926 p.
- RIESKE L. K., DILLAWAY D. N. (2008): Response of two oak species to extensive defoliation: tree growth and vigor, phytochemistry, and herbivore suitability. *Forest Ecology and Management*, 256 (1) 121-128 p.

- ROBBINS C. S., DAWSON D. K., DAWELL B. A. (1989): Habitat area requirements of breeding forest birds of the middle Atlantic states. *Wildlife Monograph*, 103 (1) 1-304 p.
- ROBINSON S. K., THOMSON III, F. R., DONOVAN T. M., WHITEHEAD D. R., FAABORG J. (1995): Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, 267 (5206) 1987-1990 p.
- ROSENHEIM J. A., HARMON J. P. (2006): The influence of intraguild predation on the suppression of a shared prey population: an empirical reassessment. 1-21 p. In: BRODEUR J., BOIVIN G. (Szerk.): *Trophic and Guild Interactions in Biological Control*. Springer, The Netherlands. 249 p.
- ROSENWALD R., LOHMUS A., KRAUT A., REMM L. (2011): Bird communities in hemiboreal old-growth forest: the roles of food supply, stand structure and site type. *Forest Ecology and Management*, 262 (1) 1541-1550 p.
- SAARIKIVI J., HERCZEG G. (2014): Do hole-nesting passerine birds fare well at artificial suburban forest edges? *Annales Zoologici Fennici*, 51 (6) 488-494 p.
- ŠÁLEK M., SVOBODOVÁ J., ZASADIL P. (2010): Edge effect of low traffic forest roads on bird communities in secondary production forests in Central Europe. *Landscape Ecology*, 25 (8) 1113-1124 p.
- SAMALENS J-C., ROSSI J-P. (2011): Does landscape composition alter the spatiotemporal distribution of the pine-processionary moth in a pine plantation forest? *Population Ecology*, 53 (1) 287-296 p.
- SANZ J. J. (2001): Experimentally increased insectivorous bird density results in a reduction of caterpillar density and leaf damage to Pyrenean oak. *Ecological Research*, 16 (3) 387-394 p.
- SAUNDERS D. A., HOBBS R. J., MARGULES C. R. (1991): Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5 (1) 18-32 p.
- SCHMITZ O. J. (2007): Predator diversity and trophic interactions. *Ecology*, 88 (10) 2415-2426 p.
- SCHWENK W. S., STRONG A. M., SILLET T. S. (2010): Effects of bird predation on arthropod abundance and tree growth across an elevational gradient. *Journal of Avian Biology*, 41 (4) 367-377 p.
- SEKERCIOGLU C. H. (2002): Effects of forestry practice on vegetation structure and bird community of Kibale National Park, Uganda. *Biological Conservation*, 107 (2) 229-240 p.
- SEKERCIOGLU C. H., EHRLICH P. R., DAILY G. C., AYGEN D., GOEHRING D., FIGEORA-SANDÍ R. (2002): Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99 (1) 263-267 p.
- SEKERCIOGLU C. H. (2006): Increasing awareness of avian ecological function. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 21 (8) 464-471 p.
- SEKERCIOGLU C. H. (2010): Ecosystem functions and services 45-72 p. In: SODHI N. S., EHRLICH P. R. (Szerk.): *Conservation biology for all*. Oxford: Oxford University Press. 344 p.
- SEKI S. I., TAKANO H. (1998): Caterpillar abundance in the territory affects the breeding performance of great tit *Parus major minor*. *Oecologia*, 114 (4) 514-521 p.
- SIMONETTI J. A., GREZ A. A., GELIS-DIEZ J. L. BUSTAMANTE R. O. (2007): Herbivory and seedling performance in a fragmented temperate forest of Chile. *Acta Oecologica*, 32 (3) 312-318 p.
- SKOCZYLAS D. R., MUTH N. Z., NIESENBRAUM R. A. (2007): Contribution of insectivorous avifauna to top down control of *Lindera benzoin* herbivores at forest edge and interior habitats. *Acta Oecologica*, 32 (3) 337-342 p.
- SOKAL R. R., ROHLF F. J. (1995): *Biometry*. Freeman, New York, 887 p.
- SOMOGYI Z. (2001): *Erdő nélkül, L'Harmattan*, Budapest, 156 p.

- SOUTHWOOD T. R. E., COMINS H. N. (1976): A synoptic population model. *Journal of Animal Ecology*, 45 (4) 949-965 p.
- STAMP N. E., CASEY T. M., (1993): Caterpillars – ecological and evolutionary constraints on foraging. Chapman & Hall, London. 587 p.
- STRONG A. M., SHERRY T. W., HOLMES R. T. (2000). Bird predation on herbivorous insects: indirect effects on sugar maple saplings. *Oecologia*, 125 (3) 370-379 p.
- SUMMERVILLE K. S., CRIST T. O. (2003): Determinants of lepidopteran community composition and species diversity in eastern deciduous forests: roles of season, eco-region and patch size. *Oikos*, 100 (1) 134-148 p.
- SZÉKELY T., MOSKÁT CS. (1991): Guild structure and seasonal changes in foraging behaviour of birds in a Central-European oak forest. *Ornis Hungarica*, 1 (1) 10-28 p.
- SZÉP T. (2000): A madár-monitorozás új módszerei és lehetőségei. *Ornis Hungarica*, 10 (1) 1-16 p.
- TAKEKAWA J. Y., GARTON E. O. (1984): How much is an evening grosbeak worth? *Journal of Forest Research*, 82 (4) 426-428 p.
- TANHUANPÄÄ M., RUOHOMAKI K., UUSIPAUKKA E. (2001): High larval predation rate in non-outbreaking populations of a geometrid moth. *Ecology*, 82 (1) 281-289 p.
- TERBORGH J., LÓPEZ L., NÚÑEZ P., RAO M., SHAHABUDDIN G., ORIHUELA G., RIVEROS M., ASCANIO R., ADLER G. H., LAMBERT T. D., BALBAS L. (2001): Ecological Meltdown in Predator-free Forest Fragments. *Science* 294 (5548) 1923-1926 p.
- TÓTH J. (Szerk.) (2014): Interakciók herbivór rovarok és tápnövényük között. 67-68 p. In: TÓTH J. (Szerk.): *Erdészeti rovartan*. Agroinform Kiadó, Budapest.
- TÖRÖK J. (1992): Madárközösségek táplálkozási kapcsolatai. Kandidátusi értekezés. ELTE, Budapest.
- TREMBLAY J. A., SAVARD J-P. L., IBARZABAL J. (2015): Structural retention requirements for a key ecosystem engineer in conifer-dominated stands of a boreal managed landscape in eastern Canada. *Forest Ecology and Evolution*, 357 (1) 220-227 p.
- TURBÉ A., DE TONI A., BENITO P., LAVELLE P., RUIZ N., VAN DER PUTTEN W. H., LABOUZE E., MUDGAL S. (2010): Dealing with Threats to Soil Biodiversity. 119-169 p. In: TURBÉ A., DE TONI A., BENITO P., LAVELLE P., RUIZ N., VAN DER PUTTEN W. H., LABOUZE E., MUDGAL S. (Szerk.): *Soil biodiversity: functions, threats, and tools for policy makers*. Bio Intelligence Service, IRD and NIOO, Report for European Commission (DG Environment).
- UN-ECE/FAO (United Nations Economic Commission for Europe Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2010): Forest Resources of Europe, CIS, North-America, Australia, Japan and New Zealand. United Nations: Geneva Timber and Forest Study Papers, N-17.  
Available from: <http://www.unece.org/fileadmin/DAM/timber/fra/pdf/fullrep.pdf>
- VAN BAEL S. A., BRAUN J. D., ROBINSON S. K. (2003): Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 100 (14) 8304-8307 p.
- VANDERMEER J., HOFFMAN B., KRANTZ-RYAN S. L., WIJAYRATNE U., BUFF J., FRANCISCUS V. (2001): Effect of Habitat Fragmentation on Gypsy Moth (*Lymantria dispar* L.) Dispersal: The quality of the Matrix. *The American Midland Naturalist*, 145 (1) 188-193 p.
- VAN DONGEN S., SCOTT T. (2002): Effects of forest fragmentation and local habitat structure on densities of winter moth (*Operophtera brumata* L.). *Belgian Journal of Zoology*, 132 (2) 165-170 p.
- VANHANEN H., VETELI T. O., PÄIVINEN S., KELLOMÄKI S., NIEMELÄ P. (2007): Climate change and range shift in two insect defoliators: gypsy moth and nun moth – a model study. *Silva Fennica*, 41 (4) 621-638 p.



- VAN WAGNER C. E. (1968): The Line Intersect Method in Forest Fuel Sampling. *Forest Science*, 14 (1) 21-26 p.
- VARGA B. (2009): A vágásos erdőgazdálkodás kialakulása és diadala. 47. p. IN: Varga, B. (Szerk.): *A folyamatos erdőborítás fenntartása melletti erdőgazdálkodás alapjai*. Pro Silva Hungaria, Budapest. 186 p.
- VENABLES W. N., RIPLEY B. D. (2002): *Modern applied statistics with R*. Springer, New York. 495 p.
- WARNES G. R., BOLKER B., LUMLEY T. (2012): gplots: Various R programming tools for plotting data. R package version 2.6.0.
- WARREN W. G., OLSEN P. F. (1964): A line intersect technique for assessing logging waste. *Forest Science*, 10 (1) 267-276 p.
- WESOLOWSKI T., ROWINSKI W. (2006): Tree defoliation by winter moth *Operophtera brumata* L. during an outbreak affected by structure of forest landscape. *Forest Ecology and Management*, 221 (1) 299-305 p.
- WHITCOMB R. F., ROBBINS C. S., LYNCH J. F., WHITCOMB B. L., KLIMKIEWICZ M., K., BYSTRAK D. (1981): Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest. 125-205 p. In: BURGESS R. L., SHARPE D. M. (Szerk.): *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes*. Springer-Verlag, New York. 311 p.
- WINKLER D. (2005): Ecological succession of breeding bird communities in deciduous and coniferous forests in the Sopron Mountains, Hungary. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*, 1 (1) 49-58 p.
- WRIGHT D. M., JORDAN G. J., LEE W. G., DUNCAN R. P., FORSYTH D. M., COOMES D. A. (2010): Do leaves of plants on phosphorus-impooverished soils contain high concentrations of phenolic defense compounds? *Functional Ecology*, 24 (1) 52-61 p.
- ZOLUBAS P., ZIOGAS A. (2006): Insect damage in Lithuania: experience from the recent outbreaks. 340-344. p. In: CSÓKA GY., HIRKA A., KOLTAY A. (Szerk.): *Biotic damage in forests. Proceedings of the IUFRO Symposium*. Hungarian Forest Research Institute, Agroinform Publishing House Budapest. 369 p.
- ZUUR A. F., IENO E. N., WALKER N. J., SVELTIEV A. A., SMITH G. (2009): *Mixed effects models and extension in ecology with R*. Springer, New York. 574 p.

## 9.2. M.2. Ábrajegyzék

1. ábra: A biotikus erdőkárók megoszlása 2013-ban Magyarország erdeiben (HIRKA 2014).
2. ábra: A lombvesztés százalékos aránya és az éves csapadékmennyiség közötti összefüggés 16 európai fafajra nézve (CARNICER et al. 2011).
3. ábra: Az éves összesített erdőkár az erdőterület arányában Magyarországon (Forrás: HIRKA 2014).
4. ábra: A rovarevő énekesmadarak általi predáció hernyópopulációra gyakorolt hatása a hernyódenzitás függvényében hét különböző kártevő esetén (HOLMES 1990).
5. ábra: Gyapjaslepke általi defoliáció 2006 júniusában Doba község határában (CSÓKA 2009).
6. ábra: A mintavételi területek elhelyezkedése a Mátrában.
7. ábra: Egy fapár (A) homogén és (B) heterogén tagja.
8. ábra: A kis téliaraszoló mintájára gyurmából készített álpréda szállítása (A) és elhelyezése a fákon (B).
9. ábra: Csőrnyom (A) és ízeltlábúak mandibulájának (B) nyoma a kis téliaraszoló mintájára gyurmából készült álprédában.
10. ábra: Lombminta-vétel a hernyók kvantitatív és kvalitatív mintavételezéséhez.
11. ábra: A kijelölt erdőállományok elhelyezkedése a Zselicségi Tájvédelmi Körzet területén.
12. ábra: Egy erdőfolt szegélye (A) és belső területe (B) a Zselicben.
13. ábra: Mintavételi elrendezés a predációs ráta, a madárabundancia és az erdőszerkezet vizsgálatára a szegélytől mért távolság függvényében.
14. ábra: Az „a priori” csoportok hisztogramja az első diszkrimináló tengely értékei mentén.
15. ábra: A rovarevő énekesmadarak és hernyók átlagos egyed- és fajszámai, a predációs ráta és a hernyók általi rágáskár átlagos értékei a heterogén és homogén erdőállományokban.
16. ábra: A fák méret szerinti heterogenitásának a madárabundanciára gyakorolt hatása.
17. ábra: A predációs ráta függése a madarak (A) és a hernyók (B) abundanciájától.
18. ábra: A vizsgált rendszer elemei közötti feltételezett hatások (A), valamint a vizsgálat eredményei alapján kirajzolódó kapcsolatok (B).
19. ábra: RDA biplot a rovarevő énekesmadarakra.
20. ábra: RDA biplot a hernyókra.
21. ábra: A rovarevő énekesmadarak egyedszámának predációs rátára gyakorolt hatása.
22. ábra: A szegélytől mért távolság predációs rátára gyakorolt hatása.
23. ábra: A szegélytől mért távolság rovarevő madárabundanciára gyakorolt hatása.
24. ábra: A rovarevő énekesmadarak abundanciájának függése a (A) fafajszámtól, valamint a (B) körlepőszegtől.
25. ábra: Az erdőszerkezet változása a szegélytől mért távolság függvényében.

### Táblázatok:

1. táblázat: A terepen mért adatokból számolt erdőszerkezeti változók összefoglaló táblázata.
2. táblázat: A kijelölt erdőállományok kora, magassága és fafaj-összetétele (Forrás: Nébih Országos Erdőállomány Adattár, 2012).
3. táblázat: A vizsgált erdőszerkezeti változók és azok mértékegységei.
4. táblázat: Az LDA előrejelző erejét leíró táblázat.
5. táblázat: Az LDA által „tévesen” osztályozott erdőállományok, valamint a téves osztályozáshoz vezető erdőszerkezeti változók listája.
6. táblázat: Az egyes erdőszerkezeti változók heterogén és homogén állományok közötti különbségei a páros Student's t-tesztek alapján.
7. táblázat: A szegélytől mért távolság és a madárabundancia predációs rátára gyakorolt hatása az általános lineáris kevert modellek alapján.
8. táblázat: A megfigyelt madárfajok egyedszám értékei az egyes transzektek mentén.
9. táblázat: A szegélytől mért távolság és az egyes erdőszerkezeti változók madárabundanciára gyakorolt hatása a lineáris kevert modellek alapján.

**9.3. M.3.** A mátrai heterogén és homogén erdőállományokban megfigyelt madárfajok a májusi pontszámlálás során.

Faj	Latin név	Megfigyelt egyedek száma	
		Heterogén	Homogén
Barátcinege	<i>Parus palustris</i> Linnaeus, 1758	3	0
Kék cinege	<i>Cyanistes caeruleus</i> Linnaeus, 1758	10	12
Szécinege	<i>Parus major</i> Linnaeus, 1758	16	13
Őszapó	<i>Aegithalos caudatus</i> Hermann, 1804	4	0
Barátposzáta	<i>Sylvia atricapilla</i> Linnaeus, 1758	16	13
Citromsármány	<i>Emberiza citrinella</i> Linnaeus, 1758	0	1
Csilpcsálp füzike	<i>Phylloscopus collybita</i> Linnaeus, 1758	2	3
Sisegő füzike	<i>Rhadina sibilatrix</i> Bechstein, 1793	2	2
Csuszka	<i>Sitta europaea</i> Linnaeus, 1758	4	3
Erdei pinty	<i>Fringilla coelebs</i> Linnaeus, 1758	30	32
Meggyvágó	<i>Coccothraustes coccothraustes</i> Linnaeus, 1758	1	8
Erdei pityer	<i>Anthus trivialis</i> Linnaeus, 1758	0	2
Kis légykapó	<i>Ficedula parva</i> Bechstein, 1792	0	1
Örvös légykapó	<i>Ficedula albicollis</i> Temminck, 1815	13	3
Vörösbegy	<i>Erithacus rubecula</i> Linnaeus, 1758	4	6
Énekes rigó	<i>Turdus philomelos</i> Brehm, 1831	7	6
Fekete rigó	<i>Turdus merula</i> Linnaeus, 1758	10	5
Sárgarigó	<i>Oriolus oriolus</i> Linnaeus, 1758	6	2
Léprigó	<i>Turdus viscivorus</i> Linnaeus, 1758	0	1
Fülemüle	<i>Luscinia megarhynchos</i> Brehm, 1831	0	1
Kakukk	<i>Cuculus canorus</i> Linnaeus, 1758	1	0
Szajkó	<i>Garrulus glandarius</i> Linnaeus, 1758	1	1
Seregély	<i>Sturnus vulgaris</i> Linnaeus, 1758	30	9
Kék galamb*	<i>Columba oenas</i> Linnaeus, 1758	1	0
Fekete harkály*	<i>Dryocopus martius</i> Linnaeus, 1758	2	0
Kis fakopáncs	<i>Dendrocopos minor</i> Linnaeus, 1758	3	0
Közép fakopáncs	<i>Dendrocopos medius</i> Linnaeus, 1758	2	1
Nagy fakopáncs	<i>Dendrocopos major</i> Linnaeus, 1758	9	6
Zöld küllő*	<i>Picus viridis</i> Linnaeus, 1758	0	1
Rövidkarmú fakusz*	<i>Certhia brachydactyla</i> Brehm, 1820	2	2
Hegyi fakusz*	<i>Certhia familiaris</i> Linnaeus, 1758	0	1

\* Nem hernyófogyasztók, így az elemzésből e fajokat kizártuk (CRAMP 1998).

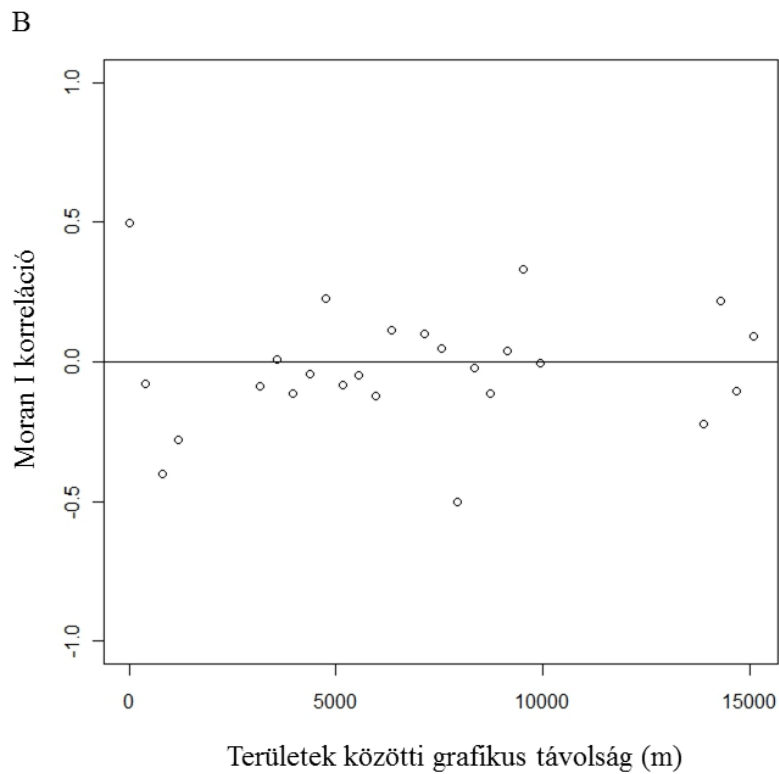
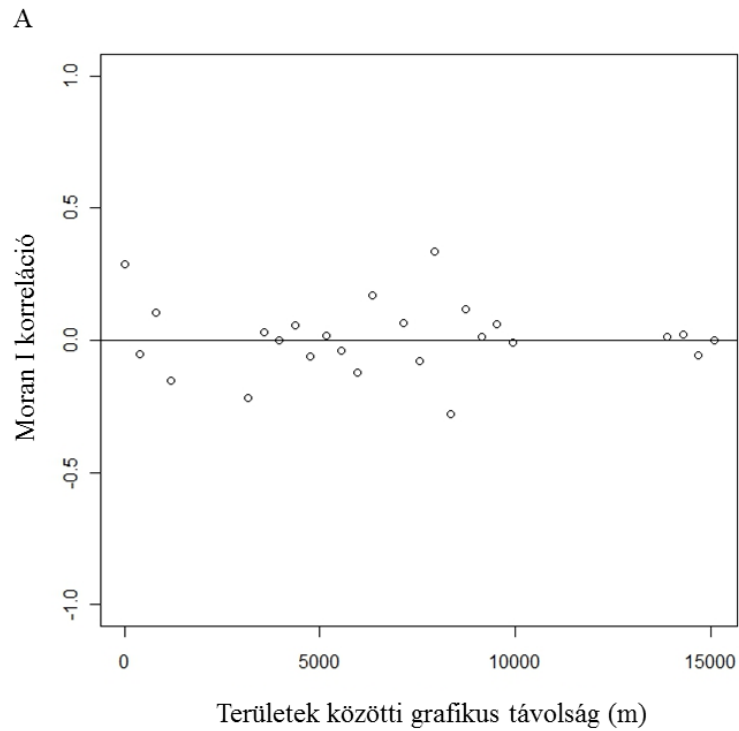
**9.4. M.4.** A mátrai heterogén és homogén állományokban megfigyelt hernyófajok a kocsánytalan tölgy lombkoronájából vett mintákban, 2011. májusában.

Rend	Család	Faj	Megfigyelt egyedek száma	
			Heterogén	Homogén
Lepidoptera	Tortricidae	<i>Archips xylosteana</i> Linnaeus, 1758	78	56
Lepidoptera	Tortricidae	<i>Choristoneura heibenstreitella</i> Müller, 1764	20	16
Lepidoptera	Tortricidae	<i>Tortrix viridana</i> Linnaeus, 1758	8	4
Lepidoptera	Tortricidae	<i>Zeiraphera isertana</i> Fabricius, 1794	4	3
Lepidoptera	Tortricidae	Azonosítatlan	22	22
Lepidoptera	Pyralidae	<i>Acrobasis</i> sp.	4	6
Lepidoptera	Chimabachidae	<i>Diurnea fagella</i> Denis & Schiffermüller, 1775	11	13
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Cosmia trapezina</i> Linnaeus, 1758	5	9
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Orthosia cerasi</i> Fabricius, 1775	5	3
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Orthosia cruda</i> Denis & Schiffermüller, 1775	2	1
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Orthosia gothica</i> Linnaeus, 1758	0	1
Lepidoptera	Noctuidae	<i>Pseudoips prasinana</i> Linnaeus, 1758	0	1
Lepidoptera	Noctuidae	Azonosítatlan	9	6
Lepidoptera	Geometridae	<i>Alsophila aescularia</i> Denis & Schiffermüller, 1775	4	12
Lepidoptera	Geometridae	<i>Agriopis aurantiaria</i> Hübner, 1799	9	13
Lepidoptera	Geometridae	<i>Agriopis marginaria</i> Fabricius, 1776	3	5
Lepidoptera	Geometridae	<i>Colotois pennaria</i> Linnaeus, 1761	1	0
Lepidoptera	Geometridae	<i>Erannis defoliaria</i> Clerck, 1759	2	1
Lepidoptera	Geometridae	<i>Operophtera brumata</i> Linnaeus, 1758	7	5
Lepidoptera	Geometridae	Azonosítatlan	10	9
Lepidoptera	Thaytiridae	<i>Polyploca ridens</i> Fabricius, 1787	3	2
Lepidoptera	Lymantriidae	<i>Lymantria dispar</i> Linnaeus, 1758	0	2
Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Mesoneura opaca</i> Fabricius, 1775	1	0
Azonosítatlan	Azonosítatlan	Azonosítatlan	3	2
<b>Összes</b>			<b>211</b>	<b>192</b>

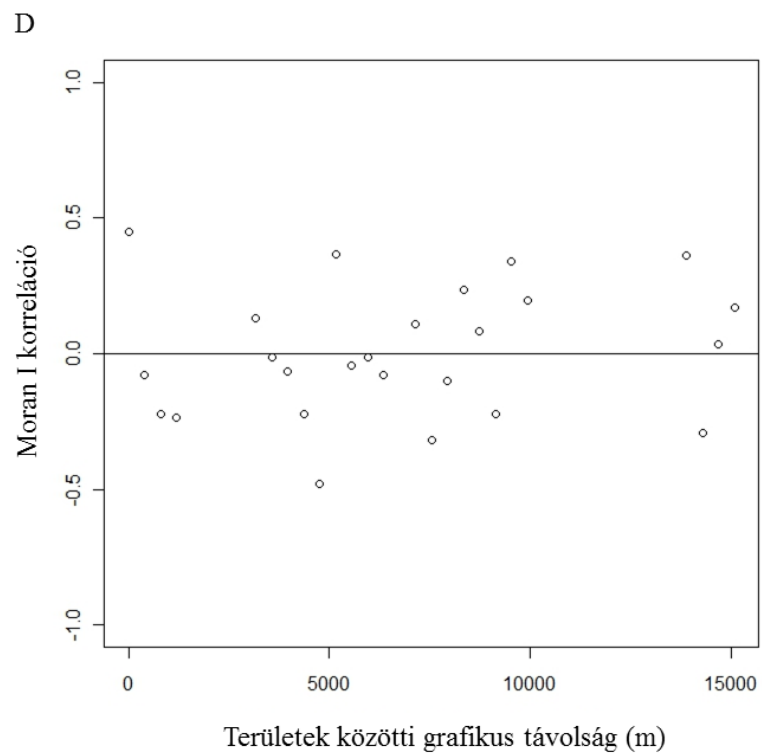
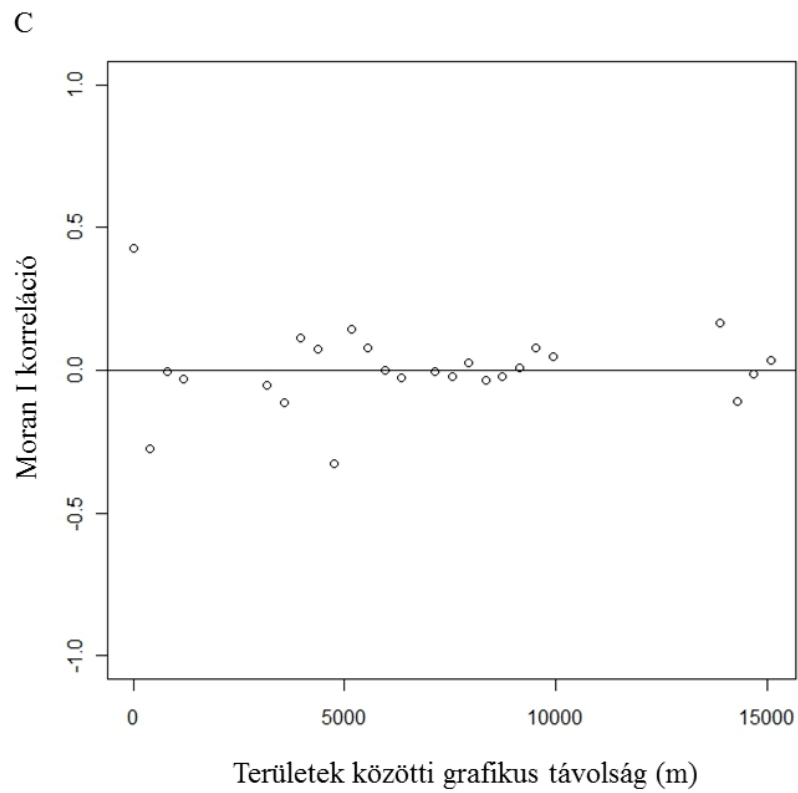
**9.5. M.5.** A Mátrában végzett erdőszerkezeti felmérés során felvételezett fa- és cserjefajok jegyzéke.

<b>Faj</b>	<b>Latin név</b>
Kocsánytalan tölgy	<i>Quercus petraea</i> (MATTUSCHKA) LIEBLEIN
Csertölgy	<i>Quercus cerris</i> L.
Magyar tölgy	<i>Quercus frainetto</i> TEN.
Közönséges gyertyán	<i>Carpinus betulus</i> L.
Mezei juhar	<i>Acer campestre</i> L.
Tatárjuhar	<i>Acer tataricum</i> L.
Virágos kőris	<i>Fraxinus ornus</i> L.
Magas kőris	<i>Fraxinus excelsior</i> L.
Cseresznye	<i>Prunus avium</i> L.
Kislevelű hárs	<i>Tilia cordata</i> MILL.
Barkócafa	<i>Sorbus torminalis</i> (L.) CR.
Madárberkenye	<i>Sorbus aucuparia</i> L.
Vadkörte	<i>Pyrus pyraeaster</i> BURGSD.
Vadalma	<i>Malus sylvestris</i> (L.) MILL.
Hegyi szil	<i>Ulmus glabra</i> HUDS.
Erdei fenyő	<i>Pinus sylvestris</i> L.
Akác	<i>Robinia pseudo-acacia</i> L.
Mogyoró	<i>Corylus avellana</i> L.
Húsos som	<i>Cornus mas</i> L.
Veresgyűrű som	<i>Cornus sanguinea</i> L.
Fagyal	<i>Ligustrum vulgare</i> L.
Kutyabenge	<i>Frangula alnus</i> MILL.
Gyepű rózsza	<i>Rosa canina</i> L.
Kökény	<i>Prunus spinosa</i> L.
Csíkös kecskerágó	<i>Euonymus europaeus</i> L.
Egybibés galagonya	<i>Crataegus monogyna</i> JACQ.
Úkörke lonc	<i>Lonicera xylosteum</i> L.
Egres	<i>Ribes uva-crispa</i> L.
Földi szeder	<i>Rubus fruticosus</i> L.

**9.6. M.6.** Moran I correlgogram a mátrai mintavételi pontok közötti autokorreláció a tesztelésére a madár- (A) és hernyóabundancia (B), a predációs ráta (C), valamint a rágáskár (D) esetén.



## 9.6. M.6. folytatás



**9.7. M.7.** Az egyes erdőszerkezeti változók lineáris diszkriminancia (LD) értékei a Mátrában végzett hernyópredációs kísérlet során.

<b>Erdőszerkezeti változó</b>	<b>LD</b>
fafajszám	-0,082
fák denzitása	-0,002
nagy fák denzitása	0,018
körlapösszeg	-0,001
átlag DBH	-0,192
fák méret szerinti heterogenitása	-0,011
holtfa mennyisége	-0,032
odúk száma	-0,266
lombkorona záródás	0,045
egészségi állapot	-1,050
cserjék denzitása	-0,001
cserjék fajszáma	-0,059
cserjeborítás	-0,009
aljnövényzet borítása	0,005



**9.8. M.8.** Az erdőszerkezeti változók közötti interkorrelációs mátrix a Mátrában. \*p < 0,05; \*\*p < 0,01; \*\*\*p < 0,001

	Fafaj- szám	Törzs- szám	Nagy fák denzitása	Körlap- összeg	Átlag DBH	Méret szerinti heterogenitás	Holtfa	Odú	Záródás	Egészségi állapot	Cserjedenzitás	Cserjék fajszáma	Cserjeborítás	Lágyszárú szint borítása
<b>Fafajszám</b>	1	0,365*	-0,183	-0,230	-	-0,129	0,273	-	0,158	-0,264	0,353*	0,354*	0,319*	-0,030
					0,464*			0,103						
<b>Törzsszám</b>	0,365	1	-0,479**	-0,045	-	-0,417**	0,407*	-	0,392*	-0,052	-0,016	0,066	-0,091	-0,376
					0,722*		*	0,021						
<b>Nagy fák denzitása</b>	-0,183**	-0,479**	1	0,068	0,383*	0,763***	0,182	0,048	0,005	0,038	0,312*	0,297	0,287	-0,171
<b>Körlapösszeg</b>	-0,230	-0,045	0,068	1	0,593*	-0,215	-0,138	-	0,273	0,762***	-0,396*	-0,399	-0,397*	0,076
					**		0,004							
<b>Átlag DBH</b>	-0,464**	0,722***	0,383*	0,593***	1	0,101	-0,028	-	-0,258	0,575***	-0,319*	-0,41**	-0,226	0,195
							0,071							
<b>Méret szerinti heterogenitás</b>	-0,129	-0,414**	0,763***	-0,215	0,101	1	0,127	0,111	0,135	-0,302*	0,379*	0,397*	0,385*	0,298
<b>Holtfa</b>	0,273	0,407**	0,182	-0,138	-0,028	0,127	1	-	0,164	-0,036	0,001	-0,017	-0,04	-0,181
								0,012						
<b>Odú</b>	-0,103	-0,021	0,048	-0,004	-0,071	0,111	-0,012	1	0,101	-0,044	0,113	0,261	0,166	0,164
<b>Záródás</b>	0,158	0,392*	0,005	0,273	-0,258	0,135	0,164	0,101	1	-0,049	-0,319*	-0,410**	0,022	-0,187
<b>Egészségi állapot</b>	-0,264	-0,052	0,038	0,762***	0,575*	0,302*	-0,036	-	-0,049	1	-0,417**	-0,613***	-0,564***	-0,087
					**			0,044						
<b>Cserjedenzitás</b>	0,353*	-0,016	0,312*	-0,396*	-0,319*	0,379*	0,001	0,013	-0,319*	-0,417**	1	0,780***	0,742***	-0,100
<b>Cserjék fajszáma</b>	0,354*	0,066	0,297	-0,399	-0,41**	0,397*	-0,017	0,261	-0,410**	-0,613**	0,780***	1	0,0682**	0,119
<b>Cserjeborítás</b>	0,319*	-0,091	0,287	-0,397*	-0,226	0,385*	-0,04	0,166	0,022	-0,564***	0,742***	0,0682**	1	0,073
<b>Lágyszárú szint borítása</b>	-0,030	-0,376	-0,171	0,076	0,195	0,298	-0,181	0,164	-0,187	-0,087	-0,100	0,119	0,073	1

**9.9. M.9.** A rovarévó énekesmadarak egyedszáma és az egyes erdőszerkezeti változók közötti Pearson-féle korrelációs együttható értékei a mátrai vizsgálatban.

<b>Függő változó</b>	<b>Magyarázó változó</b>	<b>r</b>	<b>p</b>
Rovarevő énekesmadarak egyedszáma	Fafajszám	0,189	0,244
	Törzsszám	-0,255	0,113
	Nagy fák denzitása	0,512	0,001
	Körlapösszeg	-0,325	0,041
	Átlag DBH	-0,170	0,295
	Méret szerinti heterogenitás	0,554	<0,001
	Holtfa mennyisége	-0,063	0,700
	Odúk száma	0,221	0,171
	Lombkorona záródása	0,047	0,002
	Állomány egészségi állapota	-0,339	0,032
	Cserjedenzitás	0,492	0,001
	Cserjék fajsza	0,576	<0,001
	Cserjeborítás	0,403	0,010
	Lágyszárú szint borítása	0,226	0,160

**9.10. M.10.** Az erdőszerkezeti változók közötti interkorrelációs mátrix a Zselicben<sup>a</sup>. \*p < 0,05; \*\*p < 0,01; \*\*\*p < 0,001

	<b>Körlap- összeg (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Átlag DBH (cm)</b>	<b>Cserjék egyed- száma</b>	<b>Fák egyed- száma</b>	<b>Fa- fajsám</b>	<b>Méret szerinti heterogenitás</b>
<b>Körlapösszeg (m<sup>2</sup>)</b>	1	0,422**	-0,005	0,106	0,466***	0,499***
<b>Átlag DBH (cm)</b>	0,422**	1	0,326**	-0,663***	-0,141	0,03
<b>Cserjék egyed- száma</b>	-0,005	0,326**	1	-0,175	-0,183	-0,238
<b>Fák egyed- száma</b>	0,106	-0,663***	-0,175	1	-0,006	-0,207
<b>Fafajsám</b>	0,466***	-0,141	-0,183	-0,006	1	0,631***
<b>Fák méret szerinti heterogenitása</b>	0,499***	0,030	-0,238	-0,207	0,631***	1

<sup>a</sup> A táblázatban szereplő értékek a Pearson korrelációs együttható értékei.

**9.11. M.11.** A rovarévó énekesmadarak egyedszáma és az egyes erdőszerkezeti változók közötti Pearson-féle korrelációs együttható értékei a zselici vizsgálatban.

<b>Függő változó</b>	<b>Magyarázó változó</b>	<b>r</b>	<b>p</b>
Rovarevő énekesmadarak egyedszáma	Fafajszám	-0,278	0,026
	Törzsszám	-0,031	0,811
	Cserjedenzítés	0,097	0,448
	Átlag DBH	-0,125	0,324
	Fák méret szerinti heterogenitása	-0,188	0,136
	Körlapösszeg	-0,249	0,047

## 10. HOZZÁJÁRULÁSOM A VIZSGÁLATOKHOZ

A dolgozat két, egymásra épülő, egymással szorosan összefüggő vizsgálat eredményeit mutatja be. Az első vizsgálat, melyben az erdőheterogenitás predációs rátára gyakorolt hatását teszteltük, teljes egészében az én koordinálásom alatt folyt. Témavezetőmmel és Dr. Ódor Péterrel közösen végeztük a kísérlet tervezését, az Erdészeti Tudományos Intézet és a Mátrafüredi Erdészet munkatársainak segítségével elvégeztem a mintaterületek kijelölését, lebonyolítottam a szükséges adminisztrációs, logisztikai feladatokat, valamint megszerveztem a vizsgálatban részt vevő kollégák munkáját. A terepi mintavételek lebonyolításában szintén aktívan kivettem a részem. Én végeztem továbbá a levél és hernyóminták válogatását, a predációs nyomok azonosítását és az adatok rendezését. A hernyók határozását Dr. Csóka György, a madarak pontszámlálását Mag Zsuzsa végezte. A statisztikai elemzést témavezetőm és Dr. Ódor Péter útmutatásai alapján én magam végeztem. A vizsgálatból írt publikációt a társszerzők iránymutatásával és javaslataik figyelembe vételével én készítettem.

A második vizsgálat koordinálását, melynek célja az erdőszegélyek hernyópredációra gyakorolt hatásának vizsgálata volt, Kovács-Hajdu Katalinnal közösen végeztem. A vizsgálat tervezése, valamint a mintaterületek kijelölése az én útmutatásom mellett, javaslataim figyelembe vételével történt. A terepi feladatokat közösen koordináltuk, beleértve az adminisztrációs és logisztikai feladatokat, valamint a terepi mintavételt. A madárfelmérést Kovács-Hajdu Katalin végezte. Én végeztem a statisztikai elemzést és társszerzők segítségével én készítettem a publikációt.



## 11. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Dr. Báldi Andrásnak, aki immár hat éve irányítja kutatói pályám és mindeközben sok értékes tanáccsal és átadott tudással segíti munkám. Köszönöm Dr. Elek Zoltánnak, a társ-témavezetőmnek a disszertáció megszületéséhez nyújtott sokszínű segítségét. Külön köszönet illeti Dr. Ódor Pétert a kísérleteim tervezésében és az eredmények elemzésében nyújtott értékes segítségéért, valamint az egész munkám során adott szakmai tanácsaiért, támogatásáért. Hálásan köszönöm Dr. Csóka Györgynek az Erdészeti Tudományos Intézet Erdővédelmi Osztály vezetőjének a kutatásaimban és a logisztikában nyújtott rengeteg segítségét. Köszönet illeti továbbá Dr. Bölöni Jánost, aki a kísérleti területek kijelölésében nyújtott segítségével járult hozzá a disszertáció megszületéséhez. Hálás vagyok Dudás Bélának, az Egererdő Zrt. Mátrafüredi Erdészet vezetőjének, valamint Pintér Ottónak a SEFAG Faipari és Erdészeti Zrt. Zselici Erdészet Igazgatójának és Svéda Gergelynek a Zselici Erdészet fahasználati ágazatvezetőjének a terepi munkában, logisztikában nyújtott rengeteg támogatásért. Köszönet illeti az Egererdő Zrt-t és a SEFAG Faipari és Erdészeti Zrt-t, valamint valamennyi erdőtulajdonost az engedélyekért. Köszönöm Ádám Réka, Földesi Rita, Kovács-Hostyánszki Anikó, Kovács-Hajdu Katalin, Kovács Gyula, Kiss Nikoletta, Mag Zsuzsa, Major Nóra Tekla, Molnár Dorottya, Pálffy Anna, Simon Csaba és Somay László terepi munkában nyújtott segítségét. A kutatásokat az MTA Lendület Fiatal Kutatói Programja (LP2011\_014) és az OTKA NN101940 projekt támogatta. Csóka Györgyöt a TÁMOP-4.25.2.A-11/1/KONV, Ódor Pétert pedig a Bolyai Ösztöndíj támogatta. Végezetül szeretnék köszönetet mondani a szüleimnek, akik gyermekkorom óta támogatják tanulmányaimat és kutatói munkámat.