

# PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola

## **A hazai koboldmoha (*Buxbaumia* Hedw.) fajok magyarországi elterjedése, termőhelyi preferenciája és fejlődésmenete**

*PhD értekezés*

**Deme Judit**

**PÉCS, 2021**

# PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola

## **A hazai koboldmoha (*Buxbaumia* Hedw.) fajok magyarországi elterjedése, termőhelyi preferenciája és fejlődésmenete**

*PhD értekezés*

**Deme Judit**

Témavezető:

**Dr. Csiky János**

habilitált egyetemi docens

-----  
Dr. Csiky János

témavezető

-----  
Dr. Gábel Róbert

iskolavezető

**PÉCS, 2021**

# Tartalomjegyzék

<b>1. Bevezetés</b>	4
<b>2. Irodalmi áttekintés</b>	6
2.1. A mohákról általában	6
2.1.1. Evolúció, taxonómia és diverzitás	6
2.1.2. Szervezeti felépítés, szaporodás és élettan	6
2.1.3. Veszélyeztetettség és védelem	8
2.2. A koboldmohák nemzetsége ( <i>Buxbaumia</i> Hedw.) és magyarországi képviselői	9
2.2.1. Általános jellemzők	9
2.2.2. Szervezeti felépítés és alaktan	10
2.2.3. Elterjedés és veszélyeztetettség	12
2.2.4. Élőhelyi igény	15
2.2.5. Fejlődésmenet és túlélés	20
<b>3. Célkitűzések</b>	22
<b>4. Anyag és módszer</b>	23
4.1. Elterjedés és állomány nagyság	23
4.2. Élőhelyi körülmények	25
4.3. Élőhelyek antropogén zavarása	27
4.4. Fenológia, sporofitonokat károsító tényezők és mortalitás	28
<b>5. Eredmények</b>	31
5.1. Elterjedés és állomány nagyság	31
5.1.1. Magyarországi elterjedés a hazai flóratérképezési hálórendszer tükrében	31
5.1.2. Domborzati viszonyok	32
5.1.3. Állomány nagyság	33
5.2. Élőhelyi körülmények	35
5.2.1. Élőhelytípus, szubsztrát	35
5.2.2. Finom térleptékű, mikroélőhelyi jellemzők	39
5.2.2.1. Abiotikus tényezők (kitettség, borítási értékek, meredekség)	39
5.2.2.2. Kísérő fajok	41
5.3. Élőhelyek antropogén zavarása	46
5.3.1. Potenciális zavarás: ember alkotta létesítményektől való távolság	46
5.3.2. Dokumentált beavatkozás: erdők kora, erdőművelés	47

5.4. Fejlődési stádiumok .....	52
5.4.1. Morfológia .....	52
5.4.2. Időbeli eloszlás .....	56
5.5. Sporofitonokat károsító tényezők .....	57
5.5. Mortalitás .....	60
<b>6. Eredmények értékelése .....</b>	<b>61</b>
6.1. Elterjedés és állomány nagyság .....	61
6.1.1. Magyarországi elterjedés a hazai flóratérképezési hálórendszer tükrében .....	61
6.1.2. Domborzati viszonyok .....	62
6.1.3. Állomány nagyság .....	63
6.2. Élőhelyi körülmények .....	65
6.2.1. Élőhelytípus, szubsztrát .....	65
6.2.2. Finom térléptékű, mikroélőhelyi jellemzők .....	69
6.2.2.1. Abiotikus tényezők (kitettség, borítási értékek, meredekség) .....	69
6.2.2.2. Kísérő fajok .....	70
6.3. Élőhelyek antropogén zavarása .....	75
6.3.1. Potenciális zavarás: ember alkotta létesítményektől való távolság .....	75
6.3.2. Dokumentált beavatkozás: erdők kora, erdőművelés .....	76
6. 4. Fejlődési stádiumok .....	78
6.4.1. Morfológia .....	78
6.4.2. Időbeli eloszlás .....	80
6.5. Sporofitonokat károsító tényezők .....	82
6.6. Mortalitás .....	84
<b>7. Összefoglalás .....</b>	<b>87</b>
<b>8. Summary .....</b>	<b>89</b>
<b>9. Irodalomjegyzék .....</b>	<b>91</b>
<b>10. Köszönetnyilvánítás .....</b>	<b>105</b>
<b>11. Publikációs lista .....</b>	<b>106</b>
<b>12. Mellékletek .....</b>	<b>110</b>

## 1. Bevezetés

A mohák az edényes növényekkel szemben sokak számára kevésbé lebilincselőek: kisebb termetűek, morfológiailag többé-kevésbé hasonlóak egymáshoz, általában nem rendelkeznek látványos színekkel, taxonómiailag sem olyan diverzek, ökológiai jelentőségük kevésbé nyilvánvaló, gazdasági hasznuk csekélyebb és látszólag egyszerűbb és unalmasabb evolúciós hátteret tudhatnak magukénak (GOFFINET & SHAW 2009; VANDERPOORTEN & GOFFINET 2009). Ez a nézet sokáig nemcsak a közszférában, hanem akadémiai körökben is elterjedt volt, így mindig jóval kevesebb kutató foglalkozott a mohákkal, mint az edényes növényekkel. Az elmúlt néhány évtizedben azonban a brialógia látványos fejlődésnek indult, sőt, napjainkban is felfelé ívelő tudományágnak számít (GLIME 2017a).

Apró termetük ellenére a mohák ökológiai és gazdasági jelentősége egyáltalán nem elhanyagolható (vö. BOROS 1943; 1953; 1971; PÓCS 1980; SMITH 1982; ORBÁN & VAJDA 1983; ORBÁN 1999; GLIME 2007; VANDERPOORTEN & GOFFINET 2009). Szerepük az ökoszisztémák szabályozásában és a globális biogeokémiai ciklusokban már régóta ismert: komoly hatást gyakorolnak többek közt a szénkörforgásra és környezetük vízháztartására, továbbá gyakran az elsők közt telepednek meg a csupasz, pionír felszíneken, elindítva a termőtalaj kialakulását és a szukcesszió folyamatát. Újabban a globális klímaváltozás témakörében is nagy figyelmet kapnak (VANDERPOORTEN & GOFFINET 2009).

A molekuláris, genetikai és technológiai ismeretek bővülésével a fiziológusoknak és evolúcióbíológusoknak is lehetőségük nyílt a mohák alaposabb tanulmányozására, melynek következtében mára fontos modellorganizmusokká váltak a növényi génműködés és nemzedékváltakozás vizsgálatában (GOFFINET & SHAW 2009). Emellett fény derült arra is, hogy kulcsfontosságú szerepet játszottak a szárazföld földtörténeti léptékű kolonizációjában és a szárazföldi növények evolúciójában (VANDERPOORTEN & GOFFINET 2009; GLIME 2017a).

A napjainkban megfigyelhető, drasztikus élőhelyi és környezeti változások viszont a mohákat is éppúgy érintik, mint a többi élőlényt. A konzervációbíológiai tanulmányok mégis sokáig hanyagolták őket, állapotuk felmérésére és megőrzésükre pedig kevés törekvés irányult. Ám fontosságuk elismerésével, valamint a velük kapcsolatos érdeklődés fokozódásával manapság egyre nagyobb jelentőséget tulajdonítanak a védelmüknek és gyakrabban szerepelnek a természetvédelmi programokban is (VANDERPOORTEN & GOFFINET 2009). A mohák sokféleségének megőrzése érdekében azonban ismereteink további bővítésére van szükség, nemzetközi és regionális szinten egyaránt (GLIME 2017a).

A magyarországi mohakutatás évszázados múltra tekint vissza. Bár a mohák iránti figyelem a XX. század végén néhány évtizedre megcsappant, azt követően újra lendületes fejlődésnek indult és jelenleg is fokozódó intenzitást mutat. Ennek ellenére továbbra is alacsony a hazai mohászok száma, briológiai irodalmunk pedig elsősorban kisebb-nagyobb földrajzi egységek vagy élőhelytípusok flórájára (tehát elszórt előfordulási adatokra) fókuszál, míg az egy adott fajra/nemzetségre irányuló, intenzív, átfogó tanulmányok viszonylag ritkák (vö. NAGY *et al.* 2019; ERZBERGER 2020).

A koboldmohák hazai fajait (levéltelen koboldmoha: *Buxbaumia aphylla* és zöld koboldmoha: *B. viridis*) (PAPP *et al.* 2010) részletesen tárgyaló dolgozattal azonban ez utóbbi hiány is remélhetőleg mérséklődni fog. Bár a mohák közt az egész *Buxbaumia* nemzetség különlegesnek számít a fajok speciális életciklusa miatt (SCHOFIELD 2007), a *B. viridis* nemzetközi fajmegőrzési egyezményekben is kiemelkedő figyelmet kapott (EURÓPA TANÁCS 1979; EURÓPAI KÖZÖSSÉGEK TANÁCSA 1992). Ez utóbbi taxonnal foglalkozó nemzetközi publikációk száma kimagasló, viszont magyarországi előfordulási viszonyait mindeddig nem vizsgálták kellő alaposítással. Témaválasztásomat a fentiek indokolják, hiszen a fajok védelmének sarkalatos pontja az alapos megismerésük.

## **2. Irodalmi áttekintés**

### **2.1. A mohákról általában**

#### **2.1.1. Evolúció, taxonómia és diverzitás**

A mohákat az első valódi szárazföldi növények közt tartják számon, így meghatározó szerepük lehetett a szárazföldi ökoszisztémák kialakításában, valamint az éghajlat és a biogeokémiai ciklusok formálásában. Nagyjából 515-470 millió évvel ezelőtt, a középső kambrium és a korai ordovicium közti időszakban jelentek meg legősibb képviselőik (MORRIS *et al.* 2018), melyekből idővel három fő fejlődési vonal alakult ki: a májmohák, a becősmohák és a lombosmohák csoportja. Mivel csekély mennyiségű fosszilis bizonyíték áll rendelkezésünkre, e három klád leszármazása és egymáshoz való viszonya meglehetősen bizonytalan. Egyes elméletek szerint a mohák monofiletikus csoportot alkotnak, ám újabb kutatások jobban támogatják a parafiletikus hipotézist, mely szerint a közös embriofita ős leszármazottai közül először a májmohák, a lombosmohák, majd a becősmohák váltak le, végül pedig az edényes növények fejlődtek ki (SHAW *et al.* 2011).

Míg korábban (a monofiletikus elméletnek megfelelően) egy törzsbe sorolták őket (pl. BOROS 1953), manapság három nagy törzset különböztetünk meg: a becősmohák (vagy szarvasmohák) (Anthocerophyta), a májmohák (Marchantiophyta) és a lombosmohák (Bryophyta) törzsét (SHAW *et al.* 2011). Összesen mintegy 15000-20000 fajuk ismert (SHAW *et al.* 2011), melyek közül 100-150 tartozik a becősmohák, 6000-8000 a májmohák és durván 10000 a lombosmohák közé (SHAW & RENZAGLIA 2004).

#### **2.1.2. Szervezeti felépítés, szaporodás és élettan**

A mohák valódi szövetekkel nem rendelkező, spórákkal szaporodó (kriptogám) növények. Nemzedékváltkozásuk során felépítés, funkció és kromoszómaszám szempontjából egyaránt különböző haploid gametofitont és diploid sporofitont fejlesztenek. Életükben (az edényes növényektől eltérő módon) leggyakrabban a fotoszintetizáló gametofiton dominál: látványosabb, biomasszáját tekintve számottevőbb és hosszabb ideig él, mint a sporofiton; ráadásul ez utóbbi többnyire csak fiatal korában képes fotoszintetizálni (ORBÁN & VAJDA 1983; ORBÁN 1999; VANDERPOORTEN & GOFFINET 2009). Mivel a dolgozat tárgyát képező fajok a lombosmohák közé tartoznak, az alábbiakban e törzs általános jellemzőit mutatom be röviden.

A gametofiton nemzedékhez tartozó előtelep (protonéma) közvetlenül a spórából fejlődik, általában elágazó fonalas (néhány faj esetében lemezes) szerkezetű. A hajtások az

előtelepen képződnek – olykor nagy tömegben, így egyetlen spórából egy egész mohapárna/-gyep is kialakulhat (ORBÁN & VAJDA 1983; ORBÁN 1999). A növénykét gyökérszerű, fonalas szőrök (rhizoidok) rögzítik az aljzathoz. A levelek a száron (néhány kivételtől eltekintve) szórtan helyezkednek el, így a leveles hajtás többé-kevésbé hengeres. A kifejlett lombosmohák hajtásának csúcsán vagy oldalán alakulnak ki a hím- (antheridium), ill. a női ivarszervek (archegónium), amelyeket a lomblevelektől gyakran eltérő levelek takarnak, védenek. Az edényes növényekhez hasonlóan a mohák is lehetnek egylakiak vagy kétlakiak, viszont a hímivarsejt a női ivarszervbe csakis vizes közegben juthat át, így ivaros szaporodásuk vízhez kötött. A megtermékenyített petesejtből (zigótából) fejlődik ki a diploid sporofiton (ORBÁN & VAJDA 1983; ORBÁN 1999; VANDERPOORTEN & GOFFINET 2009).

A sporofiton talpi részből, nyélből és tokból áll, elhelyezkedése alapján elkülönítünk csúcson termő (akrokarp) és oldalt termő (pleurokarp) mohákat. A talpi rész szerepe a gametofitonnal való kapcsolat kialakítása, ugyanis ez utóbbi szolgáltatja a tápanyagokat és a vizet a sporofiton számára. A tokot (kapszulát) a nyél (seta) tartja. Fiatal korában a csúcsi részét, akár közel egészét a süveg (kalyptra) takarja, amely a női ivarszerv falának maradványa, tehát valójában a gametofiton része. A kapszulában található spóraanyasejtek redukciós osztódással haploid spórákra esnek szét, amelyek általában a tokfedő (operculum) leesése után szabadulnak ki a tokból. Az ivaros szaporodás mellett gyakran megfigyelhető a mohák vegetatív szaporodása is sarjrügyek, sarjmorzsák, illetve a levél, a hajtás vagy a telep feldarabolódása révén (BOROS 1953; ORBÁN & VAJDA 1983; ORBÁN 1999).

A mohák egyik legérdekesebb élettani jellegzetessége a poikilohidria: változó vízháztartásuk, tehát vízállapotukat a közvetlen környezetük vízviszonyai határozzák meg. A nem páratelített levegő szívóhatásának következtében fokozatosan kiszáradnak, anyagcseréjüket lelassítják, majd felfüggesztik. A testüket érő közvetlen víz (pl. eső vagy a levegőből kiváló pára) hatására azonban életműködésük újra beindul (e tekintetben viszont jelentős különbségek lehetnek az egyes fajok között). Ez a reverzibilis kiszáradás-revitalizáció ciklus akár naponta többször is lejátszódhat. Speciális vízháztartásuk oka, hogy sejtfaluk és kültakarójuk vízáteresztő, hiszen hiányzik belőlük a lignin és a gametofiton esetében többnyire a sejtfelszíni kutikula is. Mindezek következtében a mohák olyan felszíneken is sikeresek, ahol a legtöbb gyökérrel rendelkező edényes növény versenyhátrányban van (pl. szikla, fakéreg). Anyagcseréjük az alacsony hőmérsékletre és gyenge tápanyagellátásra sem annyira érzékeny, ami a tundrán és a magashegységek hóhatár alatti régiójában is lehetővé teszi, hogy (a zuzmókkal együtt) dominánssá váljanak (VANDERPOORTEN & GOFFINET 2009; ÓDOR 2016).



### 2.1.3. Veszélyeztetettség és védelem

Az ember környezetromboló tevékenysége a mohákat sem kíméli: az erdőirtás, a mezőgazdasági és ipari beruházások, a környezetszennyezés, a városi terjeszkedés következményei éppúgy érintik őket, mint a többi fajt (VANDERPOORTEN & GOFFINET 2009) [1]. Eredeti élőhelyük folyamatosan csökken/változik, amit a közvetlen antropogén hatások mellett olyan közvetett tényezők is súlyosbítanak, mint például a túltartott vadállomány, amely elsősorban a talajlakó közösségeket károsítja [2], vagy az emberek által betelepített/behurcolt, idegenhonos fajok terjedése. Ez utóbbira példaként hozható a *Campylopus introflexus* (egy déli féltekén honos lombosmoha), amely Európában veszélyes inváziós fajként viselkedik: a preferált élőhelyeken (pl. az atlanti partvidék savanyú homokú tengerparti dűnéin, fenyérein) szinte monodomináns szőnyeget képez, átalakítja az eredeti élőhelyet és bizonyítottan csökkenti a biodiverzitást (KLINCK 2008; MIKULÁŠKOVÁ *et al.* 2012).

Bár a mohákat régebben nem, vagy csak más fajokkal, élőhelyekkel együtt védték, az elmúlt néhány évtizedben ez megváltozott. A növekvő érdeklődéssel párhuzamosan egyre nyilvánvalóbbá vált ökológiai jelentőségük, valamint az, hogy diverzitási mintázataik sajátosan eltérnek az ismertebb taxonokétól, így a mohák védelmét célzó törekvések is gyarapodtak. Napjainkban már több nemzetközi egyezményben szerepelnek (pl. Berni Egyezmény (EURÓPA TANÁCS 1979), 92/43/EGK irányelv (EURÓPAI KÖZÖSSÉGEK TANÁCSA 1992)), komplex szervezetek foglalkoznak megőrzésükkel (pl. ECCB) [3], és egyre gyakrabban kapnak helyet a természetvédelmi programokban (GOFFINET & SHAW 2009).

Magyarország mohafajai közül jelenleg több mint 70 védett (MAGYAR KÖZLÖNY 2015), és három szerepel az EU Élőhelyvédelmi irányelvének II. mellékletén (ezek egyben Natura 2000 jelölőfajok is) (EURÓPAI KÖZÖSSÉGEK TANÁCSA 1992; PAPP *et al.* 2014a; PAPP *et al.* 2014b; PAPP *et al.* 2014c).

A mohák védelme alapvetően az élőhelyük megóvásával együtt valósulhat meg, amelynek legjobb eszköze a helyes erdő-/gyepgazdálkodás, ezáltal az eredeti mikroklíma megőrzése. Feltétlenül szükséges viszont a fajok gyakoriságának és elterjedésének pontos ismerete, valamint esetleges veszélyeztetettségük mértékének meghatározása (ÓDOR 2016) [1]. E tekintetben a hazai mohakutatás lemaradásban van sok európai országhoz képest, amely elsősorban a mohászok alacsony számával magyarázható. A 2000-es években azonban jelentős fejlődés mutatkozott ezen a téren: elkészült a hazai mohák Vörös Listája (PAPP *et al.* 2010), emellett a Peter Erzberger által vezérelt szisztematikus, jelenleg is folyó térképezésnek

köszönhetően nagy mennyiségű adat gyűlt össze számos tájegység mohafldróját illetően (ERZBERGER 2020).

## 2.2. A koboldmohák nemzetsége (*Buxbaumia* Hedw.) és magyarországi képviselői

### 2.2.1. Általános jellemzők

Bár a mohák esetében általánosan a gametofiton nemzedék a látványosabb, akadnak ritka kivételek, mint például a lombosmohák (Bryophyta) Buxbaumiaceae családjába tartozó koboldmohák (*Buxbaumia* spp.). Esetükben ugyanis a más moháknál domináns, szárazleveles rész olyannyira redukált, hogy szabad szemmel gyakorlatilag láthatatlan (SMITH 2004), szerepét pedig az állandó, viszonylag nagy kiterjedésű, fotoszintetizáló protonéma veszi át. Ez a neoténia jelenségének a mohák tekintetében talán leglátványosabban megnyilvánuló formája, mivel az amúgy juvenilis állapotra jellemző előtelep a felnőtt szervezetben is megmarad, és fontos szerepet tölt be az élő növény életében. Jelentősége alapvetően az, hogy a folyton változó, instabil környezethez alkalmazkodott fajok viszonylag gyors éérésre és szaporodásra legyenek képesek, még mielőtt a preferált élőhelyfoltok eltűnnének (GRADSTEIN & WILSON 2008).

Földünkön a koboldmohák nemzetségének 12 faja ismert (SCHOFIELD 2007), Magyarországon viszont csupán két fajuk él: a levéltelen koboldmoha (*Buxbaumia aphylla*) és a zöld koboldmoha (*B. viridis*) (PAPP *et al.* 2010). Bár a *B. viridis*-t régebben a *B. aphylla* variánsaként tartották számon, már a XIX. század eleje óta két külön fajként kezelik őket (PRICE & ELLIS 2015).

A nemzetségnek egy német botanikus, Johann Buxbaum (1693–1730) tiszteletére adták a „*Buxbaumia*” nevet (SMITH 2004). A fajok magyar nevét a német elnevezések ihlették: Blattloses Koboldmoos = levéltelen koboldmoha; Grünes Koboldmoos = zöld koboldmoha [4]. Ezekben a nemzetség a fajok koboldsapkához hasonló kapszuláiról kapta a nevét (vö. [5]). A magyar (és német) fajnév a levéltelen koboldmoha esetében a genus egy általános jellemzőjét emeli ki (ui. a levélkéek fejletlenek, alig láthatók), míg a zöld koboldmohánál arra utal, hogy a faj tokjai nemcsak juvenilis korukban zöldek (mint a *B. aphylla* esetében), hanem jóval későbbi fenológiai stádiumokban is. Az angol nevek (brown shield-moss = levéltelen koboldmoha; green shield-moss = zöld koboldmoha) szintén hangsúlyozzák a színbeli eltéréseket, ám nem koboldsapkához, hanem pajzshoz hasonlítják a tok formáját (AMPHLETT 2010; PILKINGTON 2010).

A *Buxbaumia*-fajok a mohák közt kitüntetett figyelmet tudhatnak magukénak, melyet az is jelez, hogy egy 1947 óta megjelenő briológiai és lichenológiai szaklapot (*Buxbaumia*, majd

1972-től Buxbaumiella) is elneveztek már róluk [6], illetve VANDERPOORTEN & GOFFINET (2009) a mohák tekintetében alapmunkának számító, sűrűn citált könyvének címlapján is a zöld koboldmoha látható. A két európai faj közül a ritkább *B. viridis*-t jóval nagyobb érdeklődés övezi, mint az elterjedtebb *B. aphylla*-t, ami a velük kapcsolatos publikációk számában is visszatükröződik.

### 2.2.2. Szervezeti felépítés és alaktan

A koboldmohák kétlaki, akrokarp fajok (ORBÁN & VAJDA 1983; SMITH 2004). Protonémájuk jellegzetes, barnás színű, sűrűn elágazó fonalakból áll. Leveleik (amennyiben jelen vannak) szinte észlelhetetlenül aprók, eretlenek, áttetszők (az alapi részen esetleg zöldesek), a szélükön barnás rojttal. A hím gametofiton antheridiumát csupán egy levélke övezi, míg a nőivarú gametofiton archegóniumát több levélke és a szárlevelekhez hasonló formájú perichétialis levelek veszik körül (SMITH 2004). A levélké rojtjai a petesejt megtermékenyülése után továbbfejlődnek, és ún. másodlagos protonémából ill. rhizoidokból álló szövedéket képeznek. Ez körülnövi a fejlődő talpi részt, így segíti a sporofiton lehorgonyzását és táplálását (WOLF 2015), továbbá a vegetatív szaporodásban is szerepet játszhat (FRAHM 2001). A sporofiton gametofiton általi támogatottságának időtartamára az irodalmi források nem térnek ki.

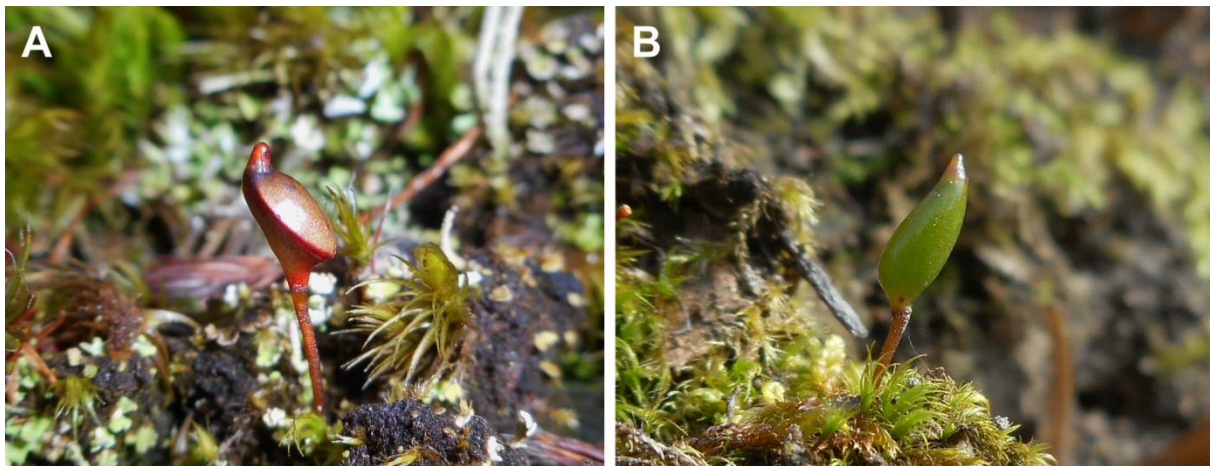
A sporofiton látványos és aránylag nagyméretű: nyele megnyúlt, bibircses és más mohafajokhoz képest viszonylag vastag, tokja (többé-kevésbé) ferdén álló, tojásdad alakú, a száj felé keskenyedő (ORBÁN & VAJDA 1983). Felszínét fényes kutikularéteg fedi, amely jól védi a kapszulát a kiszáradástól (KOCH *et al.* 2009). A tokfedő kúpos, a perisztómium dupla (SMITH 2004); SHAW & RENZAGLIA (2004) szerint a *Buxbaumia*-fajok átmenetet képeznek az arthrodont és a nematodont taxonok között. A nyaki rész és a nyél csatlakozási régiójában, egy viszonylag keskeny zónában gázcsereenyílások (sztómák) találhatóak (ERZBERGER *et al.* 2018).

A koboldmohákról korábban azt tartották, hogy legalább részben szaprofiták (szénvegyületeik egy részét közvetlenül a szubsztrátból nyerik), mivel leveleik a legkorábbi fejlődési stádiumokat leszámítva nem észlelhetők (BOROS 1953), nem tartalmaznak klorofillt (vagy csak nagyon keveset) (FRAHM 2001) és gyakran humuszanyagokban gazdag aljzaton nőnek (DUCKETT *et al.* 2004). Minthogy a „szaprofita” növényeknek gombakapcsolatra is szükségük van, ilyet viszont (legalábbis a *B. viridis* esetében) DUCKETT *et al.* (2004) nem figyelt meg az erre irányuló vizsgálatainak során, a *Buxbaumia*-fajok valószínűleg nem szaprofiták. Mára bizonyítottá vált az is, hogy a koboldmohák protonémája és tokja egyaránt

fotoszintatizálhat, így jelentősebb kloroplasztisz tartalmú levelek híján is képesek önmaguk táplálására (GLIME 2017b).

A fentebb felsorolt, közös jellemzőkön kívül természetesen számos egyedi jellegzetességet is megfigyelhetünk a két hazai faj megjelenésében.

A *B. aphylla* sporofitonjának (**1. ábra**) nyele 1–2 cm hosszú, arányaihoz képest durván bibircses. Tokja ferde, összenyomott tojás alakú, közelítőleg 3–4 mm hosszú és 3–3,5 mm széles, felső felülete éretten világosbarna és simán ívelt, vastag vörös szegély veszi körül, alsó felülete viszont fénylő vörösbarna, erősen előre ívelt (ORBÁN & VAJDA 1983). A gázcserenyílások a szárazságtűrő fajokra jellemző módon mélyen besüllyedtek („cryptopor”), amit a környező epidermális sejtek kiemelkedése még látványosabbá tesz (ERZBERGER *et al.* 2018). A külső perisztómium 1 gyűrűt alkotó, rövid fogakból áll, a belső kúpos, harmonikaszerűen rendeződött (SMITH 2004), nem differenciálódott különálló fogakra (FRAHM 2001). A tok méretének megfelelően kiemelkedően sok, átlagosan 5 millió spóra termelődik kapszulánként, melyek (8–)10–13  $\mu\text{m}$  átmérőjűek (SMITH 2004). A protonéma vegetatív szaporítóképleteket (gemmákat) is képes fejleszteni (DENING 1929; HANCOCK & BRASSARD 1974).



**1. ábra.** A *Buxbaumia aphylla* (A) és *B. viridis* (B) sporofitonja.

A *B. viridis* előtelepe igen jellegzetes: tartalmaz színtelen, ritkán elágazó, 15  $\mu\text{m}$  átmérőjű, ferde keresztfalú, szubsztrátba növény rhizoidokat, valamint felemelkedő, egyszerűen elágazó, transzverzális keresztfalakkal és nagy, tojásdad-hengeres kloroplasztiszokkal rendelkező, némiképp hullámos chloronema-filamentumokat (DUCKETT *et al.* 2004). A protonéma más mohafajokhoz képest viszonylag lassú növekedésű, ami valószínűleg hozzájárul a zöld koboldmoha ritkaságához (WIKLUND 2003; DUCKETT *et al.* 2004). A sporofiton (**1. ábra**) nyele 5–10 mm hosszú, sárgáspiros, a levéltelen koboldmoháénál

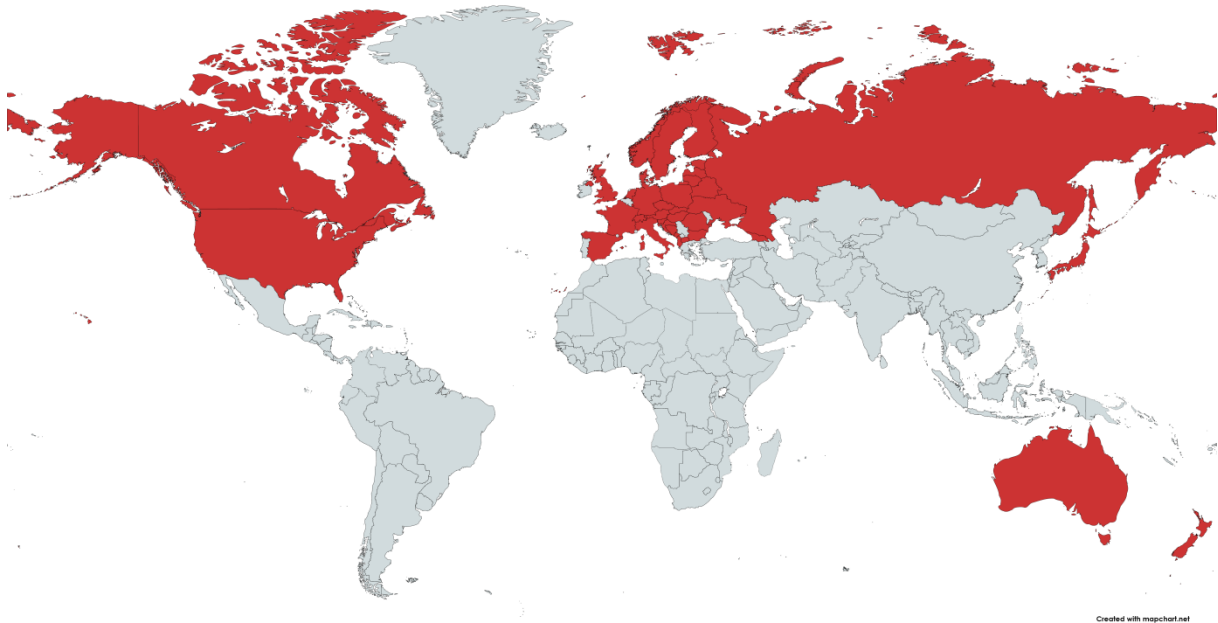
általában kevésbé bibircses. A kapszula felálló, később ferdén álló, kissé lapított, nagyjából 7 mm hosszú, 3,5 mm széles, felszíne egyszínű, éretten sárgás. A *B. aphylla*-val ellentétben a kifejtett tokon vaskos szegély nem alakul ki. Éréskor a felső oldal külső rétege hosszában felhasad, és rongyos darabokban visszacsavarodik, ezáltal indúziumszerű képletet hoz létre (innen ered a régi elnevezés: *B. indusiata*) (vö. ORBÁN & VAJDA 1983). A tokot fedő kutikulán kívül az epidermiszt egy epikutikuláris viaszréteg is takarja, amely lemezkés vagy szemcsés formájú, beékelődött vagy ráakódott viaszkristályokból áll. Mohák közül csupán a Polytrichales rend fajaiban mutattak ki hasonló képződményeket, ám a fásszárú edényes növényekben ezek gyakran előfordulnak, ami feltehetően a mohák és az edényes taxonok rokoni kapcsolataival lehet összefüggésben (KOCH *et al.* 2009). A zöld koboldmoha sztómáiról írt információk sokáig ellentmondóak voltak: némelyek szerint kiemelkedőek („phaneropore”), mások viszont besüllyedt gázcserenyílásokat említnek. ERZBERGER *et al.* (2018) azonban kimutatta, hogy a sztómák megközelítőleg a környező epidermális sejtek szintjében fordulnak elő, tehát ugyan nem határozottan kiemelkedőek (szuperficiálisak), mégis elfogadható ez a terminus, mivel jól leírja a *B. aphylla*-hoz viszonyított különbséget. A *B. viridis* külső perisztómiuma (a *B. aphylla*-val szemben) 4 koncentrikus gyűrűt alkotó, rövid fogakból áll, míg a belső perisztómium kúpos, harmonikaszerűen rendeződött (SMITH 2004) és nem differenciálódott különálló fogakra (FRAHM 2001). A spórák kb. 10 µm átmérőjűek (SMITH 2004), durván 6 millió található egy kapszulában, ám ez az érték 1,4 millió és 9 millió között változhat (WIKLUND 2002). A protonéma által termelt vegetatív szaporítóképleteket (gemmákat) agar kultúrában mutatták ki először (WIKLUND 2002), ám terepi körülmények közt is megtalálták már őket (pl. WOLF 2015; GUILLET *et al.* 2021).

### **2.2.3. Elterjedés és veszélyeztetettség**

A koboldmohák széles körben elterjedtek az északi félteke mérsékelt övi és szubtrópusi régióiban, valamint előfordulnak a trópuson, a csendes-óceáni szigeteken (Új-Zéland) és Ausztráliában is (SCHOFIELD 2007). Európában a Magyarországon is megtalálható fajokon kívül nem él más koboldmoha (HODGETTS & LOCKHART 2020).

A *B. aphylla* Észak-Amerikában, Euráziában, illetve Ausztrália és Óceánia területén is jelen van (**2. ábra**) (CHIKOVANI & SVANIDZE 2004; SMITH 2004; SCHOFIELD 2007; MILNE & KLAZENGA 2012; RUMSEY & BLOCKEEL 2014; HODGETTS & LOCKHART 2020). Európa legtöbb országában fellelhető, de gyakorisága és sérülékenysége országról országra változik: vörös listás besorolása a „nem veszélyeztetettől” a „veszélyeztetettig” terjed, ám néhány országban (Belgium, Írország) „regionálisan kipusztultként” jegyzik. Az alábbi államokban

fordul elő: Albánia, Ausztria, Bosznia-Hercegovina, Bulgária, Csehország, Dánia, Észtország, Fehéroroszország, Finnország, Franciaország, Hollandia, Horvátország, Lengyelország, Lettország, Litvánia, Luxemburg, Észak-Macedónia, Magyarország, Nagy-Britannia, Németország, Norvégia, Olaszország, Oroszország, Románia, Spanyolország, Svájc, Svédország, Szlovákia, Szlovénia és Ukrajna. Montenegrói jelenléte kérdéses (HODGETTS & LOCKHART 2020). Az európai mohák Vörös Listáján „nem veszélyeztetett” (LC) (HODGETTS *et al.* 2019).

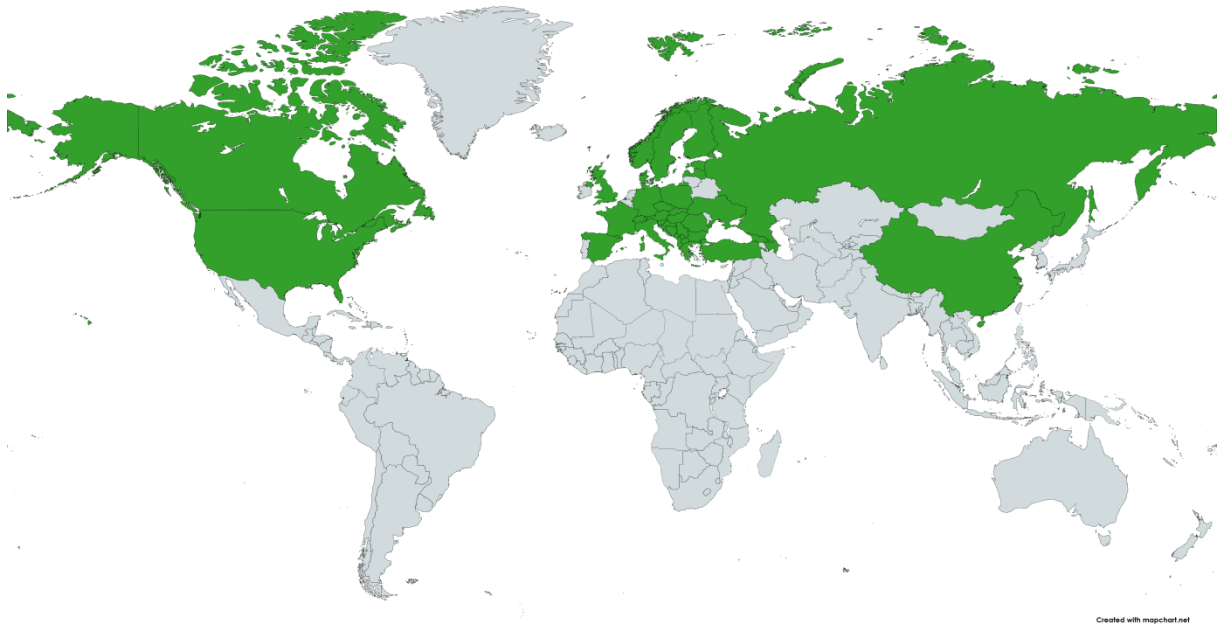


**2. ábra.** A *Buxbaumia aphylla* elterjedése. (Országok szintjén; a montenegrói előfordulás kérdéses.)

A levéltelen koboldmohát Magyarországon először 1949-ben gyűjtötték (Bakony); a következő néhány évtizedben az ország számos területén előkerült (vö. BOROS & VAJDA 1953; BOROS & VAJDA 1958; VAJDA 1966; VAJDA 1969; SIMON 1970; ERZBERGER *et al.* 2018). Hazánkban ritkának tartott növény (BOROS 1953; ORBÁN & VAJDA 1983), ám a dombvidéki és középhegységi részekén országszerte megtalálható. A legutóbbi, magyarországi mohafldrát jellemző kézikönyvek megjelenésekor az alábbi területekről volt ismert: Zempléni-hegység, Mátra, Börzsöny, Pilis, Budai-hegység, Bakony, Soproni-hegység, Kőszegi-hegység, Vendvidék, Hetés és Mecsek (vö. BOROS 1968; ORBÁN & VAJDA 1983). A hazai mohák Vörös Listáján a „sebezhető” (VU) kategóriában szerepel (PAPP *et al.* 2010).

A *B. viridis* Euráziában és Észak-Amerikában fordul elő (**3. ábra**) (CHIKOVANI & SVANIDZE 2004; SMITH 2004; SCHOFIELD 2007; ROTHERO 2014; HODGETTS & LOCKHART 2020). Európában a *B. aphylla*-nál ritkább fajnak tartják. A kontinens különböző országaiban a „nem veszélyeztetettől” a „kipusztulással veszélyeztetettig” terjedő vörös listás kategóriákba

sorolják. Az alábbi országokból van adata: Albánia, Andorra, Ausztria, Bosznia-Hercegovina, Bulgária, Csehország, Dánia, Észtország, Finnország, Franciaország, Görögország, Horvátország, Koszovó, Lengyelország, Lettország, Liechtenstein, Észak-Macedónia, Magyarország, Montenegró, Nagy-Britannia, Németország, Norvégia, Olaszország, Oroszország, Románia, Spanyolország, Svájc, Svédország, Szerbia, Szlovákia, Szlovénia és Ukrajna (HODGETTS & LOCKHART 2020).



**3. ábra.** A *Buxbaumia viridis* elterjedése. (Országok szintjén.)

Nemzetközi egyezmények tekintetében jelentős mohafaj, amely szórványos előfordulása és világszerte csökkenő élettere miatt (FUDALI *et al.* 2015; SPITALE & MAIR 2015) régóta a figyelem középpontjában áll. Megtalálható az EU élőhelyvédelmi irányelvének II. mellékletén (EURÓPAI KÖZÖSSÉGEK TANÁCSA 1992), a Berni Egyezmény I. mellékletén (EURÓPA TANÁCS 1979), továbbá a Berni Egyezmény Állandó Bizottsága a fajok megőrzési és helyreállítási terveinek kidolgozásáról szóló 40. számú ajánlásának mellékletén is feltünteteti (EURÓPA TANÁCS 1993). Az európai mohák előző Vörös Listáján még „sebezhető” (VU) volt (ECCB 1995), ám az elmúlt néhány évben több országban is rohamosan nőtt az ismert *B. viridis* populációk száma, így a legújabb listán már a „nem veszélyeztetett” (LC) kategóriában szerepel (HODGETTS *et al.* 2019). Ennek egyik legvalószínűbb oka, hogy a fenti egyezményeknek köszönhetően a célzott kutatások intenzitása növekedett (vö. TAYLOR 2010; HOLÁ *et al.* 2014; FUDALI *et al.* 2015; SPITALE & MAIR 2015; WOLF 2015; AGNEW & RAO 2016), így a faj valódi elterjedésének, gyakoriságának megismeréséhez is közelebb kerülhettünk.

Első magyarországi gyűjtése 1950-ből származik (Budai-hegység); az 1950–1960-as években Magyarország más területeiről is előkerült (vö. BOROS & VAJDA 1953; BOROS & VAJDA 1955; BOROS & VAJDA 1958; VAJDA 1966; VAJDA 1969; ERZBERGER *et al.* 2018). Hazánkban mindeddig csupán két aktuális *B. viridis* populációról tudtak (Bükk: maximum 14 sporofiton 3 korhadó rönkön; Mátra: maximum 1 sporofiton 1 korhadó rönkön) (PAPP *et al.* 2014b). A faj régről ismert (ám aktuálisan is meglévő) bükki, korhadékon való előfordulását leszámítva a múlt századbeli lelőhelyein vagy nem sikerült megtalálni a korábbi (talajlakó) populációkat a későbbi felmérések során (Bakony, Zempléni-hegység), vagy kétesnek tartották a sporofitonok eredeti határozását (Börzsöny, Budai-hegység). Továbbá az is előfordult, hogy a tokok eredeti határozását helytelennek vélték és *B. aphylla*-ként revideálták őket (Mátra, Mecsek) (PAPP *et al.* 2003). E példányok újabb revíziója azonban rávilágított arra, hogy PAPP *et al.* (2003) nemrégiben megfogalmazott kritikái és újrahatózásokai (egy 1957-es gyűjtésű, budai-hegységbeli sporofiton kivételével) tévesek, míg az eredeti határozások helyesnek/biztosnak bizonyultak (ERZBERGER *et al.* 2018). Így tehát a faj a fent említett hét hegységből rendelkezett adattal a múlt században.

A zöld koboldmoha a magyarországi mohák Vörös Listáján „veszélyeztetett” (EN) (PAPP *et al.* 2010), egyike a három Natura 2000 jelölő mohafajunknak és egyben védett is (természetvédelmi értéke 5000 Ft) (PAPP *et al.* 2014b; MAGYAR KÖZLÖNY 2015). Legjelentősebb veszélyeztető tényezőinek a megfelelő szubsztrát hiányát, a mikroklíma megváltozását (szárazabbá válását), illetve az élőhelyének csökkenését tartják (pl. GOIA & SCHUMACKER 2003; PAPP *et al.* 2014b; FUDALI *et al.* 2015; SPITALE & MAIR 2015). A 2012-es országjelentés szerint a Pannon biogeográfiai régió a *B. viridis* számára kedvezőtlen/rossz a populációméret, a termőhelyi adottságok és a távlati tendenciák szempontjából egyaránt [7].

#### **2.2.4. Élőhelyi igény**

A *B. aphylla* HILL & PRESTON (1998) szerint boreális-montán elem. Társulástani szempontból az európai zonális és intrazonális vegetációtípusok közül a savanyú, sovány talajokon fejlődő fenyérek (*Calluno-Ulicetea* osztály) jellemző fajaként említik. A moha és zuzmó szüntaxonok tekintetében pedig a száraz, savanyú-semleges, iszapos-homokos és kavicsos talajokon előforduló *Ceratodonto purpurei-Polytrichetea piliferi* osztály karakterfajának tartják (MUCINA *et al.* 2016). DIERSSEN (2001) a társulásozományokon belül finomabb hierarchikus szintekhez, akár társulásokhoz is köti a levéltelen koboldmohát, illetve más asszociációosztályokhoz tartozó szüntaxonokat is feltüntet további alternatívákként (**1. táblázat**).



A *B. aphylla* élőhelyi preferenciája tehát viszonylag széles skálán mozog, emiatt több tanulmány nem is az élőhelyre, hanem inkább a preferált tényezőkre (pl. talajtípus, fény mennyiség) fókuszál (vö. SMITH 2004; SCHOFIELD 2007). Hazai források alapján sovány, szilikátos talajon, erdős vagy fenyéres helyeken, néha *Calluna* és *Vaccinium* között található meg (ORBÁN & VAJDA 1983). BOROS (1968) a mészkerülő erdők és fenyérek karakterfajaként említi.

A levéltelen koboldmoha alapvetően az erősen savanyú, gyakran homokos, alacsony tápanyagtartalmú, nitrogénben szegény talajt részesíti előnyben, ám olykor korhadékon is előfordulhat. Fénykedvelő, közepesen melegkedvelő, mérsékelten szárazságtűrő, a közepes mértékű emberi behatást is elviseli (DIERSSEN 2001; SIMMEL *et al.* 2020). ELLENBERG *et al.* (1992) véleménye a hőmérséklet- és vízigény terén ettől eltérő: szerinte hűvös környezetben és üde, közepesen nedves talajon él. Gyakran kedveli a zavart, pionír, csupasz foltokat (pl. korábban égetett helyeket), ahol a nagyobb termetű, erősebb kompetítor fajok még nem telepedtek meg (TAYLOR 1972; HANCOCK 1973).

A *B. viridis* szintén boreális-montán elem (HILL & PRESTON 1998), amely FRAHM & FREY (1992) szerint Németországban az alföldről és a középhegységek többségéből már kipusztult. Szüntaxonómiai szempontból Európában a *Vaccinio-Piceetea* osztály főként oligotróf és kilúgzott talajú, boreális és magashegyi túlevelű erdeiben előforduló fajnak tartják. Moha és zuzmó szüntaxonok tekintetében a szubhigrofil-higrofil fajok alkotta, korhadékon, illetve savanyú talajon fejlődő *Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis* osztály karakterfajaként említik (MUCINA *et al.* 2016). DIERSSEN (2001) e fajt is finomabb hierarchikus szintekhez köti a fenti asszociációosztályokon belül, ám más osztályokba tartozó társulásokat/asszociációcsoportokat nem sorol fel (**2. táblázat**).

A faj leggyakrabban nedves mikroklímájú fenyvesekben és bükkösökben él (pl. PLÁSEK 2004; GOIA & SCHUMACKER 2003; SMITH 2004; SCHOFIELD 2007; AMPHLETT 2010; HOLÁ *et al.* 2014), DIERSSEN (2001) szerint az emberi behatásoktól mentes területeken. Ezekhez hasonló módon az aktuális hazai irodalomban is a háborítatlan bükkösöket, szurdokerdőket, mély patak völgyeket jelölik meg élőhelyeként (PAPP *et al.* 2014b). BOROS (1968) viszont magyarországi mohaföldrajzi opusában a mészkerülő bükkösök és tölgyesek karakterfajaként tünteti fel.

Ökológiai igényeit tekintve közepesen higrofitá, közepesen árnyéktűrő, közepesen melegkedvelő, mérsékelten savanyú-neutrális környezetben előforduló faj (DIERSSEN 2001). A nitrogénben szegény környezetet preferálja (SIMMEL *et al.* 2020). Érdekes, hogy ELLENBERG *et al.* (1992) a *B. aphylla*-nál melegigényesebb, szárazságot kevésbé toleráló és

kevésbé savanyú környezetet kedvelő taxonnak tartja, ám ORBÁN (1984) e paraméterek tekintetében a levéltelen koboldmohához teljesen hasonlóként jellemzi. Aljzat tekintetében a nemzetközi és a hazai irodalom szerint is főként a kellően előrehaladott korhadtsági állapotú, nedves faanyagú korhadékokat részesíti előnyben, és csak nagyon ritkán fordul elő humuszos, savanyú talajon (pl. BOROS 1968; ORBÁN & VAJDA 1983; DIERSSEN 2001; SMITH 2004; SCHOFIELD 2007; HOLÁ *et al.* 2014; PAPP *et al.* 2014b). A legtipikusabbnak tartott közönséges lucfenyőn (*Picea abies*) (GOIA & GAFTA 2018) kívül a következő fafajokat írták le szubsztrátjaként: *Pinus sylvestris*, *Betula* spp., *Alnus glutinosa*, *Salix* spp., *Thuja plicata*, *Picea sitchensis*, *Prunus padus*, *Sorbus aucuparia*, *Acer* sp. (TAYLOR 2010), illetve *Quercus* sp., *Juniperus* sp. (TAYLOR 2012) és *Fagus sylvatica* (PAPP & ÓDOR 2006). Skóciában elhagyott hangyabolyon való előfordulását is említették már (TAYLOR 2010).

A levéltelen koboldmohához hasonlóan kedveli a kompetíciómentes felszíneket, ugyanis kis mérete és alacsony versenyképessége miatt a nagyobb termetű taxonok valószínűleg akadályozzák a megtelepedését, illetve idővel kiszorítják a számára amúgy megfelelő viszonyokat nyújtó foltokról (WIKLUND 2002; HOLÁ *et al.* 2014).

**1. táblázat.** A *Buxbaumia aphylla* által preferált közösségek a nemzetközi szüntaxonomiában. A vékony vonalak az adott osztály alacsonyabb kategóriáit különítik el; az osztály (tájékoztatósi célból) minden esetben feltüntetésre került, még ha a szerző nem is említette. A magyar megnevezések a MUCINA *et al.* (2016) által használt nevek fordításából származnak. DIERSSEN (2001) megjegyzései: \*<sup>1</sup>: alkalmanként; \*<sup>2</sup>: nyílt. \*\*: MUCINA *et al.* (2016) nevezéktana, amennyiben az adott szüntaxon neve nem egyezett meg a DIERSSEN (2001) által használt névvel.

Moha és zuzmó szüntaxonok		MUCINA <i>et al.</i> 2016	DIERSSEN 2001	Zonális és intrazonális vegetációtípusok	MUCINA <i>et al.</i> 2016	DIERSSEN 2001	
<i>Ceratodonto purpurei-Polytrichetea piliferi</i> Mohan 1978	mohákban és zuzmókban gazdag vegetáció száraz, savanyú-semleges, iszapos-homokos és kavicsos talajokon	*		<i>Calluno-Ulicetea</i> Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944	savanyú, sovány talajokon fejlődő fenyérek Európa mérsékelt és boreális zónáiban, a síkvidékektől a hegyvidékekig	*	*
<i>Ceratodonto-Polytrichion piliferi</i> (Waldh. 1947) Hübschm. 1967 (** <i>Polytrichion piliferi</i> Šmarda 1947)	mohavegetáció száraz, savanyú homokos dűnéken a nemorális (mérsékelt övi lomberdei) és boreális zónákban		*	<i>Vaccinio-Piceetea</i> Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939	holarktikus túlevelű erdők és boreo-szubarktikus nyíresek oligotróf és kilúgzott talajokon, Eurázsia boreális zónájában és a nemorális zóna magashegységeiben		
<i>Buxbaumietum aphyllae</i> (Stefureac 1936) Holdheide 1937	–		*	<i>Dicrano-Pinion</i> (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962	európai mérsékelt övi és szubboreális fenyvesek tápanyagszegény savanyú homokos talajokon		*
<i>Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis</i> Ježek et Vondráček 1962 <i>nom. conserv. propos.</i>	szubhigrofil és higrofil, korhadékon, illetve és savanyú talajon fejlődő moha- és zuzmóközösségek			<i>Quercion robori-petraeae</i> (Malc. 1929) Br.-Bl. 1932 (** <i>Quercetea robori-petraeae</i> Br.-Bl. et Tx. ex Oberd. 1957)	európai mészkerülő tölgyesek és tölgy-nyír erdők tápanyagszegény talajokon		* <sup>2</sup>
<i>Dicranellion heteromallae</i> Phil. 1963	szubhigrofil mohaközösségek (esetenként zuzmókkal) savanyú agyagos és kavicsos talajokon		* <sup>1</sup>				

**2. táblázat.** A *Buxbaumia viridis* által preferált közösségek a nemzetközi szüntaxonómiában. A vékony vonalak az adott osztály alacsonyabb kategóriáit különítik el. A magyar megnevezések a MUCINA *et al.* (2016) által használt nevek fordításából származnak.

Moha és zuzmó szüntaxonok		MUCINA <i>et al.</i> 2016	DIERSSEN 2001	Zonális és intrazonális vegetációtípusok	MUCINA <i>et al.</i> 2016	DIERSSEN 2001
<i>Cladonio digitatae- Lepidozietea reptantis</i> Ježek et Vondráček 1962 <i>nom. conserv. propos.</i>	szubhigrofil és higrofil, korhadékon, illetve és savanyú talajokon fejlődő moha- és zuzmóközösségek	*		<i>Vaccinio-Piceetea</i> Br.-Bl. in Br.- Bl. et al. 1939	holarktikus túlevelű erdők és boreo- szubarktikus nyíresek oligotróf és kilúgzott talajokon, Eurázsia boreális zónájában és a nemorális zóna magashegységeiben	*
<i>Nowellion curvifoliae</i> Philippi 1965	higrofil mohaközösségek a korhadás korai szakaszában lévő rönkökön és humusz borította sziklákon		*	<i>Piceion excelsae</i> Pawl. ap. Pawl. et al. 1928	európai boreo- montán lucosok és szubalpin nyílt fenyvesek tápanyagszegény, podzolos talajon	*
<i>Riccardio-Scapanietum umbrosae</i> Philippi 1965	–		*			

### 2.2.5. Fejlődésmenet és túlélés

A *Buxbaumia*-fajok fenológiájának ismerete elengedhetetlen, hiszen a terepen való detektálhatóságukat erősen befolyásolja a sporofitonok aktuális fejlettségi állapota. Ennek ellenére a szakirodalomban a koboldmoháknak leginkább az elterjedését, populációnagyságát, ökológiai preferenciáját vizsgálják, míg a fejlődési viszonyait gyakran figyelmen kívül hagyják, vagy csak érintőlegesen említik. Nem ritkák az egymásnak ellentmondó információk sem, amelyek valószínűleg nem magyarázhatóak kizárólag az eltérő földrajzi és élőhelyi tényezőkkel, hanem legalább részben az alulkutatottságra vezethetők vissza.

Habár a koboldmohákat korábban egyéves (pl. BOROS 1953; ORBÁN & VAJDA 1983; ELLENBERG *et al.* 1992; FRAHM 2001), életstratégiájukat tekintve pedig fugitív fajoknak tartották (DIERSSEN 2001), célzott, alapos kutatásoknak köszönhetően sokkal valószínűbbnek tűnik, hogy a sporofitonok állandó, többéves protonémából fejlődnek ki (HANCOCK & BRASSARD 1974; SMITH 2004; GRADSTEIN & WILSON 2008; WOLF 2015). ORBÁN (1984) az évelő állandó stratégiatípusú fajok közé sorolja őket.

A *B. aphylla* a hazai irodalom szerint sporofitonját április-május környékén érleli (ORBÁN & VAJDA 1983), ám egy korábbi forrás alapján (BOROS 1968) tavasztól ősziig találhatók meg kapszulái. SMITH (2004) állásfoglalása a Brit-szigetek tekintetében nem egyértelmű, ugyanis csupán annyit említ, hogy „kapszulák tavasztól ősziig”, de nem részletezi, hogy ez az időszak az érést, az új tokok kifejlődését, vagy a teljes észlelhetőségi időt jelöli. Részletes és alapos, észak-amerikai fenológiai vizsgálatok szerint viszont ősztől nyár elejéig figyelhető meg a sporofitonok, amelyek már jól fejlett állapotban telelnek át. E kutatásban a sporofitonoknak 12 fejlődési stádiumát különítették el morfológiai bélyegek alapján (különös tekintettel a sporofiton színére, formájára, szimmetriaviszonyaira, részeire, úgymint tok, nyél, süveg, tokfedő, urna) (HANCOCK 1973; HANCOCK & BRASSARD 1974).

A levéltelen koboldmoha kapszuláinak jelentős része még fiatalon elpusztul, aminek oka lehet a kedvezőtlen időjárás (pl. fagyok), mechanikai behatások (pl. eső, állatok általi letörés) (HANCOCK & BRASSARD 1974), illetve a predáció is (MÜLLER 2012).

BOROS (1968) szerint a *B. viridis* tavasztól ősziig fejleszti sporofitonját, ORBÁN & VAJDA (1983) a spóraérést május-júniusra teszi, míg PAPP *et al.* (2014b) véleménye alapján a tokok főként nyáron és ősszel vannak jelen. SMITH (2004) esetében a levéltelen koboldmohánál tárgyaltakhoz hasonló probléma áll fenn: nem eldönthető, hogy az általa megadott „tokok nyáron” a fejlődés/érés mely szakaszát takarja. A nemzetközi irodalom amúgy többnyire egyetért abban, hogy a sporofitonok őszi vagy télen nőnek ki, és nyár környékén szórják

szét spóráikat (WIKLUND 2002; ROTHERO 2008b; AMPHLETT 2010; HAJEK 2010; SCHNYDER & RIS 2011; WOLF 2015; CALLAGHAN & TAYLOR 2017; KROPIK *et al.* 2020), bár kivételek mégis akadnak (pl. PLÁŠEK (2004) véleménye szerint a legtöbb tok május és október közt észlelhető). A *B. aphylla* új-fundlandi fenológiai vizsgálatához (vö. HANCOCK & BRASSARD 1974) hasonlóan alapos és részletes felmérés a *B. viridis* esetében még nem készült. A tokok fejlődési stádiumainak jellegzetességeit sokáig egyáltalán nem közölték, nemrég azonban publikáltak egy ezzel kapcsolatos tanulmányt (vö. CALLAGHAN & TAYLOR 2017). A cikkhez felhasznált (amúgy igen kevés) adatot viszont különböző állományok felmérése során, extenzív módon gyűjtötték, ráadásul a felsorolt 8 egymás utáni stádiumot sem jellemezték kellő alaposággal.

Bár a tokok fiatalkori magas mortalitását okozó tényezők közül főként a predációt hangsúlyozzák (ROTHERO 2008a; CALLAGHAN & TAYLOR 2017; INFANTE & HERAS 2018; KROPIK *et al.* 2020), számos más faktor is befolyásolja a sporofitonok mennyiségét. WIKLUND (2002) Svédországban kimutatta, hogy egy átlagosnál szárazabb nyár akár több mint 70%-kal visszavetheti az általánosan tapasztalt sporofitonszámot, hiszen a szárazság nemcsak a megtermékenyítést akadályozza, hanem az ivarszervek fejlesztését és a protonéma túlélését is nehezíti. A nedvességi viszonyok a spórák csírázási sikerére is hatással vannak, ám ebben egyéb paraméterek (pl. pH, foszforkoncentráció) is közrejátszanak (WIKLUND 2003).

### 3. Célkitűzések

A fent leírtak alapján látható, hogy a koboldmohákat (különösen a zöld koboldmohát) hazai és nemzetközi téren egyaránt nagy érdeklődés övezi, mégis meglehetősen sok ellentmondásra lelhetünk a releváns irodalomban; ráadásul a *Buxbaumia*-fajok számos fontos jellemzőjét sok szerző csak felületesen tárgyalja. Mivel az aktuális magyar szakirodalmat olvasva sokszor a korábbi hazai és/vagy a nemzetközi forrásokban említettektől eltérő megállapításokba ütköztünk, indokoltnak tűnt egy hazai vizsgálatokon alapuló, átfogó, alapos kutatás elvégzése.

Vizsgálataink célja a *Buxbaumia*-fajok magyarországi előfordulási és fejlődési viszonyainak extenzív és intenzív megfigyeléseken alapuló feltárása, amely a koboldmohák jövőbeli terepi felmérését, állomány nagyságának becslését és veszélyeztetettségének megállapítását, ezek által pedig a védelmét hatékonyabbá teheti – nemcsak hazánkban, hanem akár más országokban is. Dolgozatomban, ennek megfelelően, a következő kérdések megválaszolására koncentrálok:

1. Magyarország mely területein fordulnak elő koboldmohák?
2. Mekkora a koboldmohafajok hazai állomány nagysága?
3. Milyen élőhelyeket és mikro-élőhelyeket preferálnak?
4. Mennyire kerülnek a települések, építmények közelségébe és az erdészetek által kezelt erdőállományokba?
5. Mikor és milyen fenológiai stádiumok különíthetők el a *Buxbaumia*-sporofitonok fejlődése során, illetve milyen morfológiai bélyegek alapján különböztethető meg a két faj a különböző stádiumokban?
6. Az év mely szakában a legcélravezetőbb a koboldmoha-felmérések kivitelezése?
7. Milyen károsodások figyelhetők meg a sporofitonokon?
8. Milyen arányban érik meg a sporofitonok a spóraszórást, avagy mekkora a mortalitási rátájuk?

## 4. Anyag és módszer

### 4.1. Elterjedés és állomány nagyság

A *Buxbaumia*-fajok elterjedésének megállapítása céljából 2014-től 2020-ig szisztematikus terepi felméréseket végeztünk Magyarországon, elsősorban ősz közepétől kora nyárig (vö. DEME *et al.* 2020).

Hazai és külföldi irodalmi ismeretekre (BOROS 1968; ORBÁN & VAJDA 1983; TAYLOR 2010; HARASZTHY 2014; HOLÁ *et al.* 2014; PAPP *et al.* 2014b; JASÍK & POTOCKY 2016), illetve saját tapasztalatainkra alapozva elsősorban mészkérülő élőhelyeket (főként bükkösöket és tölgyeseket), szubmontán, montán bükkösöket, szurdokerdőket és túlevelű erdőket (főleg luc és erdei fenyő ültetvényeket) is magukban rejtő tájegységeket kerestünk fel (vö. BÖLÖNI *et al.* 2011). Kistáji léptékben a helyi ismeretekre építettünk, így az elérhető domborzati-, vegetáció- (pl. BARÁZ 2002; FEKETE & VARGA 2006; BARÁZ & KIS 2007; BARÁZ *et al.* 2010) és turistatérképeket (Zempléni-hegység, Bükk, Heves-Borsodi-dombság, Karancs, Medves, Mátra, Börzsöny, Visegrádi-hegység, Budai-hegység, Balaton-felvidék, Kőszegi-hegység, Soproni-hegység, Őrség, Ormánság, Barcs, Zselic, Mecsek, Geresdi-dombság), továbbá témavezetőm, helyi kutatók és nemzeti parki kollégák (Beránék Ábel, Peter Erzberger, Lantos István, Magos Gábor, Nagy József, Schmotzer András, Tóth István Zsolt) terepi tapasztalatait, adatbázisait, illetve a GoogleEarth-ön [8] elérhető űrfelvételeket összevetve jelöltük ki és jártuk be a fenti élőhelyeknek megfelelő helyszíneket. Elsősorban az erdők talaján lévő, avarréteg által nem fedett mohás-zuzmós foltokat vizsgáltuk át, valamint (amennyiben jelen voltak) a korhadékdarabokat is. Néhány esetben általános, koboldmoha-kutatástól független mohászati felmérések során, illetve kirándulások alkalmával is találtunk „véletlenül” ígéretesnek tűnő mikroélőhely-foltokat (pl. savanyú homokon fejlődő, síkvidéki, ültetett erdei fenyvesekben; turistautak melletti rézsűkben).

Az elterjedési térképeket a közép-európai flóratérképezés kvadrátrendszerének (BARTHA *et al.* 2015) használatával készítettük el. Az „archív” kategóriába az 1983 előtti előfordulásokat soroltuk, ekkor jelent meg ugyanis a legutóbbi, magyarországi mohaflórát jellemző kézikönyv (ORBÁN & VAJDA 1983). A Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárában (BP) elhelyezett példányok faji hovatartozásának tekintetében ERZBERGER *et al.* (2018) munkájához igazodtunk. Az „aktuális” kategóriába az 1983 után gyűjtött adatok kerültek. Az utóbbiakat bemutató elterjedési térképek készítésekor az általunk (Csiky János és Deme Judit által) talált állományokon kívül a más kutatóktól származó előfordulási adatokat is figyelembe vettük (**1. melléklet**), ám ezek az adatok más elemzésekben (pl. tengerszint



feletti magasság, állományszám, sporofitonszám, élőhely...) nem szerepelnek. A csupán gemmákat tartalmazó kvadrátok esetében felmerül némi kétely a faji identitással kapcsolatban, bár a szubsztrát (korhadék) alapján valószínűbbnek tűnik, hogy e gemmák a zöld koboldmohához tartoznak. Mindenesetre a bizonytalanság miatt ezeket az előfordulási adatokat csak kvadrátok szintjén említettük, míg a dolgozatban szereplő összes többi elemzésből kihagytuk őket. A kvadrátszámok megadásánál nem vettük figyelembe a térképeken kérdőjellel jelölt, bizonytalan lokalitásokat, melyeknél a kvadrát nem azonosítható be pontosan a leírt lelőhely alapján (Őrség: 9063.4, 9164.1 (aktuális); Hetés: 9264.1 (archív)).

A koboldmohák kistájankénti eloszlásának elemzését nem tartottuk célravezetőnek, mivel a kistájhatárok [9] olykor eltérnek a valós földrajzi egységek határvonalaitól (pl. néhány Mecsek déli lejtőin fejlődő állomány a Dél-Baranyai-dombság területére esett volna). Így földrajzi értelemben csupán nagytájakat, földrajzi térségeket és lokalitásokat (erdőrészleteket) különítettünk el (vö. [10]). Ez utóbbi döntésünket az indokolja, hogy hazánkban az erdőtervezési egység a Nemzeti Földügyi Központ Erdészeti Főosztálya által meghatározott erdőrészlet, melyen belül a környezeti viszonyok többé-kevésbé hasonlóak és egy adott erdészeti módszert alkalmaznak (TOBISCH & KOTTEK 2013), amely az antropogén hatások közül leginkább befolyásolhatja a koboldmoha-populációk sorsát. A lokalitások növényföldrajzi régiók szerinti eloszlását nem elemeztük, mivel több lokalitás (pl. a Heves-Borsodi-dombságban) a flórajárások határterületeire esett, így kellően precíz, digitális térkép hiányában, az eredeti, durva felbontású, rajzolt térképre (vö. SOÓ 1964) támaszkodva csupán a flóraidékeket tudtuk volna többé-kevésbé pontosan beazonosítani.

A mohák egyedszámának meghatározása komplikált, koboldmohák esetében pedig szinte lehetetlen a hagyományos módon, hiszen a (legalább részben) földalatti protonéma kiterjedése ismeretlen. Így gametofiton-szinten egyedszámot nem közlünk, csupán a detektált sporofitonok számát és az állományszámot tudjuk megadni. Talajlakó populációk esetében a sporofitonok körül elhelyezkedő, 1 m x 1 m kiterjedésű parcellákat, míg korhadéklakó populációk esetében az egyes korhadéklarabokat tekintettük egy-egy állománynak (vö. IUCN STANDARDS AND PETITIONS COMMITTEE 2019). Amennyiben egy adott állományban több különböző időpontban készítettünk felméréseket, alapvetően a korábban gyűjtött adatokat használtuk a későbbi elemzésekhez és számításokhoz. Mivel az állományok egy lokalitáson belül általában nagyobb számban voltak jelen, illetve pontos helyzetük gyakran évről évre változik, a lokalitások központi koordinátáját (a lokalitáson belüli állományok koordinátáinak átlagát) és a detektált állományok ettől való átlagos távolságát adtuk meg. A központi koordinátához tartozó tengerszint feletti magasságot GoogleEarth [8] segítségével

azonosítottuk; a két faj magassági értékeit (az adatok normál eloszlásának hiánya miatt) Mann-Whitney-tesztel hasonlítottuk össze PAST programban (HAMMER *et al.* 2001).

A disszertációban bemutatott fotók a dolgozat szerzőjének saját felvételei.

#### 4.2. Élőhelyi körülmények

A koboldmohák élőhelyeül szolgáló vegetációtípusokat lokálitásonként adtuk meg; az élőhelyeket hazai (ÁNÉR: BÖLÖNI *et al.* 2011) és nemzetközi (Natura 2000: HARASZTHY 2014) kategóriákba egyaránt besoroltuk. Bár egy erdőrészletben többnyire egy élőhelytípus volt jellemző, ritkán mégis előfordult, hogy néhány *Buxbaumia*-állomány (az adott lokálitáson belül) más vegetációtípusban helyezkedett el. Ezekben az esetekben azt az élőhelyet tüntettük fel összegző táblázatunkban, melyben a lokálitáson belül az adott faj sporofitonjainak többsége megtalálható volt.

Az újonnan felfedezett állományok nagy részében cönológiai felvételt is készítettünk (vö. LÁJER *et al.* 2008). A koboldmohák körül, környezeti viszonyoktól függően többnyire 1 m<sup>2</sup>-es kiterjedésben jegyeztük fel az edényes növény-, moha- és zuzmófajok jelenlétét. E kvadráton belül rögzítettük az égtáji kitettséget, valamint becsültük a mohaszint, a csupasz felszínek és az organikus törmelékkel borított felületek (pl. avar, elhalt növényi maradványok) százalékos arányát és a talajfelszín átlagos meredekségét. A sporofitonok néhány cm<sup>2</sup> kiterjedésű, közvetlen környezetében megfigyelt lejtőszöveget csak néhány esetben jegyeztük fel, így erről statisztikai elemzést nem készítettünk. Mindezekon kívül rögzítettük a GPS koordinátákat (WGS84), a tengerszint feletti magasságot, és meghatároztuk a szubsztrát típusát is. Ez utóbbi vagy talaj, vagy korhadó szerves anyag (pl. tözegesedő mohapárna, korhadó páfrányrizóma, korhadó fa) volt. Amennyiben nem volt egyértelműen eldönthető, hogy a sporofitonok talajon, vagy végső stádiumban lévő korhadékon nőnek, alaposan átvizsgáltuk a szubsztrátot esetleges korhadékdarabkák után kutatva, illetve egy vékony pálca leszúrásával ellenőriztük a szubsztrát konzisztenciáját. A korhadék mennyiségét nem becsültük, mivel a legtöbb élőhelyen nem, vagy csak igen kis mennyiségben volt jelen (különösen az erősen korhadt, nagyobb rönkök).

Szem előtt tartva a fajok viszonylagos ritkaságát, illetve a zöld koboldmoha esetében a törvény általi védettséget és a Natura 2000 jelölő státuszt (PAPP *et al.* 2014b; MAGYAR KÖZLÖNY 2015), a tokok begyűjtése helyett a terepen való azonosítást és a fotódokumentációt részesítettük előnyben. A határozás céljából begyűjtött kriptogám fajok a Pécsi Tudományegyetem Herbáriumában (JPU), a berlini Botanikai Múzeum és Botanikus Kert herbáriumában (B) és a budapesti Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárában

(BP) kerültek elhelyezésre. A mohák határozásához ORBÁN & VAJDA (1983) és SMITH (2004) határozókulcsait, míg az edényes növényekéhez KIRÁLY (2009) fűvészkönyvét használtuk. A zuzmókat VERSEGHY (1994) munkája alapján Kovács Dániel és Lőkös László azonosította. Néhány nehezen határozható taxon esetében előfordult, hogy nem mindig sikerült a faji szinten történő azonosítás, ezért az elemzésekben egyszerűsítésekhez folyamodtunk: a nagyon kevés felvételben megtalálható, néha fajnévvel ellátott, ám máskor csak nemzetségszinten említett taxonok adatait az adott nemzetségekbe vontuk össze (**2. melléklet, 3. melléklet**).

A mohafajok hazai veszélyeztetettségi státuszának megadásánál PAPP *et al.* (2010) Vörös Listájához, illetve annak ERZBERGER *et al.* (2015) általi módosításaihoz igazodtunk. A kísérő fajok ökológiai toleranciáját ORBÁN (1984), ELLENBERG *et al.* (1992), HORVÁTH *et al.* (1995), DIERSSEN (2001) és ELLENBERG & LEUSCHNER (2010) rendszere alapján állapítottuk meg. Nevezéktani szempontból a zuzmók esetében az Index Fungorum weboldalhoz [11], az edényes növények tekintetében KIRÁLY (2009), míg a mohák terén HODGETTS *et al.* (2020) munkájához igazodtunk. Ez utóbbi alól kivételt képeznek és PAPP *et al.* (2010) szerint értendők a következő taxonok: *Cephalozia* sp., *Jungermannia* sp., *Lophozia* sp., *Eurhynchium* sp. A faji azonosítás hiányában ugyanis a példányoknak csak a nemzetségnevet jegyeztük fel (a kutatásaink alatt aktuális, hazai listának megfelelően (vö. PAPP *et al.* 2010)), ám e genusokba tartozó fajokat HODGETTS *et al.* (2020) már több különböző nemzetségbe sorolta.

A két faj állományainak fajkészlet alapján történő összevetése főkomponens analízissel (PCA) történt. Mivel a választott mintavételi négyzet kiterjedése (1 m<sup>2</sup>) csak a moha-, és zuzmóközösségek minimál areájának a léptékét üti meg (vö. BERG *et al.* 2016), a mohaszint fajait és az edényes növényeket egymástól szeparáltan elemeztük. A mohaszintbeli fajok összehasonlításakor az elemzést a *B. aphylla* és a *B. viridis* jelenlét-adatainak kihagyásával végeztük el, hiszen ezek alapján történt az elemzésben a felvétel-csoportok (csak *B. aphylla*, csak *B. viridis*, mindkét faj egyszerre) előzetes elkülönítése, így bevonásukkal részben általunk generált eredményt kaptunk volna. Annak következtében, hogy a vizsgált fás társulások jellemző edényes fajkészlete csak az említett kvadrátméretnél jóval nagyobb térléptékben mutatható ki (vö. LÁJER *et al.* 2008), a lágyszárú-, cserje- és lombkoronaszint gyakran igen kevés fajt tartalmazott/hiányzott (pl. cserjeszint csak kivételes esetekben volt megfigyelhető; nyíltabb erdőkben néha a lombkoronaszint fajai sem voltak jelen). Emiatt az edényes fajoknak csupán a felvételekben való jelenlétére/hiányára koncentráltunk, és szintenkénti bontás nélkül analizáltuk őket.

A két koboldmohafaj állományaiban tapasztalt meredekséget (az adatok Anderson-Darling-teszt szerinti normál eloszlása és F-teszt szerinti homogén varianciái miatt) kétmintás

t-tesztel; a mohaszint, a csupasz és az szerves törmelékekkel borított felszínek arányát (az adatok normál eloszlásának hiánya következtében) Mann-Whitney-tesztel; a kitettséget khi-négyzet próbával hasonlítottuk össze (szignifikancia:  $p \geq 0,05$ ). Az elemzésekhez PAST programot használtunk (HAMMER *et al.* 2001).

### 4.3. Élőhelyek antropogén zavarása

A *Buxbaumia*-populációk potenciális emberi zavarásának vizsgálatához a lokalitások központi koordinátája és a legközelebbi település, épület (pl. lakóház, erdei turistaház, vadászház, kilátó, ipartelep) és Google Maps által jelölt út közti távolságot mértük le Google Maps [12] és GoogleEarth [8] használatával. A két fajnál kapott értékeket az adatok normál eloszlásának hiánya miatt Mann-Whitney-tesztel hasonlítottuk össze (szignifikancia:  $p \geq 0,05$ ).

A mintavételi helyeket rejtő erdőrészek koráról, utolsó használatának évéről és a használat típusáról a Nemzeti Földügyi Központ Erdészeti Főosztályától és a Mecsekerdő Zrt.-től kaptunk információkat. Több erdőrészlet esetében előfordult, hogy az illetékes szervek nem tudtak adatot szolgáltatni a kért paramétereikről, ugyanis néhány adat hiányzott az adatbázisukból, illetve a koboldmohás területek nem mindig tartoztak szűkebb értelemben az erdők közé, így néha nem is rendelkeztek erdőkóddal. Az adathiányos eseteket (N/D) a táblázatokban és ábrákon feltüntettük, ám az elemzésekből, összehasonlításokból kihagytuk – tehát az eredményeknél megadott arányok csak az adattal rendelkező erdőrészekre vonatkoznak. A fenti intézményekkel való megállapodás értelmében az erdőrészekhez tartozó nyers adatokat nem közöljük. Idős erdők közé a 120 évnél öregebb erdőket soroltuk (vö. [13]).

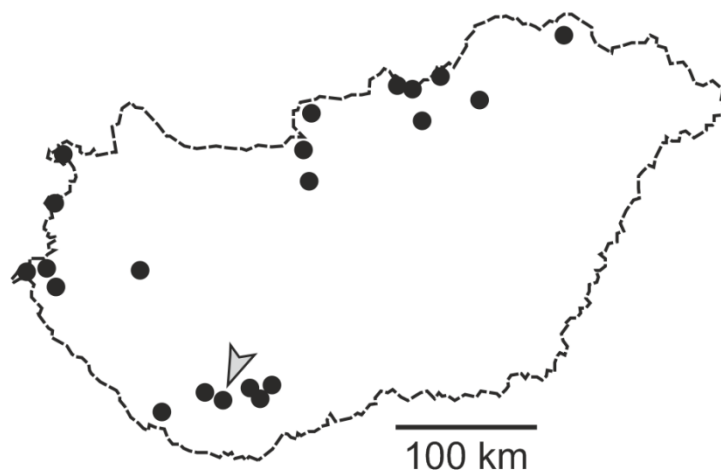
Anderson-Darling-teszt alapján a két koboldmohafaj erdőrészleteinek életkora normál eloszlást mutatott és egy F-teszt szerint varianciáik is homogénnek bizonyultak, így az értékeket kétmintás t-tesztel hasonlítottuk össze (szignifikancia:  $p \geq 0,05$ ). Az erdőrészleteket 20 évenkénti korcsoportokba osztottuk; a két faj közti, lokalitás-, állomány-, és sporofitonszámokon alapuló, koreloszlásbeli potenciális különbségeket khi-négyzet próbával teszteltük (szignifikancia:  $p \geq 0,05$ ). Az erdőrészek utolsó zavarásának idejét 5 éves periódusokba soroltuk. A két faj lokalitásait az utolsó használati időszak és típus alapján szintén khi-négyzet próbával hasonlítottuk össze (szignifikancia:  $p \geq 0,05$ ). Az erdők korának és utolsó használati típusának függetlenségét is ez utóbbi próbával teszteltük (szignifikancia:  $p \geq 0,05$ ).

A statisztikai elemzésekhez PAST programot használtunk (HAMMER *et al.* 2001).

#### 4.4. Fenológia, sporofitonokat károsító tényezők és mortalitás

Felméréseinkben csupán a sporofitonok fejlődését vizsgáltuk (vö. DEME & CSIKY 2021), mivel a koboldmohák gametofitonja olyannyira redukált, hogy terepi viszonyok között kifejezetten nehéz észlelni.

A magyarországi *Buxbaumia*-térképezésünk 2014-től 2020-ig tartott (ld. 4.1. fejezet), amely során a felkutatott populációk többségéről fotódokumentáció is készült (vö. DEME *et al.* 2020). A koboldmohafajok fejlődési stádiumait az ország számos pontjáról származó (4. ábra) fényképek (extenzív adatok) utólagos elemzése és terepi megfigyeléseink alapján különítettük el. A fenológiai stádiumok meghatározásához HANCOCK & BRASSARD (1974) *B. aphylla*-val foglalkozó munkájából indultunk ki. Az általuk kidolgozott fekete-fehér sémát azonban a terepi tapasztalatainknak megfelelően módosítanunk kellett, különösen a *B. viridis* esetében. A fejlődési stádiumok jellemzőinek színes sematikus ábrákon való megjelenítéséhez CorelDRAW programot [14] használtunk. A következő paramétereket vettük figyelembe: nyél (hossz, szín), tok (méret, szimmetria, szín, fényesség, differenciáltság) és süveg (jelenlét/hiány, szín). Az egyes stádiumok időbeli eloszlása (havi bontásban) a fényképek dátuma alapján került megállapításra.



4. ábra. A *Buxbaumia*-fajok fenológiai vizsgálatainak helyszínei. A szürke nyíl az intenzív, a fekete pöttyök az extenzív felméréseket jelölik.

Tapasztalataink pontosítása és a sporofitonok adott populációkon belüli fejlődésének nyomon követése céljából intenzív fenológiai terepi felméréseket is végeztünk. Ennek során alapvetően a zöld koboldmohára fókuszáltunk, mivel előzetes tapasztalataink a vele kapcsolatos, korábban publikált releváns tézisekkel (vö. BOROS 1968; PAPP *et al.* 2014b) több szempontból sem voltak összeegyeztethetőek. A 2017 ősztől 2018 nyaráig tartó időszakban a Nyugat-Mecsek egy helyszínén monitoroztunk *B. aphylla* és három helyszínén *B. viridis*

állományokat, melyeket – a tokok fejlődési sebességétől és az aktuális környezeti viszonyoktól (pl. hóborítás) függően – néhány hetente vagy havonta kerestünk fel. A dátumon, sporofitonok számán és fejlődési stádiumán kívül a vegetatív szaporítóképletek (gemmák) jelenlétét és a tokok esetleges károsodását is feljegyeztük. Az egyes kapszulák sorsát nem kísértük figyelemmel, így a terepi kiszállások során csupán az állományokban épp látható sporofitonokat vizsgáltuk és számláltuk meg. Szem előtt tartva a fajok sérülékenységet és az általunk történő potenciális károkozásokat, a felmérések a 2019–2020-as időszakban csak egy-egy lokalitáson kerültek megismérlésre (**3. táblázat**). Mivel mindkét faj esetében a 2019–2020-as intenzív felmérés volt az alaposabb és pontosabb, utólagosan ezeket hasonlítottuk össze részletesebben a fotókból származó, extenzív adatokon alapuló időbeli eloszlásokkal. Az előző fejlődési periódusokból származó öreg, elhalt sporofitonmaradványokat ebben az összehasonlításban nem vettük figyelembe.

**3. táblázat.** A *Buxbaumia aphylla* és *B. viridis* intenzív fenológiai vizsgálatának helyszínei.

Helyszín	Koordináta (WGS84)	Tengerszint feletti magasság (m)	Élőhely	Vizsgálati időszak	Vizsgált faj	Maximális sporofitonszám
Abaliget, vasútállomás	46.15059° N, 18.07778° E	201	telepített lucos	2017–2018	<i>Buxbaumia viridis</i>	97
Bakonya, Farkas-tető	46.10505° N, 18.08485° E	373	mészkerülő bükkös			361
Pécs, Éger-völgy	46.09256° N, 18.17433° E	295	mészkerülő bükkös és zárt mészkerülő tölgyes átmenete			14
Pécs, Éger-völgy	46.09256° N, 18.17433° E	295	mészkerülő bükkös és zárt mészkerülő tölgyes átmenete	2019–2020	<i>Buxbaumia aphylla</i>	23
Pécs, Éger-völgy	46.09256° N, 18.17433° E	295	mészkerülő bükkös és zárt mészkerülő tölgyes átmenete		<i>Buxbaumia viridis</i>	49
Pécs, Süle-völgy	46.08101° N, 18.16376° E	293	nyílt mészkerülő tölgyes		<i>Buxbaumia aphylla</i>	20

Az intenzív felmérés során legalább 521 zöld, és 43 levéltelen koboldmoha sporofitont vizsgáltunk (ezt a számot a helyszíneken megfigyelt legnagyobb sporofitonszámok összege adja) (**3. táblázat**). Pontos adatot az „egyedek” sorsának nyomon követése híján nem tudunk megadni, ugyanis mindkét faj esetében előfordult, hogy néhány tok nem sokkal a megtalálása után „eltűnt” (pl. fiatalon elhalt és gyorsan lebomlott), vagy ideiglenesen takarva volt (pl. lehullott avar vagy hó által), amikor az adott időpontban a maximális számot tapasztaltuk.

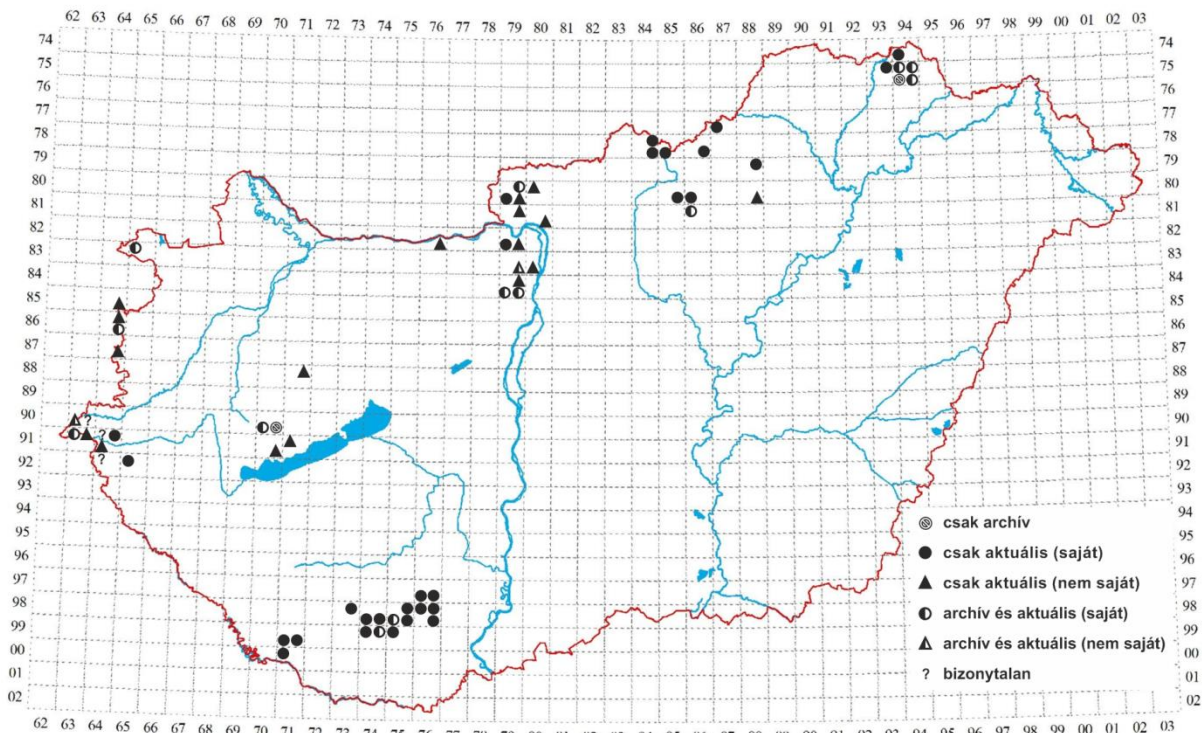
A túlélési rátát az intenzív felmérések során észlelt maximális sporofitonszám és a beérett (spóraszórásig eljutott) sporofitonok számának arányával számítottuk ki. Mivel a mintaelemszám a két faj állományainak esetében nemcsak erősen eltérő, hanem alapvetően kicsi is volt, statisztikai összehasonlítást e téren nem végeztünk.

## 5. Eredmények

### 5.1. Elterjedés és állomány nagyság

#### 5.1.1. Magyarországi elterjedés a hazai flóratérképezési hálórendszer tükrében

Kutatásaink során a levéltelen koboldmohát 42 magyarországi KEF-kvadrátban találtuk meg, melyek közül 28-ban korábban még nem mutatták ki a jelenlétét. Összesítve az általunk és a más kutatók által felfedezett populációkat (**1. melléklet**), az aktuális *B. aphylla* adatokat tartalmazó kvadrátok száma 61-re növekszik. A kizárólag archív adatokkal rendelkező kvadrátok száma csupán 2 (**5. ábra**). A Heves-Borsodi-dombság, a Medves, Kelet-Belső-Somogy, a Zselic és a Geresdi-dombság mohafldrájára nézve a levéltelen koboldmoha teljesen új fajnak bizonyult (vö. BOROS 1968; ORBÁN & VAJDA 1983).

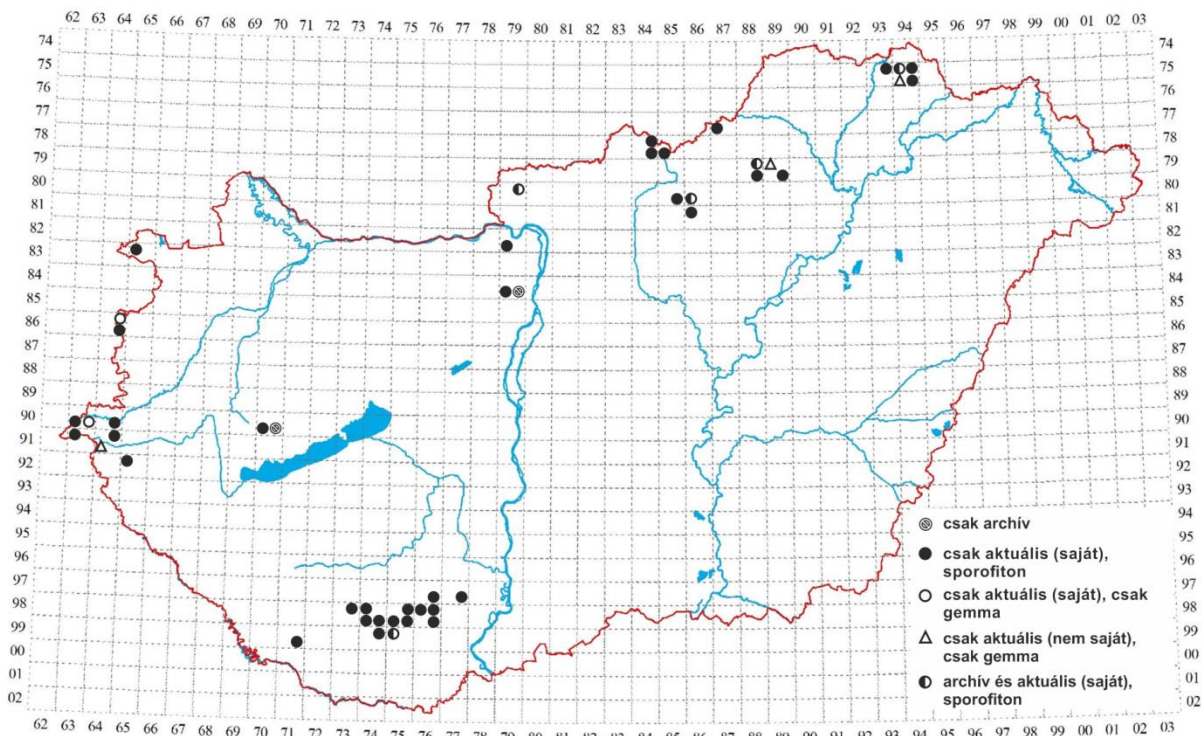


**5. ábra.** A *Buxbaumia aphylla* magyarországi elterjedése a közép-európai flóratérképezés kvadrátrendszerén alapján. (Azok a kvadrátok, amelyekben saját és más kutatók által gyűjtött adatok is ismertek, sajátként vannak jelölve.)

A zöld koboldmoha sporofitonjait 40 magyarországi KEF-kvadrátban detektáltuk, további 2-ben csupán gemmákat találtunk – tehát 42 kvadrátban mutattuk ki a faj jelenlétét (**6. ábra**). Ezek közül korábban csupán 6 kvadrátban volt ismert, így 36 kvadrát esetében a *B. viridis* teljesen új fajnak számít. A más kutatók által felfedezett, további populációkat (**1. melléklet**) is figyelembe véve a faj összességében legalább 45 kvadrátban fordul elő aktuálisan. Az archív adatokkal rendelkező kvadrátok közül csak kettőben nem



találtak/találták meg újra – a környező erdőkből (szomszédos kvadrátokból) azonban előkerült. A zöld koboldmoha a Heves-Borsodi-dombság, a Medves, a Karancs, a Visegrádi-hegység, a Soproni-hegység, a Kőszegi-hegység, az Őrség, a Hetés, Kelet-Belső-Somogy, a Zselic és a Geresdi-dombság mohafldrójára nézve bizonyult teljesen új fajnak (vö. ERZBERGER *et al.* 2018).



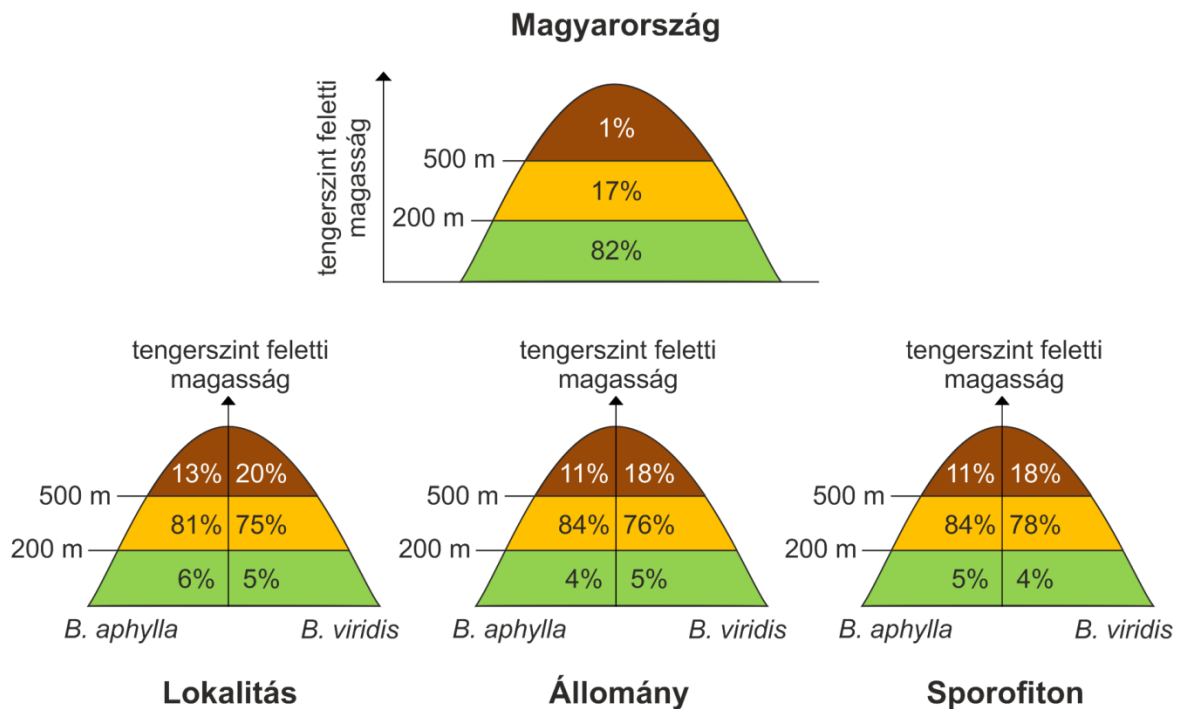
**6. ábra.** A *Buxbaumia viridis* magyarországi elterjedése a közép-európai flóratérképezés kvadrátrendszer alapján. (Azok a kvadrátok, amelyekben saját és más kutatók által gyűjtött adatok is ismertek, sajátként vannak jelölve.)

### 5.1.2. Domborzati viszonyok

A *B. aphylla* hazánk összes, domb- és hegyvidéki nagytáján előfordult; aktuális adataink legnagyobb részét a Dunántúli-dombságból és az Észak-magyarországi-középhegységből gyűjtöttük. Néhány helyen 200 m-es tengerszint feletti magasság alatt is előkerült (Sümege-Tapolcai-hát, Barcsi Borókás, Geresdi-dombság), ám nagy kiterjedésű alföldjeinkről (Alföld, Kisalföld) egyetlen adata sem származik (**4. melléklet**). A faj állományainak döntő többsége (közel 85%-a) a dombsági régióban, 200–500 m közötti tengerszint feletti magasságon helyezkedett el, kisebb aránya (11%) magasabb térszíneken, míg elenyésző hányada (4%) 200 m-es tengerszint feletti magasság alatt. Nagyjából hasonló részesedéseket tapasztalunk a sporofitonszámok és a lokalitások esetében is (**7. ábra, 5. melléklet**).

A *B. viridis* szintén jelen volt (az Alföldön és a Kisalföldön kívül) az összes nagytájunkon; leggyakrabban a Dunántúli-dombságban és az Észak-magyarországi-

középhegységben detektáltuk (4. melléklet). E faj populációi is alapvetően dombsági és középhegységi régiókban helyezkedtek el, néhány helyen viszont alacsonyabb térszíneken is észleltük (Geresdi-dombság, Sümeg-Tapolcai-hát, Kelet-Belső-Somogy). A faj állományainak háromnegyedét a dombsági régióban (200–500 m között) találtuk, 20%-át nagyobb magasságokon és csupán 5%-át 200 m alatt. Sporofitonszámok és lokalitások esetében is nagyjából hasonló részesedéseket tapasztalunk (7. ábra, 5. melléklet).



**7. ábra.** A magassági zónák magyarországi területi részesedése (GÁBRIS *et al.* (2018) alapján) és a *Buxbaumia aphylla* és *B. viridis* lokalitásainak, állományainak és sporofitonjainak aránya különböző magassági régiókban.

A levéltelen és a zöld koboldmoha lokalitásainak tengerszint feletti magasságát összehasonlítva nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget ( $p=0,760$ ). Terepi megfigyeléseink szerint azonban a két faj közös lokalitásain a *B. aphylla* gyakran a *B. viridis* állományainál kissé magasabban, a tetőhöz közelebbi részeken fordult elő.

### 5.1.3. Állománynagyság

A levéltelen koboldmohát 120 erdőrészletben detektáltuk, összességében 359 állományt, 4053 sporofitonnal (6. melléklet). A kapszulák többnyire kisebb csoportokban fordultak elő (állományokra vonatkoztatott átlag: 12; medián: 5). Az állományoknak közelítőleg fele 2–12 sporofitont számlált, a magányos tokok és a jóval nagyobb állományok azonban ritkábbak voltak: az egyetlen sporofitont tartalmazó állományok aránya 13%, míg a legalább 40 sporofitonosok aránya kevesebb, mint 5% volt. Olykor akár száz tok is előfordult 1 m<sup>2</sup>-en

belül, ám ilyen eseteket csak elvétve találtunk, a Zempléni-hegység és a Mecsek néhány erdejében.

A zöld koboldmohát 81 erdőrészletben találtuk meg, összességében 293 állományt 2164 sporofitonnal (7. melléklet). A sporofitonok általában kis csoportokban fordultak elő (állományokra vonatkoztatott átlag: 8; medián: 4). Az állományok közel negyedében csupán 1 tok volt megtalálható, több mint fele 2–12 sporofitont számlált. A jóval nagyobb állományok (min. 40 sporofiton) igen ritkák voltak, a 3%-os arányt sem érték el, és csupán egy helyen találtunk 100 sporofitonosnál nagyobb állományt (ez utóbbiakat mind a Mecsekben észleltük).

A Bakony, a Kőszegi-hegység és a Zselic kivételével az összes vizsgált földrajzi térségen, 52 lokalitás esetében figyeltük meg a *Buxabumia* fajok közös jelenlétét. Ezek közül 22-ben találtunk olyan talajlakó állományokat, melyek levéltelen és zöld koboldmohát egyaránt tartalmaztak, ám e közös állományok viszonylag ritkák voltak: 28 állomány, amely a *B. aphylla* esetében az összes állomány 7,8%-át, míg a *B. viridis* állományok 9,6%-át jelenti. Néhány helyen a két faj tokjai kevesebb, mint 1 cm-re, olykor csak néhány mm-re fejlődtek egymástól (pl. Börzsöny, Mecsek) (8. ábra).



**8. ábra.** Egymás közvetlen közelében fejlődő *Buxabumia aphylla* és *B. viridis* tok.

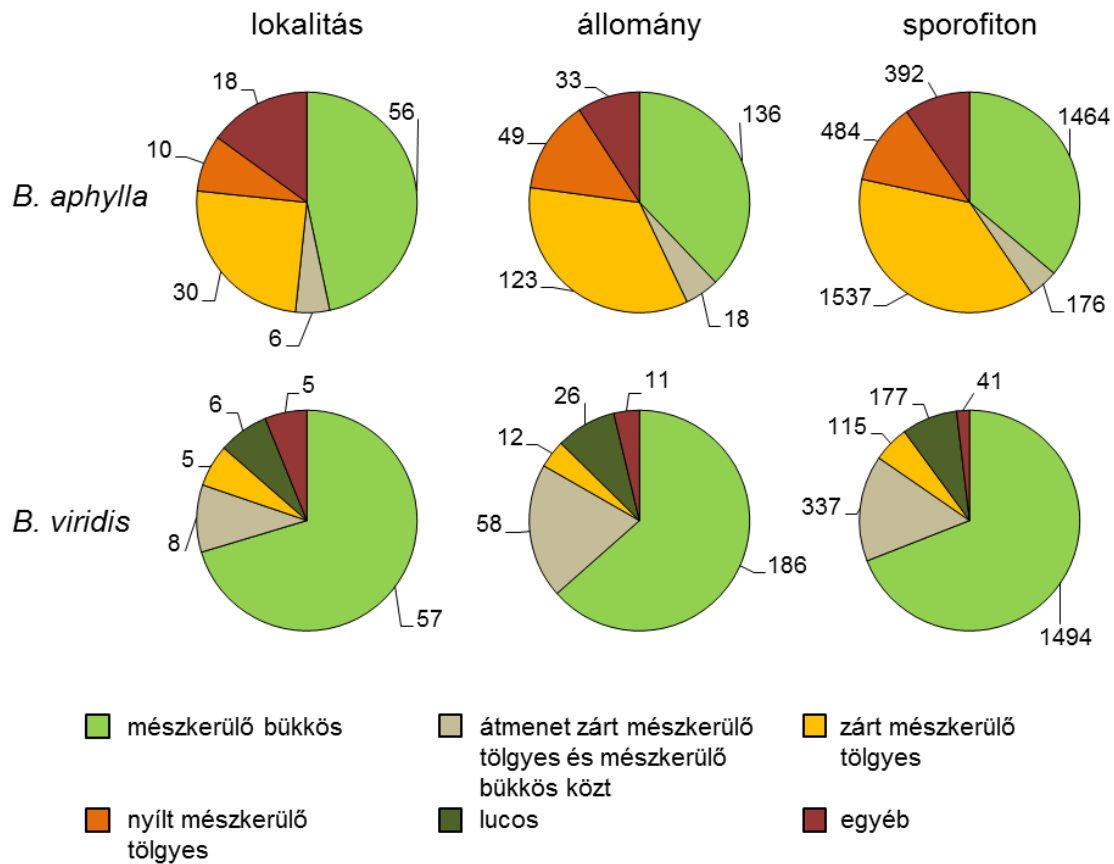
## 5.2. Élőhelyi körülmények

### 5.2.1. Élőhelytípus, szubsztrát

A levéltelen koboldmohát elsősorban mészkerülő élőhelyeken találtuk. Lokalitasok szintjén a mészkerülő bükkösök aránya volt a legmagasabb, ám az állományok és sporofitonok legnagyobb hányada mészkerülő tölgyesekből került elő, melyeknek inkább a zárt, mint a nyílt típusait preferálta a faj (**9. ábra**). Az állományok kisebb része a mészkerülő bükkösök és tölgyesek közti átmeneti régióban fordult elő (**10. ábra**). Az előbbieknél jóval ritkábban, de sok más élőhelyen is detektáltuk e taxon jelenlétét (pl. mészkerülő gyertyános-tölgyesekben, cseres-kocsánytalan tölgyesekben, tülevelű ültetvényekben, jellegtelen, pionír erdőkben) (**4. táblázat**).



**9. ábra.** A *Buxbaumia aphylla* legjellemzőbb élőhelye: zárt mészkerülő tölgyes.



**10. ábra.** A *Buxbaumia aphylla* és *B. viridis* lokálitásainak, állományainak és sporofitonjainak száma különböző élőhely-típusokon. Az „egyéb” kategória azokat az élőhelyeket összegzi, amelyekbe a lokálításoknak kevesebb, mint 5%-a tartozik.

A *B. viridis* szintén mészkerülő élőhelyeket preferált. A mészkerülő bükkösök aránya lokálítások, állományok és sporofitonok szintjén is kiemelkedő volt (több mint 60%) (**11. ábra**). A mészkerülő bükkösök és tölgyesek közti átmeneti régióban való előfordulás szintén gyakorinak bizonyult, ám sokkal kisebb mértékben, mint az előbbi élőhely esetében. Viszonylag magas arányt mutattak még az ültetett lucosokban található állományok is, melyek a nyugat-magyarországi területeken (Kőszegi-hegység, Őrség-Vendvidék, Hetés) jóval jellemzőbbek voltak, mint az ország más vidékein. Az állományok kis hányada zárt mészkerülő tölgyesekben volt jelen (**10. ábra**). Igen ritkán más élőhelyeken is detektáltuk a fajt (pl. cseres-kocsánytalan tölgyesekben, fenyőelegyes származékerdőkben, törmeléklejtő-erdőben) (**4. táblázat**).



**11. ábra.** A *Buxbaumia viridis* legjellemzőbb élőhelye: mészkerülő bükkös.

A két koboldmohafaj közös, azonos élőhely-típusba tartozó lokalitásainak 76%-a mészkerülő bükkösökben, 7%-a mészkerülő tölgyesekben, 10%-a e két élőhely közti átmeneti régióban, a fennmaradó hányad pedig egyéb élőhelyeken fordult elő.

A *B. aphylla* szubsztrátja alapvetően a savanyú, gyakran kavicsos, homokos talaj volt; korhadékon élő állományait nem találtuk (**6. melléklet**). A *B. viridis* állományainak döntő többségét (89,4%; 262 állomány) szintén talajon észleltük, mely tipikusan savanyú, szerves törmelékben gazdag, méder vagy mull-móder talaj volt. Egy talajlakó állományt elhagyott hangyabolyon detektáltunk. Az állományoknak viszonylag kis hányada (10,6%; 31 állomány) fordult elő korhadó szerves anyagon: általában korhadó lucon (19 állomány) vagy bükkön (7 állomány), ritkábban *Leucobryum* sp. tőzegesedő párnáin (4 állomány) vagy *Dryopteris filix-mas* korhadó rizómáján (1 állomány). A szubsztrátként szereplő faanyag többnyire puha, erősen korhadt volt; a sporofitonok kisebb tönkökön, rönkökön, olykor csupán néhány cm átmérőjű, földön heverő ágdarabokon fejlődtek (**7. melléklet**).

**4. táblázat.** A *Buxbaumia aphylla* (A) és *B. viridis* (B) lokalitásainak, állományainak és sporofitonjainak aránya különböző élőhely-típusokon (ÁNÉR és Natura 2000 besorolás szerint).

**A**

ÁNÉR	Natura 2000	lokálitás (%)	állomány (%)	sporofiton (%)
Mészkerülő bükkösök (K7a)	Mészkerülő bükkösök (Luzulo-Fagetum) (9110)	46,7	37,9	36,1
Zárt mézkerülő tölgyesek (L4a)	–	25	34,3	37,9
Nyílt mézkerülő tölgyesek (L4b)	–	8,3	13,6	11,9
Átmenet zárt mézkerülő tölgyesek (L4a) és mézkerülő bükkösök (K7a) közt	–	5,0	5,0	4,3
Őshonos lombos fajokkal elegyes fenyves származékdők (RDa)	–	2,5	0,8	0,4
ültetett erdei- és feketefenyvesek (S4) (itt: erdei fenyves)	–	2,5	0,8	1,6
Cseres-kocsánytalan tölgyesek (L2a)	Pannon cseres-tölgyesek (91M0)	1,7	1,9	0,7
Egyéb ültetett tájidegen fenyvesek (S5) (itt: lucos)	–	1,7	0,6	0,2
Őshonos fajú fiatalosok (P1) (itt: kocsánytalan tölgyes)	–	1,7	1,1	1,6
Őshonos lombos fajokkal elegyes idegenhonos lombos és vegyes erdők (RDb)	–	1,7	1,7	3,8
Mészkerülő gyertyános-tölgyesek (K7b)	Pannon gyertyános-tölgyesek <i>Quercus petraea</i> -val és <i>Carpinus betulus</i> -szal (91G0)	0,8	0,3	0,02
Őshonos fajú puhafás jellegtelen vagy pionír erdők (RB)	–	0,8	0,8	0,8
Tölgyes jellegű sziklaerdők és tetőerdők (LY4)	A Cephalanthero-Fagion közép-európai sziklai bükkösei mészkövön (9150 ); Lejtők és sziklatörmelékek Tilio-Acerion erdői (9180)	0,8	0,6	0,4
Törmeléklejtő-erdők (LY2)	Lejtők és sziklatörmelékek Tilio-Acerion erdői (9180)	0,8	0,6	0,1

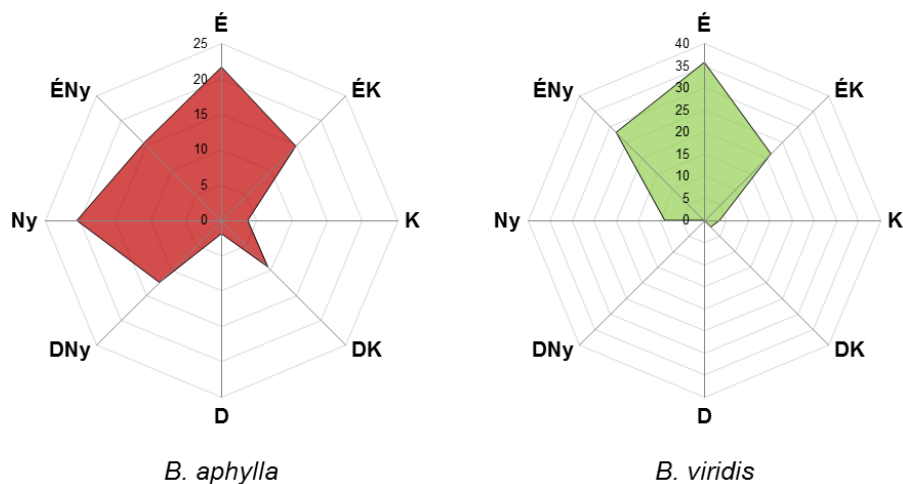
**B**

ÁNÉR	Natura 2000	lokálitás (%)	állomány (%)	sporofiton (%)
Mészkerülő bükkösök (K7a)	Mészkerülő bükkösök (Luzulo-Fagetum) (9110)	70,4	63,5	69,0
Átmenet zárt mézkerülő tölgyesek (L4a) és mézkerülő bükkösök (K7a) közt	–	9,9	19,8	15,6
Egyéb ültetett tájidegen fenyvesek (S5) (itt: lucos)	–	7,4	8,9	8,2
Zárt mézkerülő tölgyesek (L4a)	–	6	4,1	5,3
Cseres-kocsánytalan tölgyesek (L2a)	Pannon cseres-tölgyesek (91M0)	2,5	1,7	1,1
Őshonos lombos fajokkal elegyes fenyves származékdők (RDa)	–	1,2	0,7	0,1
Őshonos lombos fajokkal elegyes idegenhonos lombos és vegyes erdők (RDb)	–	1,2	0,3	0,05
Törmeléklejtő-erdők (LY2)	Lejtők és sziklatörmelékek Tilio-Acerion erdői (9180)	1,2	1	0,6

## 5.2.2. Finom térleptékű, mikroélőhelyi jellemzők

### 5.2.2.1. Abiotikus tényezők (kítettség, borítási értékek, meredekség)

A levéltelen koboldmohának az összes égtáj szerinti kítettségben találtuk állományait, bár a délies kítettség kevésbé volt jellemző; égtáji preferencia nem volt megfigyelhető. Ezzel szemben a zöld koboldmoha állományai döntő többségükben (85%) az északias (északi, északkeleti, északnyugati) fekvést preferálták, délies kítettségben pedig csak egészen kivételes esetekben találtuk (déli, délnyugati kítettségben egyáltalán nem) (**12. ábra**). A két faj állományainak égtáji elrendeződése közt szignifikáns különbséget tapasztaltunk ( $p=5,1706 \times 10^{-8}$ ).



**12. ábra.** A *Buxbaumia aphylla* (n = 161) és *B. viridis* (n = 145) állományainak kítettsége. (A feltüntetett értékek %-ban értendők.)

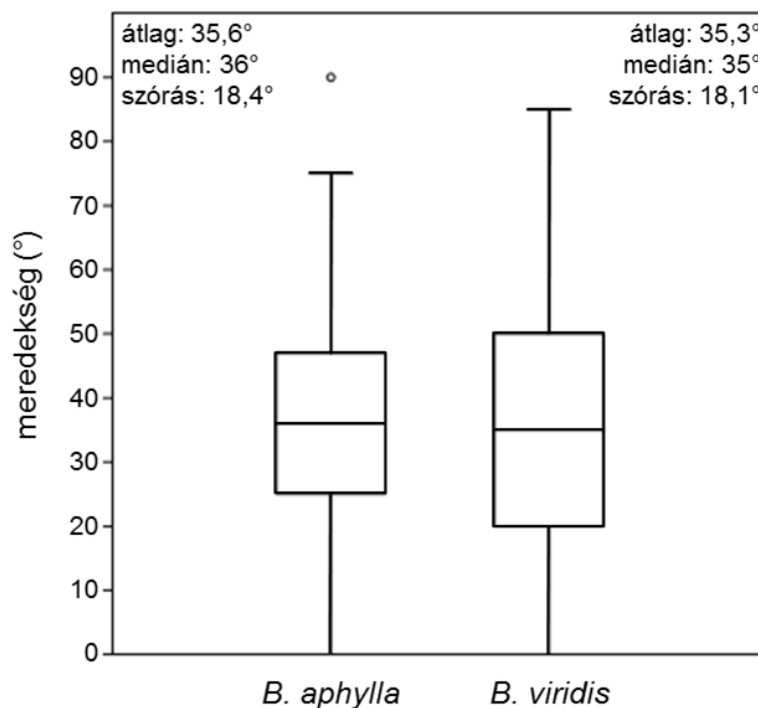
Az 1 m<sup>2</sup> kiterjedésű felvételeken belül a *B. aphylla* esetében a mohaszint borítása volt a legmagasabb (kb. 50%), míg a szerves törmelékkel borított és a csupasz felszínek többnyire kisebb, ám hasonló részesedéssel szerepeltek. A *B. viridis* állományaiban a mohával-zuzmóval és a szerves törmelékkel borított felületek aránya volt hasonló (kb. 40-40%), a csupasz felszínek pedig kisebb hányadát tették ki a vizsgált területnek. A két faj értékei közt csupán a csupasz felületek részesedésében találtunk szignifikáns hasonlóságot ( $p=0,060$ ); a mohaszint borítása a *B. aphylla*, míg a szerves törmelékkel fedett felszínek aránya a *B. viridis* esetében volt magasabb (**5. táblázat**). A sporofitonok többnyire a mohaszőnyegben lévő csupasz foltokban fejlődtek (pl. állatok/emberek által kirúgott/kitaposott mohapárnák helyén, fák tövében, csapások mentén, szivárgó víz által erodált felszíneken, kifordult gyökértányérok helyén...).



**5. táblázat.** A *Buxbaumia aphylla* (n = 88) és *B. viridis* (n = 115) felvételeiben a mohával és zuzmóval borított (E0), a szerves törmelékkel takart és a csupasz felszínek aránya. (A feltüntetett értékek %-ban értendők.)

	<i>B. aphylla</i>			<i>B. viridis</i>		
	E0	szerves	csupasz	E0	szerves	csupasz
<b>átlag</b>	52	23	24	41	40	18
<b>medián</b>	50	20	20	40	35	10
<b>szórás</b>	27	19	22	27	27	17
<b>min</b>	5	0	0,1	0,1	0	0,1
<b>max</b>	100	80	90	95	95	80

A *B. aphylla* vizsgált állományainak 65%-a meredek felszíneken ( $\geq 30^\circ$ ) fordult elő, az állományok közel felét  $30\text{--}50^\circ$ -os lejtőkön detektáltuk. A *B. viridis* esetében hasonló értékeket tapasztaltunk:  $30^\circ$  feletti lejtőszögű felszíneken találtuk a vizsgált állományok 69%-át,  $30\text{--}50^\circ$ -os lejtőkön fordult elő az állományok durván fele. Amennyiben az egyes sporofitonok néhány  $\text{cm}^2$  kiterjedésű, közvetlen környezetét is vizsgáltuk, általában még magasabb értékeket kaptunk. Mivel az állományok viszonylag jelentős része (*B. aphylla*: 54 állomány; *B. viridis*: 32 állomány) útrézsűkben fordult elő, nem voltak példa nélküliek a függőlegest ( $90^\circ$ ) közelítő értékek sem. A két koboldmohafaj közt lejtőszög tekintetében nem találtunk statisztikailag kimutatható, szignifikáns különbséget ( $p=0,902$ ) (13. ábra).



**13. ábra.** A *Buxbaumia aphylla* (n = 165) és *B. viridis* (n = 149) állományaiban tapasztalt meredekség.

#### 5.2.2.2. Kísérő fajok

A *B. aphylla*-állományok felvételeinek mohaszintjében 18 májmoha-, 56 lombosmoha- és 17 zuzmófajt találtunk. A leggyakoribb (frekvencia  $\geq 50\%$ ) kísérő fajok a következők voltak: *Cladonia* spp., *Dicranella heteromalla*, *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme*, *Pohlia nutans* subsp. *nutans*, *Polytrichum formosum*. A *B. viridis* állományainak felvételeiben 17 májmoha-, 67 lombosmoha- és 14 zuzmófajt detektáltunk. Bár némi gyakoriságbeli eltéréssel, de e taxon leggyakoribb kísérőfajainak tekintetében is hasonló eredményeket láthattunk, mint a levéltelen koboldmohánál; ezek a fajok a *Cladonia* spp., *Dicranella heteromalla*, *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum formosum* voltak. Kissé alacsonyabb gyakorisági értékeknél ( $50 > \text{frekvencia} \geq 20\%$ ) azonban már jobban különböznek a két *Buxbaumia*-fajjal társuló mohák. A levéltelen koboldmoha esetében például *Cephaloziella* fajok és *Polytrichum piliferum*, míg a zöld koboldmoha állományaiban többek közt *Leucobryum glaucum*, *Lophocolea heterophylla* és *Pseudotaxiphyllum elegans* fordult elő gyakrabban (6. táblázat, 7. táblázat).

A felsorolt leggyakoribb taxonok mészkerülő élőhelyek talaján jellemzőek, olykor dominánsak (BÖLÖNI *et al.* 2011). Kivételt képez a *H. cupressiforme*, amely szinte minden élőhelyen előfordulhat és a *L. heterophylla*, melyet az irodalom alapvetően korhadéklakónak tart (vö. DIERSSEN 2001), mi mégis többnyire talajon találtuk. Ez utóbbi jelenséget más, *Buxbaumia*-állományokban (vagy azok közelében) fejlődő moha- és zuzmófajok esetében is megfigyeltük (pl. *Blepharostoma trichophyllum*, *Coenogonium pineti*, *Lepidozia reptans*, *Tetraphis pellucida*) (vö. DIERSSEN 2001; UNGETHÜM *et al.* 2011).

A vizsgált élőhelyeken gyakori és a közönséges fajokon kívül számos hazánkban ritka, veszélyeztetett és/vagy védett máj- és lombosmoha is szerepelt felvételeinkben (vö. PAPP *et al.* 2010; MAGYAR KÖZLÖNY 2015) (8. táblázat). Mindezekon kívül terjedőben lévő mohataxonok is jelen voltak, úgymint *Campylopus introflexus* (*B. aphylla*: 1 állományban; *B. viridis*: 1 állományban), *Campylopus flexuosus* (*B. aphylla*: 4 állományban; *B. viridis*: 8 állományban) és *Dicranum tauricum* (*B. aphylla*: 1 állományban; *B. viridis*: 5 állományban) (vö. SZÜCS *et al.* 2013; SZÜCS *et al.* 2014; CSIKY *et al.* 2015). Számos további esetben (különösen a Nyugat-Mecsek területén) e fajok ugyan a *Buxbaumia*-állományokon kívül, ám azok közvetlen közelében, olykor csak néhány méter távolságra voltak megtalálhatóak.

108 edényes növényfaj szerepelt a *B. aphylla*, míg 92 a *B. viridis* felvételeiben. Jelentős különbséget nem figyeltünk meg a két faj kísérői között. A meglehetősen gyér gyepszintben a gyakoribb lágyszárú fajok többnyire tipikusan mészkerülő növények voltak (pl. *Luzula luzuloides*, *Hieracium murorum*, *H. sabaudum*) (vö. HORVÁTH *et al.* 1995). A mintákon belül

cserjeszint csak ritkán volt megfigyelhető; amennyiben jelen volt, alapvetően a lombkoronaszint fajainak fiatal példányai alkották. A lombkoronában a *Fagus sylvatica* és a *Quercus petraea* agg. voltak a legjellemzőbb taxonok (9. táblázat, 10. táblázat).

A főkomponens analízissel készült szórásdiagramokon sem a mohaszintbeli fajok, sem az edényes növények alapján nem határolódnak el egymástól a két koboldmohafaj állományai (8. melléklet, 9. melléklet).

6. táblázat. A levéltelen koboldmoha felvételeiben (n = 185) előforduló, mohaszintbeli fajok.

Frekvencia (%)	Taxonnév
84	<i>Cladonia</i> sp.
79	<i>Dicranella heteromalla</i>
69	<i>Hypnum cupressiforme</i>
65	<i>Dicranum scoparium</i>
56	<i>Polytrichum formosum</i>
52	<i>Pohlia nutans</i> subsp. <i>nutans</i>
40	<i>Cephaloziella</i> sp.
24	<i>Polytrichum piliferum</i>
21	<i>Atrichum undulatum</i>
21	<i>Lophocolea heterophylla</i>
17	<i>Leucobryum glaucum</i>
16	<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>
13	<i>Buxbaumia viridis</i>
11	<i>Ceratodon purpureus</i>
5–10	<i>Brachytheciastrum velutinum</i> , <i>Diphyscium foliosum</i> , <i>Lophozia</i> sp., <i>Plagiothecium cavifolium</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Pogonatum aloides</i> , <i>Ptychostomum capillare</i>
< 5	<i>Amblystegium serpens</i> , <i>Atrichum angustatum</i> , <i>Baeomyces</i> sp., <i>Barbilophozia barbata</i> , <i>Bartramia ithyphylla</i> , <i>Bartramia pomiformis</i> , <i>Blepharostoma trichophyllum</i> , <i>Brachythecium rutabulum</i> , <i>Campylopus flexuosus</i> , <i>Campylopus introflexus</i> , <i>Cephalozia</i> sp., <i>Ctenidium molluscum</i> , <i>Cynodontium polycarpon</i> , <i>Dicranum montanum</i> , <i>Dicranum polysetum</i> , <i>Dicranum tauricum</i> , <i>Ditrichum pallidum</i> , <i>Eurhynchium angustirete</i> , <i>Fissidens bryoides</i> , <i>Fissidens taxifolius</i> , <i>Grimmia mühlenbeckii</i> , <i>Grimmia ovalis</i> , <i>Hedwigia ciliata</i> , <i>Herzogiella seligerii</i> , <i>Isothecium alopecuroides</i> , <i>Jungermannia</i> sp., <i>Lepidozia reptans</i> , <i>Lepraria</i> sp., <i>Lophocolea minor</i> , <i>Metzgeria furcata</i> , <i>Mnium</i> sp., <i>Plagiochila porelloides</i> , <i>Plagiomnium affine</i> , <i>Plagiomnium cuspidatum</i> , <i>Plagiomnium undulatum</i> , <i>Plagiothecium curvifolium</i> , <i>Plagiothecium</i> sp., <i>Pleuridium</i> sp., <i>Pogonatum urnigerum</i> , <i>Pohlia cruda</i> , <i>Polytrichum juniperinum</i> , <i>Pseudoscleropodium purum</i> , <i>Pterigynandrum filiforme</i> , <i>Ptychostomum elegans</i> , <i>Ptychostomum moravicum</i> , <i>Rhizomnium punctatum</i> , <i>Scapania</i> cf. <i>curta</i> , <i>Scapania irrigua</i> , <i>Scapania nemorea</i> , <i>Scapania</i> sp., <i>Syzygiella autumnalis</i> , <i>Tortella tortuosa</i> , <i>Trapelia coarctata</i> , <i>Trapeliopsis</i> sp., <i>Trilophozia quinquedentata</i> , <i>Weissia brachycarpa</i> , zuzmófaj

7. táblázat. A zöld koboldmoha felvételeiben (n = 194) előforduló, mohaszintbeli fajok.

Frekvencia (%)	Taxonnév
85	<i>Dicranella heteromalla</i>
68	<i>Cladonia</i> sp.
57	<i>Hypnum cupressiforme</i>
56	<i>Dicranum scoparium</i>
56	<i>Polytrichum formosum</i>
43	<i>Lophocolea heterophylla</i>
30	<i>Pohlia nutans</i> subsp. <i>nutans</i>
29	<i>Atrichum undulatum</i>
26	<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>
25	<i>Leucobryum glaucum</i>
24	<i>Brachytheciastrum velutinum</i>
20	<i>Plagiothecium cavifolium</i>
14	<i>Ptychostomum capillare</i>
12	<i>Buxbaumia aphylla</i>
11	<i>Cephaloziella</i> sp.
11	<i>Plagiochila porelloides</i>
5–10	<i>Cephalozia</i> sp., <i>Cynodontium polycarpon</i> , <i>Diphyscium foliosum</i> , <i>Herzogiella seligerii</i> , <i>Isothecium alopecuroides</i> , <i>Lepidozia reptans</i> , <i>Plagiothecium curvifolium</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Ptychostomum moravicum</i> , <i>Trapeliopsis</i> sp.
< 5	<i>Amblystegium serpens</i> , <i>Atrichum angustatum</i> , <i>Aulacomnium androgynum</i> , <i>Baeomyces</i> sp., <i>Bartramia ithyphylla</i> , <i>Bartramia pomiformis</i> , <i>Bilimbia sabuletorum</i> , <i>Blepharostoma trichophyllum</i> , <i>Brachythecium glareosum</i> , <i>Brachythecium rutabulum</i> , <i>Brachythecium salebrosum</i> , <i>Calypogeia fissa</i> , <i>Campylopus flexuosus</i> , <i>Campylopus introflexus</i> , <i>Campylpus pyriformis</i> , <i>Ceratodon purpureus</i> , <i>Ctenidium molluscum</i> , <i>Dicranum montanum</i> , <i>Dicranum polysetum</i> , <i>Dicranum tauricum</i> , <i>Ditrichum pallidum</i> , <i>Eurhynchiastrum pulchellum</i> , <i>Eurhynchium angustirete</i> , <i>Eurhynchium</i> sp., <i>Eurhynchium striatum</i> , <i>Fissidens bryoides</i> , <i>Fissidens exilis</i> , <i>Fissidens taxifolius</i> , <i>Gymnocolea inflata</i> , <i>Isopaches bicrenatus</i> , <i>Jungermannia</i> sp., <i>Lepraria</i> sp., <i>Leucobryum juniperoideum</i> , <i>Lophocolea minor</i> , <i>Metzgeria furcata</i> , <i>Mnium</i> sp., <i>Plagiomnium affine</i> , <i>Plagiomnium rostratum</i> , <i>Plagiomnium</i> sp., <i>Plagiomnium undulatum</i> , <i>Plagiothecium denticulatum</i> , <i>Plagiothecium laetum</i> , <i>Plagiothecium</i> sp., <i>Pleuridium</i> sp., <i>Pogonatum aloides</i> , <i>Pogonatum urnigerum</i> , <i>Pohlia melanodon</i> , <i>Pohlia nutans</i> subsp. <i>schimperi</i> , <i>Polytrichum piliferum</i> , <i>Pseudoscleropodium purum</i> , <i>Pterigynandrum filiforme</i> , <i>Pycnothelia papillaria</i> , <i>Pylaisia polyantha</i> , <i>Ptychostomum elegans</i> , <i>Rhizomnium punctatum</i> , <i>Scapania irrigua</i> , <i>Scapania nemorea</i> , <i>Scapania</i> sp., <i>Syzygiella autumnalis</i> , <i>Tetraphis pellucida</i> , <i>Thuidium</i> sp., <i>Tortella tortuosa</i> , <i>Weissia brachycarpa</i> , <i>Weissia</i> sp., zuzmófaj

**8. táblázat.** A *Buxbaumia aphylla* és *B. viridis* felvételeiben szereplő ritka, sérülékeny és/vagy védett mohafajok (NT: veszélyeztettség közeli; VU: sebezhető; EN: veszélyeztetett).

Fajnév	Vörös Lista/védettség	<i>B. aphylla</i> felvételek száma	<i>B. viridis</i> felvételek száma
<i>Atrichum angustatum</i>	NT	5	2
<i>Bartramia ithyphylla</i>	VU	1	2
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	VU	1	1
<i>Brachythecium glareosum</i>	NT	0	1
<i>Calypogeia fissa</i>	NT	0	2
<i>Campylopus pyriformis</i>	EN	0	1
<i>Diphyscium foliosum</i>	NT	12	13
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i>	NT	0	1
<i>Eurhynchium striatum</i>	NT	0	1
<i>Fissidens exilis</i>	NT	0	1
<i>Gymnocolea inflata</i>	EN	0	1
<i>Isopaches bicrenatus</i>	NT	9	3
<i>Leucobryum glaucum</i>	védett	31	49
<i>Liochlaena lanceolata</i>	EN	3	2
<i>Pohlia nutans</i> subsp. <i>schimperii</i>	EN	0	2
<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>	NT	29	50
<i>Scapania</i> cf. <i>curta</i>	EN	1	0
<i>Scapania irrigua</i>	NT	1	2
<i>Scapania nemorea</i>	VU	2	5
<i>Solenostoma gracillimum</i>	NT	1	1
<i>Syzygiella autumnalis</i>	NT	6	7
<i>Trilophozia quinquedentata</i>	NT	2	0

**9. táblázat.** A levéltelen koboldmoha felvételeiben (n = 185) előforduló edényes növényfajok (E1: gyepszint; E2: cserjeszint; E3: lombkoronaszint).

Szint	Frekvencia (%)	Taxonnév
E1	46	<i>Luzula luzuloides</i>
	22	<i>Fagus sylvatica</i>
	16	<i>Hieracium murorum</i>
	12	<i>Hieracium sabaudum</i>
	12	<i>Quercus petraea</i> agg.
	5–10	<i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Fraxinus ornus</i> , <i>Genista pilosa</i> , <i>Hieracium bauhini</i> , <i>Luzula divulgata</i> , <i>Lychnis viscaria</i> , <i>Poa nemoralis</i> , <i>Rumex acetosella</i>
E1	< 5	<i>Acer platanoides</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Agrostis</i> sp., <i>Aira caryophylla</i> , <i>Ambrosia artemisifolia</i> , <i>Asplanium trichomanes</i> , <i>Betula pendula</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Campanula persicifolia</i> , <i>Campanula rotundifolia</i> agg., <i>Cardaminopsis arenosa</i> , <i>Carex caryophylla</i> , <i>Carex digitata</i> , <i>Carex fritschii</i> , <i>Carex</i> sp., <i>Carpinus betulus</i> , <i>Cerastium</i> cf. <i>semidecandrum</i> , <i>Cerastium vulgare</i> , <i>Cerasus avium</i> , <i>Chamaecytisus hirsutus</i> agg., <i>Corylus avellana</i> , <i>Corynephorus canescens</i> , <i>Crataegus monogyna</i> , <i>Cruciata glabra</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Dactylis polygama</i> , <i>Deschampsia caespitosa</i> , <i>Festuca dalmatica</i> , <i>Festuca drymeia</i> , <i>Festuca heterophylla</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Festuca vaginata</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Galium mollugo</i> , <i>Hedera helix</i> , <i>Helictotrichon adsurgens</i> , <i>Hieracium lachenalii</i> , <i>Hieracium pilosella</i> , <i>Hieracium</i> sp., <i>Hieracium umbellatum</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Holcus mollis</i> , <i>Hypericum perforatum</i> , <i>Hypochaeris radicata</i> , <i>Jasione montana</i> , <i>Lathyrus</i> sp., lágyszárúfaj, <i>Lembotropis nigricans</i> , <i>Leontodon autumnalis</i> , <i>Luzula campestris</i> , <i>Luzula forsteri</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Moehringia trinervia</i> , <i>Molinia arundinacea</i> , <i>Mycelis muralis</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Padus serotina</i> , <i>Peucedanum oreoselium</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Pinus nigra</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Poa compressa</i> , <i>Polygonatum odoratum</i> , <i>Polypodium vulgare</i> , <i>Potentilla micrantha</i> , <i>Prunella vulgaris</i> , <i>Pyrus pyraeaster</i> , <i>Quercus cerris</i> , <i>Rubus caesius</i> agg., <i>Rubus fruticosus</i> agg., <i>Rubus idaeus</i> , <i>Sanicula europaea</i> , <i>Scleranthus annuus</i> , <i>Silene nutans</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Sorbus</i> sp., <i>Sorbus torminalis</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Thymus</i> sp., <i>Tilia platyphyllos</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>Veronica dillenii</i> , <i>Veronica officinalis</i> , <i>Viola arvensis</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Vulpia myuros</i>
E2	5–10	<i>Fagus sylvatica</i>
	< 5	<i>Betula pendula</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Fraxinus ornus</i> , <i>Padus serotina</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Prunus serotina</i> , <i>Quercus petraea</i> agg., <i>Quercus pubescens</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Rubus fruticosus</i> agg., <i>Salix caprea</i>
E3	42	<i>Fagus sylvatica</i>
	36	<i>Quercus petraea</i> agg.
	5–10	<i>Quercus cerris</i>
	< 5	<i>Betula pendula</i> , <i>Loranthus europaeus</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Pinus nigra</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Sorbus</i> sp.

**10. táblázat.** A zöld koboldmoha felvételeiben (n = 194) előforduló edényes növényfajok (E1: gyepszint; E2: cserjeszint; E3: lombkoronaszint).

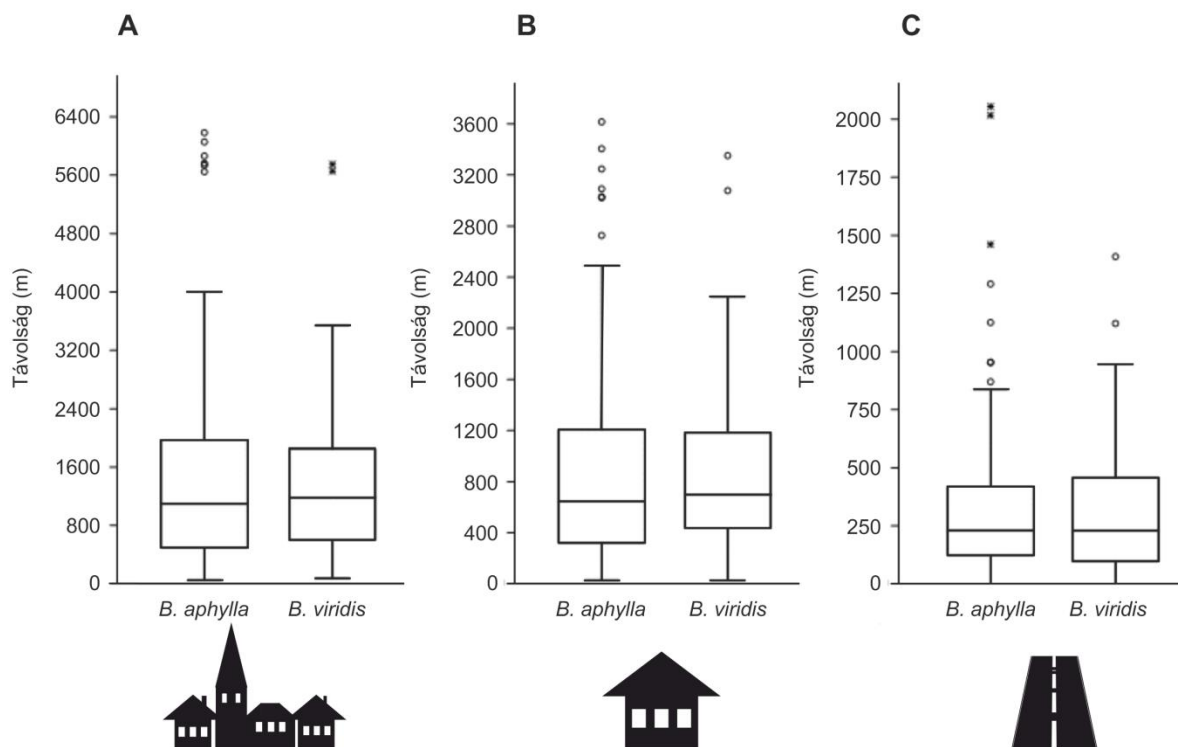
Szint	Frekvencia (%)	Taxonnév
E1	65	<i>Luzula luzuloides</i>
	29	<i>Fagus sylvatica</i>
	25	<i>Hieracium murorum</i>
	14	<i>Hieracium sabaudum</i>
	14	<i>Melampyrum pratense</i>
	13	<i>Poa nemoralis</i>
	5–10	<i>Acer platanoides</i> , <i>Festuca drymeia</i> , <i>Luzula forsteri</i> , <i>Quercus petraea</i> agg., <i>Picea abies</i> , <i>Polypodium vulgare</i> , <i>Veronica officinalis</i>
	< 5	<i>Acer campestre</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Ajuga genevensis</i> , <i>Ajuga reptans</i> , <i>Alliaria petiolata</i> , <i>Allium montanum</i> , <i>Anthoxanthum odoratum</i> , <i>Arabidopsis thaliana</i> , <i>Betula pendula</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Campanula patula</i> , <i>Campanula persicifolia</i> , <i>Campanula rotundifolia</i> agg., <i>Cardaminopsis arenosa</i> , <i>Carex bryzoides</i> , <i>Carex digitata</i> , <i>Carex</i> sp., <i>Carpinus betulus</i> , <i>Cerastium</i> sp., <i>Cerasus avium</i> , <i>Chamaecytisus supinus</i> , <i>Cruciata glabra</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Dactylis polygama</i> , <i>Deschampsia caespitosa</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Dryopteris carthusiana</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Equisetum telmateia</i> , <i>Erigeron annuus</i> , <i>Fallopia</i> cf. <i>dumetorum</i> , <i>Festuca heterophylla</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Fraxinus ornus</i> , <i>Galium schulthesii</i> , <i>Genista pilosa</i> , <i>Genista tinctoria</i> , <i>Geranium robertianum</i> , <i>Hedera helix</i> , <i>Hieracium bauhini</i> , <i>Hieracium lachenalii</i> , <i>Hieracium</i> sp., <i>Holcus lanatus</i> , <i>Hylotelephium telephium</i> ssp. <i>maximum</i> , <i>Hypericum perforatum</i> , <i>Luzula campestris</i> , <i>Luzula divulgata</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Lychnis viscaria</i> , <i>Lysimachia nummularia</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Moehringia trinervia</i> , <i>Molinia arundinacea</i> , <i>Mycelis muralis</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Padus serotina</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Poa angustifolia</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Populus tremula</i> , <i>Potentilla micrantha</i> , <i>Prunella vulgaris</i> , <i>Quercus cerris</i> , <i>Ranunculus ficaria</i> , <i>Rubus caesius</i> , <i>Rubus caesius</i> agg., <i>Rumex acetosella</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Symphitum tuberosum</i> , <i>Taxus baccata</i> , <i>Tilia cordata</i> , <i>Tilia tomentosa</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>Veronica hederifolia</i> , <i>Vicia cassubica</i> , <i>Vicia hirsuta</i> , <i>Viola reichenbachiana</i>
E2	< 5	<i>Betula pendula</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Tilia cordata</i>
E3	68	<i>Fagus sylvatica</i>
	28	<i>Quercus petraea</i> agg.
	< 5	<i>Betula pendula</i> , <i>Castanea sativa</i> , <i>Fraxinus ornus</i> , <i>Quercus cerris</i> , <i>Padus serotina</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Tilia cordata</i>

### 5.3. Élőhelyek antropogén zavarása

#### 5.3.1. Potenciális zavarás: ember alkotta létesítményektől való távolság

A koboldmohák többnyire a települések közelében helyezkedtek el, olykor meglehetősen közel különböző ember alkotta létesítményekhez. A két fajnál mért távolsáértékek közt a legközelebbi település ( $p = 0,588$ ), épület ( $p = 0,568$ ) és út ( $p = 0,872$ ) esetében sem tapasztaltunk szignifikáns különbséget. A legnagyobb értékek a koboldmoha-lokalitások és a települések közt voltak megfigyelhetőek, ám ezek is csak ritkán haladták meg a néhány km-t. Az épületek esetében ezekkel legfeljebb egyenlő, ám többnyire kisebb távolságok voltak jellemzőek, mivel gyakran jelen voltak a lokalitások környékén a településeknél közelebb

lévő, erdőkben szétszórt erdész-, vadász- és turistaházak, kilátók, (volt) bányaépületek, stb. Legkisebbnek az utaktól való távolság bizonyult: általában a lokalitásoknak néhány 100 m-es körzetén belül megtalálható volt valamilyen nagyobb út (**14. ábra**). Fontos azonban kiemelni, hogy viszonylag széles, akár személyautóval is járható, ám térképen nem jelölt utak gyakran a jelölteknel még közelebb helyezkedtek el a *Buxbaumia*-populációkhoz, így ha ezeket is bevontuk volna elemzéseinkbe, még kisebb távolságértékeket kaptunk volna.



**14. ábra.** A *Buxbaumia*-lokalitások távolsága a legközelebbi településtől (*B. aphylla*: átlag: 1441 m, medián: 1103 m; *B. viridis*: átlag: 1392 m, medián: 1183 m) (A), épülettől (*B. aphylla*: átlag: 918 m, medián: 645 m; *B. viridis*: átlag: 896 m, medián: 714 m) (B) és úttól (*B. aphylla*: átlag: 329 m, medián: 232 m; *B. viridis*: átlag: 319 m, medián: 235 m) (C).

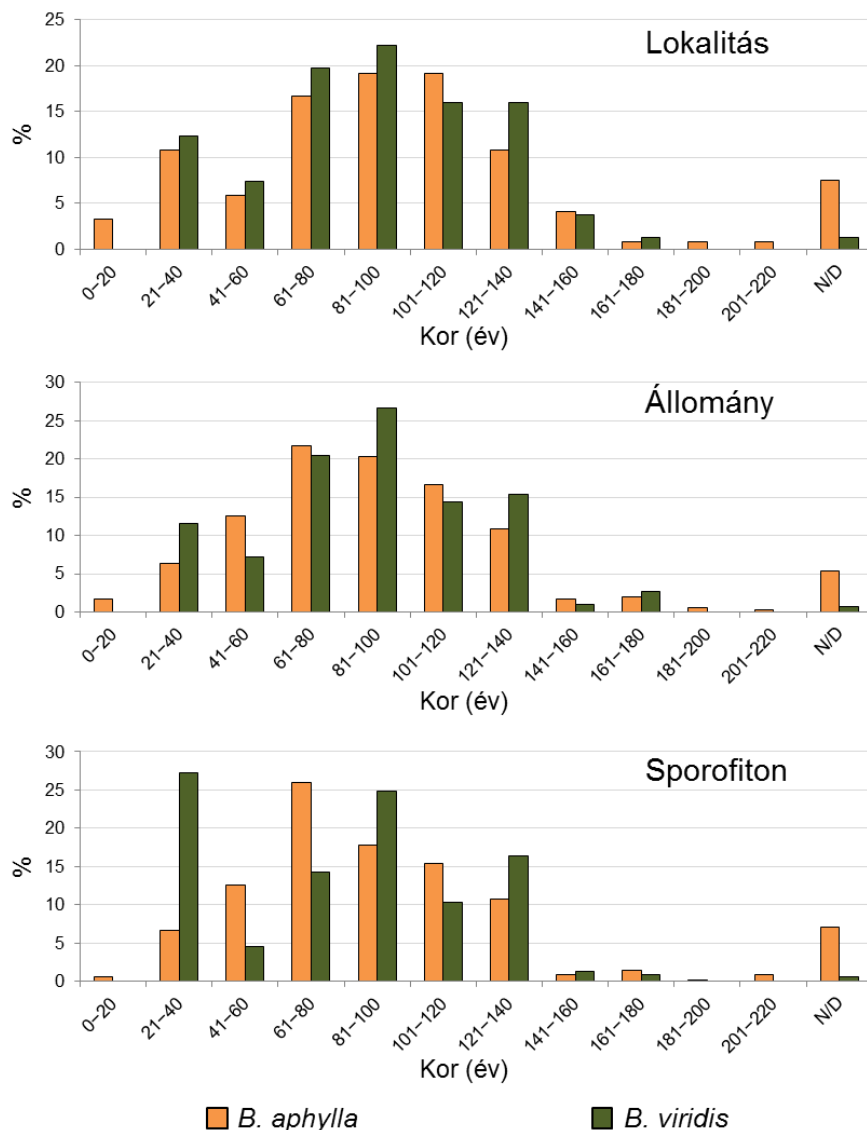
### 5.3.2. Dokumentált beavatkozás: erdők kora, erdőművelés

A levéltelen és a zöld koboldmohás erdőrészek kora egyaránt igen széles skálán mozgott (**10. melléklet**); a két faj lokalitásainak értékei szignifikánsan hasonlóan bizonyultak ( $p = 0,987$ ). Az erdők korának átlaga mindkét faj esetében 89 év volt, a mediánjuk szintén közel esett egymáshoz (*B. aphylla*: 90 év; *B. viridis*: 88 év).

Az erdők korosztályokba történő besorolásán alapuló, a két faj lokalitás-, állomány- és sporofitonszám szerinti összevetése csak a lokalitások esetében mutatott hasonlóságot ( $p = 0,822$ ), míg az állományok és a sporofitonok terén a levéltelen és a zöld koboldmoha korcsoportonkénti eloszlása különbözött (állomány:  $p = 0,009$ ; sporofiton:  $p = 6,664 \times 10^{-150}$ ).



A *B. aphylla* legtöbb lokalitása a 81–100 éves korcsoporthoz köthető, az állomány- és sporofitonszámokat figyelembe véve azonban a kissé fiatalabb (61–80 éves) erdők aránya volt kiemelkedő. A levéltelen koboldmohás erdőrészeknek csupán 19%-a tartozott a 120 évnél idősebb korosztályokba, 15%-a a legfeljebb 40 éves erdők közé. A legöregebb erdő 213 éves volt, a legfiatalabb csupán 16. A *B. viridis* lokalitásainak és állományainak döntő többségét szintén a 81–100 éves erdőkben találtuk, a sporofitonok viszont igen változatos értékeket mutattak: legtöbbjük a 21–40 éves erdőkben figyeltük meg, ám magas volt a 81–100 éves erdőkben előforduló tokok száma is. Az erdők 21%-a volt idősebb 120 évnél, 13%-a volt fiatalabb 40-nél. A legmagasabb korú erdő 172, a legfiatalabb 23 éves volt (**15. ábra**).



**15. ábra.** A *Buxbaumia aphylla* és *B. viridis* lokalitásainak, állományainak és sporofitonjainak százalékos aránya különböző korú erdőrészekben (N/D: nincs adat).

Az erdőkezeléssel kapcsolatos eredményeink egyértelműen mutatják, hogy a koboldmohás erdők többségét aktívan használják. Az erdészeti beavatkozások számos válfaját alkalmazták, olykor olyan drasztikus használati típusokat is, mint a végvágás vagy a tarvágás. Az erdőrészeknek sem az utolsó zavarási időszaka ( $p = 0,957$ ), sem a típusa ( $p = 0,701$ ) terén nem mutatkozott jelentős különbség a két faj lokalitásai közt.

A *B. aphylla* esetében az adattal rendelkező erdőrészek 24%-ában történt erdészeti tevékenység a legutóbbi időszakban (2016–2020). 14 erdőrészletben még 2001 előtt végezték az utolsó beavatkozást, ám e régebben zavart erdőkben sem bizonyult arányaiban magasabbnak a levéltelen koboldmoha állomány- és sporofitonszáma, mint a nemrég kezelt erdőkben. A *B. viridis* adattal rendelkező erdőrészeinek 20%-a esett át valamilyen beavatkozáson a legutóbbi periódusban (2016–2020). 11 erdőrészlet esetében nem volt feljegyzett erdészeti munka 2000 után, azonban ezekben sem figyeltük meg a zöld koboldmoha többi időszakhoz viszonyított magasabb állomány- és sporofitonszámát.

Mindkét faj legtöbb előfordulási adata azokból az erdőkből származik, amelyekben a legutóbbi dokumentált erdészeti tevékenység a 2001–2005-ös, 2011–2015-ös és a 2016–2020-as időszakban történt. A leggyakoribb kezelési mód az egészségügyi fakitermelés, a felújító vágás bontó vágása és a növedékfokozó gyérités volt (**11. táblázat, 12. táblázat**).

Az erdők kora és az utolsó használat típusa a levéltelen ( $p = 4,260 \times 10^{-5}$ ) és a zöld koboldmoha ( $p = 0,002$ ) esetében sem volt független egymástól. A gyakoribb (frekvencia  $\geq 10\%$ ) használati típusok esetében a következők figyelhetők meg: a tisztítás a fiatal (legfeljebb 60 éves), az egészségügyi fakitermelés a 40–80 éves, a törzskiválasztó gyérités a 20–100 éves, a növedékfokozó gyérités (bár szinte minden korosztályban végezték) a 60–100 éves, a szálalóvágás a legalább 80 éves, míg a bontóvágás a valamivel idősebb (100–140 éves) erdőkben volt a legjellemzőbb.

**11. táblázat.** A *Buxbaumia aphylla* lokalitásainak (A), állományainak (B) és sporofitonjainak (C) száma az erdőrészek utolsó használatának ideje és típusa szerint rendezve (N/D: nincs adat).

<b>A</b>	<b>1981–1985</b>	<b>1986–1990</b>	<b>1991–1995</b>	<b>1996–2000</b>	<b>2001–2005</b>	<b>2006–2010</b>	<b>2011–2015</b>	<b>2016–2020</b>	<b>N/D</b>
Tarvágás	1	–	–	–	1	–	1	–	–
Tisztítás	–	–	–	–	–	3	3	2	–
Felújító vágás végvágása	–	–	–	–	–	–	2	2	–
Növedékfokozó gyérités	–	–	–	–	2	1	4	2	–
Felújító vágás bontó vágása	–	–	–	–	1	2	3	4	–
Egészségügyi fakitermelés	–	–	2	1	5	4	4	7	–
Szálalóvágás	–	–	–	–	–	–	2	3	1
Törzskiválasztó gyérités	1	–	1	–	2	–	3	–	–
N/D	2	1	3	2	6	–	–	–	36
<b>Összesen</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>6</b>	<b>3</b>	<b>17</b>	<b>10</b>	<b>22</b>	<b>20</b>	<b>37</b>

<b>B</b>	<b>1981–1985</b>	<b>1986–1990</b>	<b>1991–1995</b>	<b>1996–2000</b>	<b>2001–2005</b>	<b>2006–2010</b>	<b>2011–2015</b>	<b>2016–2020</b>	<b>N/D</b>
Tarvágás	3	–	–	–	3	–	3	–	–
Tisztítás	–	–	–	–	–	6	4	2	–
Felújító vágás végvágása	–	–	–	–	–	–	5	5	–
Növedékfokozó gyérités	–	–	–	–	8	1	14	14	–
Felújító vágás bontó vágása	–	–	–	–	2	5	3	18	–
Egészségügyi fakitermelés	–	–	2	9	12	19	7	14	–
Szálalóvágás	–	–	–	–	–	–	8	5	4
Törzskiválasztó gyérités	7	–	1	–	5	–	6	–	–
N/D	9	3	4	3	46	–	–	–	99
<b>Összesen</b>	<b>19</b>	<b>3</b>	<b>7</b>	<b>12</b>	<b>76</b>	<b>31</b>	<b>50</b>	<b>58</b>	<b>103</b>

<b>C</b>	<b>1981–1985</b>	<b>1986–1990</b>	<b>1991–1995</b>	<b>1996–2000</b>	<b>2001–2005</b>	<b>2006–2010</b>	<b>2011–2015</b>	<b>2016–2020</b>	<b>N/D</b>
Tarvágás	4	–	–	–	16	–	46	–	–
Tisztítás	–	–	–	–	–	36	44	30	–
Felújító vágás végvágása	–	–	–	–	–	–	104	55	–
Növedékfokozó gyérités	–	–	–	–	187	1	124	173	–
Felújító vágás bontó vágása	–	–	–	–	12	130	19	90	–
Egészségügyi fakitermelés	–	–	17	35	243	119	27	189	–
Szálalóvágás	–	–	–	–	–	–	53	118	23
Törzskiválasztó gyérités	94	–	14	–	48	–	349	–	–
N/D	38	21	10	15	527	–	–	–	1042
<b>Összesen</b>	<b>136</b>	<b>21</b>	<b>41</b>	<b>50</b>	<b>1033</b>	<b>286</b>	<b>766</b>	<b>655</b>	<b>1065</b>

**12. táblázat.** A *Buxbaumia viridis* lokalitásainak (A), állományainak (B) és sporofitonjainak (C) száma az erdőrészek utolsó használatának ideje és típusa szerint rendezve (N/D: nincs adat).

<b>A</b>	<b>1981–1985</b>	<b>1986–1990</b>	<b>1991–1995</b>	<b>1996–2000</b>	<b>2001–2005</b>	<b>2006–2010</b>	<b>2011–2015</b>	<b>2016–2020</b>	<b>N/D</b>
Tarvágás	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Tisztítás	–	–	–	–	–	1	3	1	–
Felújító vágás végvágása	–	–	–	–	–	–	–	1	–
Növedékfokozó gyérités	–	–	1	–	1	3	2	3	–
Felújító vágás bontó vágása	–	–	–	–	2	3	1	2	–
Egészségügyi fakitermelés	–	–	–	1	3	3	2	2	–
Szálalóvágás	–	–	–	–	–	–	2	2	1
Törzskiválasztó gyérités	1	–	–	–	2	–	3	1	–
Egyéb termelés	–	–	–	–	–	–	1	–	–
N/D	1	1	1	4	4	–	–	–	21
<b>Összesen</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>12</b>	<b>10</b>	<b>14</b>	<b>12</b>	<b>22</b>

<b>B</b>	<b>1981–1985</b>	<b>1986–1990</b>	<b>1991–1995</b>	<b>1996–2000</b>	<b>2001–2005</b>	<b>2006–2010</b>	<b>2011–2015</b>	<b>2016–2020</b>	<b>N/D</b>
Tarvágás	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Tisztítás	–	–	–	–	–	1	4	1	–
Felújító vágás végvágása	–	–	–	–	–	–	–	2	–
Növedékfokozó gyérités	–	–	1	–	3	7	2	6	–
Felújító vágás bontó vágása	–	–	–	–	8	6	5	13	–
Egészségügyi fakitermelés	–	–	–	8	23	9	15	2	–
Szálalóvágás	–	–	–	–	–	–	7	12	2
Törzskiválasztó gyérités	25	–	–	–	12	–	24	2	–
Egyéb termelés	–	–	–	–	–	–	1	–	–
N/D	3	3	3	10	8	–	–	–	64
<b>Összesen</b>	<b>29</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>18</b>	<b>54</b>	<b>23</b>	<b>58</b>	<b>38</b>	<b>66</b>

<b>C</b>	<b>1981–1985</b>	<b>1986–1990</b>	<b>1991–1995</b>	<b>1996–2000</b>	<b>2001–2005</b>	<b>2006–2010</b>	<b>2011–2015</b>	<b>2016–2020</b>	<b>N/D</b>
Tarvágás	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Tisztítás	–	–	–	–	–	9	15	6	–
Felújító vágás végvágása	–	–	–	–	–	–	–	20	–
Növedékfokozó gyérités	–	–	14	–	12	26	4	95	–
Felújító vágás bontó vágása	–	–	–	–	41	23	25	173	–
Egészségügyi fakitermelés	–	–	–	11	109	102	53	13	–
Szálalóvágás	–	–	–	–	–	–	37	60	5
Törzskiválasztó gyérités	192	–	–	–	55	–	548	10	–
Egyéb termelés	–	–	–	–	–	–	12	–	–
N/D	12	9	14	55	66	–	–	–	337
<b>Összesen</b>	<b>205</b>	<b>9</b>	<b>28</b>	<b>66</b>	<b>283</b>	<b>160</b>	<b>694</b>	<b>377</b>	<b>342</b>

## 5.4. Fejlődési stádiumok

### 5.4.1. Morfológia

A levéltelen koboldmoha sporofitonjának 13 fejlődési stádiumát különböztettük meg, míg a zöld koboldmoha esetében 12 stádiumot különítettünk el. Általánosságban elmondható, hogy a kezdetben zöldes, puha és hajlékony sporofiton a növekedése és fejlődése során sötétebb színűvé, barnás árnyalatúvá és keményebbé válik, az alapi részen található női gametofiton maradványa pedig fokozatosan zsugorodik, elhal. Mindkét faj tokja eleinte radiális szimmetriával rendelkezik, ám ahogy a kapszulák nőnek, (faji identitástól függő időpontban, stádiumban és mértékben) megdőlnek és egyre erősebb kétoldali szimmetriát mutatnak. A *B. aphylla* a 9. stádiumban (fényes urna, világoszöld felső és barnászörös alsó résszel), míg a *B. viridis* a 8. stádiumban (élénkzöld, fényes urna, sárga/narancssárga csúcsi és nyaki résszel) a leglátványosabb; ezek után a sporofitonok tompa, fénytelen barnás árnyalatúvá válnak. Ritkán előfordul, hogy a levéltelen koboldmoha érett tokjain repedések képződnek és a kapszula fala felhasad, így e repedéseken át még akkor is kihullhatnak a spórák, ha a tokfedő esetleg nem válik le. A zöld koboldmoha tokján csak az epidermisz felső rétege repedezik meg és göngyölődik vissza, amit olykor „indúziумként” említenek, ám ez sem figyelhető meg minden kapszulán. Ez utóbbi esetben a tok felülete ráncos és/vagy horpadt lesz, de nem feslik fel.

A faji fenológiai jellemzőket az alábbiakban részletezem:

#### *B. aphylla* (16. ábra, 11. melléklet):

1. Csupán a szubsztrát felső rétegébe süppedt, sötétbarna, szőrös gametofitonból kibúvó, sötétzöld-barnásfekete süveggel takart sporofitoncsúcs látható.

2. Az áttetsző világoszöld nyél elkezdi megnyúlni; a süveggel teljesen befedett kapszulakezdemény kiemelkedik.

3. Az olykor kissé piruló aljú nyél tovább nyúlik, eléri csaknem teljes hosszát; a süveg még mindig teljesen befedti a tokkezdeményt.

4. A nyél letről felfelé határozottan pirulni kezd, eléri teljes hosszát; a tokkezdemény süveg alatti, nyaki része szimmetrikusan duzzadni kezd, fehéreszölddé válik; a süveg elfedi a tok többi részét, de elkezdi felfelé lecsúszni, miközben fel is hasadhat (így a fejlődő tok egy keskeny sávban kilátszódnak).

5. A nyél pirossága a teljes hossz alsó harmadáig-feléig kúszik; a sárgásfehér nyaki duzzanat fölötti részen a fejlődő, füzöld urna is duzzadni kezd, feltünővé válik (a két duzzanat között befűződés látszik); a süveg vagy megvan, vagy már lehullott.

6. A nyél szinte teljesen piros; a sugaras szimmetriájú tok tovább duzzad, az alsó és a felső duzzanat összeolvad (a befűződés eltűnik); a süveg vagy megvan, vagy már lehullott.

7. A nyél teljes hosszában vörösesbarna; a tok világoszöld, fényesen csillogó, egy oldalra kidudorodik, így gyenge kétoldali szimmetria jellemzi; a nyaki duzzanat enyhén sárgás-vörhenyessé válik, alsó részén egy sávban fehéres marad; a formálódó tokfedő fehéreszöld; a süveg általában már lehullott.

8. A tok szinte teljesen kifejlett méretű, megdől, kétoldali szimmetriája erősödik, oldalán perem formálódik; a nyak rózsaszín, az alsó részén fehéres sávval; a formálódó tokfedő is sötétedni (pirulni-barnulni) kezd. Áttelelő stádium.

9. A tok eléri maximális méretét, kétoldali szimmetriája tovább erősödik, fényesen csillogó alsó része barnászörösre színeződik (néha csak a perem ilyen); a nyak vöröses (az alján még világos sáv észlelhető); a formálódó tokfedő vörösesbarna. Áttelelő stádium.

10. A tok fényesen csillogó, felső része is be barnul (gesztenyebarna); a teljes nyak sötét (az alján lévő világos sáv szinte észlelhetetlen); a formálódó tokfedő vörösesbarna.

11. A tok erősen megdől (kb. vízszintes), csillogását elveszti; a sötét tövű, fejlett tokfedő szinte merőlegesen mered felfelé.

12. A tokfedő lehullik, a világossárga vagy fehéres perisztómium fogak láthatóvá válnak; a kapszula felhasad(hat). Érett stádium, a sárgászöld spórák kiszóródnak.

13. A tok perem feletti része behorpad, majd az egész tok eltűnik (a nyaki rész megmaradhat); az elhalt maradványok sötétek, vöröses- vagy szürkésbarnák.

#### ***B. viridis* (17. ábra, 12. melléklet):**

1. Csupán a szubsztrát felső rétegébe süppedt, sötétbarna, szőrös gametofitonból kibúvó, világos, szürkés- vagy sárgászöld süveggel takart sporofitoncsúcs látható.

2. Az áttetsző fehéreszöld nyél elkezd megnyúlni; a süveggel teljesen befedett kapszulakezdemény kiemelkedik.

3. A nyél tovább nyúlik, eléri csaknem teljes hosszát; a süveg még mindig teljesen befedi a tokkezdeményt.

4. A nyél eléri teljes hosszát; a tokkezdemény süveg alatti, nyaki része szimmetrikusan duzzadni kezd, fehéreszölddé válik; a süveg elfedi a tok többi részét, de elkezd felfelé lecsúszni, fel is hasadhat (így a fejlődő tok egy keskeny sávban kilátszódhat).

**5.** A nyél alja barnássá válik; a fehéres nyaki duzzanat fölötti részen a fejlődő, élénkzöld urna is duzzadni kezd, jól láthatóvá válik; a süveg vagy megvan, vagy már lehullott.

**6.** A nyél barnasága a teljes hossz alsó harmadáig-feléig kúszik; a sugaras szimmetriájú tok tovább duzzad, az urna legalább olyan széles, mint a nyak; a süveg vagy megvan, vagy már lehullott.

**7.** A nyél szinte teljesen barnás színű; a tok szinte teljesen kifejlett méretű, enyhén megdől, gyenge kétoldali szimmetria jellemzi, élénkzöld, fényesen csillogó; a nyak és a formálódó tokfedő fehéres-, vagy halvány sárgászöld; a süveg általában már lehullott. Áttelelő stádium.

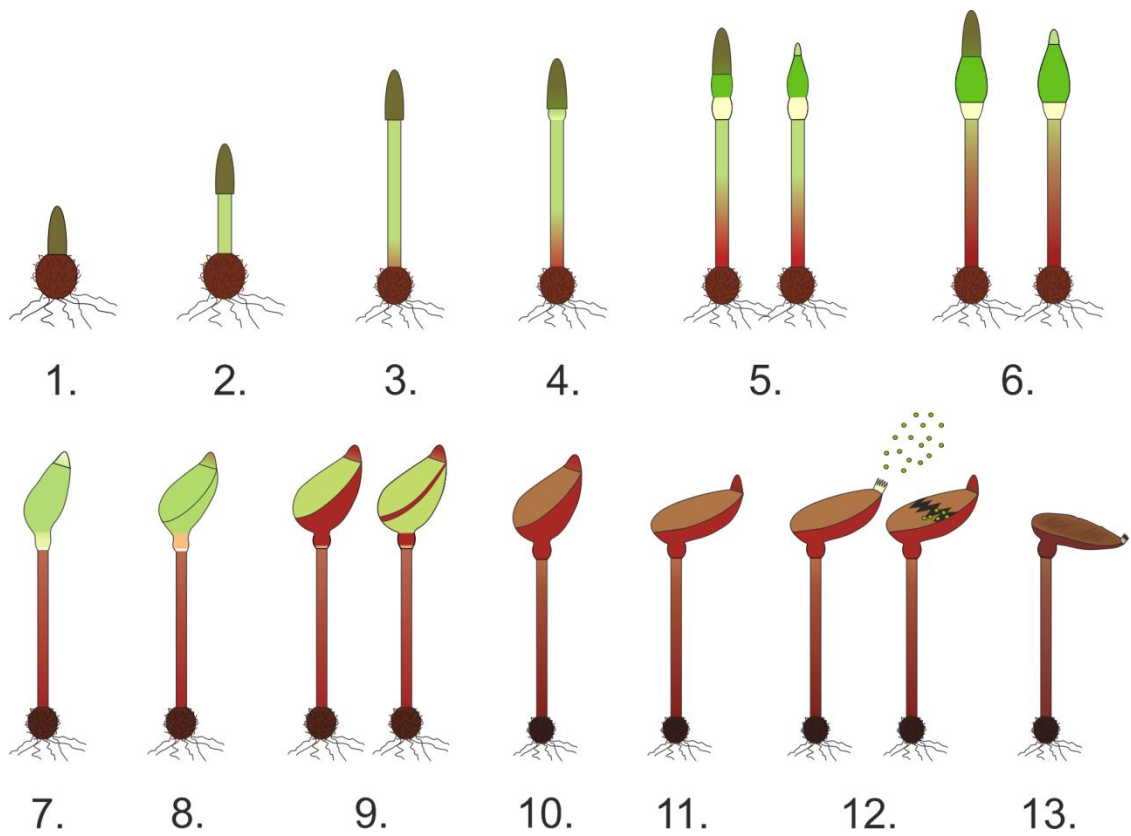
**8.** A nyél teljes hosszában vörösbarna; a tok eléri maximális méretét, élénkzöld, fényesen csillogó; a nyak zöldessárga; a formálódó tokfedő sárgás-narancs (ritkán vöröses). Áttelelő stádium.

**9.** A tok fényes aranyzöld vagy barnászöld; a nyak és a formálódó tokfedő sárgás vagy narancssárga (a csúcsi rész ritkán vöröses).

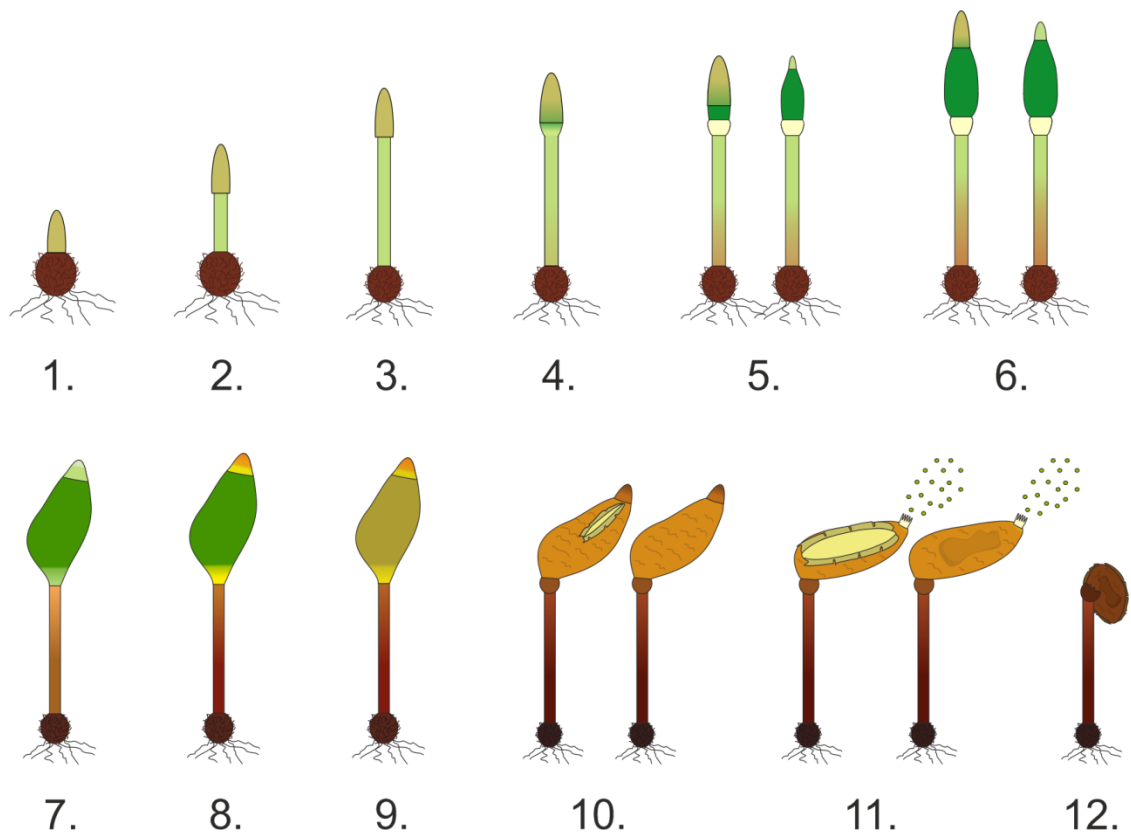
**10.** A tok megdől, kétoldali szimmetriája erősödik, matt, sárgásbarna vagy narancs-barna; a nyak és a fejlett tokfedő sötétbarna; az epidermisz felső rétege a tokon felhasadozik és elkezd pergamen-szerűen lehámlani (néha nem feslik fel).

**11.** A tok zöldessárga vagy barna, továbbdől; a tokfedő lehullik, a világossárga vagy fehéres perisztómium fogak láthatóvá válnak; az epidermisz felső rétege a tokon felhasadozik és pergamen-szerűen lehámlik, „indúrium” alakul ki, a belső epidermisz látható, sárgászöld (néha nem: ekkor az epidermisz ép, de a tok felszíne ráncos és/vagy horpadt). Érett stádium, a sárgászöld spórák kiszóródnak.

**12.** A tok felső része, majd az egész tok eltűnik, az elhalt maradványok sötétek, vöröses- vagy szürkésbarnák.



16. ábra. A *Buxbaumia aphylla* sporofitonjának fejlődési stádiumai.

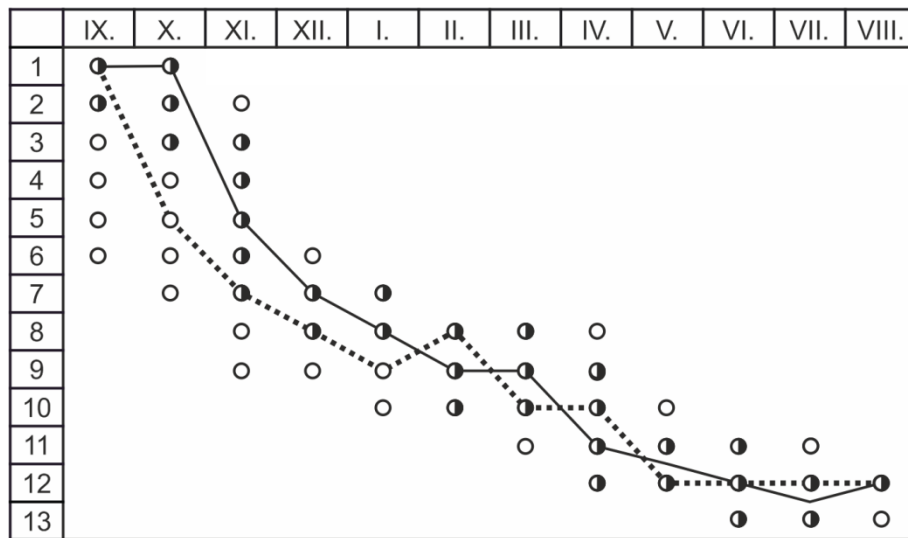


17. ábra: A *Buxbaumia viridis* sporofitonjának fejlődési stádiumai.

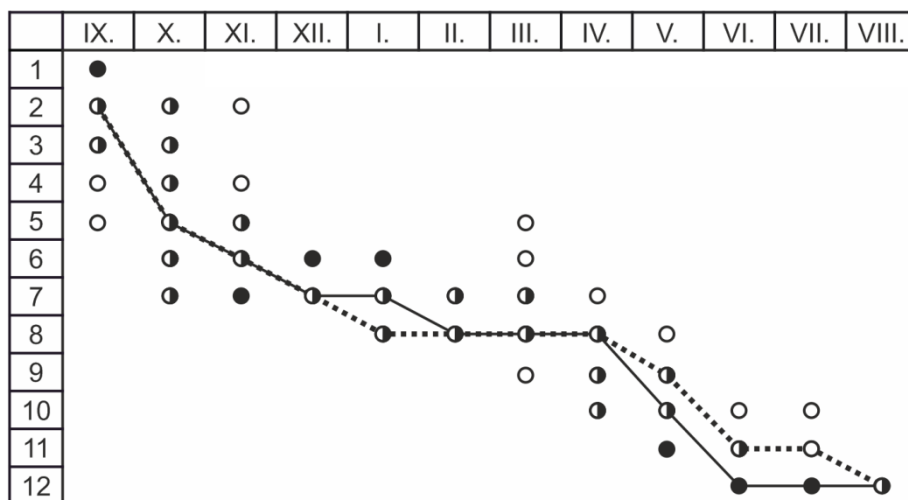


### 5.4.2. Időbeli eloszlás

Habár az intenzív és extenzív felmérésekben a fejlődési stádiumok időbeli eloszlása nem volt teljesen azonos, az alapvető fejlődési tendencia mindkét koboldmohafaj esetében megegyezett (18. ábra, 19. ábra). A két felmérési típus eredményei közti apróbb különbségek akkor sem mérséklődtek/változtak jelentősen, ha elemzéseinkből kihagytuk azokat az extenzíven felmért területeket, amelyek nem rendelkeztek az intenzíven felmért területekhez hasonló adottságokkal (úm. földrajzi térség, kitétség). Az extenzív adathalmazok általában nagyobb szórást mutattak, mint az intenzívek.



18. ábra. A *Buxbaumia aphylla*-sporofitonok fejlődési stádiumainak intenzív és extenzív felméréseken alapuló időbeli eloszlása (sorok: stádiumok; oszlopok: hónapok). A vonalak a havonkénti leggyakoribb stádiumokat kötik össze. Fekete pöttyök, folytonos vonal: intenzív adatok (május és július esetében két-két stádium azonos gyakorisággal szerepelt); fehér pöttyök, szaggatott vonal: extenzív adatok. (Az előző periódusból származó, idős tokok nincsenek feltüntetve.)



19. ábra. A *Buxbaumia viridis*-sporofitonok fejlődési stádiumainak intenzív és extenzív felméréseken alapuló időbeli eloszlása (sorok: stádiumok; oszlopok: hónapok). A vonalak a havonkénti leggyakoribb stádiumokat kötik össze. Fekete pöttyök, folytonos vonal: intenzív adatok; fehér pöttyök, szaggatott vonal: extenzív adatok. (Az előző periódusból származó, idős tokok nincsenek feltüntetve.)

Megfigyeléseink szerint a fiatal sporofitonok ősszel kezdenek növekedni és gyorsan fejlődnek, ám ha a tél (az első komolyabb fagyok) előtt nem érnek el egy bizonyos stádiumot (ez a levéltelen koboldmoha esetében a 8. stádium, míg a zöld koboldmohánál a 7. stádium), általában megfagynak és elpusztulnak. A fentiekől való eltéréseket (pl. fiatalabb stádiumban történő áttelelés, illetve a juvenilis sporofitonok tél végén vagy kora tavasszal való megjelenése) csak igen ritkán figyeltük meg (pl. a mecseki Páprágy-völgyben és a bükki Pázsag-völgyben). A kapszulák növekedése a téli periódusban erősen lelassul (több hónap alatt legfeljebb egy stádiumot ugrik) vagy stagnál. Fejlődésük tavasz elején, a hőmérséklet melegebbre fordulásával gyorsul fel újra; a tokok késő tavaszra vagy kora nyárra érnek be, ekkor szórják ki spóráikat. Az érett és elhalt sporofitonok akár egy évvel később is megtalálhatók, attól függően, hogy milyen gyors/lassú az egyes tokok lebomlása (**13. melléklet, 14. melléklet, 15. melléklet**). Emiatt a nyári hónapokban akár az is lehetséges, hogy az előző periódusból megmaradt, öreg kapszulák és a frissen beérték hasonló stádiumokban fordulnak elő (*B. aphylla*: 12-es, 13-as stádium; *B. viridis*: 11-es, 12-es stádium). A „idén” és „tavaly” beérett sporofitonok azonban viszonylag jól megkülönböztethetők, mivel ez utóbbiak általában tompább, sötétebb barnás/szürkés árnyalatúak és nyelük is keményebb, merevebb struktúrájú.

Gemmákat (**20. ábra**) az évek során folyamatosan találtunk; a *B. viridis* esetében ezek jóval gyakoribbak voltak, olykor tömegesen fordultak elő.



**20. ábra.** A *Buxbaumia aphylla* talajon (A) és a *B. viridis* korhadékon (B) és *Leucobryum*-párnán (C) fejlődő gemmái (nyilak).

### 5.5. Sporofitonokat károsító tényezők

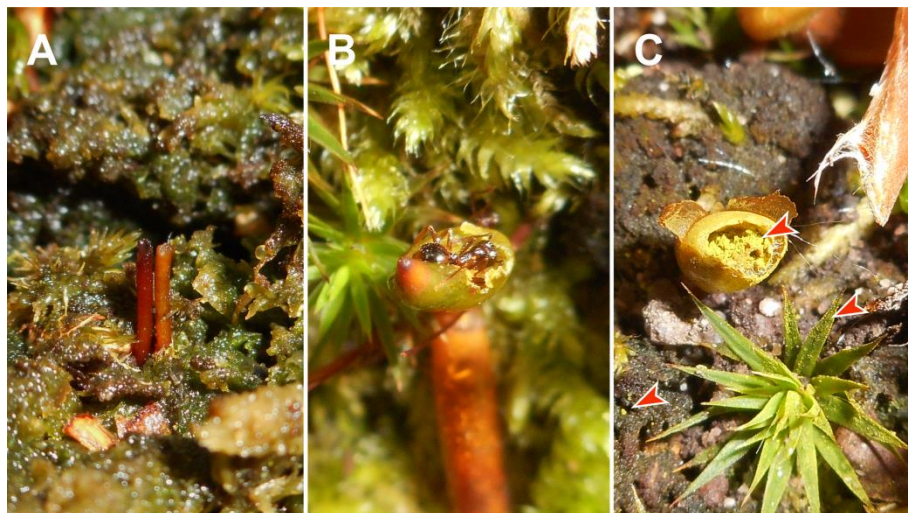
Mindkét koboldmohafaj sporofitonjain hasonló károsodásokat figyeltünk meg, ám az észlelt sérülések okai nem minden esetben voltak egyértelműek. A leggyakrabban detektált, beazonosítható sérüléstípus a kapszulák predációjának volt köszönhető, melyet legalább részben hangyák okoztak (más, tokokat rágó állatokat nem sikerült megfigyelni). A teljes

kapszula elfogyasztása inkább ősszel (juvenilis stádiumokban) volt jellemző, ami nyilvánvalóan a sporofiton pusztulásával járt. Ellenben a közel érett stádiumokban bekövetkezett, részleges rágás nem feltétlenül akadályozta a tokok utóérését és a spórák sikeres szétszórását (**21. ábra**).

A populációkat érő durva mechanikai behatások (pl. vaddisznók turkálása, túrázók és gombászok általi taposás, kutatók monitorozó tevékenysége közbeni véletlen károkozás) olykor a koboldmohák eltaposását vagy letörését okozták. Ezek a károk komolyabban érintették a fiatal stádiumokban lévő, még lágy, így sérülékenyebbek sporofitonokat.

A kedvezőtlen időjárási viszonyok mortalitást növelő hatása szintén nem elhanyagolható: a fiatal kapszulák halálózását mindkét faj esetében növelik a kemény fagyok és a szárazság, ám ez utóbbi a zöld koboldmoha idősebb tokjait is veszélyezteti. Nehéz eldönteni azonban, hogy mikor tekinthető egy tok teljesen kiszáradtnak és halottnak: volt példa arra, hogy egy kapszula több mint egy teljes hónapon át száraz (és látszólag halott) volt, ám egy esőzés után újranedvesedett, tovább fejlődött, beérett és kiszórta spóráit. A kapszulákon olykor penészesedés, gombás fertőzések is megfigyelhetők voltak (ezek 2020 májusában és júniusában erősebben érintették a vizsgált *B. viridis* állományokat) (**22. ábra**).

A sporofitonok látható ok nélküli, 9-10. stádiumokban történő kidőlése (esetleg letörése) megfigyeléseink alapján különösebben nem befolyásolta a tokok túlélését, ugyanis a kapszulák többnyire az aljzaton heverve is folytatták fejlődésüket, sikeresen beértek és felnyíltak (**23. ábra**). Ez a jelenség a *B. aphylla* estében relatíve gyakoribb volt.



**21. ábra.** A *Buxbaumia viridis* fiatal tokjainak teljes predációja (A), egy jól fejlett tokjának hangya általi, részleges predációja (B) és egy érett, rágott tok (C), spórákkal körülszórva (nyilak).



**22. ábra.** Sporofitonokat károsító tényezők. Egy fiatal, élő *Buxbaumia viridis*-sporofiton (6. stádium) december elején (A), és ugyanez a sporofiton január végén megfagyott, elhalt állapotban (B). Egy *B. viridis* tok 9. stádiumban (C), ugyanez a tok 10. stádiumban, kiszáradva (D), 10. stádiumban, újranedvesedve (E) és 11. stádiumban, beérve, felnyílva és részlegesen megrágva (F). Egy penészes *B. aphylla* (G) és *B. viridis* (H) tok.



**23. ábra:** A *Buxbaumia aphylla* (A) és *B. viridis* (B) közel érett stádiumban letört/kidőlt, majd utólag beérett és felnyílt sporofitonja.

## 5.6. Mortalitás

A tokok túlélési aránya erősen ingadozott, mind a helyek, mind az időszakok, mind a fajok tekintetében. A *B. aphylla* sporofitonjainak száma a vizsgált helyszíneken novemberben volt a legmagasabb, ám ezeknek döntő többsége (min. 80%-a) elpusztult, mielőtt beérett volna (**24. ábra**). A *B. viridis* esetében szintén késő ősszel, ill. tél elején tapasztaltuk a maximális sporofitonszámot; a tokoknak átlagosan a fele érte meg a spóraszórást (**13. táblázat**).

**13. táblázat.** A *Buxbaumia aphylla* és *B. viridis* sporofitonjainak túlélési aránya.

	<i>B. aphylla</i>		<i>B. viridis</i>			
	Pécs, Éger-völgy (2017-2018)	Pécs, Süle-völgy (2019-2020)	Abaliget, vasútállomás (2017-2018)	Bakonya, Farkas-tető (2017-2018)	Pécs, Éger-völgy (2017-2018)	Pécs, Éger-völgy (2019-2020)
<b>Maximális sporofitonszám</b>	23	20	97	361	14	49
<b>Érett sporofitonok száma</b>	2	4	69	170	8	13
<b>Túlélési arány</b>	8,7%	20%	71,1%	47,1%	57,1%	26,5%



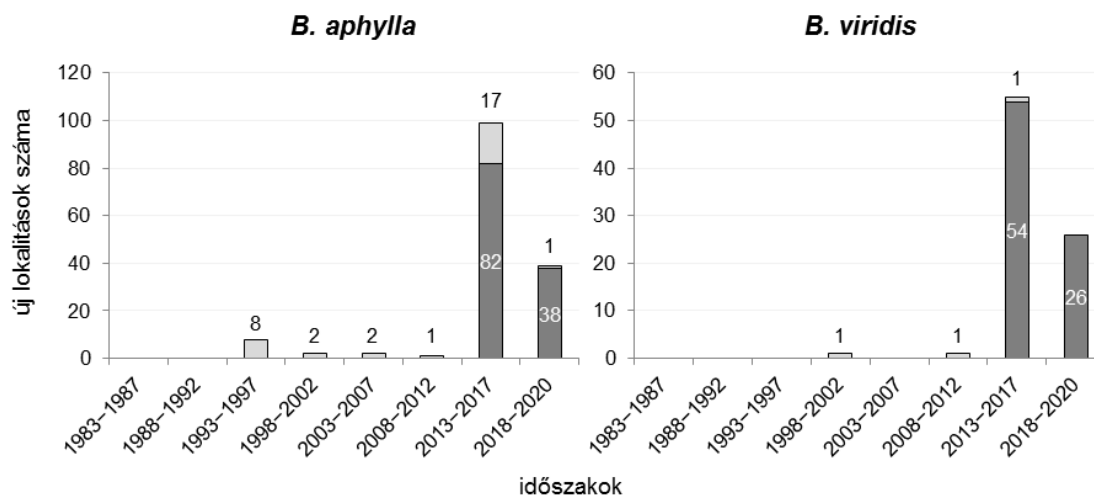
**24. ábra.** A *Buxbaumia aphylla* sporofitonjainak egy teljesen elpusztult állománya.

## 6. Eredmények értékelése

### 6.1. Elterjedés és állomány nagyság

#### 6.1.1. Magyarországi elterjedés a hazai flóratérképezési hálórendszer tükrében

ORBÁN & VAJDA (1983) hazai mohafldrát összegző mívének megjelenése óta mind a levéltelen, mind a zöld koboldmohát hazánk számos újabb kvadrátjában mutattuk/mutatták ki (5. ábra, 6. ábra). Bár az azóta eltelt idő viszonylag hosszú, így magától értetődőnek tűnhetne, hogy ezalatt újabb állományok kerülnek elő, az adatok meglehetősen egyenetlenül gyűltek: az új előfordulások leginkább a XXI. század elejéről (különösen a 2010-es évekből) származnak (25. ábra, 1. melléklet). Ez alapján feltételezhető, hogy az ismert lokalitások gyarapodásának legvalószínűbb oka a hazai mohakutatás újbóli fellendülése (vö. NAGY *et al.* 2019), a folyamatosan zajló mohatérképezés (vö. ERZBERGER 2020) és a jelen dolgozatban bemutatott, szisztematikus koboldmoha-felmérésünk. Apró, nehezen megtalálható fajok lévén legnagyobb eredménnyel a célzott, alapos kutatások kecsegtetnek, így nem meglepő, hogy munkánk néhány éve során jóval több kvadrátban sikerült felfedeznünk *Buxbaumia*-populációkat, mint más kutatóknak összesen (vö. DEME *et al.* 2020). Mindez különösen a zöld koboldmoha előfordulási adatainak növekedése esetében feltűnő, amelynek újszerű, élő- és termőhelycentrikus keresésével (ld. részletesebben: 5.2. fejezet) igen sok új lokalitását mutattuk ki, míg másoknak csupán elvétve sikerült e taxon fellelése.



25. ábra. A *Buxbaumia aphylla* és *B. viridis* aktuális lokalitásszámának alakulása különböző időszakokban. (Sötétszürke: saját adatok; világosszürke: más kutatók adatai.)

A koboldmohák sikeres megtalálásával feltehetően összefüggést mutat a terepi kutatásra fordított idő és alaposság is, aminek ékes példája, hogy legtöbb adatunk a Mecsekből (vagyis az egyetemünk közelében lévő területekről) származik (6. melléklet, 7. melléklet), ráadásul

az itteni sikeres terepnapok száma majdnem kétszerese azon napok számának, amelyeken az ország más részein találtunk koboldmohát. Természetesen ezt (legalább részben) okozhatják a mecseki, országos viszonylatban ideális körülmények is (alapkőzet, domborzat, évi csapadékátlag, évi középhőmérséklet, markáns szubmediterrán klímahatás), ám valószínűleg erősen közrejátszik, hogy itt volt lehetőségünk igazán alapos, intenzív, többször megismételt felmérésekre. Igen valószínű tehát, hogy azon területeken, melyekre kevesebb időt tudtunk szánni, további kutatással további *Buxbaumia*-lokalitásokat találhatnánk.

### **6.1.2. Domborzati viszonyok**

Eredményeink domborzati viszonyok terén is bővítették a koboldmohákkal kapcsolatos ismereteinket. Bár HILL & PRESTON (1998) alapvetően montán elemeknek tekinti az európai koboldmohákat, FRAHM & FREY (1992) és DIERSSEN (2001) csupán a zöld koboldmoha esetében hangsúlyozza ezt. Mindezek ellenére hazánkban a síkvidékektől kezdve a hegységekig egyaránt megtalálható a *B. aphylla* és a *B. viridis* is, ráadásul szignifikáns különbség sem volt megfigyelhető a két faj populációinak eloszlásában magassági preferencia tekintetében (**7. ábra, 5. melléklet**). Az, hogy egy adott lokalitáson belül a levéltelen koboldmoha gyakran a kissé magasabban, míg a zöld koboldmoha inkább a lejjebb lévő területeken fordult elő, valószínűleg a két faj eltérő ökológiai igényeivel magyarázható. A völgyaljtól felfelé menet ugyanis általában szárazabbá válik a mikroklíma, és ennek megfelelően a mészkerülő bükkösöket is a tetők felé már a mészkerülő tölgyesek váltják fel (BORHIDI 2003; BÖLÖNI *et al.* 2011) – e körülményeket pedig a vízigényesebb *B. viridis* kevésbé tolerálja (vö. ELLENBERG *et al.* 1992).

A hegyvidéki állományok aránya viszonylag alacsonynak bizonyult, bár ha figyelembe vesszük, hogy hazánk területének kevesebb, mint 1%-a fekszik 500 m-es tengerszint feletti magasság felett (GÁBRIS *et al.* 2018), észlelhetővé válik a magasabb térszínek előnyben részesítése. A *B. viridis* esetében (ez utóbbinak megfelelően) a külföldi adatok többsége a szubmontán-montán régióra korlátozódik, ám számos tanulmány a faj dombvidékeken való jelenlétéről is beszámol (pl. PLÁŠEK 2004; HOLÁ *et al.* 2014; JASÍK & POTOCKY 2016). A zöld koboldmoha hegyvidéki populációinak korábban tapasztalt túlsúlya (pl. GOIA & SCHUMACKER 2003; PLÁŠEK 2004; DRAGIĆEVIĆ *et al.* 2012) bizonyos esetekben a felmért területek domborzati viszonyaival és a keresési feltételekkel (pl. megcélzott élőhely/szubsztrát) is összefüggésben lehet.

Megfigyeléseink alapján hazánkban a dombvidéki zónában élő koboldmoha-populációk aránya volt kimagasló, ráadásul a horvátországi Papuk hegységben végzett kutatásaink során

is sokszor (a lokalitások több mint 60%-án) a dombsági régióban találtuk meg e fajokat (CSIKY J., DEME J., KOVÁCS D. & PURGER D. *ined.*; ELLIS *et al.* 2017). Mindez arra enged következtetni, hogy a koboldmohák nem feltétlenül ragaszkodnak a nagyobb tengerszint feletti magasságokhoz, amennyiben a preferált (mikro)élőhelyek (ld. részletesebben: 5.2.2.1. fejezet) alacsonyabb térszíneken is megjelennek.

Magyarországon a koboldmoha-állományok elenyésző hányadát találtuk az amúgy hazánk területének legnagyobb részét (több mint 80%-át) kitevő síkvidékeken. Ez azonban nem meglepő, hiszen az alföldi területeken általában kevesebb a csapadék, és emiatt a koboldmohák által kedvelt élőhelyek sem jellemzőek (vö. BORHIDI *et al.* 2012; BIHARI *et al.* 2018; GÁBRIS *et al.* 2018). Ez a megállapítás különösen a vízigényesebb zöld koboldmohára (DIERSSEN 2001) érvényes; a szárazságot jobban toleráló levéltelen koboldmohának nagyobb valószínűséggel kerülhetnek elő populációi alföldi körülmények között is (elsősorban savanyú alapközetben, pl. a Nyírségben).

### **6.1.3. Állománynagyság**

A *B. aphylla* régebbi időkben tapasztalt állomány- és sporofitonszámáról (kevésbé veszélyeztetett, így kevésbé alaposan dokumentált faj lévén) nincs sok információnk, ám tekintve, hogy a fajt ORBÁN & VAJDA (1983) ritkának tartja, illetve, hogy a hazai Vörös Listán a „sebezhető” kategóriába sorolták (PAPP *et al.* 2010), valószínűleg sosem volt jelentős az ismert állományainak száma és a populációmérete. Tapasztalataink alapján viszont a megfelelő élőhelyeken (melyek hazánkban nem gyakoriak, de nem is ritkák) viszonylag gyakorinak bizonyult. Bár BOROS (1953) mindkét koboldmohát „egyeseivel növé” fajként jellemzi, a levéltelen koboldmohát ORBÁN & VAJDA (1983) csoportokban élőként írja le. Vizsgálataink ez utóbbit támasztják alá, hiszen a magányos sporofitonok jóval ritkábbak voltak, mint a több tokot számláló állományok.

A zöld koboldmohát, ahhoz képest, hogy Magyarországon korábban nagyon ritkának tartották (ORBÁN & VAJDA 1983) és aktuálisan csupán 4 állománya és maximum 15 sporofitonja volt ismert (PAPP *et al.* 2014b), meglehetősen nagy mennyiségben találtuk. Kutatásainknak köszönhetően az ismert állományszám több mint 73-szorosára, a sporofitonszám közel 145-szörösére növekedett. Az elmúlt néhány évben a *B. viridis* állománynagyságában tapasztalt növekedést más országokban is megfigyelték, pl. Horvátországban (ALEGRO *et al.* 2014), Csehországban (HOLÁ *et al.* 2014), Olaszországban (SPITALE & MAIR 2015) és Szlovákiában (JASÍK & POTOCKY 2016). Feltételezhető lenne, hogy mindez a zöld koboldmoha gyakoribbá válásának, terjedésének köszönhető, ám



valószínűbb, hogy a faj veszélyeztetettsége és nemzetközi egyezményekben való szereplése (vö. EURÓPA TANÁCS 1979; EURÓPAI KÖZÖSSÉGEK TANÁCSA 1992) miatt bekövetkezett, célzott kutatási aktivitás-fokozódás áll a háttérben. Annak ellenére, hogy e taxont korábban magányosan növény fajnak tartották (BOROS 1953; ORBÁN & VAJDA 1983), eredményeink alapján leggyakrabban kisebb csoportokban fordul elő. Megjegyzésre érdemes azonban, hogy a levéltelen koboldmohához viszonyítva valóban gyakoribbak voltak az egyesével növény tokok, és ritkábbak a nagyobb csoportok. Természetesen az állományon belüli sporofitonok számát mindkét faj esetében változhat a különböző években annak függvényében, hogy az adott évben épp mennyire voltak ideálisak a körülmények a tokok túléléséhez, ill. mennyire voltak kedvezőek a környezeti viszonyok a sporofitonok fejlődésének kezdetén, a megtermékenyítéskor (vö. HANCOCK 1973; WIKLUND 2002).

A koboldmohák jelenleg ismert, magyarországi populációnagyságát és elterjedését figyelembe véve érdemes felülvizsgálni e fajok hazai vörös listás besorolását. Az IUCN által meghatározott kritériumokat használva (IUCN STANDARDS AND PETITIONS COMMITTEE 2019), populációméretük (az ivarérett egyedek, jelen dolgozatban használt fogalmak szerint az állományok száma (vö. BERGAMINI *et al.* 2019)) alapján (D1 kritérium) a *B. aphylla* és a *B. viridis* esetében is a „sebezhető” (VU) besorolás tűnik jelenleg indokoltnak a magyar Vörös Listán. Az elfoglalt terület nagysága (B2 kritérium) szerint mindkét taxon a „veszélyeztetett” (EN) kategóriába eshetne, azonban az ehhez szükséges, további kritériumok (pl. lokálisok alacsony száma, folyamatos csökkenés vagy szélsőséges ingadozás az előfordulás kiterjedésében, az élőhely nagyságában és/vagy minőségében, a lelőhelyek számában...) nem teljesülnek. Amennyiben csökkenés is megfigyelhető lenne a populációméretükben, az ivarérett egyedek száma alapján (C kritérium) szintén a „veszélyeztetett” kategóriába lennének sorolhatók (vö. IUCN STANDARDS AND PETITIONS COMMITTEE 2019) – ezzel szemben az állományok jelentős része rövidebb és hosszabb távon is viszonylag stabilnak bizonyult.

Bár korábban úgy tartották, hogy a két koboldmohafaj együtt nem, vagy csak nagyon ritkán fordul elő, számos olyan állományt találtunk, amelyekben egymás közvetlen közelében helyezkedtek el a sporofitonjaik (vö. BOROS 1968; ORBÁN & VAJDA 1983). Ezt az elkülönülésükkel kapcsolatos állítást feltehetően az eltérőnek vélt élőhely- és szubsztrátpreferenciájukra alapozták. Mivel kutatásaink során kimutattuk, hogy a *Buxbaumia*-fajok élőhelyi preferenciája hazánkban nagy átfedést mutat (ld. részletesen: 5.2. fejezet), nem meglepő jelenség a finom térléptékben megvalósuló közös előfordulásuk sem.

## 6.2. Élőhelyi körülmények

### 6.2.1. Élőhelytípus, szubsztrát

Mindkét koboldmohafaj alapvetően mészkérülő élőhelyeken fordult elő hazánkban, ami egybevág e fajok korábban is ismert, savanyú környezet iránti preferenciájával (vö. ORBÁN 1984; ELLENBERG *et al.* 1992). Az élőhely-típusok viszonylag széles palettáját figyeltük meg, a természetközeli Natura 2000 élőhelyektől kezdve a telepített, olykor ruderalis erdőkig (**10. ábra, 4. táblázat**).

Bár a *B. aphylla* állomány- és sporofitonszámainak tekintetében a mészkérülő tölgyesek rendelkeztek a legmagasabb értékekkel, a mészkérülő bükkösök preferenciája is jellemző volt (lokalitások szintjén ez bizonyult a leggyakoribb élőhelynek). Annak következtében pedig, hogy a *B. viridis* leginkább ez utóbbi élőhelyhez ragaszkodott, a legtöbbször ezekben az erdőkben fordult elő együtt a két koboldmohafaj. Figyelembe véve, hogy a levéltelen koboldmoha a zöld koboldmohához képest nagyobb fényigényű és jobban tűri a szárazságot (ELLENBERG *et al.* 1992) (ahogy arra a besüllyedt gázcserenyílásai is utalnak (vö. ERZBERGER *et al.* 2018)), nem meglepő a megfigyelt preferencia, hiszen a mészkérülő tölgyesek többnyire szárazabbak és nyíltabbak, mint a mészkérülő bükkösök (vö. BÖLÖNI *et al.* 2011).

A *B. aphylla* irodalomból ismert termőhelyi és szubsztrátpreferenciáját nem cáfoltuk, ám több kedvelt élőhelytípus (pl. mészkérülő tölgyesek, száraz fenyérek, csarabosok, lombelegyes fenyvesek) (vö. BOROS 1968; ORBÁN & VAJDA 1983) összes hazai állományát nem fésültük át. Valószínű tehát, hogy az általunk kimutatott számos új előforduláson kívül is léteznek feltáratlan levéltelen koboldmoha populációk (pl. az Őrség-Vendvidéken és az Észak-magyarországi-középhegységben) (vö. BÖLÖNI *et al.* 2011). A faj felbukkanását továbbra is a savanyú, homokos, kavicsos talajú részeken várjuk leginkább (vö. ORBÁN & VAJDA 1983).

A korábbi, általános megfigyelés, miszerint a *B. viridis* alapvetően a bükkösöket, bükkös sziklaerdőket, fenyveseket és szurdokerdőket preferálja (pl. ORBÁN & VAJDA 1983; HILL & PRESTON 1998; DIERSSEN 2001; SCHOFIELD 2007; PAPP *et al.* 2014b), feltehetően azon a tényen alapul, hogy ezeken az élőhelyeken általában biztosított a faj fejlődéséhez szükséges, kellően nedves klíma és szubsztrát (korhadék) (GOIA & SCHUMACKER 2003; HOLÁ *et al.* 2014; KROPIK *et al.* 2021). A kutatásainkban leggyakoribbnak bizonyult mészkérülő bükkösök azonban szintén ideális élőhelyet és kellően nedves körülményeket kínálhatnak, ám nem a mezo- és makroklímának köszönhetően, hanem annál finomabb térléptékben, az itt jellemző mikroklimatikus tényezőknek megfelelően. Ez utóbbi élőhelyen számos kondíció kedvez a

mohák növekedésének (pl. fejletlen lágyszárú szint, az avar lassú bomlása) (THAURONT & STALLEGGER 2008), amelyeknek köszönhetően fejlett mohaszint alakulhat ki. Mivel a vastag mohapárnák és -szőnyegek képesek sokáig tárolni a vizet, javítják a talaj víztartó képességét és megakadályozzák annak átmeneti kiszáradását. Mindezzel befolyásolják (hűvösebbé, párasabbá teszik) az erdő talajközeli mikroklímáját, így pozitív hatást gyakorolnak a környezetükben/köztük élő, vízigényes fajok fejlődésére is (BOROS 1943; VANDERPOORTEN & GOFFINET 2009).

A mészkerülő bükkösökben nemcsak a talajlakó, hanem a korhadéklakó (moha)fajok számára is megfelelőek lehetnének a körülmények, hiszen a kidőlt fák és lehullott ágak ideális aljzatot biztosíthatnának számukra. Ennek ellenére a faanyag szinte soha nem ér el előrehaladott korhadtsági állapotot, mivel ezeket az erdőket többnyire kezelik, és a kidőlt fákat/lehullott, nagyobb méretű fadarabokat egészségügyi és erdőrendezési okokból gyorsan eltávolítják (THAURONT & STALLEGGER 2008). Különösen igaz ez a *B. viridis* számára megfelelőnek ítélt, vastagabb tönkökre és rönkökre (vö. ROTHERO 2008b; PAPP *et al.* 2014b), bár ez önmagában még nem lehetetleníti el a faj megtelepedését, hiszen (főként ideális mezo- és makroklímájú területeken) földön heverő, vékony, korhadó ágakon való előfordulása is ismert (KROPIK *et al.* 2021). Mégis, számos megfigyelés szerint a faanyag eltávolítása határozottan rossz hatással van a korhadéklakó *B. viridis* populációkra (pl. GOIA & SCHUMACKER 2003; HOLÁ *et al.* 2014; KROPIK *et al.* 2021). A faj egyéb korhadó anyagon való fejlődése ritkának tűnik (**7. melléklet**), ám hazánkon kívül sem példátlan: a horvátországi Papuk hegységben például megtaláltuk tözegesedő mohapárnákon (*Sphagnum* spp.) és élő páfrány földfeletti rizómáján, a korhadásnak induló levéllyél maradványokon is (CSIKY J., DEME J., KOVÁCS D. & PURGER D. *ined.*).

A zöld koboldmoha talajon való előfordulásáról az északi félteke számos területén beszámoltak (vö. BOROS 1968; ORBÁN & VAJDA 1983; DIERSSEN 2001; WIKLUND 2002; SMITH 2004; TAYLOR 2010) [15], viszont a források szinte minden esetben a korhadék preferenciát emelik ki. Egyedül az észak-németországi Brandenburgban tapasztalták, hogy e faj – ahogy megfigyeléseink szerint Magyarországon is – elsősorban lomberdők humuszban gazdag talaján nő és csak alkalmilag fordul elő korhadékon (WARNSTORF 1903–1906) (**7. melléklet**). Noha mi is csak egy alkalommal tapasztaltuk, a faj hangyabolyon való előfordulása szintén nem példa nélküli, először Skóciában írták le (TAYLOR 2010).

Az alapján, hogy a *B. viridis* populációit még azokban az erdőkben is többnyire talajon találtuk, ahol (olykor nagyméretű) holtfák is rendelkezésre álltak volna, feltételezhető, hogy nem kizárólag a korhadék hiánya vagy alacsony mennyisége az egyetlen tényező, amely a

zöld koboldmoha talajpreferenciájáért felelős Magyarországon, hanem más (pl. klimatikus) okok is közrejátszanak (DEME *et al.* 2020; KROPIK *et al.* 2021). Hazánk kárpát-medencei elhelyezkedése és szubkontinentális hatást tükröző makroklímája miatt a zonális, nedves, üde bükkösök és tűlevelű erdők (azaz a hegyvidéki erdők öve, amelyet a *B. viridis* tipikus élőhelyének tekintenek) hiányoznak vagy nagyon kis területen vannak jelen Magyarországon (BORHIDI 1961; BÖLÖNI *et al.* 2011; BORHIDI *et al.* 2012; FEKETE *et al.* 2014). Mivel az általunk feltárt termőhelyeken döntően a félszáraz erdőssztyepeknek és zárt tölgyeseknek megfelelő szárazabb klíma uralkodik (BORHIDI 1961), igen valószínű, hogy ezeken a területeken nem a makro-, hanem a mikroklimatikus viszonyok (pl. szubsztrát víztartó képessége) teremti meg a lehetőséget a zöld koboldmoha állományainak fennmaradásához. Így lehetséges, hogy akár szárazabb területeken, alacsonyabb régiókban, első pillantásra nem ideális erdőállományokban is találhat a faj kis foltokban számára megfelelő körülményeket (pl. Barcsi Borókás (6. ábra)).

Svédországi *Buxbaumia*-kutatások során megállapították, hogy az erősen korhadt faanyag a talajnál általában nagyobb víztartó képességgel bír (WIKLUND 2003; WIKLUND & RYDIN 2004), ám a talaj mohaborításának figyelmen kívül hagyása miatt nem alkothattak képet arról, hogy fejlett mohaszint esetében melyik szubsztrát tudja tovább tartani a vizet. Figyelembe véve, hogy a páratartalom a talajtól felfelé csökken (GEIGER 1965), és a kiemelkedő, korhadó rönkök és tönkök tömegükhöz képest viszonylag nagy felületűek, bizonyos esetekben (pl. szárazabb klímán, szelesebb körülmények közt, kevésbé párás erdőkben) gyorsabban kiszáradhatnak, mint a mohával (akár csak részlegesen) borított talaj, amely egy kiterjedt, összefüggő, felszínre simuló és többé-kevésbé vastag, szigetelő leplet, „védőburkot” képez. A *B. viridis* mészkerülő erdők talaján való előfordulása összefügghet ÓDOR & VAN HEES (2004) megfigyelésével, miszerint némelyik specialista epixylnak tartott faj akár indifferensként is viselkedhet párásabb mikroklima esetében – így az alapvetően korhadéklakó zöld koboldmoha is előfordulhat talajon, ha az elég nedves.

A nedvesség mellett azonban a szubsztrát pH-ja és tápanyagtartalma is hatással van a *B. viridis* fejlődésére. A faj spórája alacsony (akár 3-as) pH-n is képes csírázni, amennyiben kellően sok víz áll rendelkezésre, míg szárazabb környezetben magasabb (6-os, 7-es) pH-ra van szüksége ehhez (WIKLUND 2003). Mivel a talaj meglehetősen savanyú az általunk megfigyelt élőhelyek többségén (vö. THAURONT & STALLEGER 2008; BÖLÖNI *et al.* 2011), valószínű, hogy mészkerülő erdeink talajfelszíne csakugyan kedvezően nedves körülményeket nyújt a zöld koboldmoha számára. Ám az sem zárható ki, hogy más tényezők

állnak a háttérben (pl. a lombhullató fák avarja által növelt foszforkoncentráció ellensúlyozhatja a kedvezőtlenül savanyú körülményeket) (WIKLUND 2003).

Az éghajlatfüggő szubsztrátpreferencia saját tapasztalatainkon kívül néhány más, szokványostól eltérő megfigyelést is megmagyarázna: a száraz klímájú brandenburgi területeken [16] talált talajlakó *B. viridis*-populációk túlsúlyát (WARNSTORF 1903–1906), illetve bizonyos észak-amerikai megfigyeléseket (HARPEL 2003). A Kaszkádok nyugati oldalán ugyanis a *B. viridis* a kevésbé korhadt rönkökön jellemző, míg az esőárnyék hatás miatt a nyugatinál jóval szárazabb keleti lejtőkön (SILER *et al.* 2013) a szinte teljesen szétkorhadt, talajba „olvadó” rönköket preferálja (HARPEL 2003). Bár ez utóbbi esetben a szubsztrát még nem a talaj, mégis igazolni látszik a talajszint feletti, vertikális humiditási gradienssel kapcsolatos elméletünket.

Megfigyeléseink alapján megállapítható, hogy a legtöbb magyar kézikönyvben, így a zöld koboldmoha aktuális, hazai szakirodalmában sem a faj tényleges, magyar viszonyokra jellemző élőhely- és szubsztrátpreferenciáját írták le (vö. BOROS 1953; 1968; ORBÁN & VAJDA 1983; PAPP *et al.* 2014b). Ennek következtében a korábbi felmérések során sok esetben nem találták meg a régebben ismert populációkat, illetve az újabb állományok kimutatására is csak ritkán (kutatásaink megkezdése előtt egy esetben) került sor (PAPP *et al.* 2003; PAPP *et al.* 2014b). A célzott keresés a megfelelő szubsztrát- és élőhely-preferencia ismeretében sem mindig jár biztos sikerrel, hiszen a talajon található potenciális mikroélőhely-foltok jóval kevésbé lehatároltak, mint egy korhadó fatörzs esetében. Ennek köszönhetően a talajlakó *B. viridis* állományok felismerése sokkal több tapasztalatot igényel (ld. részletesen: 6.2.2 fejezet); véletlenszerű, célzott kutatást nélkülöző megtalálásukra pedig igen kicsi az esély.

Valószínűnek tartjuk, hogy a legmegfelelőbb potenciális élőhelyek (mészkerülő bükkösök) és szubsztrát foltok (szerves anyagokban gazdag, savanyú talaj) átvizsgálásával a *B. viridis* további populációi fognak előkerülni nemcsak hazánkban, hanem határainkon kívül is, elsősorban a Pannon Biogeográfiai Régió peremén és a Kárpátokban (pl. Horvátország: Papuk hegység; Szlovákia: Cserovai-dombvidék, Selmeci-hegység, Gömör–Szepesi-érhegység, Zempléni-szigethegység, Vihorlát-hegység; Románia: Erdélyi-középhegység) (vö. RONIÉK 2011; FEKETE *et al.* 2014). A Papuk-hegységben végzett kutatásaink során már sikerült megerősíteni a *B. viridis* savanyú talaj iránti preferenciáját, ugyanis számos állományát hasonló termőhelyi körülmények között figyeltük meg, mint hazánkban (CSIKY J., DEME J., KOVÁCS D. & PURGER D. *ined.*).

## 6.2.2. Finom térléptékű, mikorélőhelyi jellemzők

### 6.2.2.1. Abiotikus tényezők (kitettség, borítási értékek, meredekség)

A koboldmohák mikroélőhelyének pontos ismerete komoly segítséget nyújthat e fajok sikeres felkutatásában. Mindkét faj esetében az északias kitettség, a lejtők (vagy rézsűk) jelentős meredeksége ( $\geq 30^\circ$ ) és a mohaszint viszonylag magas (40-50%) borítása volt a legjellemzőbb körülmény.

Mivel a koboldmohák populációinak jelentős része mészkerülő bükkösökben fordult elő, amelyek alapvetően északias kitettségben jellemzők (**12. ábra**) (vö. KEVEY & BORHIDI 2005; KEVEY 2008; BÖLÖNI *et al.* 2011), nem meglepő, hogy az állományok többsége szintén északias oldalakban volt megfigyelhető. A *B. viridis* jobbra ragaszkodott a fent említett élőhelyhez, így e faj más kitettségekben való elhelyezkedését csupán ritkán tapasztaltuk. Ezzel szemben a *B. aphylla* az égtájakhoz kevésbé kötődő mészkerülő tölgyesekben (KEVEY 2008; BÖLÖNI *et al.* 2011) és sokféle más élőhelyen is gyakran előkerült, ráadásul a szárazabb körülményeket is jobban tolerálja (ELLENBERG *et al.* 1992), így az állományok kitettsége jóval szélesebb tartományt ölelt fel.

A fajok számára megfelelő nedvességi viszonyok megteremtésében (főként egy szárazabb élőhelyen) fontos szerepe lehet a mészkerülő erdők talaján jellemző, többé-kevésbé összefüggő mohatakarónak (**5. táblázat**) (vö. BÖLÖNI *et al.* 2011), amely a mohamentes részekhez képest általában üdőbb, párásabb talajközeli mikroklímát biztosít (BOROS 1943). HOLÁ *et al.* (2014) a korhadéklakó *B. viridis* populációk esetében is említi a környező mohafajok védő, árnyékoló, üdőbb körülményeket létrehozó, pozitív hatását a spórák csírázása és a protonéma fejlődése tekintetében. A kellően nedves viszonyok ráadásul nemcsak a vízigényesebb taxonoknak kedveznek, hanem általánosságban segítik a mohák vízhez kötött, ivaros szaporodását (vö. ORBÁN & VAJDA 1983), ami a koboldmohákhoz hasonló kétlaki fajok esetében különös jelentőséggel bírhat (vö. SCHOFIELD 2007; HOLÁ *et al.* 2014). A *Buxbaumia*-k szempontjából azonban az is fontos, hogy a talajon a mohaszőnyegbe ékelt kisebb, időnkénti bolygatás, erózió hatására kialakuló, csupasz foltok is rendelkezésre álljanak, ugyanis leginkább ezekben a foltokban képesek megtelepedni a koboldmohák. Apró, gyengén fejlett gametofiton teleppel rendelkező fajok lévén alacsony kompetíciós képességgel rendelkeznek, így a gyorsabban, erőteljesebben növekedő, nagyobb termetű mohák előbb-utóbb elnyomják, kiszorítják őket (vö. HANCOCK 1973; WIKLUND 2002; HOLÁ *et al.* 2014) (ld. részletesen: 6.2.2.2. fejezet).

Feltehetően ez utóbbival áll összefüggésben a meredek felszínek előnyben részesítése is (**13. ábra**), hiszen ezeken a felületeken, az idő- és térbeli kényszerek miatt minden faj nehezebben tud megtelepedni. A meredek lejtők, útrézsűk talajának kilúgzódása és ezáltal a talaj savanyodása szintén szerepet játszhat e felszínek acidofil fajok általi preferenciájában (vö. ELLENBERG *et al.* 1992). Mindezekon kívül nem elhanyagolandó tény, hogy a lejtőkön az avar többnyire nem tud vastag szőnyeget képezni, hanem lehordódik, így nem akadályozza a fejlett mohaszint kialakulását (a mészkerülő erdők eleve az ún. avarvesztő helyeken fejlődnek) (vö. BÖLÖNI *et al.* 2011).

#### 6.2.2.2. Kísérő fajok

Bár a két koboldmohafaj állományainak mohaszintbeli fajkészlete közt nem észlelhető látványos különbség (**8. melléklet**), a *B. aphylla* (ökológiai toleranciájának megfelelően) mégis gyakrabban társul fénykedvelő, szárazságtűrő fajokkal (pl. *Cephaloziella divaricata*, *Polytrichum piliferum*), mint a *B. viridis*, amely inkább az üdébb környezetet preferáló taxonokkal (pl. *Leucobryum glaucum*, *Lophocolea heterophylla*, *Pseudotaxiphyllum elegans*) együtt található meg (vö. ORBÁN 1984; ELLENBERG *et al.* 1992) (**6. táblázat**, **7. táblázat**).

Mivel a levéltelen koboldmoha esetében a tapasztalt élőhelyi és szubsztrátpreferencia megegyezik a korábban leírtakkal, a kísérő fajok is hasonlóak az irodalomban ismertekhez (vö. BOROS 1968). A zöld koboldmohát azonban a szokványostól eltérő élőhelyen és szubsztráton találtuk, ami visszatükröződik a kísérőfajok listájában is. Csehországban, például leggyakrabban korhadékon, főként *Herzogiella seligerii*, *Lophocolea heterophylla*, *Rhizomnium punctatum* és *Tetraphis pellucida* társaságában található meg (PLÁŠEK & NOVOZÁMSKÁ 2011; HOLÁ *et al.* 2014), míg Skóciában (szintén korhadékon) a *Nowellia curvifolia* és *Riccardia palmata* a *B. viridis* legjobb indikátorfaja (ROTHERO 2008b). E korhadéklakó taxonok (nem meglepő módon) talajlakó populációinkból többnyire hiányoztak. Érdekes kivételt képez a *L. heterophylla*, amely viszonylag gyakori volt a vizsgált mészkerülő erdők talaján. Az, hogy a zöld koboldmohához hasonló szubsztrátváltást tapasztaltunk több más, epixylként ismert moha- és zuzmófaj (pl. *Blepharostoma trichophyllum*, *Coenogonium pineti*, *Lepidozia reptans*, *Lophocolea heterophylla*) (vö. DIERSSEN 2001; UNGETHÜM *et al.* 2011) esetében is, arra utal, hogy mészkerülő bükköseink északias kitétségű, mohával borított, párás mikroklímájú lejtőinek talaja bizonyos korhadéklakó fajok számára ideálisabb szubsztrátot biztosíthat, mint a hazai körülmények közt ritkának számító, kellő nedvességtartalmú és megvilágítású korhadó faanyag (vö. 6.2.1. fejezet).

Az adott körülmények közt jellemző kísérőfajok pontos ismerete alapvető követelménye a *Buxbaumia*-kutatásnak, hiszen a koboldmohák terepi körülmények közt való észlelését nemcsak apró természetük nehezíti meg, hanem az a tulajdonságuk is, hogy nem alkotnak tömör gyepet, párnákat. Így az állományok fellelésében nagy segítségünkre lehetnek a gyakori, koboldmoháknál jóval látványosabb, jellegzetes színű és párnájú/telepű kísérőfajok (pl. *Cladonia* spp., *Dicranella heteromalla*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum*). Ezek együttes előfordulása (kiegészítve az abiotikus jellemzőkkel) különösen jól jelzi a koboldmohák lehetséges jelenlétét (26. ábra).



26. ábra. A *Buxbaumia aphylla* jelenlétét jelző útrézsű egy fekete fenyővel felültetett, nyílt mészkerülő tölgyesben (A) és a *B. viridis* jelenlétre utaló élőhelyfolt egy mészkerülő bükkös szélében.

Fontos azonban, hogy az említett fajok ne alkossanak teljesen összefüggő szőnyeget, hiszen ezzel akadályozhatják a koboldmohák megtelepedését, sőt, idővel ki is szoríthatják őket a nekik megfelelő, csupasz élőhelyfoltokról (kivételt képezhetnek például a *Leucobryum*-fajok párnái, amelyeknek a felszínén is képesek fejlődni a *Buxbaumia*-k (27. ábra)). A fent leírtak miatt azok a taxonok, amelyek rendkívül gyorsan és hatékonyan terjeszkedve foglalják el e csupasz felszíneket és igen sűrű állományokat képeznek, veszélyt jelenthetnek a *Buxbaumia*-populációkra. Ilyen mohafajok lehetnek például a felvételeinkben is detektált *Hypnum cupressiforme*, *Pohlia nutans* subsp. *nutans* (CSIKY ex litt.), *Campylopus introflexus*, *Campylopus flexuosus* és *Dicranum tauricum*.





**27. ábra.** *Leucobryum*-faj párnáján fejlődő zöld koboldmoha.

A *C. introflexus* a legelterjedtebb inváziós mohafaj Európában. E déli féltekén honos lombosmoha kontinensünk számos országában előfordul, néhol komoly természetvédelmi károkat okozva (MIKULÁŠKOVÁ *et al.* 2012; ALEGRO *et al.* 2018). Hazánk területéről először 2007-ben jelezték (BLOCKEEL *et al.* 2007), azóta jelentős mértékben elterjedt és stabil populációkat alkot. Elsősorban a savanyú környezetet (pl. telepített fenyvesek, fenyőelegyes lomberdők, mészkérülő tölgyesek) és az antropogén, bolygatott területeket (pl. felhagyott kőbányák, utak mente, ösvények széle) kedveli (SZÜCS *et al.* 2014). Élőhelyi preferenciája tehát részben átfed a koboldmoháknál (különösen a levéltelen koboldmohánál) tapasztaltakkal, így potenciális veszélyt jelent e fajokra. Mivel vegetatív úton (pl. letöredező hajtáscsúcsok, telepfeldarabolódás által) igen hatékonyan szaporodik, gyorsan képes elfoglalni a számára megfelelő felszíneket (MIKULÁŠKOVÁ *et al.* 2012; SZÜCS *et al.* 2014). A csupasz foltok benövésével ellehetetleníti a koboldmohákhoz hasonló pionír taxonok betelepülését, ráadásul ideális körülmények közt sűrű, szőnyegszerű gyepet alkot, így kiszorítja a megváltozott körülményekhez alkalmazkodni képtelen, kompetícióban kevésbé sikeres fajokat (**28. ábra**). Mohákon és zuzmókon kívül edényes csíranövényekre és rovarok diverzitására gyakorolt negatív hatását is leírták már (KLINCK 2008; SCHIRMEL *et al.* 2010; MIKULÁŠKOVÁ *et al.* 2012). Hazánkban a legkiterjedtebb állományai a Dél-Dunántúlon (Nyugat-Mecsek, Barcsi Borókás) fordulnak elő, mely területeken számos *Buxbaumia*-populáció található. Mivel jelenlegi elterjedése és termőhelyi igényei alapján a faj további terjeszkedésére kell számítanunk (elsősorban szubatlanti és szubmontán jellegű, savanyú talajú területeken, telepített fenyvesek környékén; antropogén környezetben és természetes, őshonos társulásokban egyaránt) (SZÜCS *et al.* 2014), komoly veszélyt jelenthet nemcsak a koboldmohákra, hanem a velük együtt előforduló egyéb ritka taxonokra is (**8. táblázat**). A *C.*

*introflexus* terjedésének és honos (moha)flórára gyakorolt hatásának nyomon követése érdekében az állományok hosszú távú monitorozása lenne ajánlott. Ez lehetővé tenné az esetleges beavatkozások szükségességének megállapítását, bár a faj ellen való védekezésnek jelenleg nincs olyan ismert, hatékony módja, amely az élőhelyet és a honos fajokat nem károsítaná (KLINCK 2008).



**28. ábra.** A *Campylopus introflexus* sűrű szőnyege Kelet-Belső-Somogyban.

A Magyarországon kétes honosságú *C. flexuosus*-t hazánkban csak pár éve fedezték fel, s biztos jelenlétét is csak néhány évtizeddel ezelőttig tudják bizonyítani (vö. ERZBERGER & NÉMETH 2014; CSIKY *et al.* 2015). Más fajokra gyakorolt negatív hatását még nem mutatták ki, ám terjedési stratégiája igen hatékony, a *C. introflexus*-éhoz hasonló (úm. letöredező hajtáscsúcsok, telepfeldarabolódás) és szintén képes meglehetősen tömör, szőnyegszerű állományok kialakítására. Mivel a Mecsekben a mészkerülő tölgyeseken kívül mészkerülő bükkösökben is előfordul (CSIKY *et al.* 2015), élőhelyi preferenciája nemcsak a levéltelen, hanem a zöld koboldmoháéval is erősen átfed (**29. ábra**). Emiatt különösen fontos, hogy a faj potenciális terjedésével, más fajokra gyakorolt hatásával kapcsolatban naprakész információkkal rendelkezünk.



**29. ábra.** Egy *Buxbaumia viridis* állomány a *Campylopus flexuosus* sötétzöld, csupasz felületeket már szinte teljesen befedő, és más mohafajok párnáiba ékelődő telepeivel.

A hazánkban honos, de szintén terjedőben lévő *D. tauricum*-nak a múlt században még meglehetősen kevés előfordulása volt ismert, az elmúlt években azonban széles körben elterjedtté vált (NÉMETH 2009; SZÜCS *et al.* 2013). Mivel elsősorban fák kérgén és korhadó fán él (NÉMETH 2009; SZÜCS *et al.* 2013), talajon fejlődő állományai pedig ritkák (CSIKY *et al.* 2014), a talajlakó *Buxbaumia*-populációkat valószínűleg nem, a korhadéklakókat viszont annál inkább veszélyeztetheti. Sűrű, tömött párnái igen gyorsan és nagy felületeken boríthatják be még a szárazabb korhadó faanyagot is, így társaságát csak néhány faj képes tolerálni (CSIKY & DEME 2015).

Mivel a koboldmohák többnyire mészkerülő erdőkben fordultak elő, nem meglepő, hogy a termőhelyeken a mohák esetében magas diverzitás és borítás, ám az edényes növények terén viszonylagos fajszegénység volt megfigyelhető. Mindkét *Buxbaumia*-faj felvételeiben a hazai mohafldrának (ERZBERGER & PAPP 2020) viszonylag nagy hányadát találtuk meg (*B. aphylla*: 11,1%; *B. viridis*: 12,6%) (6. táblázat, 7. táblázat); ennek és a jelentős mintaszámnak köszönhetően számos adattal tudunk hozzájárulni a jelenleg is zajló, országos mohatérképezéshez (vö. ERZBERGER 2020). Ezzel szemben a magyarországi edényes növények (vö. KIRÁLY 2009) jóval kisebb számban és arányban társultak a koboldmohákhoz (*B. aphylla*: 4%; *B. viridis*: 3,4%) (9. táblázat, 10. táblázat). Ez utóbbinak oka lehet – a vizsgált élőhelyek általános fajszegénységén kívül (vö. BORHIDI 2003; BÖLÖNI *et al.* 2011) – a felmérés során alkalmazott kis kvadrátméret is. Míg a moha-szinuziumok vizsgálatára ez a

próbanégyzet megfelelő méretűnek bizonyult, az edényes növények erdei társulásainak minimál areájánál jóval kisebb volt (LÁJER *et al.* 2008). Éppen ezért a fitocönológiai viszonyok megnyilvánulását, visszatükrözését ettől a kvadrátmérettől nem várhatjuk (vö. **9. melléklet**). Mindenesetre a gyakoribb kísérőfajok a mézskerülő élőhelyeket jól jelzik, így segíthetnek az ideális élőhelytípusok beazonosításában.

### 6.3. Élőhelyek antropogén zavarása

#### 6.3.1. Potenciális zavarás: ember alkotta létesítményektől való távolság

Mindkét *Buxbaumia*-faj lokalitásai hasonló távolságokra helyezkedtek el az emberek által rendszeresen használt létesítményektől (**14. ábra**), bár emberi hatások által (legalább részben) eltérő mértékben zavart területeken élő taxonoknak tartották őket. DIERSSEN (2001) szerint ugyanis a levéltelen koboldmoha a zavarásmentes vagy közepesen zavart helyeket kedveli, míg a zöld koboldmoha kizárólag a zavartalan területeket.

Elemzéseink alapján a lakott területektől legfeljebb 2 km-re lévő *Buxbaumia*-populációk jóval gyakoribbnak bizonyultak, mint az ennél távolabbiak. Mivel a településekhez közel általában erősebb az emberi behatás mértéke, mint távolabb (vö. FORMAN 2014), ráadásul a viszonylag sűrű úthálózat a távolabbi területek megközelítését is könnyen lehetővé teszi, megállapítható, hogy hazánkban egyik koboldmohafaj sem ragaszkodik különösebben az antropogén zavarásoktól mentes környezethez, háborítatlan erdőkhöz.

Bár a helyi lakosok és turisták okozta bolygatások valószínűleg nem gyakorolnak olyan drasztikus hatást az erdőkre, mint például az erdészeti munkák, mégis fontosak és említésre érdemesek lehetnek – különösen egy aprócska moha esetében. A finom léptékű zavarások (pl. túrázás, gombászás, iskolai kirándulások, fagyűjtés, kertészeti/virágkötészeti célú mohagyűjtés) ugyanis mind befolyással vannak az élőhelyek állapotára és az ott jelen lévő fajokra. Mindez pozitívan is hathat a *Buxbaumia*-populációkra azáltal, hogy a mechanikai behatások következtében csupasz, koboldmohák számára megfelelő foltok alakulnak ki (vö. HAJEK 2010; DEME *et al.* 2020), ám ugyanezeknek a bolygatásoknak hátulütői is lehetnek (pl. sporofitonok összetaposása, idegenhonos fajok terjesztése) (vö. SZÜCS *et al.* 2014). Vizsgálatokat e téren nem végeztek, ám figyelembe véve, hogy az egyik legnagyobb *B. viridis* populáció a Mecsek egyik legkedveltebb, Pécs beépített területeitől alig pár száz méterre fekvő kirándulóhelyén (Éger-völgy) található, ráadásul legalább 60 éve ismert (vö. ERZBERGER *et al.* 2018), joggal feltételezhető, hogy a lakosság közelsége hosszú távon nem fejt ki különösebben káros hatást e faj(ok)ra. Az sem zárható ki, hogy segíti a koboldmoha populációk fennmaradását.

### 6.3.2. Dokumentált beavatkozás: erdők kora, erdőművelés

Bár a honos fafajú, hazai erdők koreloszlásának viszonylatában magasnak számít a *Buxbaumia*-kat rejtő öreg erdők aránya (vö. [17]), egyik koboldmohafaj sem ragaszkodott ezekhez a korosztályokhoz és tömegesebben sem fordultak elő bennük a fiatalabb erdőkhöz képest (**15. ábra, 10. melléklet**). Mindez arra utal, hogy a fiatal és középidős erdőállományok is képesek kedvező körülményeket biztosítani a koboldmohák számára.

Míg a levéltelen koboldmoha esetében az irodalmi források általában nem térnek ki az élőhelyül szolgáló erdők korára, a zöld koboldmohát főként öreg erdőket preferáló taxonként említik (pl. DIERSSEN 2001; SABOVLJEVIC *et al.* 2010; PAPP *et al.* 2014b). Ezzel szemben nemcsak hazánkban, hanem más területeken is ismertek viszonylag fiatal állományokban való előfordulásai (PLÁŠEK & NOVOZÁMSKÁ 2011; JASÍK & POTOCKY 2016; GUILLET *et al.* 2021). Korábban valószínűleg azért tartották idős erdőket kedvelő fajnak, mert ezekben általában több a nagyméretű korhadó holtfa, amelyet a kutatók a *B. viridis* esetében (mint termőhelyet) célirányosan kerestek, illetve amelyen gyakrabban találták meg a zöld koboldmohát (vö. ROTHERO 2008b; PAPP *et al.* 2014b). Az öreg erdők vélt preferenciája azzal is összefüggésben lehet, hogy ezek az erdők a fiataloknál gyakrabban élveznek védelmet, így háborítatlanabb környezetet és több kolonizálható szubsztrátot biztosítanak a korhadéklakó fajok számára (vö. FALIŃSKI 1978) [13]. A talajlakó koboldmoha-populációk szempontjából azonban a korhadó faanyag mennyiségére vonatkozó utalások irreleváns magyarázatok lennének. Az, hogy a viszonylag ritka, természetesebb őserdőkre sok kutató nagyobb figyelmet fordít, mint a gyakoribb fiatal, zavartabb gazdasági állományokra, szintén befolyásolhatta a zöld koboldmoha megítélését.

Mivel az erdőkben általában az állományok korának megfelelő kezelési módokat alkalmazzák (vö. KOVÁCSEVICS 2014), nem meglepő, hogy a két *Buxbaumia*-faj előfordulási helyein a leggyakoribb használati típusok hasonlóak (többnyire a legjellemzőbb, középidős korosztálynak megfelelőek) voltak, hiszen a koboldmoha-állományokat rejtő erdők koreloszlása nagyjából megegyezett. Az élőhelyeken történő drasztikus beavatkozások az irodalmi források szerint azonban eltérő módon hatnak a két koboldmohafajra.

A *B. aphylla* esetében erről kevesebb szó esik, ám e témát érintő munkák nem sorolják a durvább behatásokra különösebben érzékeny taxonok közé. Számos helyen leírták, hogy gyakran megtalálható korábban égetett területeken (pl. TAYLOR 1972; HANCOCK & BRASSARD 1974), sőt, bányameddőn is (SMITH 2004) (kutatásaink során mi is találtuk felhagyott bányaterületen (pl. Budai-hegység)). Mindezt valószínűleg az indokolja, hogy e pionír,

kompetíciómentes felszínek kedveznek a faj fejlődésének (TAYLOR 1972; HANCOCK & BRASSARD 1974).

Ezzel szemben a zöld koboldmohát inkább háborítatlan élőhelyekhez ragaszkodó fajnak tartják, amelyre az erdészeti tevékenységek alapvetően negatív hatással vannak. Ez a vélekedés nemcsak hazánkban (PAPP *et al.* 2014b), hanem igen sok más országban is elterjedt volt (pl. CIEŚLIŃSKI *et al.* 1996; DIERSSEN 2001; GOIA & SCHUMACKER 2003; CELLE 2005; SABOVLJEVIC *et al.* 2010; VONČINA *et al.* 2012; STEBEL & ŽARNOWIEC 2014), ráadásul a faj korábban, világszerte megfigyelt hanyatlását is elsősorban az őserdők egyre csökkenő területével hozták összefüggésbe (pl. LAAKA 1992; GOIA & SCHUMACKER 2003; FUDALI *et al.* 2015; SPITALE & MAIR 2015).

Az idős, háborítatlan állományok (vélt) előnyben részesítése a *B. viridis* általánosan megfigyelt szubsztrátpreferenciájával hozható kapcsolatba, hiszen a kezelt erdőkből általában eltávolítják a holtfát, így a korhadéklakó fajoknak nem áll rendelkezésére megfelelő mennyiségű és minőségű, a kutatók által is célirányosan keresett aljzat. Mindemellett az erdészeti tevékenységek következtében kialakult mikroklimatikus változások is negatív hatást fejthetnek ki az állományokra, ugyanis a lombkorona megbontásával kedvezőtlenül nyílttá, szárazzá válhat az élőhely (GOIA & SCHUMACKER 2003).

Számos újabb kutatás azonban a faj kezelt erdőkben való előfordulásáról is beszámol (pl. HAJEK 2010; HOLÁ *et al.* 2014; JASÍK & POTOCKY 2016; GAWRYŚ & SZULC 2017; HORVAT *et al.* 2017; DEME *et al.* 2020; GUILLET *et al.* 2021) (**12. táblázat**), sőt, néhányan azt is felvetik, hogy az óvatos, jól átgondolt erdészeti művelés (mint természetvédelmi beavatkozás) a zöld koboldmoha célzott védelmét is szolgálhatja (HAJEK 2010; GAWRYŚ & SZULC 2017). Amennyiben az erdészetek olyan tevékenységeket végeznének, amelyek nem befolyásolják erősen a mikroklímát, illetve kellő mennyiségű holtfát hagynának maguk után az erdőben, számos korhadéklakó, ritka faj (pl. mohák, rovarok) számára biztosítanának ideális életfeltételeket (HAJEK 2010) [18]. Bár a *B. viridis* kapcsán az erdőállományok gyérítésének főként káros következményeit említik (GOIA & SCHUMACKER 2003), GUILLET *et al.* (2021) a kizárólag gemmákat és sporofitonokat (is) tartalmazó erdőrészletek vizsgálatakor azt tapasztalta, hogy a nyíltabb erdőben nagyobb eséllyel fejlődnek sporofitonok, mint a zártabbakban. Ennek alapján elképzelhető, hogy egy nagyon sűrű erdő lombkoronájának megbontása, néhány fa kidöntése még pozitívan is hathat a faj fejlődésére azáltal, hogy több telep jut el a sporofitonfejlesztés és spóraszórás stádiumába. Fontos azonban megemlíteni, hogy az általuk nyíltabbnak tekintett erdőben is tipikusan csak  $12,8 \pm 4,3\%$ -os volt az

élőhely nyíltsága, ráadásul az adott terület mezo-, makroklímáját is számításba kellene venni egy ilyen jellegű és célú beavatkozás előtt.

Mivel a magyarországi *Buxbaumia*-állományok keresésekor az utunkba kerülő korhadó faanyagot is ellenőriztük, s ennek ellenére az állományok döntő többségét talajon találtuk, hazai erdeinkben a holtfa mennyisége és minősége feltehetően nem befolyásolja komolyan a fajok előfordulását. Az erdészeti beavatkozások ettől függetlenül erősen károsíthatják a (potenciális) élőhelyeket, különösen, ha az erdő szerkezetében és mikroklímájában jelentősebb változást okoznak. Ezek a munkálatok az erdő talajára (és talajlakó fajaira) is sokféle hatást fejtenek ki: az általuk okozott mechanikai zavarások gyakran erősen degradáló jellegűek, ám ezzel együtt fel is lazíthatják a sűrű, kompakt mohaszőnyeget vagy avarréteget, így a gyengébb kompetítor fajok számára is megfelelő élőhelyet biztosíthatnak (HOLÁ *et al.* 2014; ÓDOR 2016). Mindenesetre az erdészeti beavatkozások hatása a *Buxbaumia*-fajok elterjedésére nyitott kérdés marad, amelynek tisztázása további, célzott, erdő-ökológiai kutatásokat igényel.

## **6.4. Fejlődési stádiumok**

### **6.4.1. Morfológia**

A *B. aphylla* esetében a HANCOCK & BRASSARD (1974) által leírt stádiumokat magyarországi megfigyeléseink alapján pontosítottuk, illetve egy újabb stádiumot (13. stádium) is elkülönítettünk, amelybe a már elhalt (vagy elhalóban lévő), idős, érett tokokat soroltuk (**16. ábra, 11. melléklet**). A *B. viridis* terén számos új stádiumot írtunk le CALLAGHAN & TAYLOR (2017) munkájához viszonyítva, amelyek nemcsak jóval több paraméteren, de több adaton is alapulnak (**17. ábra, 12. melléklet**) (vö. DEME & CSIKY 2021). Bár a fajonként elkülönített fejlődési stádiumok száma így sem egyezik teljesen, döntésünket morfológiai jellegzetességek indokolták: a levéltelen koboldmoha fejlődése során a tokon egy perem jelenik meg, valamint az urna felső és alsó része más időpontban színesedik – a zöld koboldmohánál azonban ezek a lépések nem figyelhetők meg. Az azonos jellegek vizsgálatának köszönhetően a két koboldmohafaj sporofitonjainak növekedése mégis jól összehasonlítható, ami lehetővé teszi a terepi körülmények közti biztosabb megkülönböztetésüket, akár még egészen fiatal korukban, ősszel is, amikor radiális szimmetriával rendelkeznek (**14. táblázat**).

Az ERZBERGER *et al.* (2018) által leírt, sztómákra vonatkozó jellemzők szintén elegendők a biztos határozáshoz, viszont ezek vizsgálata a tokok boncolásával jár együtt, így, amellett, hogy a kapszulák pusztulását okozza, terepen egyáltalán nem alkalmazható módszer.

Stádiumoktól függetlenül szintén hasznos (bár tapasztalatot igénylő) megkülönböztető bélyeg a kifejtett tok és a nyél hosszának aránya, amely a *B. viridis* esetében általában nagyobb (> 0,5), hiszen arányaiban nagyobb kapszulával és rövidebb nyéllal rendelkezik, mint a *B. aphylla* (vö. ORBÁN & VAJDA 1983).

**14. táblázat.** A *Buxbaumia aphylla* és *B. viridis* alakantani összehasonlítása a különböző fejlődési stádiumokban megfigyelhető, differenciális bélyegek alapján.

<i>Buxbaumia aphylla</i>		Differenciális bélyeg	<i>Buxbaumia viridis</i>	
1	sötétzöld-barnásfekete süveg	süveg	1	világos, szürkés- vagy sárgászöld süveg
2	sötétzöld-barnásfekete süveg		2	világos, szürkés- vagy sárgászöld süveg
3	sötétzöld-barnásfekete süveg		3	világos, szürkés- vagy sárgászöld süveg
4	sötétzöld-barnásfekete süveg; piruló aljú nyél	süveg; nyél	4	világos, szürkés- vagy sárgászöld süveg; változatlanul fehéreszöld nyél
5	sötétzöld-barnásfekete süveg; nyél alsó harmada/fele piros	süveg (ha van); nyél	5	világos, szürkés- vagy sárgászöld süveg; barnuló aljú nyél
6	sötétzöld-barnásfekete süveg; nyél szinte teljesen piros		6	világos, szürkés- vagy sárgászöld süveg; nyél alsó harmada/fele barnás
7	teljes nyél vörösesbarna; tok gyenge kétoldali szimmetriával; urna világoszöld; nyak enyhén sötétedni kezd, de alsó részén egy sávban fehéres marad; formálódó tokfedő fehéreszöld	nyél; tok: urna, nyak, tokfedő	7	teljes nyél barnás; tok gyenge kétoldali szimmetriával; urna élénkzöld; nyak és a formálódó tokfedő fehéres-, vagy halvány sárgászöld
8	tok kétoldali szimmetriája erősödik, oldalán perem formálódik; nyak rózsaszín, az alsó részén fehéres sávval; formálódó tokfedő pirulni-barnulni kezd			
9	tok kétoldali szimmetriája erős; urna alsó része barnásvörös (néha csak a perem); nyak vöröses (az alján még világos sávval); formálódó tokfedő vörösesbarna	tok: szimmetria, urna, nyak, tokfedő	8	tok gyenge kétoldali szimmetriával; urna élénkzöld; nyak zöldessárga; formálódó tokfedő sárgás-narancs (ritkán vöröses)
10	tok kétoldali szimmetriája erős; urna felső része gesztenyebarna; teljes nyak sötét; formálódó tokfedő vörösesbarna			
11	tok nagyon erősen megdőlt (kb. vízszintes); tokfedő kiáll a tok síkjából; epidermisz nem hasad fel	tok: szimmetria, tokfedő, epidermisz	10	tok erősödő kétoldali szimmetriával; tokfedő nem áll ki a tok síkjából; epidermisz felső rétege felhasadozik és elkezdi lehámlani (néha nem)
12	tok nagyon erősen megdőlt (kb. vízszintes); kapszula fala felhasad(hat); epidermisz nem hasad fel és nem pöndörödik vissza ("indúrium" nincs)			
13	tok (ha még megvan) kb. vízszintes; perem feletti része behorpadt			
			11	tok megdőlt; epidermisz felső rétege felhasadozott és pergamen-szerűen visszapöndörödött („indúrium”); belső epidermisz látható, sárgászöld (néha nem, ekkor az epidermisz ép, de a tok felszíne ráncos és/vagy horpadt)
			12	tok (ha még megvan) megdőlt; "indúrium" maradványa látható (néha nem)



A két faj fiatal sporofitonjainak megkülönböztetése Magyarországon korábban számos problémát szült: a *B. viridis* éretlen tokjait ezelőtt vagy bizonytalan, kétes adatnak tartották (vö. PAPP *et al.* 2003), vagy félrehatározták (vö. ERZBERGER *et al.* 2018). Ennek oka az, hogy az epidermisz érett tokokon való felrepedését és felgöngyölődését („indúzió” jelenlétét) tekintették a legfontosabb határozóbélyegnek, amelynek hiányában más, nem kellően specifikus jellemzőkre támaszkodtak (pl. nyél bibircsossága, élőhely). Megfigyeléseink alapján azonban az érett tokokon sem repedezik fel minden esetben az epidermisz. A *Buxbaumia* nemzetség Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárában (BP) elhelyezett herbáriumi példányainak revíziója már megtörtént (ERZBERGER *et al.* 2018), ám új eredményeink ismeretében érdemes lenne más gyűjtemények felülvizsgálatát is elvégezni.

Kutatásaink során a *B. aphylla* érett tokjainak esetében is tapasztaltunk bizonyos irodalmi forrásoktól való eltéréseket. Bár korábban felvetették, hogy a faj tokfedője alapvetően nem hullik le, a spórái pedig általában a kapszulákon lévő repedéseken át szóródnak ki (GLIME 2017c), ezt a feltételezést nem tudjuk alátámasztani, hiszen eseteink döntő többségében a tokfedő lehullott, a tokok pedig épek maradtak. Elképzelhető, hogy a fenti kijelentés mögött nem állnak megfelelő gondossággal, elegendő mennyiségben összegyűjtött adatok, ám az sem zárható ki, hogy hazánkétól eltérő körülmények (pl. más éghajlati viszonyok) közt kissé máshogy viselkedik a faj. Bár még a kiszáradt, kemény tokok is fel tudnak ázni víz hatására, vízhiányos környezetben talán túl merevek és rugalmatlanok maradnak ahhoz, hogy a szokványos módon ürítsék ki a bennük lévő spórákat.

#### **6.4.2. Időbeli eloszlás**

Az extenzív tanulmányok láthatóan kevésbé precízek az adatgyűjtés szempontjából, mint az intenzív felmérések, köszönhetően annak, hogy alulreprezentálják a kutatók által nem preferált időszakokat (pl. tél), összegzik a nem szokványos eseteket (pl. 6-os stádiumban való áttelelés) és olykor hiányosan tartalmazzák a csupán rövid ideig megfigyelhető stádiumokat (pl. juvenilis stádiumok). Mivel több év tapasztalatait szintetizálják és egy egész régió adataira támaszkodnak, az extenzív felmérésekben a különböző évek/területek eltérő időjárási viszonyai és a termőhelyi különbségek (pl. kitettség) által okozott kisebb, fejlődésbeli eltérések meglehetősen nagy szórást eredményezhetnek az adathalmazban és akár olyan anomáliákat is okozhatnak, mint például a *B. aphylla* esetében (januárban látszólag a 9-es, februárban viszont a 8-as stádium dominál) (**18. ábra**). A stádiumok fényképek alapján történő időbeli eloszlásának becslését az is befolyásolja, hogy a nem fenológiai célú terepi felmérések során alapvetően nem készítünk fotót az összes sporofitronról, hanem

leggyakrabban a tipikus, illetve legdekoratívabb tokokat fényképezzük le. Mindezek ellenére a sporofitonok régióra jellemző fejlődési tendenciája, nagy adatmennyiség és térbeli reprezentativitás esetén az extenzív módszerrel is viszonylag jól becsülhető, bár a precízebb vizsgálatokhoz inkább az intenzív felmérések javasoltak.

A két faj fejlődésének menete és ideje hasonló, apró különbségeket viszont tapasztalhatunk. Ezek közül talán a legszembetűnőbb, hogy a levéltelen koboldmoha sporofitonjai korábban kezdenek érni, mint a zöld koboldmoha tokjai; továbbá a fejlődési stádiumai magasabb havonkénti szórást mutatnak (különösen ősszel észlelhetünk egyszerre sok stádiumot) (**18. ábra, 19. ábra, 13. melléklet, 14. melléklet, 15. melléklet**). Mindezt okozhatja az, hogy a *B. aphylla* sporofitonjai kicsivel korábban kezdenek fejlődni, esetleg a növekedésük gyorsabb, de az sem zárható ki, hogy az értékek magasabb szórása csupán a nagyobb mintaszámnak volt köszönhető. Természetesen más tényezők is állhatnak a háttérben, mint például a levéltelen koboldmoha tágabb élőhelyi preferenciája vagy többféle kitettségben való előfordulása (ld. részletesen: 5.2. fejezet), ám ezek precíz vizsgálatára még nem került sor.

Eredményeink többnyire alátámasztják a kapszulák kifejlődésének és érésének idejére vonatkozó általános megfigyeléseket (pl. HANCOCK 1973; WIKLUND 2002; HAJEK 2010; WOLF 2015; CALLAGHAN & TAYLOR 2017; KROPIK *et al.* 2020), ám a zöld koboldmoha esetében ellentmondanak néhány aktuális irodalmi forrásnak (pl. PLÁŠEK 2004; PAPP *et al.* 2014b).

PLÁŠEK (2004) kárpátokbeli, a szokványossal nem egyező adatait HAJEK (2010) a *B. viridis* síkvidéki és hegyvidéki populációinak fejlődési különbségeivel magyarázza: szerinte a hegyekben a sporofitonok egész évben (változó számban) megtalálhatók a sok csapadék, az állandóan magas páratartalom és a viszonylag alacsony hőmérséklet miatt. Bár ezeket a feltételeket az atlantikus klíma is biztosíthatja, hasonló fejlődési jellegzetességeket nem találtak az óceáni éghajlatú területeken (pl. az Egyesült Királyságban) sem (vö. AMPHLETT 2010; CALLAGHAN & TAYLOR 2017). Elképzelhető tehát, hogy PLÁŠEK (2004) eredményei (legalább részben) a kapszulák különböző évszakokban történő eltérő detektálhatóságán és/vagy a kutatók egyenetlen terepi aktivitásán alapulnak.

Az aktuális hazai irodalomban leírtak szintén nem egyeznek az általunk tapasztaltakkal: PAPP *et al.* (2014b) szerint a *B. viridis* az év nagy részében protonéma formájában fordul elő, és a kapszulák június és november között jelennek meg Magyarországon. Annak ellenére, hogy ez utóbbi részben egybevág PLÁŠEK (2004) tapasztalataival (miszerint a legtöbb kapszula május és október között jelenik meg), nem magyarázható azonos módon, vagyis a

magashegyi klímán élő *B. viridis* populációk síkvidékitől eltérő jellegzetességeivel. Más irodalmi források és saját tapasztalataink alapján is úgy tűnik, hogy a sporofitonok általános fejlődése független a tengerszint feletti magasságtól és az élőhelytől, a finomabb, lokális különbségek feltárásához pedig szisztematikus, hosszú távú, alapos felmérésekre lenne szükség. A fent említett eltérések valószínűleg azzal magyarázhatóak, hogy a kevés rendelkezésre álló adat és az intenzív fenológiai vizsgálatok hiánya miatt korábban nem volt lehetőség a magyarországi viszonyok pontos leírására.

A fenológiai stádiumok időbeli eloszlásának és morfológiai jellemzőinek ismeretében megadható a koboldmohák terepi felkutatásának ideális időpontja, viszont ehhez a fajok fejlődésén túl egyéb tényezőket, a környezeti adottságokat is figyelembe kell vennünk. Ezeknek megfelelően a kora tavasz a legalkalmasabb a felmérésekhez, mivel ekkor mindkét faj tokjai viszonylag könnyen megtalálhatóak (elérték maximális méretüket, látványos színűek, fényesen csillogók), ráadásul ilyenkor még sem a rügyfakadás előtti fáknek, sem a lágyszárúaknak nincs különösebben zavaró, árnyékoló hatása. Más évszakokban a sporofitonok kimutathatóságának jóval kisebb az esélye. Ősszel a juvenilis sporofitonok rendkívül aprók, alig láthatók, ezért amellet, hogy a kutatók igen nehezen találják és számlálják meg őket, akaratlanul még el is taposhatják a nem detektált állományokat. Késő ősszel és télen a lehullott avar és/vagy hó általi takarás okoz nehézségeket. Tavasz végén és nyár elején a kapszulák elvesztik csillogásukat, barnás, matt felszínűvé válnak, a fejlett lombkoronaszint kedvezőtlen fényviszonyokat teremt és a lágyszárúsint fajtái is takarják a tokokat. Egyetlen „előny”, hogy ekkor már az érett sporofitonok végleges számáról gyűjthetünk információkat. Legkisebb esély a koboldmohák megtalálására nyáron van, amikor csak az elszáradt és/vagy bomló, sötét, jellegtelen színű kapszulamaradványokat láthatjuk.

## **6.5. Sporofitonokat károsító tényezők**

A tokokon számos károsodási típust figyeltünk meg, ám ezek hatása nem feltétlenül negatív a populációk túlélése szempontjából.

Érdekes kérdés, hogy a kapszulák predációja segítheti-e a fajok diszperzióját. Bár a koboldmohákat e szempontból egyelőre még nem vizsgálták kellő alaposítással, nem zárható ki a lehetősége annak, hogy spóráik túlélhetik a tápcsatornán való áthaladást, ugyanis ezt számos más mohafaj esetében már sikerült igazolni (BOCH *et al.* 2015). Természetesen az éretlen, fiatal tokokból származó spórákat elfogyasztó predátorok – amelyek esetünkben a leggyakoribbak voltak – nem tölthetik be a diszperziós vektorok szerepét (vö. INFANTE &

HERAS 2018). Érett, vagy közel érett tokok megrágása azonban mind az ekto-, mind az endozoochória lehetőségét magában hordozhatja. MÜLLER (2012) a *B. aphylla* több fogyasztóját is detektálta: csigákra utaló nyomokon kívül kifejlett gombaszúnyogokat (Mycetophilidae) is megfigyelt, amint a csigák által felsértett tokokból a spóramasszát fogyasztják, miközben testfelületükre is tapadnak spórák. A mohaspórák kétszárnyúak általi terjesztése nem gyakori, ám ismert jelenség, néhány mohafajra (pl. *Splachnum*-fajok) kifejezetten jellemző (GLIME 2017c).

INFANTE & HERAS (2018) a *B. viridis* esetében a tokok fiatal meztelencsigák (*Arion* spp.) általi fogyasztását bizonyította. A kapszulák predációját viszonylag gyakori jelenségnek tartották, ez azonban az általuk vizsgált populációk sporofitonjainak nagyobb hányadát csak ritkán érintette. Mivel megfigyeléseik szerint a puhatestűek az idősebb, de még nem érett kapszulákat fogyasztották legnagyobb arányban, a predációt e tokok szempontjából kimondottan károsnak ítélték, annak ellenére, hogy a spotofitonok csupán részleges megrágása jóval gyakoribb volt a teljes kapszulák elfogyasztásánál. Amiatt, hogy INFANTE & HERAS (2018) nem adott állományok intenzív monitorozását végezte el, nem meglepő, hogy erre a következtetésre jutottak, hiszen nem rendelkeztek információval a részben rágott sporofitonok esetleges túléléséről és utóéréséről. ROTHERO (2008b) a puhatestűeken kívül madarakat és kisemlősöket is említ potenciális predátorokként. Az utóbbit kamerás megfigyelésekkel is igazolták Ausztriában, sőt, a tokokat rágó fajokról készült felvételeken egerek szerepeltek a leggyakrabban (csigák viszont csak igen ritkán) (KROPIK *et al.* 2020). Az általunk tapasztalt, hangyák általi predációt KROPIK *et al.* (2020) egyáltalán nem említi, de nem is valószínű, hogy egy hangya mozgása aktiválta volna a kamerarendszerüket – hasonló okokból az apró (meztelen)csigák detektálása is megkérdőjelezhető hatékonyságú lehet. Mindenesetre a kapszulákon táplálkozó hangyákra tapadt és a környéken, általuk szétszórt spórapor (**21. ábra**) egyértelműen bizonyítja, hogy e fogyasztók szerepet játszanak a zöld koboldmoha spóráinak terjesztésében.

Bár a mechanikai behatások szintén károsítják az egyes sporofitonokat, mégis lehetnek pozitív hatással a koboldmoha-populációk hosszú távú túlélésére. A turisták, gombászok, vadak által kitaposott felszíneken, kirúgott/kitúrt mohapárnák helyén keletkező csupasz felületeken nagyobb eséllyel képesek megtelepedni a koboldmohákhoz hasonló, gyenge kompetíciós képességgel rendelkező fajok (HANCOCK 1973; WIKLUND 2002; DEME *et al.* 2020; DEME & CSIKY 2021) (ld. részletesen: 6.2.2. fejezet).

A koboldmohák tokjainak túlélését a felszínükön található vastag, hidrofób kutikularéteg segíti (KOCH *et al.* 2009; PRICE & ELLIS 2015). Ez valószínűleg szerepet játszott abban, hogy

a fiatal tokokon (amelyeken a kutikula még mindkét faj esetében sértetlen) viszonylag ritkán találtunk gombás fertőzéseket, ám késő tavasszal, ill. nyáron (elsősorban a zöld koboldmohán, amelynek kutikulája ekkor az epidermisszel együtt felhasad) gyakrabban tapasztaltunk ilyen infekciókat. A sporofitonok penészesedése tehát jelentősen nem növelte a halálozási arányt, de hogy az érőben lévő tokokon kialakuló, külső penészbevonat a spórák érését akadályozza-e, illetve, hogy az érőben lévő/érett spórákat legalább részben elpusztítja-e, arra célirányos vizsgálatok hiányában ma még nem tudunk válaszolni.

A kutikula továbbá a kapszulák kiszáradását is megakadályozhatja, vagy legalábbis késleltetheti, ám ez azt is magával vonja, hogy a mégis kiszáradt kapszulák rehidratációja jóval nehezebb, mint a poikilohidrikus gametofitoné (vö. VANDERPOORTEN & GOFFINET 2009). Esetünkben feltehetően a kapszulák nyaki zónájában elhelyezkedő sztómák, a nyélen keresztül történő passzív vízáramlás, vagy esetleg a tokon lévő apró, terepen nem észlelhető sérülések tették lehetővé a dehidratált sporofitonok újranedvesedését (**22. ábra**).

Mindenesetre a vízhiány egyértelműen gátolja a mohák sporofitonjainak képződését, különösen a koboldmohákhoz hasonlóan kétlaki fajok esetében (vö. ORBÁN & VAJDA 1983), amelyeknél a hímivarsejteknek olykor nagyobb távolságot kell megtenniük a petesejt eléréséhez. A zöld koboldmohát ráadásul vízigényes taxonnak tartják, így a szárazabb periódusok a tokok fejlődésére, növekedésére is negatív hatással vannak (DIERSSEN 2001; WIKLUND 2002). Mivel a globális klímaváltozás következtében az aszályok várhatóan nemcsak egyre gyakoribbak és hosszabbak lesznek az elkövetkező évtizedekben, hanem több területet is érintenek majd (különösen a mediterrán, kontinentális, déli hegyvidéki és atlanti térségekben) (SAMANIEGO *et al.* 2018), valószínűleg egyre növekvő veszélyt fognak jelenteni az európai *B. viridis* populációkra.

## **6.6. Mortalitás**

A két faj nemzetközi megfigyelésekben és általunk is tapasztalt, eltérő (*B. aphylla* esetében többnyire kissé magasabb) mortalitási rátájt több tényező is okozhatja, például a fajok részben különböző élőhelyi preferenciája (ui. adott élőhelyeken gyakoribbak lehetnek a potenciális predátorok), vagy az előnyben részesített területek eltérő időjárási viszonyai. Az sem zárható ki, hogy a különbség csak látszólagos, és a felmérések más-más, változó sikerű években való kivitelezéséből adódik. Saját eredményeinket elemezve ezek egyikére sem következtethetünk egyértelműen. Csupán a *B. viridis* lucosban, többnyire korhadékon fejlődő állományaiban volt kiemelkedő a túlélési arány a mészkerülő erdőkben, talajon fejlődő (*B. aphylla* és *B. viridis*) populációkkal szemben. Hosszabb távú felmérések és több, intenzíven

vizsgált mintavételi helyszín híján azonban ez a különbség még nem bizonyítja, hogy a zöld koboldmoha hazánkban az előbbi élőhelyen és szubsztráton sikeresebben fejlődne; a fenti eredmény akár a véletlennek is betudható.

Bár a sporofitonok mortalitása viszonylag magas volt (**13. táblázat**), többnyire mégsem volt rosszabb, mint ahogy azt más kutatások során tapasztalták. Kanadában a *B. aphylla* tokjainak 71–87%-a pusztult el érés előtt (HANCOCK & BRASSARD 1974), míg ez az arány Belgiumban több mint 90% volt (VAN ROMPU & STIEPERAERE 2002). A *B. viridis* szempontjából nagyjából hasonló eredményekre jutottak: a tokoknak átlagosan 30%-át, egyes esetekben pedig több mint 60%-át számolták fel a fogyasztók Spanyolországban (INFANTE & HERAS 2018), és meglehetősen magas mortalitást (62–89%) tapasztaltak Skóciában is (ROTHERO 2008a). Mivel eredményeink mindkét faj esetében viszonylagos összhangban vannak az általános megfigyelésekkel, feltételezhető, hogy az általunk észlelt, szintén magas halálozási ráták fajspecifikusak, így (legalábbis önmagukban) nem veszélyeztetik a fajok túlélését. Ezt támasztják alá azok a tények is, hogy egyes hazai koboldmoha-populációk több mint 50 éve ismertek (pl. lámpás-völgyi *B. aphylla* és éger-völgyi *B. viridis* populáció a Mecsekben (BOROS 1968; CSIKY *et al.* 2014; ERZBERGER *et al.* 2018; DEME *et al.* 2020)).

Az egyes években (vagy akár általánosan) tapasztalható alacsony sporofitonszámot több tényező kompenzálhatja: a kapszulánkénti nagy mennyiségű spóra (WIKLUND 2002), a protonéma állandósága és az ivartalan szaporodás is (HANCOCK & BRASSARD 1974; WOLF 2015). Ez utóbbi alapvetően a populációk lokális túlélését biztosítja, különösen a kétlaki taxonok esetében, hiszen így valamelyest ellensúlyozható a megtermékenyítési események (az ivaros szaporodás) nehézsége (ZARTMAN *et al.* 2015; ALVARENGA *et al.* 2016). Az aszexuális propagulumok ráadásul általában fiatalabb és kisebb telepeken is képesek kifejlődni, mint a sporofitonok, és gyakrabban is termelődnek azoknál (LÖBEL & RYDIN 2009). Mivel a koboldmohák gemmái viszonylag jellegzetesek és feltűnő csoportosulásokat alkotnak (vö. HANCOCK 1973; WOLF 2015), olykor olyan állományok észlelését is lehetővé teszik, amelyek nem tartalmaznak sporofitonokat, így hozzájárulhatnak a fajok populációinak feltérképezéséhez is (GUILLET *et al.* 2021). Természetesen, ha egy állományban nincsenek kapszulák, csak gemmák, nehéz őket megtalálni, különösen talajlakó populációk esetében. Az ilyen adatok ráadásul fenntartásokkal kezelendők, mivel a két faj gemmáinak elkülönítésére jelenleg nincs határozókulcs, tehát a faji identitásra alapvetően az élőhely alapján következtethetünk (ERZBERGER *ex litt.*).

A levéltelen koboldmoha gemmáit DENING (1929) és HANCOCK & BRASSARD (1974) egyaránt agar kultúrában mutatták ki; terepi megfigyelésükről vizsgálataink előtt nem esett

szó. A zöld koboldmoha esetében szintén agar kultúrában találták őket először (WIKLUND 2002), ám később terepen is sikerült fellelni őket Németországban (WOLF 2015), Franciaországban (GUILLET *et al.* 2021) [19] és Svájcban (BERGAMINI *et al.* 2017). Mivel viszonylag gyakorinak bizonyultak azokon a területeken, ahol alaposabban kutatták őket (úm. Németországban (WOLF 2015), Franciaországban (GUILLET *et al.* 2021) és hazánkban), valószínűleg más országokban is megtalálhatóak. A gemmákkal kapcsolatos általános adathiány (különösen a gyakoribb, így kevésbé kutatott *B. aphylla* esetében) inkább a célirányos keresés rovására írható.

A rövid életű szubsztrátok fajai a populációk fennmaradása érdekében gyakran korai spóracsírázásra kényszerülnek (ZARTMAN *et al.* 2015). Ennek megfelelően mindkét koboldmohafaj spórái gyorsan csíráznak, a *B. viridis* esetében azonban azt is kimutatták, hogy a spórák csupán néhány hétig életképesek (HANCOCK 1973; WIKLUND & RYDIN 2004). Ezzel szemben a gemmák kihajtása általában több hónap (akár néhány év) után is lehetséges és a kiszáradást is jobban tolerálják, így lehetővé teszik a populációk fennmaradását a nem kellően csapadékos években is (GOODE *et al.* 1993). A koboldmohák gemmáinak túléléséről egyelőre nem állnak rendelkezésre konkrét információk, tehát ennek vizsgálata mindenképpen ajánlott lenne – még akkor is, ha terepi tapasztalataink és irodalmi források (vö. WOLF 2015) alapján úgy tűnik, hogy egész évben, folyamatosan termelődnek.

## 7. Összefoglalás

Annak ellenére, hogy a koboldmoha-fajokat nagy nemzetközi érdeklődés övezi, így az őket tárgyaló publikációk száma jelentős, számos újdonsággal tudtuk gazdagítani az Európában honos két taxonnal (*Buxbaumia aphylla*, *B. viridis*) kapcsolatos ismereteket.

A témában végzett kutatásaink alapján a következő főbb eredményekre jutottunk:

1. A *Buxbaumia aphylla*-t 42 magyarországi KEF-kvadrátban találtuk, ezek közül 28-ban korábban még nem mutatták ki a jelenlétét; 120 lokalitáson detektáltuk, összességében 359 állományt, 4053 sporofitonnal. A *B. viridis* sporofitonjait 40 KEF-kvadrátban figyeltük meg, ezek közül 36-ra nézve új a faj; 81 erdőrészletben észleltük, összességében 293 állományt, 2164 sporofitonnal. Az ország számos középhegységében és dombságában megtalálhatóak, elsősorban a dombvidéki magassági zónában, de a megfelelő (mikro)élőhelyek jelenléte esetén akár a síkvidékeken is. Mindezek alapján elmondható, hogy mindkét koboldmohafaj (különösen a *B. viridis*) jóval gyakoribb hazánkban, mint azt korábban gondolták. Az állomány nagyság növekedése nagy valószínűséggel nem a faj(ok) terjedésének, hanem a célzott, szisztematikus és megfelelő termőhelyeken kivitelezett, alapos kutatásnak köszönhető. A koboldmohák jelenleg ismert, hazai populációnagyságát és elterjedését figyelembe véve mindkét faj esetében a „sebezhető” (VU) besorolás lenne indokolt a magyar Vörös Listán.
2. Mindkét koboldmohafaj elsősorban mészkerülő erdőkben fordul elő hazánkban, ám míg a *B. aphylla* a mészkerülő tölgyeseket és bükkösöket egyaránt preferálja, addig a *B. viridis* leginkább az utóbbi élőhelyhez ragaszkodik. A levéltelen koboldmoha állományait alapvetően talajon találtuk; az epixylnek tartott zöld koboldmoha esetében is ez a szubsztráttípus volt a legjellemzőbb. Feltételezhető, hogy hazánk makroklimatikus viszonyai közt a mészkerülő erdőkben a mohával borított talaj kedvezőbb (nedvesebb) mikroklimatikus körülményeket biztosít ez utóbbi faj (és más korhadéklakó taxonok) számára, mint a máshol ideálisnak számító korhadéklarabok. Finomabb léptékben a koboldmohák potenciális jelenlétét az északias kitettség, a lejtők (vagy rézsűk) meredeksége és a kiterjedt, ám csupasz felületeket is magában foglaló mohás foltok jelzik leginkább. A moha-zuzmószint leggyakoribb kísérőfajai a *Cladonia*-fajok, *Dicranella heteromalla*, *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum formosum* voltak.





## 8. Summary

Despite the fact that *Buxbaumia* species are of great international interest and the number of publications on them is remarkable, we have enriched the knowledge about the two European taxa (*Buxbaumia aphylla*, *B. viridis*) with a number of novelties.

Based on our research on this topic, we came to the following main results:

1. We detected 120 localities, 359 stands and 4053 sporophytes of *Buxbaumia aphylla* in 42 mapping quadrants (new in 28 quadrants), and 81 localities, 293 stands and 2164 sporophytes of *B. viridis* in 40 quadrants (new in 36 quadrants). They occur in several hills and mountains of our country, mainly in the colline zone, but also on lowlands, if the appropriate (micro)habitats are present. Accordingly, both species are more common in Hungary than it was thought to be (especially *B. viridis*). The increased population size is probably not the result of the expansion of the species, but a consequence of intensive, systematic surveys implemented in appropriate habitats. Based on their currently known population size and distribution, both species should be ‘Vulnerable’ in the Hungarian Red List.
2. The *Buxbaumia* species occur mainly in acidophytic forests, but while *B. aphylla* prefers both acidophytic oak and beech forests, *B. viridis* insists mostly to the latter habitat. *B. aphylla* was recorded fundamentally on soil. In the case of *B. viridis* that was considered to be epixylic, this type of substrate was also the most typical. It can be assumed that under the macroclimatic conditions of Hungary, the soil covered with bryophytes in the acidophytic forests provides more favourable (more humid) microclimatic conditions for the latter species (and other epixylic taxa) than the decaying wood, which is ideal elsewhere. In a finer scale, potential presence of *Buxbaumia* species is best indicated by northern exposition, steepness of slopes (or roadcuts) and the extensive mossy patches that also include bare surfaces. The most frequent co-occurring bryophyte and lichen species were *Cladonia* spp., *Dicranella heteromalla*, *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum formosum*.

3. Populations of both *Buxbaumia* species were situated relatively close to settlements, buildings and roads in Hungary. Most of the forests populated by them are young/middle-aged and are under active forestry use. Based on all this, none of these species insist to the places free of anthropogenic effects in our country, which contradicts most of the international and/or former Hungarian observations in the case of *B. viridis*.
4. 13 developmental stages of *B. aphylla* sporophytes and 12 of *B. viridis* sporophytes have been distinguished and characterised according to morphological features. Thanks to studying the same characteristics, the development of the sporophytes of the two *Buxbaumia* species is well comparable, so (contrary to the former findings) they can also be distinguished at very young stages, in autumn. Sporophytes start to grow in autumn and shed their spores in late spring/early summer. Based on their developmental characteristics and the environmental conditions, early spring is the most appropriate period for field surveys of *Buxbaumia* species.
5. Not all of the many damages (chewing, breaking, fungal infections, desiccation, freezing) observed on the *Buxbaumia* capsules are lethal; older, broken/fallen/partially chewed sporophytes may still mature later. Predation of mature capsules (in our case by ants) contributes to the spreading of spores.
6. The survival rate of sporophytes we found is more or less consistent with the international experience, so it is probably genus/species-specific. Their mortality rate is relatively high, but the species are also able to reproduce vegetatively: their gemmae have been observed in several places of Hungary, often in large amount.

## 9. Irodalomjegyzék

- AGNEW J. & RAO S. 2016. *Buxbaumia viridis* hot-spot survives severe flooding. *Field Bryology* 115: 19–21.
- ALEGRO A., PAPP B., SZURDOKI E., ŠEGOTA V. & ŠAPIĆ I. 2014. Contributions to the bryophyte flora of Croatia III. Plitvička jezera National Park and adjacent areas. *Studia botanica hungarica* 45: 49–65. doi:10.17110/StudBot.2014.45.49.
- ALEGRO A., ŠEGOTA V., PAPP B., DEME J., KOVÁCS D., PURGER D. & CSIKY J. 2018. The invasive moss *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. (Bryophyta) spreads further into South-Eastern Europe. *Cryptogamie, Bryologie* 39 (3): 331–341. doi:10.7872/cryb/v39.iss3.2018.331.
- ALVARENGA L.D.P., PÔRTO K.C., COELHO M.L.P. & ZARTMAN C.E. 2016. How does reproductive strategy influence demography? A case study in the tropical, unisexual epiphyllous moss *Crossomitrium patrisiae*. *American Journal of Botany* 103(11): 1921–1927. doi:10.3732/ajb.1600202.
- AMPHLETT A. 2010. *Buxbaumia viridis*. In: ATHERTON I., BOSANQUET S.D.S. & LAWLEY M. (szerk.): *Mosses and Liverworts of Britain and Ireland – a field guide*. British Bryological Society, Plymouth, p. 337.
- BARÁZ Cs. (szerk.). 2002. *A Bükki Nemzeti Park. Hegyek, erdők, emberek*. Bükki Nemzeti Park Igazgatóság, Eger, 621 pp.
- BARÁZ Cs., DUDÁS GY., HOLLÓ S., SZUROMI L. & VOJTKÓ A. (szerk.). 2010. *A Mátrai Tájvédelmi Körzet. Heves és Nógrád határán*. Bükki Nemzeti Park Igazgatóság, Eger, 431 pp.
- BARÁZ Cs. & KISS G. (szerk.) 2007. *A Zempléni Tájvédelmi Körzet. Abaúj és Zemplén határán*. Bükki Nemzeti Park Igazgatóság, Eger, 399 pp.
- BARTHA D., KIRÁLY G., SCHMIDT D., TIBORCZ V., BARINA Z., CSIKY J., JAKAB G., LESKU B., SCHMOTZER A., VIDÉKI R., VOJTKÓ A. & ZÓLYOMI SZ. (szerk.). 2015. *Magyarország edényes növényfajainak elterjedési atlasza*. Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, 330 pp.
- BERG C., SCHWAGER P., PÖRTL M. & DENGLER J. 2016. Plot sizes used for phytosociological sampling of bryophyte and lichen micro-communities. *Herzogia* 29(2): 654–667. doi:10.13158/heia.29.2.2016.654.
- BERGAMINI A., BISANG I., HODGETTS N., LOCKHART N., VAN ROOY J. & HALLINGBÄCK T. 2019. Recommendations for the use of critical terms when applying IUCN red-listing criteria to bryophytes. *Lindbergia* 42(1): 1–6. doi:10.25227/linbg.01117
- BERGAMINI A., HOFMANN H., KIEBACHER T., MÜLLER N., PEINTINGER M. & SCHNYDER N. 2017. Beiträge zur bryofloristischen Erforschung der Schweiz – Folge 12. *Meylania* 59: 13–28. doi:10.5167/uzh-119395.
- BIHARI Z., BABOLCSAI G., BARTHOLY J., FERENCZI Z., †GERHÁTNÉ KERÉNYI J., HASZPRA L., HOMOKINÉ UJVÁRY K., KOVÁCS T., LAKATOS M., NÉMETH Á., PONGRÁCZ R., PUTSAY M., SZABÓ P. & SZÉPSZÓ G. 2018. Éghajlat. In: KOCSIS K. (főszerk.): *Magyarország nemzeti atlasza: természeti környezet*. Magyar Tudományos Akadémia, Csillagászati és Földtudományi Kutatóközpont, Földrajztudományi Intézet, Budapest, pp. 58–69.

- BLOCKEEL T.L., AFRIDI H-UR-R., BAKALIN V.A., CZERNYADJEVA I.V., ECKSTEIN J., ERZBERGER P., FREY W., FEURTES E., GILANI S.A., HEDENAS L., HUGONNOT V., KÜRSCHNER H., LÜTH M., MURAD W., PRADA C., SCHNYDER N., SCHRÖDER W., SHAH J., SHINWARI Z.K., SZÜCS P. & TOWNSEND C.C. 2007. New national and regional bryophyte records 16. *Journal of Bryology* 29(3): 198–204.
- BORHIDI A. 1961. Klimadiagramme und klimazonale Karte Ungarns. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestiensis de Ronaldo Eötvös nominatae, Sectio Biologica* 4: 21–50.
- BORHIDI A. 2003. *Magyarország növénytársulásai*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 610 pp.
- BORHIDI A., KEVEY B. & LENDVAI G. 2012. *Plant Communities of Hungary*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 544 pp.
- BOROS Á. 1943. A mohok a természetben és az ember életében. *Természettudományi Közlöny* 75(1140): 33–46.
- BOROS Á. 1953. *Magyarország mohái*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 360 pp.
- BOROS Á. 1968. *Bryogeographie und Bryoflora Ungarns*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 466 pp.
- BOROS Á. 1971. A mohák jelentősége a mezőgazdaságban. *Agrobotanika* 12: 99–106.
- BOROS Á. & VAJDA L. 1953. Ergänzungen zur Moosflora der Umgebung von Budapest und des Buda-Pilisgebirges. *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici* 44: 47–77.
- BOROS Á. & VAJDA L. 1955. Für die Flora Ungarns neue und interessante Moose. *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici* 47: 155–165.
- BOROS Á. & VAJDA L. 1958. Für die Flora Ungarns neue und interessante Moose II. *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici* 50: 93–106.
- BÖLÖNI J., MOLNÁR ZS. & KUN A. (szerk.). 2011. *Magyarország élőhelyei. A hazai vegetációtípusok leírása és határozója*. MTA ÖBKI, Vácrátót, 441 pp.
- CALLAGHAN D. & TAYLOR S. 2017. Classification of sporophyte stages in *Buxbaumia viridis*. *Field Bryology* 117: 5–7.
- CELLE J. 2005. Redécouverte de *Buxbaumia viridis* en Haute-Garonne et gestion des forêts de montagne. *Isatis* 5: 105–110.
- CHIKOVANI N. & SVANIDZE T. 2004. Checklist of bryophyte species of Georgia. *Braun-Blanquetia* 34: 97–116.
- CIEŚLIŃSKI S., CZYŻEWSKA K., FALIŃSKI J.B., KLAMA H., MUŁENKO W. & ŻARNOWIEC J. 1996. Relikty lasu puszczańskiego. Zjawiska reliktowe. *Phytocoenosis* 8 (N. S.), *Seminarium Geobotanicum* 4: 47–64.
- CSIKY J. 1998. Adatok a Karancs-hegység növényvilágához. *Kitaibelia* 3(1): 131–135.
- CSIKY J., ATKÁRI B., DEME J. & CSIKYNÉ R.É. 2014. Mohaflorisztikai érdekességek a Nyugat-Mecsekből. *Kitaibelia* 19(1): 29–38.

- CSIKY J. & DEME J. 2015. Egy terjeszkedő faj, a *Dicranum tauricum* Sapjegin sporofitonos állományai Magyarországon. (poszter) In: SZÚCS P. & PÉNZESNÉ KÓNYA E. (szerk.): *III. Aktuális eredmények a kriptogám növények kutatásában*. Eger. 2015. november 17–18. A konferencia előadásainak és posztereinek összefoglalói. p. 37.
- CSIKY J., ERZBERGER P., KOVÁCS D. & DEME J. 2015. *Campylopus flexuosus* (Hedw.) Brid. a Nyugat-Mecsekben. *Kitaibelia* 20 (1): 28–37. doi:10.17542/kit.20.28
- CSIKY J., KOVÁCS D., DEME J., TAKÁCS A., ÓVÁRI M., MOLNÁR V. A., MALATINSZKY Á., NAGY J. & BARINA Z. 2017. Taxonomical and chorological notes 4 (38–58). *Studia botanica hungarica* 48(1): 133–144. doi:10.17110/StudBot.2017.48.1.133.
- DEME J. & CSIKY J. 2021. Development and survival of *Buxbaumia viridis* (Moug. ex DC.) Brid. ex Moug. & Nestl. sporophytes in Hungary. *Journal of Bryology*. doi:10.1080/03736687.2021.1916169.
- DEME J., ERZBERGER P., KOVÁCS D., TÓTH I. ZS. & CSIKY J. 2020. *Buxbaumia viridis* (Moug. ex Lam. & DC.) Brid. ex Moug. & Nestl. in Hungary predominantly terricolous and found in managed forests. *Cryptogamie, Bryologie* 41(8): 89–103. doi:10.5252/cryptogamie-bryologie2020v41a8.
- DENING K. 1929. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Gametophyten von *Buxbaumia aphylla* (L.). *Verhandlungen des Naturhistorischen Vereines der Preussischen Rheinlande und Westphalens* 85: 306–344.
- DIERSSEN K. 2001. *Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes*. Cramer, Berlin, 289 pp.
- DUCKETT J.G., BURCH J., FLETCHER P.W., MATCHAM H.W., READ D.J., RUSSELL A.J. & PRESSEL S. 2004. In vitro cultivation of bryophytes: a review of practicalities, problems, progress and promise. *Journal of Bryology* 26: 3–20. doi:10.1179/037366803235001742.
- DRAGIĆEVIĆ S., PAPP B. & ERZBERGER P. 2012. Distribution of *Buxbaumia viridis* (Moug. ex Lam. et DC.) Brid. ex Moug. et Nestl. (Bryophyta) in Montenegro. *Acta Botanica Croatica* 71(2): 365–370. doi:10.2478/v10184-011-0066-1.
- ECCB (EUROPEAN COMITEE FOR CONSERVATION OF BRYOPHYTES) 1995. *Red data book of European bryophytes*. ECCB, Trondheim, 291 pp.
- ELLENBERG H. & LEUSCHNER CH. 2010. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: In ökologischer, dynamischer und historischer Sicht, 6th ed.* Ulmer, Stuttgart. doi:10.1111/j.1654-1103.2012.01443.x
- ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W. & PAULIBEN D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1–248.

- ELLIS L.T., ALATAŞ M., ALEFFI M., ALEGRO A., ŠEGOTA V., OZIMEC S., VUKOVIĆ N., KOLETIĆ N., PRLIĆ D., BONTEK M., ASTHANA A.K., GUPTA D., SAHU V., RAWAT K.K., BAKALIN V.A., KLIMOVA K.G., BARÁTH K., BELDIMAN L.N., CSIKY J., DEME J., KOVÁCS D., CANO M.J., GUERRA J., CZERNYADJEVA I.V., DULIN M.V., ERZBERGER P., EZER T., FEDOSOV V.E., FONTINHA S., SIM-SIM M., GARCIA C.A., MARTINS A., GRANZOW-DE LA CERDA I., SÁEZ L., HASSEL K., WEIBULL H., HODGETTS N.G., INFANTE M., HERAS P., KIEBACHER T., KUČERA J., LEBOUVIER M., OCHYRA R., ÖREN M., PAPP B., PARK S.J., SUN B.-Y., PLÁŠEK V., POPONESSI S., VENANZONI R., PURGER D., REIS F., SINIGLA M., STEBEL A., ŞTEFĂNUŢ S., UYAR G., VONČINA G., WIGGINTON M.J., YONG K.-T., CHAN M.S. & YOON Y.-J. 2017. New National and Regional Bryophyte Records, 52. *Journal of Bryology* 39(3): 285–304. doi:10.1080/03736687.2017.1341752.
- ERZBERGER P. 2020. Bryophyte recording in Hungary in the 21st century. *Field Bryology* 123: 21–33.
- ERZBERGER P. & NÉMETH Cs. 2014. Új faj Magyarország mohafldrájában: *Campylopus flexuosus* (Hedw.) Brid. *Kitaibelia* 19: 22–28.
- ERZBERGER P., NÉMETH Cs., DEME J. & CSIKY J. 2018. Stomatal anatomy allows clarification of historical collections of *Buxbaumia* Hedw. species in Hungary. *Studia botanica hungarica* 49(1): 71–82. doi:10.17110/StudBot.2018.49.1.71.
- ERZBERGER, P., NÉMETH Cs., PAPP B., MESTERHÁZY A., CSIKY J. & BARÁTH K. 2015. Revision of the red list status of Hungarian bryophytes 1. New occurrences of species previously thought to be regionally extinct or without recent data. *Studia botanica hungarica* 46(2): 15–53. doi:10.17110/StudBot.2015.46.2.15.
- ERZBERGER P. & PAPP. B. 2020. The Checklist of Hungarian Bryophytes – Second Update. *Studia botanica hungarica* 51(2): 11–76. doi:10.17110/StudBot.2020.51.2.11. (in press)
- EURÓPAI KÖZÖSSÉGEK TANÁCSA 1992. A Tanács 92/43/EGK irányelve (1992. május 21.) a természetes élőhelyek, valamint a vadon élő állatok és növények védelméről. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/HU/TXT/PDF/?uri=CELEX:31992L0043&from=EN>. (Hozzáférés: 2021.02.13)
- EURÓPA TANÁCS 1979. Egyezmény az európai vadon élő növények, állatok és természetes élőhelyeik védelméről. <https://rm.coe.int/168097eb56>. (Hozzáférés: 2021.02.13)
- EURÓPA TANÁCS 1993. Egyezmény az európai vadon élő növények, állatok és természetes élőhelyeik védelméről. 40. számú ajánlás a fajok megőrzési és helyreállítási terveinek kidolgozásáról az egyezmény I. függelékében. [https://search.coe.int/bern-convention/Pages/result\\_details.aspx?ObjectId=0900001680746a8f](https://search.coe.int/bern-convention/Pages/result_details.aspx?ObjectId=0900001680746a8f). (Hozzáférés: 2021.02.13)
- FALIŃSKI J.B. 1978. Uprooted trees, their distribution and influence on the primeval forest biotope. *Vegetatio* 38: 175–183. doi:10.1007/BF00123268.
- FEKETE G., MOLNÁR Zs., MAGYARI E., SOMODI I. & VARGA Z. 2014. A new framework for understanding Pannonian vegetation pattern: regularities, deviations and uniqueness. *Community Ecology* 15: 12–26. doi:10.1556/ComEc.15.2014.1.2.
- FEKETE G. & VARGA Z. 2006. *Magyarország tájainak növényzete és állatvilága*. MTA Társadalomkutató Központ, Budapest, 460 pp.

- FORMAN R.T.T. 2014. *Urban ecology. Science of Cities*. Cambridge University Press, New York, 462 pp.
- FRAHM J.-P. 2001. *Biologie der Moose*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- FRAHM J.-P. & FREY W. 1992. *Moosflora*. Ulmer, Stuttgart, 357 pp.
- FUDALI E., ZUBEL R., STEBEL A., RUSIŃSKA A., GÓRSKI P., VONČINA G., ROSADZIŃSKI S., CYKOWSKA B., STANIASZEK-KIK M., WIERZCHOLSKA S., WOLSKI G. J., WOJTERSKA M., WILHELM M., PACIOREK T. & PIWOWARSKI B. 2015. Contribution to the bryoflora of Roztocze National Park (SE Poland). Bryophytes of the Świerszcz river valley. *Steciana* 19(1): 39–54. doi:10.12657/steciana.019.006.
- GÁBRIS GY., PÉCSI M., SCHWEITZER F. & TELBISZ T. 2018. Domborzat. In: KOCSIS K. (főszerk.): *Magyarország nemzeti atlasza: természeti környezet*. Magyar Tudományos Akadémia, Csillagászati és Földtudományi Kutatóközpont, Földrajztudományi Intézet, Budapest, pp. 42–57.
- GAWRYŚ R. & SZULC A. 2017. New location of the moss *Buxbaumia viridis* in the Białowieża Forest. *Leśne Prace Badawcze* 78 (3): 248–250. doi:10.1515/frp-2017-0027.
- GEIGER R. 1965. *The Climate Near the Ground*. Harvard University Press, Cambridge (MA), 626 pp. doi:10.1002/qj.49709339529.
- GLIME J.A. 2007. Economic and Ethnic Uses of Bryophytes. In: FLORA OF NORTH AMERICA EDITORIAL COMMITTEE (szerk.): *Flora of North American and North of Mexico*. Oxford University Press, Oxford, pp. 14–41.
- GLIME J.A. 2017a. Introduction. Chapt. 1. In: GLIME J.A.: *Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists.
- GLIME J.M. 2017b. Meet the Bryophytes. Chapt. 2-1. In: GLIME J.M.: *Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists.
- GLIME J.M. 2017c. Adaptive Strategies: Spore Dispersal Vectors. Chapt. 4-9. In: Glime J.M.: *Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists.
- GOFFINET B. & SHAW A.J. (szerk.) 2009. *Bryophyte Biology. 2nd ed.* Cambridge University Press, Cambridge, 565 pp. doi:10.1017/CBO9781139171304.
- GOIA I. & GAFTA D. 2018. Beech versus spruce deadwood as forest microhabitat: does it make any difference to bryophytes? *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 153(2): 187–194. doi:10.1080/11263504.2018.1448011.
- GOIA I. & SCHUMACKER R. 2003. Decaying wood communities from the upper basin of the Arieș River conserving rare and vulnerable bryophytes. *Contribuții Botanice* 38(2):173–181.
- GOODE J.A., STEAD D. & DUCKETT J.G. 1993. Redifferentiation of moss protonemata: an experimental and immunofluorescence study of brood cell formation. *Canadian Journal of Botany* 71:1510–1519. doi:10.1139/b93-183.



- GRADSTEIN S.R. & WILSON R. 2008. Protonemal Neoteny in Bryophytes. In: MOHAMED H., BAKI B.B., NASRULHAQ-BOYCE A. & LEE P.K.Y. (szerk.): *Bryology in the New Millennium*. University of Malaya, Kuala Lumpur, pp. 1–11.
- GUILLET A., HUGONNOT V. & PÉPIN F. 2021. The Habitat of the Neglected Independent Protonemal Stage of *Buxbaumia viridis*. *Plants* 10(83): 1–14. doi:10.3390/plants10010083.
- HAJEK B. 2010. Rozmieszczenie, wymagania środowiskowe oraz fenologia rzadkiego mchu *Buxbaumia viridis* (Moug. ex Lam., DC.) Brid. ex Moug., Nestl. w Trojmiejskim Parku Krajobrazowym. *Acta Botanica Cassubica* 7–9:161–175.
- HAMMER Ø., HARPER D.A.T. & RYAN P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 1–9.
- HANCOCK J.A. 1973. *The Distribution, Ecology, and Life History of Buxbaumia aphylla Hedw. in Newfoundland*. Master Thesis. Memorial University of Newfoundland.
- HANCOCK J.A. & BRASSARD G.R. 1974. Phenology, sporophyte production and life history of *Buxbaumia aphylla* in Newfoundland, Canada. *Bryologist* 77: 501–513.
- HARASZTHY L. (szerk.) 2014. *Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon*. Pro Vértes Közalapítvány, Csákvár, 955 pp.
- HARPEL J. 2003. *Buxbaumia viridis* (DC.) Moug. & Nestl. [https://www.dnr.wa.gov/publications/amp\\_nh\\_buxvir.pdf](https://www.dnr.wa.gov/publications/amp_nh_buxvir.pdf). (Hozzáférés: 2021.02.13)
- HILL M.O. & PRESTON C.D. 1998. The geographical relationships of British and Irish bryophytes. *Journal of Bryology* 20: 127–226. doi:10.1179/jbr.1998.20.1.127.
- HODGETTS N., CÁLIX M., ENGLEFIELD E., FETTES N., GARCÍA CRIADO M., PATIN L., NIETO A., BERGAMINI A., BISANG I., BAISHEVA E., CAMPISI P., COGONI A., HALLINGBÄCK T., KONSTANTINOVA N., LOCKHART N., SABOVLJEVIC M., SCHNYDER N., SCHRÖCK C., SÉRGIO C., SIM SIM M., VRBA J., FERREIRA C.C., AFONINA O., BLOCKEEL T., BLOM H., CASPARI S., GABRIEL R., GARCIA C., GARILLETI R., GONZÁLEZ MANCEBO J., GOLDBERG I., HEDENÄS L., HOLYOAK D., HUGONNOT V., HUTTUNEN S., IGNATOV M., IGNATOVA E., INFANTE M., JUUTINEN R., KIEBACHER T., KÖCKINGER H., KUČERA J., LÖNNELL N., LÜTH M., MARTINS A., MASLOVSKY O., PAPP B., PORLEY R., ROTHERO G., SÖDERSTRÖM L., ȘTEFĂNUȚ S., SYRJÄNEN K., UNTEREINER A., VÁŇA J.Ě., VANDERPOORTEN A., VELLAK K., ALEFFI M., BATES J., BELL N., BRUGUÉS M., CRONBERG N., DENYER J., DUCKETT J., DURING H.J., ENROTH J., FEDOSOV V., FLATBERG K.-I., GANEVA A., GORSKI P., GUNNARSSON U., HASSEL K., HESPANHOL H., HILL M., HODD R., HYLANDER K., INGERPUU N., LAAKA-LINDBERG S., LARA F., MAZIMPAKA V., MEŽAKA A., MÜLLER F., ORGAZ J.D., PATIÑO J., PILKINGTON S., PUCHE F., ROS R.M., RUMSEY F., SEGARRA-MORAGUES J.G., SENECA A., STEBEL A., VIRTANEN R., WEIBULL H., WILBRAHAM J. & ŽARNOWIEC J. 2019. *A miniature world in decline: European Red List of Mosses, Liverworts and Hornworts*. IUCN, Brussels, 88 pp. doi:10.2305/iucn.ch.2019.erl.2.en.
- HODGETTS N. & LOCKHART N. 2020. *Checklist and country status of European bryophytes – update 2020*. Irish Wildlife Manuals 123. National Parks and Wildlife Service, Department of Culture, Heritage and the Gaeltacht, Dublin, 214 pp.

- HODGETTS N.G., SÖDERSTRÖM L., BLOCKEEL T.L., CASPARI S., IGNATOV M.S., KONSTANTINOVA N.A., LOCKHART N., PAPP B., SCHRÖCK C., SIM-SIM M., BELL D., BELL N.E., BLOM H.H., BRUGGEMAN-NANNENGA M. A., BRUGUÉS M., ENROTH J., FLATBERG K.I., GARILLETI R., HEDENÄS L., HOLYOAK D.T., HUGONNOT V., KARIYAWASAM I., KÖCKINGER H., KUČERA J., LARA F. & PORLEY R.D. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. *Journal of Bryology* 42(1): 1–116. doi:10.1080/03736687.2019.1694329.
- HOLÁ E., VRBA J., LINHARTOVÁ R., NOVOZÁMSKÁ E., ZMRHALOVÁ M., PLÁŠEK V. & KUČERA J. 2014. Thirteen years on the hunt for *Buxbaumia viridis* in the Czech Republic: still on the tip of the iceberg? *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 83(2): 137–145. doi:10.5586/asbp.2014.015.
- HORVAT V., HERAS P., GARCÍA-MIJANGOS I. & BIURRUN I. 2017. Intensive forest management affects bryophyte diversity in the western Pyrenean silver fir-beech forests. *Biological Conservation* 215: 81–91. doi:10.1016/j.biocon.2017.09.007.
- HORVÁTH F., DOBOLYI Z. K., MORSCHHAUSER T., LÖKÖS L., KARAS . & SZERDAHELYI T. 1995. *Flóra adatbázis 1.2*. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete és MTM Növénytár, Vácrátót, 267 pp.
- INFANTE M. & HERAS P. 2018. Notes on the herbivory on *Buxbaumia viridis* sporophytes in the Pyrenees. *Cryptogamie, Bryologie* 39(2):185–194. doi/10.7872/cryb/v39.iss2.2018.185.
- IUCN STANDARDS AND PETITIONS COMMITTEE. 2019. *Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 14*. <https://www.iucnredlist.org/resources/redlistguidelines>. (Hozzáférés: 2021.02.13)
- JASÍK M. & POTOCKÝ P. 2016. Analýza aktuálneho výskytu *Buxbaumia viridis* na strednom Slovensku. *Bryonora* 58: 1–17.
- KEVEY B. 2008. Magyarország erdőtársulásai. *Tilia* 14: 1–488.
- KEVEY B. & BORHIDI A. 2005. The acidophilous forests of the Mecsek Hills and their relationship to the Balkanian-Pannonian acidophilous forests. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 47: 273–368. doi:10.1556/ABot.47.2005.3-4.5.
- KIRÁLY G. (szerk.) 2009. *Új magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcsok*. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvafő, 616 pp.
- KLINCK J. 2008. *The alien invasive moss Campylopus introflexus in the Danish coastal dune system*. Master Thesis. Copenhagen University.
- KOCH K., FRAHM J.-P. & POLLAWATN R. 2009. The cuticle of the *Buxbaumia viridis* sporophyte. *Flora* 204: 34–39. doi:10.1016/j.flora.2007.11.007.
- KOVÁCSEVICS P. (szerk.). 2014. *Magyar erdők – A magyar erdőgazdálkodás*. Vidékfejlesztési Minisztérium és a NÉBIH Erdészeti Igazgatóság. <http://www.oee.hu/upload/html/2016-02/Magyar%20erd%C5%91k%20-%20A%20magyar%20erd%C5%91gazd%C3%A1lkod%C3%A1s.pdf>. (Hozzáférés: 2021.02.13)
- KROPIK M., ZECHMEISTER H.G. & FUXJÄGER C. 2020. The Fate of Bryophyte Sporophytes — Phenology and Vectors of *Buxbaumia viridis* in the Kalkalpen National Park, Austria. *Plants* 9(1320):1–10. doi:10.3390/plants9101320.

- KROPIK M., ZECHMEISTER H.G. & MOSER D. 2021. Climate Variables Outstrip Deadwood Amount: Desiccation as the Main Trigger for *Buxbaumia viridis* Occurrence. *Plants* 10(61):1–9. doi:10.3390/plants10010061.
- LAAKA S. 1992. The threatened epixylic bryophytes in old primeval forests in Finland. *Biological Conservation* 59: 151–154. doi:10.1016/0006-3207(92)90575-8.
- LÁJER K., BOTTA-DUKÁT Z., CSIKY J., HORVÁTH F., SZMORAD ., BAGI I., DOBOLYI Z. K., HAHNI, KOVÁCS J. A. & RÉDEI T. 2008. Hungarian Phytosociological database (COENO-DATREF): sampling methodology, nomenclature and its actual stage. *Annali di Botanica nuova series* 7: 197–201. doi:10.4462/annbotrm-9083.
- LÖBEL S. & RYDIN H. 2009. Dispersal and life history strategies in epiphyte metacommunities: alternative solutions to survival in patchy, dynamic landscapes. *Oecologia* 161: 569–579. doi:10.1007/s00442-009-1402-1.
- MAGYAR KÖZLÖNY. 2015. 66/2015. (X. 26.) FM rendelet az elkobzott védett természeti értékekkel kapcsolatos intézkedésekről szóló 19/1997. (VII. 4.) KTM rendelet, valamint a védett és a fokozottan védett növény- és állatfajokról, a fokozottan védett barlangok köréről, valamint az Európai Közösségben természetvédelmi szempontból jelents növény- és állatfajok közzétételéről szóló 13/2001. (V. 9.) KöM rendelet módosításáról. *Magyar Közlöny* 158: 20844–20949. *Magyar Közlöny* 158: 20903–21019. [https://net.jogtar.hu/getpdf?docid=A1500066.FM&targetdate=ffffff4&printTitle=66/2015.+%28X.+26.%29+FM+rendelet&referer=http%3A//net.jogtar.hu/jr/gen/hjegy\\_doc.cgi%3Fdocid%3D00000001.TXT](https://net.jogtar.hu/getpdf?docid=A1500066.FM&targetdate=ffffff4&printTitle=66/2015.+%28X.+26.%29+FM+rendelet&referer=http%3A//net.jogtar.hu/jr/gen/hjegy_doc.cgi%3Fdocid%3D00000001.TXT). (Hozzáférés: 2021.02.13)
- MIKULÁŠKOVÁ E., FAJMONOVÁ Z. & HÁJEK M. 2012. Invasion of central-European habitats by moss *Campylopus introflexus*. *Preslia* 84(4): 863–886.
- MILNE J. & KLAZENGA N. 2012. *Australian Mosses Online 17. Buxbaumiaceae*. Australian Biological Resources Study, Canberra. [http://www.anbg.gov.au/abrs/Mosses\\_online/Buxbaumiaceae.pdf](http://www.anbg.gov.au/abrs/Mosses_online/Buxbaumiaceae.pdf). (Hozzáférés: 2021.05.06)
- MORRIS J.L., PUTTICK M.N., CLARK J.W., EDWARDS D., KENRICK P., PRESSEL S., WELLMAN C.H., YANG Z., SCHNEIDER H. & DONOGHUE P.C.J. 2018. The timescale of early land plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115(10): E2274–E2283. doi:10.1073/pnas.1719588115.
- MUCINA L., BÜLTMANN H., DIERBEN K., THEURILLAT J.-P., RAUS T., ČARNI A., ŠUMBEROVÁ K., WILLNER W., DENGLER J., GAVILÁN GARCÍA R., CHYTRÝ M., HÁJEK M., DI PIETRO R., IAKUSHENKO D., PALLAS J., DANIĚLS F.J.A., BERGMEIER E., SANTOS GUERRA A., ERMAKOV N., VALACHOVIČ M., SCHAMINÉE J.H.J., LYSENKO T., DIDUKH Y.P., PIGNATTI S., RODWELL J.S., CAPELO J., WEBER H.E., SOLOMESHCH A., DIMOPOULOS P., AGUIAR C., HENNEKENS S.M. & TICHÝ L. 2016. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science* 19(Supplement 1): 3–264. doi:10.1111/avsc.12257.
- MÜLLER J., 2012 Beobachtung von Herbivorie an *Buxbaumia aphylla* Hedw. *Archive for Bryology* 135: 1–5.
- NAGY J., PAP-KOVÁCS A. & ERZBERGER P. 2019. Bibliography of bryological research in Hungary (1968–2018). *Studia botanica hungarica* 50(1): 53–106. doi:10.17110/StudBot.2019.50.1.53.

- NÉMETH CS. 2009. Adatok a *Dicranum tauricum* Sapjegin hazai elterjedéséhez. *Flora Pannonica* 7: 51–55.
- ÓDOR P. 2016. Erdőgazdálkodás hatása az erdei moha-és zuzmóközösség biodiverzítására. In: KORDA M. (szerk.): *Az erdőgazdálkodás hatása az erdők biológiai sokféleségére*. Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest, pp. 57–70,
- ÓDOR P., SZURDOKI E. & TÓTH Z. 1996. Újabb adatok a Vendvidék mohafldrájához. *Botanikai Közlemények* 83(1–2): 97–108.
- ÓDOR P., SZURDOKI E. & TÓTH Z. 2002. Az Őrség és a Vendvidék főbb élőhelyeinek mohavegetációja és flórája. *Kanitzia* 10: 15–60.
- ÓDOR P. & VAN HEES A.F.M. 2004. Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *Journal of Bryology* 26(2): 79–95. doi:10.1179/037366804225021038.
- ORBÁN S. 1984. A magyarországi mohák stratégiái és T. W. R. értékei. *Acta Academiae Paedagogicae Agriensis, Nova Series* 17: 755–765.
- ORBÁN S. 1999. *Általános briológia*. EKTf Líceum Kiadó, Eger, 306 pp.
- ORBÁN S. & VAJDA L. 1983. *Magyarország mohafldrájának kézikönyve*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 518 pp.
- PAPP B., ERZBERGER P., ÓDOR P., HOCK Zs., SZÖVÉNYI P., SZURDOKI E. & TÓTH Z. 2010. Updated checklist and Red List of Hungarian bryophytes. *Studia botanica hungarica* 41: 31–59.
- PAPP B. & ÓDOR P. 2006. *Zöld koboldmoha* (*Buxbaumia viridis*). Környezetvédelmi és Vízügyi Minisztérium, Természetvédelmi Hivatal, Budapest, 17 pp.
- PAPP B., ÓDOR P. & SZURDOKI E. 2003. Threat status of some protected bryophytes in Hungary. *Acta Academiae Paedagogicae Agriensis, Nova Series* 24: 189–200.
- PAPP B., ÓDOR P. & SZURDOKI E. 2014a. Sziklai illatosmoha. In: HARASZTY L. (szerk.): *Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon*. Pro Vértes Közalapítvány, Csákvár, pp. 22–24.
- PAPP B., ÓDOR P. & SZURDOKI E. 2014b. Zöld koboldmoha. In: HARASZTY L. (szerk.): *Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon*. Pro Vértes Közalapítvány, Csákvár, pp. 25–27.
- PAPP B., ÓDOR P. & SZURDOKI E. 2014c. Zöld seprómoha. In: HARASZTY L. (szerk.): *Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon*. Pro Vértes Közalapítvány, Csákvár, pp. 28–30.
- PILKINGTON S. 2010. *Buxbaumia aphylla*. In: ATHERTON I., BOSANQUET S.D.S. & LAWLEY M. (szerk.): *Mosses and Liverworts of Britain and Ireland – a field guide*. British Bryological Society, Plymouth, p. 336.
- PLÁŠEK V. 2004. The Moss *Buxbaumia viridis* (Bryopsida, Buxbaumiaceae) in the Czech part of the Western Carpathians — distribution and ecology. In: STEBEL A. & OCHYRA R. (szerk.): *Bryological studies in the Western Carpathians*. Sorus, Poznań, pp. 37–44.
- PLÁŠEK V. & NOVOZÁMSKÁ E. 2011. Historical and recent occurrence of epixyloous moss *Buxbaumia viridis* in the Javorníky Mts. and the Vsetínské vrchy hills (western Carpathians). *Casopis Slezského Zemského Muzea (A)* 60: 185–189. doi:10.2478/v10210-011-0020-9.

- PÓCS T. 1980. The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rain forest types in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 26(1–2): 143–167.
- PRICE M. J. & ELLIS L.T. 2015. Lectotypification of *Buxbaumia aphylla* Hedw. and *B. aphylla* var. *viridis* DC. (*Buxbaumiaceae*). *Journal of Bryology* 37(3): 209–214. doi:10.1179/1743282015Y.0000000010.
- RONIKIER M. 2011. Biogeography of high-mountain plants in the Carpathians: An emerging phylogeographical perspective. *Taxon* 60 (2): 373–389. doi:10.1002/tax.602008.
- ROTHERO G. 2008a. Ecology and management of deadwood for *Buxbaumia viridis* and other bryophytes. Course notes. *Plantlife Scotland*. <https://web.archive.org/web/20151124011347/http://www.plantlife.org.uk/uploads/documents/PLINKS%20Green%20Shield%20moss%20Buxbaumia%20viridis%20course%20notes%20FINAL.pdf>. (Hozzáférés: 2021.02.13)
- ROTHERO G. 2008b. Looking after Green Shield-moss (*Buxbaumia viridis*) and other mosses and liverworts on dead wood. *Plantlife Scotland*. [https://www.plantlife.org.uk/application/files/6214/8233/6752/Green\\_Shield-moss\\_and\\_other\\_deadwood\\_mosses\\_mgt\\_guide\\_FINAL\\_PDF\\_lr.pdf](https://www.plantlife.org.uk/application/files/6214/8233/6752/Green_Shield-moss_and_other_deadwood_mosses_mgt_guide_FINAL_PDF_lr.pdf). (Hozzáférés: 2021.02.13)
- ROTHERO G.P. 2014. *Buxbaumia viridis*. In: BLOCKEEL T.L., BOSANQUET S.D.S., HILL M.O. & PRESTON C.D. (szerk.): *Atlas of British & Irish Bryophytes. The distribution and habitat of mosses and liverworts in Britain and Ireland. Volume 1*. Pisces Publications, Newbury, p. 429. <https://www.britishbryologicalsociety.org.uk/wp-content/uploads/2020/12/Atlas-of-British-and-Irish-Bryophytes-V1-429.pdf>. (Hozzáférés: 2021.05.06)
- RUMSEY F.J. & BLOCKEEL T.L. 2014. *Buxbaumia aphylla*. In: BLOCKEEL T.L., BOSANQUET S.D.S., HILL M.O. & PRESTON C.D. (szerk.): *Atlas of British & Irish Bryophytes. The distribution and habitat of mosses and liverworts in Britain and Ireland. Volume 1*. Pisces Publications, Newbury, p. 428. <https://www.britishbryologicalsociety.org.uk/wp-content/uploads/2020/12/Atlas-of-British-and-Irish-Bryophytes-V1-428.pdf>. (Hozzáférés: 2021.05.06)
- SABOVLJEVIC M., VUJICIC M. & SABOVLJEVIC A. 2010. Diversity of saproxylic bryophytes in old-growth and managed beech forests in the central Balkans. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 144(1): 234–240. doi:10.1080/11263500903561015.
- SAMANIEGO L., THOBER S., KUMAR R., WANDERS N., RAKOVEC O., PAN M., ZINK M., SHEFFIELD J., WOOD E.F. & MARX A. 2018. Anthropogenic warming exacerbates European soil moisture droughts. *Nature Climate Change* 8: 421–426. doi:10.1038/s41558-018-0138-5.
- SCHIRMEL J., TIMLER L. & BUCHHOLZ S. 2010. Impact of the invasive moss *Campylopus introflexus* on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) in acidic coastal dunes at the southern Baltic Sea. *Biological Invasions* 13(3): 605–620.
- SCHMOTZER A., TÁBORSKÁ J. & SZÜCS P. 2018. A bükkaljai oligocén kavicsos kialakult mészkerülő tölgyesek társulástani viszonyai. In: MOLNÁR V. A., SONKOLY J. & TAKÁCS A. (szerk.): *XII. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia*. Debrecen, 2018. február 23–25. Program és összefoglalók, p. 86.

- SCHNYDER N. & RIS E. 2011. Grünes Koboldmoos (*Buxbaumia viridis*). [https://bvnw.de/wp-content/uploads/2011/03/Gruenes\\_Koboldmoos2.pdf](https://bvnw.de/wp-content/uploads/2011/03/Gruenes_Koboldmoos2.pdf). (Hozzáférés: 2021.02.13)
- SCHOFIELD W.B. 2007. *Buxbaumiaceae* Schwägrichen. In: FLORA OF NORTH AMERICA EDITORIAL COMMITTEE (szerk.): *Flora of North America* 27. Oxford University Press, New York & Oxford, pp. 118–120.
- SHAW A.J. & RENZAGLIA K. S. 2004. Phylogeny and diversification of bryophytes. *American Journal of Botany* 91: 1557–1581. doi:10.3732/ajb.91.10.1557.
- SHAW A.J., SZÖVÉNYI P. & SHAW B. 2011. Bryophyte diversity and evolution: Window into the early evolution of land plants. *American Journal of Botany* 98(3): 352–369. doi:10.3732/ajb.1000316.
- SILER N., ROE G. & DURRAN D. 2013. On the Dynamical Causes of Variability in the Rain-Shadow Effect: A Case Study of the Washington Cascades. *Journal of Hydrometeorology* 14: 122–139. doi:10.1175/JHM-D-12-045.1.
- SIMMEL J., AHRENS M. & POSCHLOD P. 2020. Ellenberg N values of bryophytes in Central Europe. *Journal of Vegetation Science* 00: 1–20. doi:10.1111/jvs.12957.
- SIMON T. 1970. Bryocönológiai és Ökológiai adatok a Zemplén-hegységből. *Botanikai Közlemények* 57(1): 31–43.
- SMITH A.J.E. (szerk.). 1982. *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London & New York, 512 pp.
- SMITH A.J.E. 2004. *The moss flora of Britain and Ireland. 2nd Edition*. Cambridge University Press, Cambridge, New York, 1026 pp. doi:10.1017/CBO9780511541858.
- SOÓ R. 1964. *A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 589 pp.
- SPITALE D. & MAIR P. 2015. Predicting the distribution of a rare species of moss: The case of *Buxbaumia viridis* (Bryopsida, Buxbaumiaceae). *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 151(1): 9–19. doi:10.1080/11263504.2015.1056858.
- STEBEL A. & ŽARNOWIEC J. 2014. Gatunki puszczańskie we florze mchów Bieszczadzkiego Parku Narodowego (Karpaty Wschodnie). *Roczniki Bieszczadzkie* 22: 259–277.
- SZŰCS P. 2010. A Naszály-hegy mohafldrája. In: PINTÉR B. & TÍMÁR G. (szerk.): *A Naszály természetrajza*. Rosalia 5. Duna–Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, Budapest, pp. 177–216.
- SZŰCS P., CSIKY J. & PAPP B. 2014. A neophyta *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. elterjedése Magyarországon. *Kitaibelia* 19(2): 212–219.
- SZŰCS P., NÉMETH Cs. & ERZBERGER P. 2013. Adatok a *Dicranum tauricum* Sapjegin hazai elterjedéséhez II. *Botanikai Közlemények* 100(1–2): 147–154.
- TAYLOR J. 1972. The habitat and orientation of capsules of *Buxbaumia aphylla* in the Douglas Lake region of Michigan. *The Michigan Botanist* 11: 70–73.
- TAYLOR S. 2010. *Buxbaumia viridis* in Abernethy Forest and other sites in northern Scotland. *Field Bryology* 100: 9–14.

- TAYLOR S. 2012. Records of *Buxbaumia viridis* growing on new substrates. *Field Bryology* 107: 21–22.
- THAURONT M. & STALLEGER M. 2008. *Management of Natura 2000 habitats, Luzulo-Fagetum beech forests, 9110*. European Commission. [https://ec.europa.eu/environment/nature/natura2000/management/habitats/pdf/9110\\_Luzulo-fagetum\\_beech\\_forests.pdf](https://ec.europa.eu/environment/nature/natura2000/management/habitats/pdf/9110_Luzulo-fagetum_beech_forests.pdf). (Hozzáférés: 2021.02.13)
- TOBISCH T. & KOTTEK P. 2013. *Forestry-related Databases of the Hungarian Forestry Directorate*. [https://portal.nebih.gov.hu/documents/10182/862096/Forestry\\_related\\_databases.pdf/3ff92716-2301-4894-a724-72fafca9d4fc](https://portal.nebih.gov.hu/documents/10182/862096/Forestry_related_databases.pdf/3ff92716-2301-4894-a724-72fafca9d4fc). (Hozzáférés: 2021.02.13)
- UNGETHÜM K., KISON H-U. & STORDEUR R. 2011. Die epiphytischen Flechten in drei verschiedenen Laubwaldgesellschaften im Nationalpark Harz. *Hercynia* 44: 191–210.
- VAJDA L. 1966. A Börzsöny hegység mohafldrája. *Fragmenta Botanica Musei historico-naturalis Hungarici* 4: 79–100.
- VAJDA L. 1969. A Sátorhegység mohafldrája. *Fragmenta Botanica Musei historico-naturalis Hungarici* 7: 93–120.
- VANDERPOORTEN A. & GOFFINET B. 2009. *Introduction to Bryophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, 328 pp. doi:10.1017/CBO9780511626838.
- VAN ROMPU W. & STIEPERAERE H. 2002. Fate of sporophytes in a Belgian population of *Buxbaumia aphylla*. *Journal of Bryology* 24(1):83–85. doi:10.1179/037366802125000377.
- VERSEGHY K. 1994. *Magyarország zuzmófldójának kézikönyve*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 415 pp.
- VONČINA G., CYKOWSKA-MARZENCKA B. & CHACHUŁA P. 2012. Rediscovery of *Buxbaumia viridis* (Bryophyta, Buxbaumiaceae) in the Tatra and Gorce in the Polish Western Carpathians. In: STEBEL, A. & OCHYRA R. (szerk.): *Chorological Studies on Polish Carpathian Bryophytes*. Sorus, Poznań, pp. 171–176.
- WARNSTORF C. 1903–1906. *Kryptogamenflora der Mark Brandenburg: Leber- und Torfmoose, Laubmoose*. Bornträger, Leipzig, 1160 pp.
- WIKLUND K. 2002. Substratum preference, spore output and temporal variation in sporophyte production of the epixylic moss *Buxbaumia viridis*. *Journal of Bryology* 24(3): 187–195. doi:10.1179/037366802125001358.
- WIKLUND K. 2003. Phosphorus concentration and pH in decaying wood affect establishment of the red-listed moss *Buxbaumia viridis*. *Canadian Journal of Botany* 81: 541–549. doi:10.1139/b03-048.
- WIKLUND K. & RYDIN H. 2004. Ecophysiological constraints on spore establishment in bryophytes. *Functional Ecology* 18: 907–913. doi:10.1111/j.0269-8463.2004.00906.x.
- WOLF T. 2015. Untersuchungen zu den Entwicklungsstadien von *Buxbaumia viridis* (Lam. & DC.) Moug. & Nestl. (Grünes Koboldmoos). *Carolinea* 73:5–15.

ZARTMAN C.E., AMARAL J.A., FIGUEIREDO J.N. & DE SALES DAMBROS C. 2015. Drought Impacts Survivorship and Reproductive Strategies of an Epiphyllous Leafy Liverwort in Central Amazonia. *Biotropica* 47(2):172–178. doi:10.1111/btp.12201.

### Hivatkozott weboldalak

- [1] Magyar Természettudományi Múzeum. Miért fontos a mohák védelme? <http://www.nhmus.hu/hu/tudd/kutatasainkrol/mohavedelem>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [2] WWF. Vadkár. <https://wwf.hu/archiv/vadkar>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [3] ECCB (European Committee for Conservation of Bryophytes). <https://eccbbryo.nhmus.hu/>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [4] Moose. Deutscher Name. [https://arteninfo.net/elearning/moose/select\\_species](https://arteninfo.net/elearning/moose/select_species). (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [5] Britannica. Elf-cap moss. <https://www.britannica.com/plant/elf-cap-moss>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [6] Bryologische + Lichenologische Werkgroep. Dutch Bryological and Lichenological Society. <http://www.blwg.nl/mossen/english.aspx>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [7] Report under the Article 17 of the Habitats Directive Period 2007-2012. *Buxbaumia viridis*. <http://forum.eionet.europa.eu/habitat-art17report/library/2007-2012-reporting/factsheets/species/non-vascular-plants/buxbaumia-viridis/download/en/1/buxbaumia-viridis.pdf>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [8] Google Earth. <https://www.google.hu/intl/hu/earth/>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [9] Magyarország földrajzi kistájbeosztása. <https://www.novenyzetiterkep.hu/node/407>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [10] NÉBIH. Erdőtérkép. <https://erdoterkep.nebih.gov.hu/>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [11] Index Fungorum. <http://www.indexfungorum.org/>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [12] Google Maps. <https://www.google.com/maps/>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [13] WWF. 2016. Old-growth forests in Hungary in danger. <https://wwf.panda.org/?269991/Old-growth-forests-in-Hungary-in-danger>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [14] CorelDRAW. <https://www.coreldraw.com/en/>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [15] Draft Management Recommendations for Green bug moss *Buxbaumia viridis* (DC.) Moug. & Nestl. Version 1.1. 1996. <https://www.blm.gov/or/plans/surveyandmanage/MR/Bryophytes/buvi.pdf>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)
- [16] Deutscher Wetterdienst. Climatological maps of Germany. Aridity Index, 1961–1990, Complete year. <https://www.dwd.de/EN/ourservices/klimakartendeutschland/klimakartendeutschland.html>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)



[17] Nemzeti Földügyi Központ. Magyarország erdeivel kapcsolatos adatok. Erdeink koreloszlása fafajcsoportonként. 2019. [http://www.nfk.gov.hu/Magyarország\\_erdeivel\\_kapcsolatos\\_adatok\\_news\\_513](http://www.nfk.gov.hu/Magyarország_erdeivel_kapcsolatos_adatok_news_513). (Hozzáférés: 2021.02.13.)

[18] European Commission. Environment. Introduction to Beetles. <https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/beetles/introduction.htm>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)

[19] BLAM-Exkursion Vogesen September 2016. Organisiert von Volker John - Photos Michael Lüth. <http://www.milueth.de/Moose/Aktuell/2016-Vogesen/Vogesen.html>. (Hozzáférés: 2021.02.13.)

## 10. Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretném köszönetemet kifejezni témavezetőmnek, dr. Csiky Jánosnak a dolgozatom témájának felvetéséért, az iránymutatásért és az elmúlt években kapott mérhetetlen segítségért. Köszönöm mindenre kiterjedő figyelmét, a biztatást, az elismerő szavakat és azt, hogy szakmai területeken kívül is számíthattam rá.

Rendkívül hálás vagyok Peter Erzbergernek a mohák ismeretébe való bevezetésért, a közös terepnapokért, a problémás mohataxonok határozásáért és a kutatás során kapott rengeteg háttér-információért.

A terepi munkában való közreműködést kiemelten köszönöm témavezetőmnek, Kovács Dánielnek és Peter Erzbergernek, továbbá dr. Antun Alegronak, dr. Baráth Kornélnak, Beránek Ábelnek, ifj. Csiky Jánosnak, Csikyné Radnai Évának, Futó Tamásnak, Kovács Antalnak, Kovács Csabának, Kovács Juliannának, Lantos Istvánnak, Magos Gábornak, dr. Nagy Józsefnek, Nagy Katalinnak, dr. Purger Dragicának, Schmotzer Andrásnak, Szende Simonnak, dr. Szigetvári Csabának, Vedran Šegotanak, Tóth István Zsoltnak és Alberto Zurdo Jordanak.

Köszönöm Kovács Dánielnek és dr. Lőkös Lászlónak a zuzmók határozását.

Hálás vagyok dr. Papp Beátának, dr. Ódor Péternek, dr. Szűcs Péternek, dr. Németh Csabának, dr. Szurdoki Erzsébetnek, dr. Nagy Zoltánnak és Mák Orsolyának az adatszolgáltatásért, illetve a Mecsekerdő Zrt.-nek és a Nemzeti Földügyi Központ Erdészeti Főosztályának az erdészeti információk rendelkezésemre bocsátásáért. Dr. Bölöni Jánost a hasznos referenciák ajánlásáért illeti köszönet.

A kutatást az Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, a Balaton-felvidéki Nemzeti Park Igazgatóság, a Bükk Nemzeti Park Igazgatóság, a Duna-Dráva Nemzeti Park Igazgatóság, a Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, a Földművelésügyi Minisztérium Természetmegőrzési Főosztálya és az Emberi Erőforrások Minisztériumának ÚNKP-16-2-I. és ÚNKP-18-3-I. kódszámú Új Nemzeti Kiválóság Programja támogatta.

Végül, de nem utolsó sorban köszönöm szüleimnek, páromnak, családomnak és barátaimnak, hogy mindvégig mellettem álltak, biztattak és támogattak a PhD éve alatt.

## 11. Publikációs lista

### A dolgozat témájához kapcsolódó folyóirat-közlemények

ALEGRO A., ŠEGOTA V., PAPP B., **DEME J.**, KOVÁCS D., PURGER D. & CSIKY J. 2018. The Invasive Moss *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. (Bryophyta) Spreads Further Into South-Eastern Europe. *Cryptogamie, Bryologie* 39 (3): 331–341. doi:10.7872/cryb/v39.iss3.2018.331.

**IF**<sub>2018</sub>: 1,095

CSIKY J., ATKÁRI B., **DEME J.** & CSIKYNÉ RADNAI É. 2014. Mohaflorisztikai érdekességek a Nyugat-Mecsekből. *Kitaibelia* 19: 29–38.

CSIKY J., ERZBERGER P., KOVÁCS D. & **DEME J.** 2015. *Campylopus flexuosus* (Hedw.) Brid. Nyugat-Mecsekben. *Kitaibelia* 20 (1): 28–37. doi:10.17542/kit.20.28.

CSIKY J., KOVÁCS D., **DEME J.**, TAKÁCS A., ÓVARI M., MOLNÁR V. A., MALATINSZKY Á., NAGY J. & BARINA Z. 2017. Taxonomical and chorological notes 4 (38–58). *Studia botanica hungarica* 48 (1): 133–144. doi:10.17110/StudBot.2017.48.1.133.

**DEME J.** & CSIKY J. 2021. Development and survival of *Buxbaumia viridis* (Moug. ex DC.) Brid. ex Moug. & Nestl. sporophytes in Hungary. *Journal of Bryology*. doi:10.1080/03736687.2021.1916169.

**IF**<sub>2019</sub>: 1,152

**DEME J.**, ERZBERGER P., KOVÁCS D., TÓTH I. Zs. & CSIKY J. 2020. *Buxbaumia viridis* (Moug. ex Lam. & DC.) Brid. ex Moug. & Nestl. in Hungary predominantly terricolous and found in managed forests. *Cryptogamie, Bryologie* 41 (8): 89–103. doi:10.5252/cryptogamie-bryologie2020v41a8.

**IF**<sub>2019</sub>: 0,662

ELLIS L.T., ALATAŞ M., ALEFFI M., ALEGRO A., ŠEGOTA V., OZIMEC S., VUKOVIĆ N., KOLETIĆ N., PRLIĆ D., BONTEK M., ASTHANA A.K., GUPTA D., SAHU V., RAWAT K.K., BAKALIN V.A., KLIMOVA K.G., BARÁTH K., BELDIMAN L.N., CSIKY J., **DEME J.**, KOVÁCS D., CANO M.J., GUERRA J., CZERNYADJEVA I.V., DULIN M.V., ERZBERGER P., EZER T., FEDOSOV V.E., FONTINHA S., SIM-SIM M., GARCIA C.A., MARTINS A., GRANZOW-DE LA CERDA I., SÁEZ L., HASSEL K., WEIBULL H., HODGETTS N.G., INFANTE M., HERAS P., KIEBACHER T., KUČERA J., LÉBOUVIER M., OCHYRA R., ÖREN M., PAPP B., PARK S.J., SUN B.-Y., PLÁŠEK V., POPONESSI S., VENANZONI R., PURGER D., REIS F., SINIGLA M., STEBEL A., ŞTEFĂNUŢ S., UYAR G., VONČINA G., WIGGINTON M.J., YONG K.-T., CHAN M.S. & YOON Y.-J. 2017. New National and Regional Bryophyte Records, 52. *Journal of Bryology* 39 (3): 285–304. doi:10.1080/03736687.2017.1341752.

**IF**<sub>2017</sub>: 1,079

ERZBERGER P., NÉMETH Cs., **DEME J.** & CSIKY J. 2018. Stomatal anatomy allows clarification of historical collections of *Buxbaumia* species in Hungary. *Studia botanica hungarica* 49(1): 71–82. doi:10.17110/StudBot.2018.49.1.71.

MATUS G., CSIKY J., BAUER N., BARÁTH K., VASUTA G., BARABÁS A., HRICSOVINYI D., TAKÁCS A., ANTAL K., BUDAI J., ERZBERGER P., MOLNÁR P., **DEME J.** & BARINA Z. 2018. Taxonomical and chorological notes 7 (75–84). *Studia botanica hungarica* 49(2): 83–94. doi:10.17110/StudBot.2018.49.2.83.

## A dolgozat témájához kapcsolódó konferenciaszereplések

### Előadások

**DEME J.**, ERZBERGER P., KOVÁCS D., BARÁTH K., LANTOS I., MAGOS G., NAGY J., NAGY K., NAGY Z., NÉMETH CS., ÓDOR P., PAPP B., TÓTH I. ZS. & CSIKY J. 2017. Distribution and habitat preference of *Buxbaumia* Hedw. species in Hungary. IV. Aktuális eredmények a kriptogám növények kutatásában nemzetközi konferencia, Eger, 2017.11.30–12.01. *Acta Biologica Plantarum Agriensis* 5: 32. doi:10.21406/ABPA.2017.5.1.32.

**DEME J.**, ERZBERGER P., KOVÁCS D., LÖKÖS L., NÉMETH CS., ÓDOR P., PAPP B., TÓTH I. ZS. & CSIKY J. 2016. A levéltelen koboldmoha (*Buxbaumia aphylla*) magyarországi elterjedése és élőhelyi preferenciája. In: BARINA Z., BUCZKÓ K., LÖKÖS L., PAPP B., PIFKÓ D. & SZURDOKI E. (szerk.): *XI. Aktuális flóra- és vegetációkutatás a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia*. Budapest, 2016. február 12–14. Előadások és posztterek összefoglalói, pp. 31–33.

**DEME J.**, KOVÁCS D., TŰZES D. & CSIKY J. 2015. A magyarországi *Campylopus* fajok élőhely-preferenciája a Mecsekben. In: SZÜCS P. & PÉNZESNÉ KÓNYA E. (szerk.): *III. Aktuális eredmények a kriptogám növények kutatásában*. Eger, 2015. november 17–18. A konferencia előadásainak és poszttereinek összefoglalói, p. 15.

### Posztterek

CSIKY J. & **DEME J.** 2015. Egy terjeszkedő faj, a *Dicranum tauricum* Sapjegin sporofitonos állományai Magyarországon. In: SZÜCS P. & PÉNZESNÉ KÓNYA E. (szerk.): *III. Aktuális eredmények a kriptogám növények kutatásában*. Eger, 2015. november 17–18. A konferencia előadásainak és poszttereinek összefoglalói, p. 37.

**DEME J.**, KOVÁCS D. & CSIKY J. 2018. Öserdei faj a város szélén? – A *Buxbaumia viridis* preferenciája az urbán-rurális gradiens mentén Magyarországon. In: CZIKKELYNÉ ÁGH N., SÁNDOR K. & SERESS G. (szerk.): *I. Urbanizációs Ökológia Konferencia*. Veszprém, 2018. október 19–20. Absztraktfüzet, p. 41.

## Nem a dolgozat témájához kapcsolódó folyóirat-közlemények

CSIKY J., BARÁTH K., BARNA P., CSIKYNÉ RADNAI É., **DEME J.**, SZIGETVÁRI CS., WIRTH T. & KOVÁCS D. 2020. Pótlások Magyarország edényes növényfajainak elterjedési atlaszához X. *Kitaibelia* 25 (1): 101–106. doi:10.17542/kit.25.101.

CSIKY J., BARÁTH K., BOCZ V., **DEME J.**, FÜLÖP ZS., KOVÁCS D., NAGY K., TAMÁSI B. & CSIKYNÉ RADNAI É. 2017. Pótlások Magyarország edényes növényfajainak elterjedési atlaszához V. *Kitaibelia* 22 (2): 383–403. doi:10.17542/kit.22.383.

CSIKY J., BARÁTH K., CSIKYNÉ RADNAI É., **DEME J.**, WIRTH T., ZURDO J. A. & KOVÁCS D. 2018. Pótlások Magyarország edényes növényfajainak elterjedési atlaszához VIII. *Kitaibelia* 23 (2): 238–261. doi:10.17542/kit.23.238.

CSIKY J., ERZBERGER P., KOVÁCS D. & **DEME J.** 2014. *Campylopus pyriformis* (Schultz) Brid. in the Western Mecsek Mts. (South Transdanubia, Hungary). *Kitaibelia* 19 (2): 366–367.

**DEME J.**, PALLA B., HASZONITS GY., CSIKY J., BARÁTH K., KOVÁCS D., ZURDO JORDA A., ERZBERGER P., WOLF M., PAPP V. & SCHMIDT D. 2019. Taxonomical and chorological notes 9: (94–98). *Studia botanica hungarica* 50(2): 381–392. doi:10.17110/StudBot.2019.50.2.379.

ELLIS L.T., AFONINA O.M., ANDRIAMIARISOA R.L., ASTHANA G., BHARTI R., AYMERICH P., BAMBE B., BOIKO M., BRUGUÉS M., RUIZ E., SÁEZ L., CANO M.J., ROS M., ČÍHAL M., **DEME J.**, CSIKY J., DIHORU G., DŘEVOJAN P., EZER T., FEDOSOV V.E., IGNATOVA E.A., SEREGIN A.P., GARCIA C.A., MARTINS A., SÉRGIO C., SIMSIM M., RODRIGUES A.S.B., GRADSTEIN S.R., REEB C., IRMAH A., SULEIMAN M., KOPONEN T., KUČERA J., LÉBOUVIER M., LIQUN Y., LONG D.G., MAKSIMOV A.I., MAKSIMOVA T. A., MUÑOZ J., NOBIS M., NOWAK A., OCHYRA R., O’LEARY S.V., OSORIO F., PISARENKO O.Y., PLÁŠEK V., SKOUPÁ Z., SCHÄFER-VERWIMP A., SCHNYDER N., SHEVOCK J.R., ŞTEFĂNUŢ S., SULAYMAN M., SUN B.-Y., PARK S.J., TUBANOVA D.YA., VÁNĀ J.†, WOLSKI G.J., YAO K.-Y., YOON Y.-J. & YÜCEL E. (2018): New National and Regional Bryophyte Records, 56. *Journal of Bryology* 40 (3): 271–296. doi:10.1080/03736687.2018.1487687.

**IF**<sub>2018</sub>: 1,361

ELLIS L.T., ALEFFI M., ALEGRO A., ŠEGOTA V., ASTHANA A.K., GUPTA R., SINGH V.J., BAKALIN V.A., BEDNAREK-OCHYRA H., CYKOWSKA-MARZENCKA B., BENITEZ A., BOROVICHEV E.A., VILNET A.A., KONSTANTINOVA N.A., BUCK W.R., CACCIATORO C., SÉRGIO C., CSIKY J., **DEME J.**, KOVÁCS D., DAMSHOLT K., ENROTH J., ERZBERGER P., FEDOSOV V.E., FUERTES E., GRADSTEIN S.R., GREMMEN N.J.M., HALLINGBÄCK T., JUKONIENĚ I., KIEBACHER T., LARRAÍN J., LÉBOUVIER M., LÜTH M., MAMONTOV YU.S., POTEMKIN A.D., NÉMETH Cs., NIEUWKOOP J.A.W., NOBIS M., WĘGRZYN M., WIETRZYK P., OSORIO F., PARNIKOZA I., VIRCHENKO V.M., PERALTA D.F., CARMO D.M., PLÁŠEK V., SKOUPÁ Z., POPONESSI S., VENANZONI R., PUCHE F., PURGER D., REEB C., RIOS R., RODRIGUEZ-QUIEL E., ARROCHA C., SABOVLJEVIĆ M.S., NIKOLIĆ N., SABOVLJEVIĆ A.D., DOS SANTOS E.L., SEGARRA-MORAGUES J.G., ŞTEFĂNUŢ, S. & STONČIUS D. 2016. New national and regional bryophyte records, 48. *Journal of Bryology* 38 (3): 235–259. doi:10.1080/03736687.2016.1206685.

**IF**<sub>2016</sub>: 0,975

ELLIS L.T., ASTHANA A.K., SRIVASTAVA A., BAKALIN V.A., BEDNAREK-OCHYRA H., CANO M.J., JIMÉNEZ J.A., ALONSO M., **DEME J.**, CSIKY J., DIA M.G., CAMPISI P., ERZBERGER P., GARILLETI R., GOROBETS K.V., GREMMEN N.J.M., JIMENEZ M.S., SUÁREZ G.M., JUKONIENĚ I., KIEBACHER T., KIRMACI M., KOCZUR A., KÜRSCHNER H., LARA F., MAZIMPAKA V., LARRAÍN J., LÉBOUVIER M., MEDINA R., NATCHEVA R., NEWSHAM K.K., NOBIS M., NOWAK A., ÖREN M., ÖZÇELİK A.D., ORGAZ J.D., PERALTA D.F., PLÁŠEK V., ČÍHAL L., RISTOW R., SAWICKI J., SCHÄFER-VERWIMP A., SMITH V.R., STEBEL A., ŞTEFĂNUŢ S., SUBKAITĚ M., SUN B.-Y., USELIENĚ A., UYAR G., VÁŇA J., YOON Y.-J. & PARK S.J. 2015. New national and regional bryophyte records, 43. *Journal of Bryology* 37 (2): 128–147. doi:10.1179/1743282015Y.0000000003.

**IF**<sub>2015</sub>: 1,325

## Nem a dolgozat témájához kapcsolódó konferenciaszereplések

### *Előadások*

BARÁTH K., ERZBERGER P., **DEME J.** & CSIKY J. 2017. Remarkable results of recent field explorations in the Kőszeg Mts. IV. Aktuális eredmények a kriptogám növények kutatásában nemzetközi konferencia, Eger, 2017.11.30–12.01. *Acta Biologica Plantarum Agriensis* 5: 31. doi:10.21406/ABPA.2017.5.1.31.

**DEME J.** 2018. A Mecsek mohafldrája. In: *Pro Scientia Aranyérmesek XIV. Konferenciája*. Budapest, 2018.08.23–25. Absztraktfüzet. Pro Scientia Aranyérmesek Társasága, Budapest, p. 24.

PURGER D., **DEME J.**, KRSTONOŠIĆ D. & ĆUK M. 2019. Dry pioneer grasslands of sand and shallow skeletal soils (*Koelerio–Corynephoretea canescentis*) along the Drava River. In: JASPRICA, N. & CAR, A. (eds): *Sixth Croatian Botanical Symposium*. Zagreb (Croatia). 30 August – 1 September 2019. Book of Abstracts. Croatian Botanical Society, Zagreb, p. 22.

### **Poszterek**

CSIKY J., ATKÁRI B., **DEME J.** & CSIKYNÉ R. É. 2014. Tőzegmohás úszólápok a Mecsekben. In: SCHMIDT D., KOVÁCS M., BARTHA D. (szerk.): *X. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia absztraktkötete*. Sopron, 2014.03.07–09. Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, p. 146.

**DEME J.**, P. ERZBERGER, KOVÁCS D. & CSIKY J. 2018. Recent results of bryophyte mapping in the Mecsek Mts (Hungary). In: MOLNÁR V. A., SONKOLY J. & TAKÁCS A. (szerk.): XII. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia. Debrecen, 2018. február 23–25. Program és összefoglalók, p. 61.

**DEME J.** KOVÁCS D., A. ALEGRO, V. ŠEGOTA, PURGER D. & CSIKY J. 2017. Lichenological and bryological curiosities in the Papuk Mt (Croatia). IV. Aktuális eredmények a kriptogám növények kutatásában nemzetközi konferencia, Eger, 2017.11.30–12.01. *Acta Biologica Plantarum Agriensis* 5: 49. doi:10.21406/ABPA.2017.5.1.49.

**DEME J.**, LENGYEL A., TÓTH A., PAPP B. & CSIKY J. 2015. Floristic, phytosociological and ecological investigation of spring plant communities (*Montio-Cardaminetea*) in the Mecsek Mts. and the South-Zselic. In: Ž. ŠKVORC, J. FRANJIC & D. KRSTONOŠIĆ (eds.): 36th Meeting of Eastern Alpine and Dinaric Society for Vegetation Ecology. Osijek (Croatia). 17–20 June 2015. Book of Abstracts. Croatian Botanical Society, Zagreb, p. 35.

**DEME J.**, LENGYEL A., TÓTH A., PAPP B. & CSIKY J. 2016. A Mecsek hegység és a Dél-Zselic forrásgyepjeinek (*Montio-Cardaminetea*) társulástani és ökológiai vizsgálata. In: BARINA Z., BUCZKÓ K., LÖKÖS L., PAPP B., PIFKÓ D. & SZURDOKI E. (szerk.): XI. Aktuális flóra- és vegetációkutatás a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia. Budapest, 2016. február 12–14. Előadások és poszterek összefoglalói, pp. 151–152.

**DEME J.**, SZEKERES P. & CSIKY J. 2015. A pécsi egyetemi herbárium (JPU) mohagyűjteményének digitális adatbázisa. In: SZÜCS P. & PÉNZESNÉ KÓNYA E. (szerk.): III. Aktuális eredmények a kriptogám növények kutatásában. Eger. 2015. november 17–18. A konferencia előadásainak és posztereinek összefoglalói, p. 55.

NAGY K., **DEME J.** & CSIKY J. 2017. Distribution and habitat preference of *Leucobryum* Hampe species in the Mecsek Mts. (Hungary). IV. Aktuális eredmények a kriptogám növények kutatásában nemzetközi konferencia, Eger, 2017.11.30–12.01. *Acta Biologica Plantarum Agriensis* 5: 55. doi:10.21406/abpa.2017.5.1.55.

## 12. Mellékletek

**1. melléklet.** Az elterjedési térképeken feltüntetett, más kutatók által talált koboldmoha-előfordulások és megtalálói. (A csillaggal jelölt kvadrátokban saját, újabb adatok is ismertek. Azon kvadrátok esetében, melyekben egy adott kutató több időpontban is talált koboldmohát, a régebbi időpont került megadásra.)

Kvadrát	Faj	Állomány(ok) megtalálói	Megtalálás ideje	Forrás
7594.3	<i>B. viridis</i> (gemma)	Peter Erzberger, Jan Eckstein	2017	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>
*7594.4	<i>B. aphylla</i>	Ódor Péter	1995	Ódor Péter <i>ex. litt.</i>
*7884.4	<i>B. aphylla</i>	Csiky János	1995–1997	Csiky 1998
*7988.2	<i>B. viridis</i>	Papp Beáta, Ódor Péter, Szurdoki Erzsébet	1999	Papp <i>et al.</i> 2003
7989.1	<i>B. viridis</i> (gemma)	Peter Erzberger, Steffen Caspari	2018	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>
8079.4	<i>B. aphylla</i>	Nagy József	2017	Csiky <i>et al.</i> 2017
8080.1	<i>B. aphylla</i>	Nagy József	2017	Csiky <i>et al.</i> 2017
8088.4	<i>B. aphylla</i>	Szűcs Péter, Schmotzer András, Jana Tábornská	2016	Schmotzer <i>et al.</i> 2018; Szűcs <i>ex. litt.</i>
8179.2	<i>B. aphylla</i>	Nagy József	2017	Csiky <i>et al.</i> 2017
8180.4	<i>B. aphylla</i>	Peter Erzberger, Szűcs Péter	2007	Szűcs 2010
*8186.1	<i>B. viridis</i>	Ódor Péter	2010	Papp <i>et al.</i> 2014b
8276.4	<i>B. aphylla</i>	Peter Erzberger, Németh Csaba	2015	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>
8279.4	<i>B. aphylla</i>	Peter Erzberger, Kovács Dániel	2015	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>
8379.4	<i>B. aphylla</i>	Peter Erzberger, Kovács Dániel	2015	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>
8380.3	<i>B. aphylla</i>	Nagy Zoltán	2016	Nagy Zoltán <i>ex. litt.</i>
8479.2	<i>B. aphylla</i>	Nagy József	2017	Nagy József <i>ex. litt.</i>
*8479.3	<i>B. aphylla</i>	Peter Erzberger	2001	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>
8564.4	<i>B. aphylla</i>	Peter Erzberger, Baráth Kornél	2017	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>
8664.2	<i>B. aphylla</i>	Peter Erzberger, Baráth Kornél	2017	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>
8764.4	<i>B. aphylla</i>	Peter Erzberger, Baráth Kornél	2019	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>
8871.2	<i>B. aphylla</i>	Németh Csaba	2013	Németh Csaba <i>ex. litt.</i>
9063.3	<i>B. aphylla</i>	Peter Erzberger, Németh Csaba	2014	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>
9063.4	<i>B. aphylla</i>	Ódor Péter <i>et al.</i>	1993–1996	Ódor <i>et al.</i> 2002
*9070.3	<i>B. aphylla</i>	Peter Erzberger, Németh Csaba	2013	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>
*9163.1	<i>B. aphylla</i>	Ódor Péter; Papp Beáta	1994; 2000	Ódor <i>et al.</i> 1996; Papp Beáta <i>ex. litt.</i>
*9163.1	<i>B. viridis</i>	Papp Beáta, Szurdoki Erzsébet, Mák Orsolya	2016	Papp Beáta <i>ex. litt.</i>
9163.2	<i>B. aphylla</i>	Ódor Péter <i>et al.</i>	1993–1996	Ódor <i>et al.</i> 2002
9164.1	<i>B. aphylla</i>	Ódor Péter <i>et al.</i>	1993–1996	Ódor <i>et al.</i> 2002
9164.3	<i>B. aphylla</i>	Ódor Péter <i>et al.</i>	1993–1996	Ódor <i>et al.</i> 2002
9164.3	<i>B. viridis</i> (gemma)	Peter Erzberger	2017	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>
9170.4	<i>B. aphylla</i>	Papp Beáta	2007	Papp Beáta <i>ex. litt.</i>
9171.1	<i>B. aphylla</i>	Peter Erzberger, Papp Beáta, Szurdoki Erzsébet	2017	Peter Erzberger <i>ex. litt.</i>

2. melléklet. A *Buxbaumia aphylla*-felvételek nehezen határozható taxonjait érintő egyszerűsítések.

Taxon neve	Érintett felvételek száma	Elemzésekben szereplő név	
<i>Agrostis capillaris</i>	1	<i>Agrostis</i> sp.	
<i>Agrostis</i> sp.	4		
<i>Baeomyces rufus</i>	2	<i>Baeomyces</i> sp.	
<i>Baeomyces</i> sp.	1		
<i>Cephalozia</i> cf. <i>bicuspidata</i>	5	<i>Cephalozia</i> sp.	
<i>Cephalozia</i> sp.	2		
<i>Cephaloziella</i> cf. <i>divaricata</i>	25	<i>Cephaloziella</i> sp.	
<i>Cephaloziella</i> cf. <i>rubella</i>	2		
<i>Cephaloziella</i> sp.	47		
<i>Cladonia chlorophaea</i>	4	<i>Cladonia</i> sp.	
<i>Cladonia</i> cf. <i>coniocraea</i>	5		
<i>Cladonia digitata</i>	1		
<i>Cladonia fimbriata</i>	6		
<i>Cladonia floerkeana</i>	1		
<i>Cladonia furcata</i>	9		
<i>Cladonia macilenta</i>	1		
<i>Cladonia pleurota</i>	1		
<i>Cladonia rangiformis</i>	1		
<i>Cladonia squamosa</i>	3		
<i>Cladonia</i> sp.	141		
<i>Cladonia uncialis</i>	1		
<i>Jungermannia gracillima</i>	1		<i>Jungermannia</i> sp.
<i>Jungermannia leiantha</i>	3		
<i>Jungermannia</i> sp.	2		
<i>Lophozia bicrenata</i>	9	<i>Lophozia</i> sp.	
<i>Lophozia</i> sp.	2		
<i>Pleuridium acuminatum</i>	1	<i>Pleuridium</i> sp.	
<i>Pleuridium</i> sp.	3		
<i>Pleuridium subulatum</i>	1		
<i>Trapeliopsis granulosa</i>	1	<i>Trapeliopsis</i> sp.	
<i>Trapeliopsis pseudogranulosa</i>	3		
<i>Trapeliopsis</i> sp.	5		

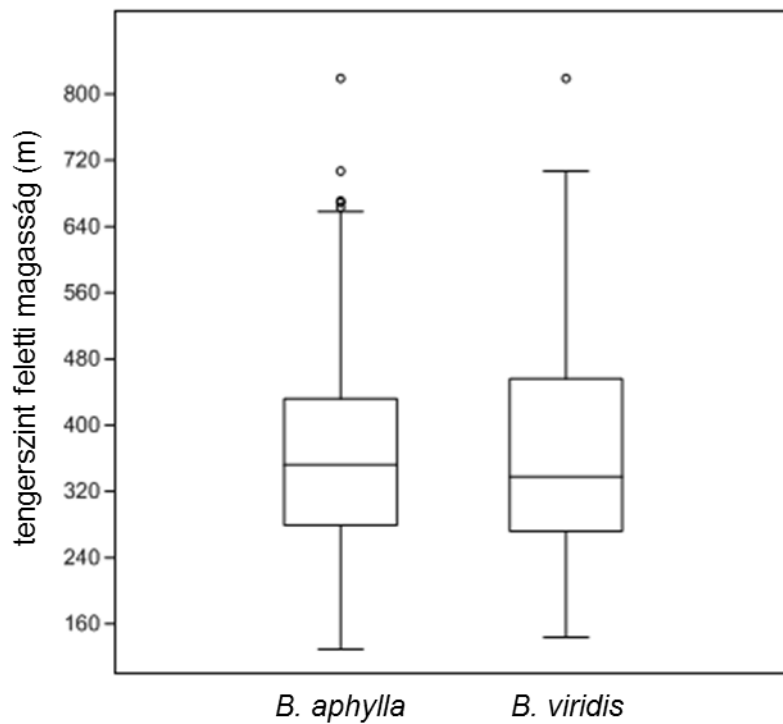


**3. melléklet.** A *Buxbaumia viridis*-felvételek nehezen határozható taxonjait érintő egyszerűsítések.

Taxon neve	Érintett felvételek száma	Elemzésekben szereplő név
<i>Baeomyces roseus</i>	1	<i>Baeomyces</i> sp.
<i>Baeomyces rufus</i>	1	
<i>Baeomyces</i> sp.	2	
<i>Cephalozia</i> cf. <i>bicuspidata</i>	9	<i>Cephalozia</i> sp.
<i>Cephalozia</i> sp.	1	
<i>Cephaloziella</i> cf. <i>divaricata</i>	2	<i>Cephaloziella</i> sp.
<i>Cephaloziella</i> cf. <i>rubella</i>	1	
<i>Cephaloziella</i> sp.	19	
<i>Cladonia coccifera</i>	1	<i>Cladonia</i> sp.
<i>Cladonia chlorophaea</i>	1	
<i>Cladonia</i> cf. <i>coniocraea</i>	1	
<i>Cladonia fimbriata</i>	11	
<i>Cladonia furcata</i>	2	
<i>Cladonia glauca</i>	1	
<i>Cladonia rangiformis</i>	1	
<i>Cladonia</i> sp.	121	
<i>Jungermannia gracillima</i>	1	
<i>Jungermannia leiantha</i>	2	
<i>Jungermannia</i> sp.	1	
<i>Pleuridium acuminatum</i>	1	<i>Pleuridium</i> sp.
<i>Pleuridium</i> sp.	5	
<i>Pleuridium subulatum</i>	1	
<i>Trapeliopsis pseudogranulosa</i>	5	<i>Trapeliopsis</i> sp.
<i>Trapeliopsis</i> sp.	11	

**4. melléklet.** A *Buxbaumia aphylla* és *B. viridis* lokalitásainak, állományainak és sporofitonjainak nagytájankénti eloszlása.

	<i>B. aphylla</i>			<i>B. viridis</i>		
	lokalitás	állomány	sporofiton	lokalitás	állomány	sporofiton
Észak-magyarországi-középhegység	42	135	1464	24	64	336
Dunántúli-középhegység	5	15	137	3	5	29
Nyugat-magyarországi-peremvidék	7	8	47	8	18	96
Dunántúli-dombság	66	201	2405	46	206	1703
<b>Összesen</b>	<b>120</b>	<b>359</b>	<b>4053</b>	<b>81</b>	<b>293</b>	<b>2164</b>



**5. melléklet.** A *Buxbaumia aphylla* (n = 120) és *B. viridis* (n = 81) lokalitásainak tengerszint feletti magassága.

6. melléklet. A *Buxbaumia aphylla* magyarországi előfordulási helyei, állománynagysága és élőhely-típusai.

Földrajzi térség	KEF-kvadrát	Erdőrészlet (település, kód)	Központi koordináta	Központi koordinátától való átlagos távolság (m)	Tengerszint feletti magasság (m)	Talajon		Élőhely (ÁNÉR)
						állomány	sporofiton	
Zempléni-hegység	7594.2	Bózsva, 130 C	48.47105° N, 21.45485° E	0	278	1	14	mészkerülő bükkösök (K7a)
	7594.2	Bózsva, 130 H	48.46436° N, 21.46053° E	0	264	2	6	nyílt mészkerülő tölgyesek (L4b)
	7594.2	Bózsva, 130 I	48.46501° N, 21.46085° E	13	270	2	101	mészkerülő bükkösök (K7a)
	7594.2	Bózsva, 132 A	48.46745° N, 21.46665° E	0	219	6	20	mészkerülő bükkösök (K7a)
	7494.3	Füzér, 13 J	48.51910° N, 21.41655° E	20	525	2	3	mészkerülő bükkösök (K7a)
	7594.2	Nagyhuta, 25 C	48.46069° N, 21.42298° E	0	282	1	25	mészkerülő bükkösök (K7a)
	7594.4	Nagyhuta, 143 D	48.42582° N, 21.49632° E	36	319	4	23	átmenet zárt mészkerülő tölgyesek (L4a) és mészkerülő bükkösök (K7a) közt
	7594.1	Telkibánya, 58 D	48.46337° N, 21.38660° E	0	341	2	15	tölgyes jellegű sziklaerdők és tetőerdők (LY4)
	7594.1	Telkibánya, 66 C	48.46085° N, 21.38073° E	0	388	1	3	mészkerülő bükkösök (K7a) (fekete fenyő-elegyes)
	7594.1	Telkibánya, 67 O	48.46027° N, 21.38055° E	0	415	1	1	őshonos lombos fafajokkal elegyes fenyves származékterületek (RDa)
7593.2	Telkibánya, 79 C	48.47499° N, 21.33117° E	0	376	13	53	nyílt mészkerülő tölgyesek (L4b)	
Bükk	7988.2	Felsőtárkány, 104 B	48.05038° N, 20.46568° E	0	663	2	8	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	7988.2	Felsőtárkány, 113 H	48.05264° N, 20.47250° E	0	619	2	59	mészkerülő bükkösök (K7a)
Heves-Borsodi-dombság	7886.4	Domaháza, 9 A	48.14904° N, 20.09601° E	0	397	1	30	mészkerülő bükkösök (K7a)
	7787.3	Hangony, 22 E	48.20291° N, 20.17996° E	13	265	3	29	mészkerülő bükkösök (K7a)
	7787.3	Hangony, 23 E	48.20354° N, 20.17237° E	10	324	2	12	átmenet zárt mészkerülő tölgyesek (L4a) és mészkerülő bükkösök (K7a) közt
	7886.4	Tarnalelesz, 17 D	48.12307° N, 20.15243° E	23	366	4	31	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	7886.4	Tarnalelesz, 17 E	48.12417° N, 20.14969° E	0	381	1	3	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	7886.4	Tarnalelesz, 17 F	48.12236° N, 20.15372° E	0	372	1	22	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	7886.4	Tarnalelesz, 20 B	48.12252° N, 20.14524° E	0	372	1	52	mészkerülő bükkösök (K7a)

Medves	7885.3	Bárna, 2 B	48.11260° N, 19.91334° E	28	472	2	9	mészkerülő bükkösök (K7a)
	7885.3	Salgótarján-Zagyvaróna, 451 G	48.14001° N, 19.89129° E	7	456	7	35	mészkerülő bükkösök (K7a)
Karancs	7884.2	Karancsalja, 1 A	48.15238° N, 19.78495° E	0	658	2	14	mészkerülő bükkösök (K7a)
	7884.4	Karancsalja, 5 B	48.14039° N, 19.78712° E	32	335	2	3	cseres-kocsánytalan tölgyesek (L2a)
	7884.2	Karancslapujtó, 8 A	48.15886° N, 19.77838° E	48	532	3	57	mészkerülő bükkösök (K7a)
	7884.4	Somoskőújfalú, 116 A	48.14227° N, 19.79586° E	31	380	4	25	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
Mátra	8086.3	Parád, 10 B	47.91425° N, 20.01803° E	0	317	1	29	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); útrézsüben
	8086.3	Parád, 12 C	47.91156° N, 20.01017° E	0	426	1	58	mészkerülő bükkösök (K7a)
	8086.3	Parád, 13 C	47.91335° N, 20.01855° E	0	329	1	4	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); ösvény mentén
	8086.3	Parád, 13 G	47.91280° N, 20.01202° E	0	428	1	6	mészkerülő bükkösök (K7a)
	8086.3	Parád, 13 H	47.91238° N, 20.00960° E	28	403	2	66	mészkerülő bükkösök (K7a)
	8085.4	Parád, 19 E	47.91454° N, 19.99403° E	2	332	34	385	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	8086.3	Parád, 20 A	47.91006° N, 20.00205° E	0	385	5	109	mészkerülő bükkösök (K7a)
	8186.1	Parád, 29 E	47.87595° N, 20.01669° E	5	819	2	6	törmelékletjtő-erdők (LY2)
	8086.3	Parád, 87 A	47.92125° N, 20.05878° E	0	244	3	19	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a) (fekete fenyő-elegyes)
	8085.4	Parád, nincs kód	47.91450° N, 19.99475° E	0	352	1	19	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); útrézsüben
	8085.4	Parádsasvár, 26 A	47.91167° N, 19.95247° E	0	640	3	21	mészkerülő bükkösök (K7a)
8085.4	Parádsasvár, 29 B	47.90650° N, 19.95699° E	0	631	2	24	mészkerülő bükkösök (K7a)	
Börzsöny	8079.2	Kemence, 57 C	47.96657° N, 18.94250° E	51	671	3	9	mészkerülő bükkösök (K7a)
	8079.2	Kemence, 57 D	47.96376° N, 18.93960° E	0	707	1	10	mészkerülő bükkösök (K7a)
	8079.3	Nagybörzsöny, 23 B	47.93806° N, 18.88821° E	0	541	1	34	mészkerülő bükkösök (K7a)
Visegrádi-hegység	8279.3	Dömös, 39 E	47.72354° N, 18.89110° E	7	669	2	12	mészkerülő bükkösök (K7a)
Budai-hegység	8479.3	Budakeszi, 54 TN	47.50924° N, 18.90200° E	5	252	3	33	őshonos fafajú puhafás jellegtelen vagy pionír erdők (RB)

Budai-hegység	8479.3	Budakeszi, 55 A	47.51322° N, 18.89801° E	0	272	3	29	átmenet zárt mészkerülő tölgyesek (L4a) és mészkerülő bükkösök (K7a) közt
	8479.4	Budapest II., 29 A	47.54340° N, 18.96836° E	26	271	7	72	nyílt mészkerülő tölgyesek (L4b) (fekete fenyő-elegyes)
Bakony	9070.3	Sümeg, 137 C1	46.93403° N, 17.34193° E	0	184	1	2	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	9070.3	Sümeg, 137 D	46.92986° N, 17.33979° E	0	184	1	1	mészkerülő gyertyános-tölgyesek (K7b)
Kőszegi-hegység	8664.4	Bozsok, 13/ÚT	47.33473° N, 16.47336° E	0	531	1	4	mészkerülő bükkösök (K7a) (lucelegyes)
Soproni-hegység	8365.1	Sopron, 128 A	47.65924° N, 16.51418° E	21	402	2	8	mészkerülő bükkösök (K7a) (erdei fenyő-elegyes)
Őrség-Vendvidék	9164.2	Ivác, 8 ÚT2	46.89682° N, 16.46556° E	0	266	1	1	egyéb ültetett tájidegen fenyvesek (S5) (itt: lucos); útrézsűben
	9164.2	Ivác, 11 K	46.88834° N, 16.43836° E	0	279	1	2	őshonos lombos fafajokkal elegyes fenyves származékterdők (RDa); útrézsűben
	9163.1	Szakonyfalu, 20 A	46.89647° N, 16.23756° E	0	322	1	14	őshonos lombos fafajokkal elegyes fenyves származékterdők (RDa); útrézsűben
	9163.1	Szakonyfalu, 68 D4	46.89111° N, 16.23532° E	0	314	1	9	mészkerülő bükkösök (K7a) (lucelegyes); útrézsűben
Hetés	9265.2	Kerkakutas, 8/ÚT1	46.78548° N, 16.55820° E	0	223	1	9	egyéb ültetett tájidegen fenyvesek (S5) (itt: lucos); útrézsűben
Kelet-Belső-Somogy	0071.1	Barcs, 21 NY3	45.98138° N, 17.55538° E	50	129	4	78	őshonos lombos fafajokkal elegyes idegenhonos lombos és vegyes erdők (RDb); ösvény mentén
	9971.4	Istvándi, 32 M	46.02139° N, 17.59004° E	0	144	1	4	ültetett erdei- és feketefenyvesek (S4) (itt: erdei fenyves)
	9971.4	Istvándi, 36 G	46.01960° N, 17.58426° E	0	148	2	74	őshonos lombos fafajokkal elegyes idegenhonos lombos és vegyes erdők (RDb)
	9971.3	Istvándi, 36 M	46.01167° N, 17.58278° E	0	143	1	15	ültetett erdei- és feketefenyvesek (S4) (itt: erdei fenyves)
Zselic	9873.2	Ibafa, 71 F	46.15543° N, 17.97855° E	8	297	3	16	őshonos fafajú fiatalosok (P1) (itt: kocsánytalan tölgyes); útrézsűben

Mecsek	9874.3	Bakonya, 10 A	46.10300° N, 18.07749° E	56	388	3	4	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9874.4	Bakonya, 10 C	46.10508° N, 18.08496° E	0	372	1	12	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9874.3	Bakonya, 11 C	46.10301° N, 18.07557° E	0	352	3	7	nyílt mészkerülő tölgyesek (L4b); útrézsűben
	9874.4	Bakonya, 20 NY	46.10299° N, 18.09327° E	7	401	6	48	nyílt mészkerülő tölgyesek (L4b); útrézsűben is
	9974.1	Boda, 10 C	46.09611° N, 18.06316° E	0	301	1	3	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	9974.2	Cserkút, 1 C	46.08457° N, 18.15417° E	131	448	6	109	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); útrézsűben is
	9974.2	Cserkút, 15 F	46.06997° N, 18.13944° E	185	240	2	71	nyílt mészkerülő tölgyesek (L4b)
	9974.2	Cserkút, 22 D	46.08328° N, 18.15304° E	18	436	4	293	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); útrézsűben is
	9974.2	Cserkút, 23 A	46.08108° N, 18.15667° E	0	356	1	51	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a) (itt: fekete fenyővel); útrézsűben
	9875.2	Hosszúhetény, 26 A	46.17995° N, 18.33085° E	31	517	4	74	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	9876.1	Hosszúhetény, 26 D	46.17652° N, 18.33431° E	15	548	4	33	mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsűben is
	9876.1	Hosszúhetény, 33 B	46.18375° N, 18.35459° E	19	368	3	58	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9876.1	Hosszúhetény, 33 D	46.18584° N, 18.36841° E	0	436	1	10	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9875.2	Hosszúhetény, 40 B	46.17801° N, 18.32834° E	22	495	4	43	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	9875.2	Hosszúhetény, nincs kód	46.16536° N, 18.32324° E	0	432	1	47	ültetett erdei- és fekete fenyvesek (S4) (itt: erdei fenyves)
	9974.2	Kővágószőlős, 17 A	46.09094° N, 18.13415° E	0	436	1	3	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); ösvény mentén
	9974.2	Kővágószőlős, 33 A	46.09280° N, 18.12876° E	0	415	3	87	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); útrézsűben is
	9974.2	Kővágótöttös, 23 A	46.09959° N, 18.10828° E	0	345	1	1	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); ösvény mentén
	9974.2	Kővágótöttös, 23 D	46.09756° N, 18.10050° E	0	314	1	12	mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsűben
	9874.4	Kővágótöttös, 24 A	46.10234° N, 18.11223° E	0	405	1	1	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9776.4	Mecseknádasd, 40 A	46.21894° N, 18.43236° E	0	305	1	3	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9776.4	Mecseknádasd, 92 CE	46.21944° N, 18.44484° E	0	334	1	47	őshonos fafajú fiatalosok (P1) (itt: kocsánytalan tölgyes)
	9776.4	Mecseknádasd, 92 F	46.22320° N, 18.44337° E	54	267	4	63	mészkerülő bükkösök (K7a)

Mecsek	9975.1	Pécs, 26 D	46.09161° N, 18.17822° E	20	265	13	57	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	9974.2	Pécs, 31 F	46.09531° N, 18.16040° E	0	400	1	1	mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsüben
	9975.1	Pécs, 32 C	46.09103° N, 18.17599° E	21	310	8	40	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); útrézsüben
	9975.1	Pécs, 32 D	46.09130° N, 18.17633° E	0	282	2	8	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	9974.2	Pécs, 32 E	46.09680° N, 18.16388° E	0	355	1	6	átmenet zárt mészkerülő tölgyesek (L4a) és mészkerülő bükkösök (K7a) közt; útrézsüben
	9975.1	Pécs, 32 G	46.09259° N, 18.17434° E	22	294	7	94	átmenet zárt mészkerülő tölgyesek (L4a) és mészkerülő bükkösök (K7a) közt
	9974.2	Pécs, 32 I	46.09693° N, 18.16362° E	0	354	1	12	átmenet zárt mészkerülő tölgyesek (L4a) és mészkerülő bükkösök (K7a) közt; útrézsüben
	9974.2	Pécs, 33 A	46.09289° N, 18.15812° E	0	453	1	44	mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsüben
	9974.2	Pécs, 34 C	46.08921° N, 18.15953° E	72	437	2	18	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9974.2	Pécs, 35 B	46.08427° N, 18.15643° E	0	412	1	15	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); útrézsüben
	9974.2	Pécs, 35 H	46.08070° N, 18.16501° E	48	287	7	32	nyílt mészkerülő tölgyesek (L4b)
	9974.2	Pécs, 35 M	46.08661° N, 18.16062° E	0	392	1	2	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); útrézsüben
	9974.2	Pécs, 35 P	46.08428° N, 18.16044° E	0	371	1	13	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); útrézsüben
	9974.2	Pécs, 35 R	46.08167° N, 18.16479° E	61	298	7	181	nyílt mészkerülő tölgyesek (L4b)
	9975.1	Pécs, 36 C	46.07917° N, 18.16955° E	13	278	3	46	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); útrézsüben
	9975.1	Pécs, 36 E	46.08514° N, 18.17003° E	40	334	4	36	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	9975.1	Pécs, 36 G	46.08155° N, 18.16790° E	0	316	1	5	nyílt mészkerülő tölgyesek (L4b) (itt: fekete fenyővel); ösvény mentén
	9875.3	Pécs, 78 L	46.10534° N, 18.22363° E	0	369	2	2	mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsüben
	9875.4	Pécs, 156 C	46.13867° N, 18.30759° E	30	276	3	36	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9875.4	Pécs, 156 G	46.14112° N, 18.31116° E	0	264	3	11	mészkerülő bükkösök (K7a)

Mecsek	9875.4	Pécs, 156 I	46.14149° N, 18.31241° E	0	252	9	35	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9875.4	Pécs, 159 D	46.13386° N, 18.31584° E	29	252	4	44	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9875.4	Pécs, 159 K	46.13369° N, 18.31591° E	0	257	3	72	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9875.4	Pécs, 167 E	46.11943° N, 18.27885° E	0	354	1	14	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9875.4	Pécs, 167 G	46.11778° N, 18.27694° E	36	301	4	45	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	9975.1	Pécs, 200 I	46.08479° N, 18.17376° E	0	291	1	9	nyílt mészkerülő tölgyesek (L4b); ösvény mentén
	9975.1	Pécs, 200 L	46.08925° N, 18.17886° E	0	251	1	11	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9875.4	Pécs, 251 C	46.11852° N, 18.27351° E	0	261	5	26	cseres-kocsánytalan tölgyesek (L2a); ösvény mentén
	9876.1	Pécsvárad, 19 A	46.18428° N, 18.38317° E	45	501	7	59	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9876.1	Pécsvárad, 24 C	46.18155° N, 18.39522° E	96	473	5	24	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9876.1	Pécsvárad, 24 D	46.18153° N, 18.39434° E	0	471	1	1	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9876.1	Pécsvárad, 27 B	46.18206° N, 18.39772° E	15	449	2	4	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9776.3	Szászvár, 40 C	46.23388° N, 18.35158° E	0	453	8	64	zárt mészkerülő tölgyesek (L4a); útrézsűben is
	9776.4	Zengővárkony, 22 A	46.20158° N, 18.43743° E	0	338	2	15	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9776.4	Zengővárkony, 22 D	46.20206° N, 18.43661° E	0	337	1	1	mészkerülő bükkösök (K7a)
9876.2	Zengővárkony, 36 A	46.18278° N, 18.42086° E	12	328	4	21	mészkerülő bükkösök (K7a)	
9876.2	Zengővárkony, 36 B	46.18148° N, 18.42404° E	0	316	1	4	mészkerülő bükkösök (K7a)	
Geresdi-dombság	9876.4	Fazekasboda, 13 A	46.13569° N, 18.49439° E	24	188	5	30	mészkerülő bükkösök (K7a)



**7. melléklet.** A *Buxbaumia viridis* magyarországi előfordulási helyei, állománynagysága és élőhely-típusai. (Korhadéktípusok: F: *Fagus sylvatica*, P: *Picea abies*, D: *Dryopteris filix-mas* gyöktörzse, L: tözegesedő *Leucobryum* sp. párna.)

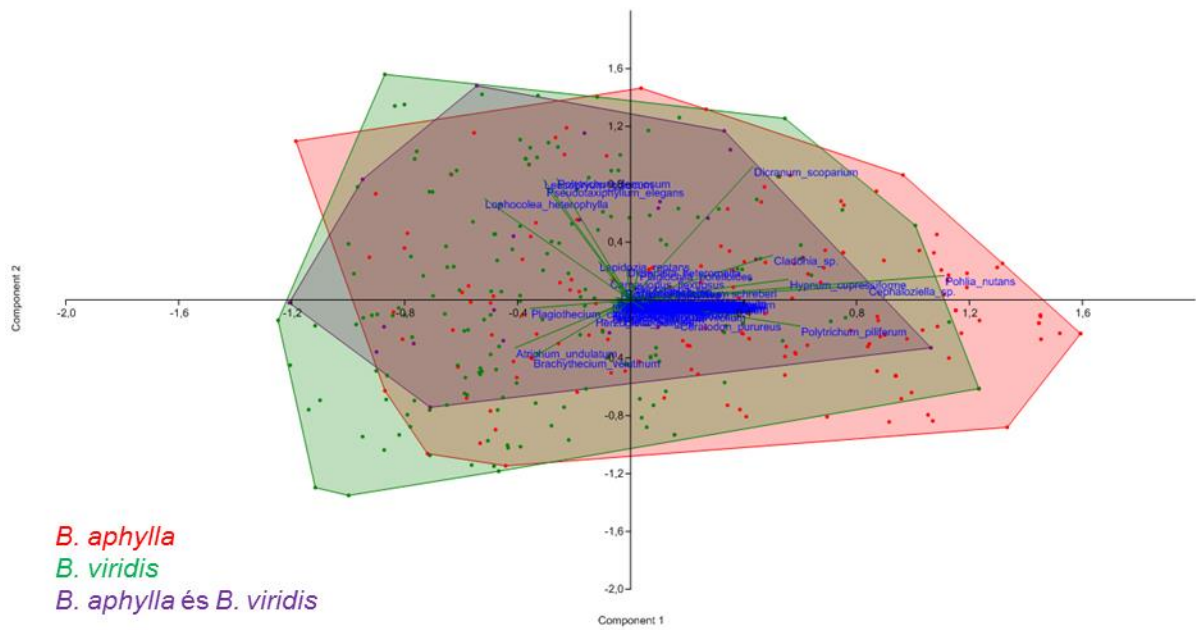
Földrajzi térség	KEF-kvadrát	Erdőrészlet (település, kód)	Központi koordináta	Központi koordinátától való átlagos távolság (m)	Tengerszint feletti magasság (m)	Talajon		Korhadó anyagon		Élőhely (ÁNÉR)
						állomány	sporofiton	állomány (korhadék típusa)	sporofiton	
Zempléni-hegység	7594.2	Bózsva, 130 C	48.47119° N, 21.45499° E	19	270	3	5	1 (F)	1	mészkerülő bükkösök (K7a)
	7594.2	Bózsva, 130 I	48.46511° N, 21.46074° E	2	269	3	16			mészkerülő bükkösök (K7a)
	7594.4	Nagyhuta, 143 D	48.42576° N, 21.49656° E	0	318	1	2	1 (F)	3	mészkerülő bükkösök (K7a)
	7594.1	Telkibánya, 67 O	48.45957° N, 21.37954° E	54	438			2 (F, P)	3	őshonos lombos fafajokkal elegyes fenyves származékerdők (RDa)
	7593.2	Telkibánya, 79 D	48.46933° N, 21.32517° E	0	386			1 (P)	13	mészkerülő bükkösök (K7a) (lucelegyes)
Bükk	7988.4	Bükkzsérc, 6 K	48.04898° N, 20.48811° E	2	574	2	28			mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsűben is
	7988.2	Felsőtárkány, 113 H	48.05267° N, 20.47275° E	19	612	3	17			mészkerülő bükkösök (K7a)
	7988.2	Felsőtárkány, 104 B	48.05064° N, 20.46527° E	0	672	1	2			zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	7989.4	Kisgyőr, 68 G	48.02231° N, 20.64691° E	58	403	7	21			mészkerülő bükkösök (K7a)
Heves-Borsodi-dombság	7787.3	Hangony, 22 E	48.20294° N, 20.17999° E	16	264	2	6			mészkerülő bükkösök (K7a)
	7787.3	Hangony, 23 E	48.20363° N, 20.17238° E	2	324	3	10			átmenet zárt mészkerülő tölgyesek (L4a) és mészkerülő bükkösök (K7a) közt
Medves	7885.3	Bárna, 2 B	48.11242° N, 19.91361° E	0	481	1	4			mészkerülő bükkösök (K7a)
	7885.3	Salgótarján-Zagyvaróna, 453 D	48.13765° N, 19.89610° E	20	413	3	27			mészkerülő bükkösök (K7a)
Karancs	7884.2	Karancsalja, 1 A	48.15243° N, 19.78498° E	0	657	1	1			mészkerülő bükkösök (K7a)
	7884.2	Karancslapujtó, 8 A	48.15880° N, 19.77841° E	47	533	6	29			mészkerülő bükkösök (K7a)
	7884.4	Somoskőújfalu, 116 A	48.14285° N, 19.79785° E	10	398	4	19			cseres-kocsánytalan tölgyesek (L2a)
Mátra	8086.3	Parád, 12 F	47.91033° N, 20.01240° E	0	452	2	12			zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	8086.3	Parád, 13 H	47.91214° N, 20.00989° E	50	411	2	30			mészkerülő bükkösök (K7a)

Mátra	8186.1	Parád, 29 E	47.87595° N, 20.01669° E	6	819	2	13	1 (D)	1	törmeléklejtő-erdők (LY2)
	8085.4	Parádsasvár, 24 A	47.91589° N, 19.94755° E	58	643	4	30	1 (F)	1	mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsüben is
	8085.4	Parádsasvár, 26 A	47.91184° N, 19.95274° E	27	636	3	9			mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsüben is
Börzsöny	8079.2	Kemence, 57 C	47.96629° N, 18.94194° E	0	667	1	20			mészkerülő bükkösök (K7a)
	8079.2	Kemence, 57 D	47.96410° N, 18.94007° E	0	707	1	8			mészkerülő bükkösök (K7a)
Visegrádi-hegység	8279.3	Dömös, 39 E	47.72350° N, 18.89114° E	2	668	2	5			mészkerülő bükkösök (K7a)
Budai-hegység	8479.3	Budakeszi, 54 D	47.51119° N, 18.90233° E	0	247	1	12			zárt mészkerülő tölgyesek (L4a)
	8479.3	Budakeszi, 55 A	47.51325° N, 18.89827° E	26	258	3	14			átmenet zárt mészkerülő tölgyesek (L4a) és mészkerülő bükkösök (K7a) közt
Bakony	9070.3	Sümege, 137 B	46.92987° N, 17.33905° E	0	173	1	3			mészkerülő bükkösök (K7a)
Soproni-hegység	8365.1	Sopron, 128 A	47.65978° N, 16.51461° E	0	401	1	10			mészkerülő bükkösök (K7a) (erdei fenyő-elegyes); útrézsüben
Kőszegi-hegység	8664.4	Bozsok, 16 A	47.33689° N, 16.47710° E	44	437	2	13			egyéb ültetett tájidegen fenyvesek (S5) (itt: lucos)
	8664.2	Velem, 3 A	47.35519° N, 16.46194° E	0	701			N/D (P)	gemmák	őshonos lombos fafajokkal elegyes fenyves származékerdők (RDa)
Őrség-Vendvidék	9064.4	Ivánc, 5 C	46.90759° N, 16.46656° E	0	220			1 (P)	6	egyéb ültetett tájidegen fenyvesek (S5) (itt: lucos és vörös fenyves)
	9164.2	Ivánc, 8 E	46.89588° N, 16.46706° E	39	274			2 (P)	10	egyéb ültetett tájidegen fenyvesek (S5) (itt: lucos)
	9164.2	Kondorfa, 32 A2	46.89320° N, 16.43622° E	2	238			3 (P)	12	egyéb ültetett tájidegen fenyvesek (S5) (itt: lucos)
	9063.3	Szakonyfalu, 11 A	46.90489° N, 16.22322° E	0	326	1	2			mészkerülő bükkösök (K7a)
	9163.1	Szakonyfalu, 68 D4	46,89109° N, 16,23515° E	10	314	6	31			mészkerülő bükkösök (K7a) (lucselegyes); útrézsüben is
	9063.4	Szentgotthárd-Zsida, nincs kód	46.93747° N, 16.28861° E	0	241			N/D (P)	gemmák	egyéb ültetett tájidegen fenyvesek (S5) (itt: lucos)

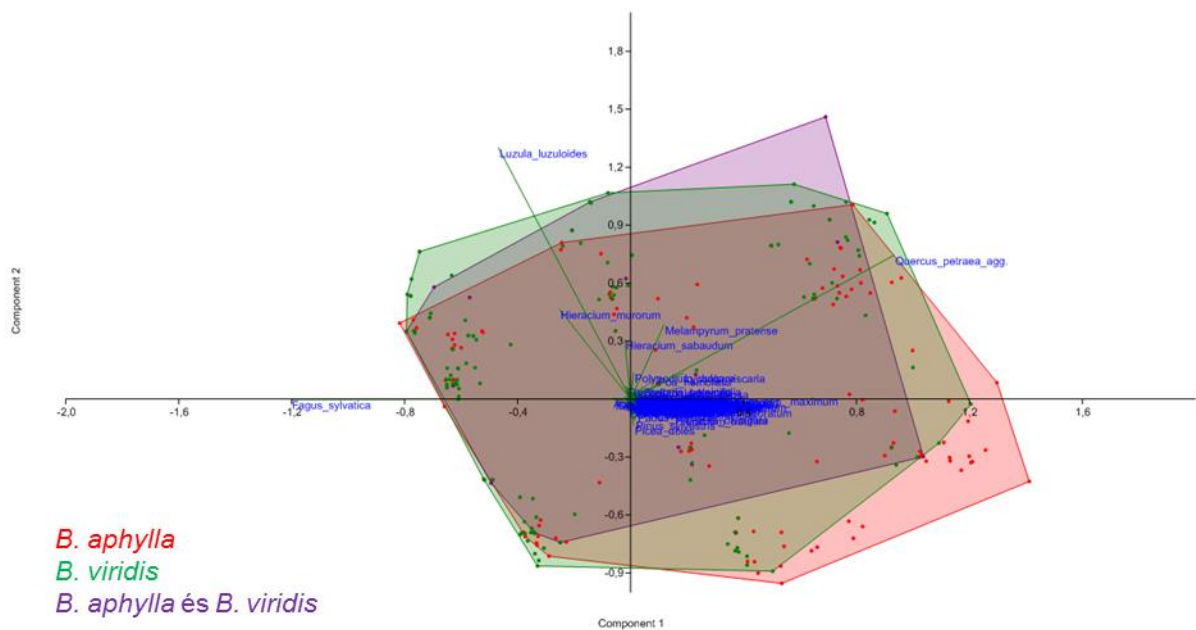
Hetés	9265.1	Kerkakutas, 8 ÚT1	46.78548° N, 16.55820° E	2	224	2	12			egyéb ültetett tájidegen fenyvesek (S5) (itt: lucos); útrézsűben
Kelet-Belső-Somogy	9971.4	Istvándi, 32 M	46.02161° N, 17.59517° E	0	144	1	1			őshonos lombos fafajokkal elegyes idegenhonos lombos és vegyes erdők (RDb)
Zselic	9873.2	Ibafa, 69 B	46.15978° N, 17.97154° E	0	240	1	14			mészkerülő bükkösök (K7a)
Mecsek	9874.3	Abaliget, 3 B	46.15059° N, 18.07778° E	27	201	5	28	11 (P)	96	egyéb ültetett tájidegen fenyvesek (S5) (itt: lucos); útrézsűben is
	9874.3	Bakonya, 10 A	46.10285° N, 18.07690° E	0	378	1	1			mészkerülő bükkösök (K7a)
	9874.4	Bakonya, 10 C	46.10505° N, 18.08485° E	11	373	7	421			mészkerülő bükkösök (K7a)
	9875.2	Hosszúhetény, 26 D	46.17593° N, 18.33302° E	114	544	2	20			mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsűben
	9876.1	Hosszúhetény, 26 I	46.17713° N, 18.33517° E	0	565	1	12			mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsűben
	9876.1	Hosszúhetény, 33 B	46.18350° N, 18.35496° E	0	385	1	1			mészkerülő bükkösök (K7a)
	9876.1	Hosszúhetény, 33 D	46.18603° N, 18.36859° E	2	436	5	25			átmenet zárt mészkerülő tölgyesek (L4a) és mészkerülő bükkösök (K7a) közt; ösvény mentén is
	9876.1	Hosszúhetény, 35 I	46.18358° N, 18.37163° E	21	523	11	170	1 (F)	1	mészkerülő bükkösök (K7a)
	9974.2	Kővágótöttös, 23 D	46.09866° N, 18.10290° E	72	314	4	30			mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsűben is
	9874.4	Kővágótöttös, 24 A	46.10234° N, 18.11223° E	0	405	1	30			mészkerülő bükkösök (K7a)
	9974.2	Kővágótöttös, 26 H	46.09295° N, 18.09488° E	11	260	3	80			mészkerülő bükkösök (K7a)
	9974.2	Kővágótöttös, 26 I	46.09294° N, 18.09458° E	0	257	1	12			mészkerülő bükkösök (K7a)
	9776.4	Mecseknádasd, 90 E	46.21637° N, 18.44355° E	10	399	6	39			mészkerülő bükkösök (K7a)
	9776.4	Mecseknádasd, 92 F	46.22300° N, 18.44346° E	0	274	2	12			mészkerülő bükkösök (K7a)
	9874.4	Pécs, 21 C	46.10303° N, 18.15565° E	35	382	4	20			mészkerülő bükkösök (K7a)
	9975.1	Pécs, 27 A	46.09647° N, 18.17202° E	0	308	1	1			mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsűben
9974.2	Pécs, 31 F	46.09536° N, 18.16054° E	16	403	2	2			mészkerülő bükkösök (K7a); útrézsűben	

Mecsek	9975.1	Pécs, 32 C	46.09104° N, 18.17595° E	26	312	7	87			zárt mészkéregű tölgyesek (L4a); útrézsüben
	9975.1	Pécs, 32 D	46.09136° N, 18.17687° E	0	272	1	2			zárt mészkéregű tölgyesek (L4a)
	9974.2	Pécs, 32 E	46.09675° N, 18.16395° E	8	365	3	12			átmenet zárt mészkéregű tölgyesek (L4a) és mészkéregű bükkösök (K7a) közt; útrézsüben is
	9975.1	Pécs, 32 G	46.09256° N, 18.17433° E	21	295	21	178	4 (L)	14	átmenet zárt mészkéregű tölgyesek (L4a) és mészkéregű bükkösök (K7a) közt
	9975.1	Pécs, 32 I	46.09665° N, 18.16844° E	10	319	8	26			mészkéregű bükkösök (K7a); útrézsüben
	9974.2	Pécs, 34 B	46.08915° N, 18.15682° E	0	456	1	3			mészkéregű bükkösök (K7a)
	9975.1	Pécs, 36 E	46.08532° N, 18.16986° E	12	329	4	29			átmenet zárt mészkéregű tölgyesek (L4a) és mészkéregű bükkösök (K7a) közt
	9875.3	Pécs, 78 K	46.10678° N, 18.22706° E	0	309	1	2			mészkéregű bükkösök (K7a)
	9875.3	Pécs, 78 L	46.10514° N, 18.22334° E	0	380	1	17			mészkéregű bükkösök (K7a); útrézsüben
	9875.4	Pécs, 156 C	46.13839° N, 18.30753° E	0	288	1	4			mészkéregű bükkösök (K7a)
	9875.4	Pécs, 156 G	46.14112° N, 18.31116° E	0	280	1	7			mészkéregű bükkösök (K7a)
	9875.4	Pécs, 156 I	46.14152° N, 18.31231° E	9	252	8	11			mészkéregű bükkösök (K7a)
	9875.4	Pécs, 159 D	46.13385° N, 18.31613° E	20	252	18	62			mészkéregű bükkösök (K7a)
	9975.1	Pécs, 200 L	46.08925° N, 18.17886° E	0	250	1	2			mészkéregű bükkösök (K7a)
	9876.1	Pécsvárad, 19 A	46.18427° N, 18.38301° E	29	501	8	17			mészkéregű bükkösök (K7a)
	9876.1	Pécsvárad, 19 F	46.18462° N, 18.38265° E	8	489	2	3			mészkéregű bükkösök (K7a)
	9876.1	Pécsvárad, 19 G	46.18227° N, 18.38378° E	31	583	3	3			mészkéregű bükkösök (K7a)
	9876.1	Pécsvárad, 24 C	46.18186° N, 18.39600° E	36	464	3	15	1 (F)	8	mészkéregű bükkösök (K7a)
	9876.1	Pécsvárad, 27 B	46.18278° N, 18.39819° E	41	433	12	41	1 (F)	9	átmenet zárt mészkéregű tölgyesek (L4a) és mészkéregű bükkösök (K7a) közt
	9876.2	Pécsvárad, 54 A	46.18328° N, 18.41862° E	0	328	1	3			mészkéregű bükkösök (K7a)
9776.4	Zengővárkony, 22 A	46.20158° N, 18.43743° E	0	338	1	9			mészkéregű bükkösök (K7a)	

Mecsek	9776.4	Zengővárkony, 22 D	46.20211° N, 18.43744° E	0	334	1	13		mészkerülő bükkösök (K7a)
	9776.4	Zengővárkony, 22 E	46.20142° N, 18.44294° E	0	308	1	7		mészkerülő bükkösök (K7a)
	9876.2	Zengővárkony, 36 A	46.18266° N, 18.42128° E	18	329	6	14		mészkerülő bükkösök (K7a)
	9876.2	Zengővárkony, 36 B	46.18159° N, 18.42439° E	3	313	2	5		átmenet zárt mészkerülő tölgyesek (L4a) és mészkerülő bükkösök (K7a) közt
Geresdi-domság	9777.4	Bátaapáti, 50 A	46.21111° N, 18.60110° E	0	179	1	4		cseres-kocsánytalan tölgyesek (L2a)
	9876.4	Fazekasboda, 13 A	46.13568° N, 18.49441° E	25	188	12	80		mészkerülő bükkösök (K7a)



**8. melléklet.** A koboldmoha-felvételek moha- és zuzmófajainak figyelembe vételével készült szórásdiagram (variancia: 1. komponens: 10,37%, 2. komponens: 8,84%).



**9. melléklet.** A koboldmoha-felvételek edényes növényfajainak figyelembe vételével készült szórásdiagram (variancia: 1. komponens: 13,42%, 2. komponens: 11,59%).

**10. melléklet.** A *Buxbaumia aphylla* és *B. viridis* lokalitásainak, állományainak és sporofitonjainak száma különböző korú erdőrészekben (N/D: nincs adat).

Kor (év)	<i>B. aphylla</i>			<i>B. viridis</i>		
	lokalitás	állomány	sporofiton	lokalitás	állomány	sporofiton
<b>0–20</b>	4	6	24	0	0	0
<b>21–40</b>	13	23	270	10	34	589
<b>41–60</b>	7	45	507	6	21	98
<b>61–80</b>	20	78	1054	16	60	309
<b>81–100</b>	23	73	723	18	78	536
<b>101–120</b>	23	60	624	13	42	222
<b>121–140</b>	13	39	434	13	45	353
<b>141–160</b>	5	6	35	3	3	28
<b>161–180</b>	1	7	59	1	8	17
<b>181–200</b>	1	2	3	0	0	0
<b>201–220</b>	1	1	34	0	0	0
<b>N/D</b>	9	19	286	1	2	12
<b>Összesen</b>	<b>120</b>	<b>359</b>	<b>4053</b>	<b>81</b>	<b>293</b>	<b>2164</b>



11. melléklet. A *Buxbaumia aphylla* sporofitonjának fejlődési stádiumai.





12. melléklet. A *Buxbaumia viridis* sporofitonjának fejlődési stádiumai.

**13. melléklet.** A *Buxbaumia aphylla* és *B. viridis*-sporofitonok fejlődési stádiumainak extenzív felméréseken alapuló időbeli eloszlása (sorok: stádiumok; oszlopok: hónapok; megadott értékek: sporofitonszám). (Az előző periódusból származó, idős tokok is fel vannak tüntetve.)

<i>Buxbaumia aphylla</i>												
	IX.	X.	XI.	XII.	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
1	25	6										
2	8	20	1									
3	11	22	3									
4	2	19	4									
5	2	30	52									
6	6	16	63	2								
7		1	95	9	2							
8			85	20	70	83	22	2				
9			6	2	103	55	175	77				
10					10	21	293	258	1			
11							24	53	20		2	
12	1	26	4		2	1	3	15	45	44	32	3
13	2	21	1		14	3	67	31		5	4	1

<i>Buxbaumia viridis</i>												
	IX.	X.	XI.	XII.	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
1												
2	6	7	2									
3	5	5										
4	2	1	1									
5	2	11	1				1					
6		3	9				2					
7		3		8	1	15	22	10				
8					10	81	261	244	5			
9							1	186	15			
10	4							1	11	14	4	
11	7	11	1					1		15	7	
12	24	2		2				2				1

**14. melléklet.** A *Buxbaumia aphylla*-sporofitonok fejlődési stádiumainak intenzív felméréseken alapuló időbeli eloszlása (sorok: stádiumok; oszlopok: hónapok; megadott értékek: sporofitonszám). (Az előző periódusból származó, idős tokok nincsenek feltüntetve. Adott sporofitonok egy hónapon belüli többszöri felmérése lehetséges.)

Pécs, Éger-völgy (2017–2018)												
	IX.	X.	XI.	XII.	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
1		2	3									
2		2	2	1								
3		5	6		1							
4		1	3									
5			7									
6			2									
7				2								
8				7	2							
9					4		3					
10							1		1			
11									1	1		
12										1	2	1
13												

Pécs, Süle-völgy (2019–2020)												
	IX.	X.	XI.	XII.	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
1	2	6										
2	1	2										
3		2	3									
4			3									
5			9									
6			3									
7			2	8	2							
8				7	16	3	1					
9						4	5	2				
10						1	2	4				
11								15	7	2		
12								1	7	5	1	1
13										2	1	

**15. melléklet.** A *Buxbaumia viridis*-sporofitonok fejlődési stádiumainak intenzív felméréseken alapuló időbeli eloszlása (sorok: stádiumok; oszlopok: hónapok; megadott értékek: sporofitonszám). (Az előző periódusból származó, idős tokok nincsenek feltüntetve. Adott sporofitonok egy hónapon belüli többszöri felmérése lehetséges.)

Abaliget, vasútállomás (2017–2018)												
	IX.	X.	XI.	XII.	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
1		17										
2		9				1						
3		34	5									
4		10	11	1								
5		45	6	2								
6		27	29	9								
7			36	31		14		2				
8			10	5		75		80				
9									8			
10									61	2	1	
11									8	69	53	5
12											12	47

Pécs, Éger-völgy (2017–2018)												
	IX.	X.	XI.	XII.	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
1												
2												
3		1										
4		4										
5		1										
6		2	5									
7			7	8	3		1					
8				6	8		12					
9												
10									4			
11									4	7	6	5
12											2	1

Bakonya, Farkas-tető (2017–2018)												
	IX.	X.	XI.	XII.	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
1												
2												
3			6									
4			22									
5			76									
6			150		8							
7			228		153			6				
8			92		200			332				
9								6	15			
10									89	71	5	
11									114	155	130	95
12											40	46

Pécs, Éger-völgy (2019–2020)												
	IX.	X.	XI.	XII.	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.
1	5											
2	13	6										
3	9	8										
4		21										
5		49	6									
6		39	24	22	2							
7		5	19	41	51	11	4					
8					7	20	24	51				
9								33	7			
10								9	22			
11									11	5		
12										20	5	4