

Tölgyerdők ökológiája- összefoglalás

1. Bevezetés

A *Quercus* genus az egyik legjelentősebb fás szárú nemzetség a Földön. Közel 500 (lombhullató és örökzöld) fajjal diverz csoportot alkotnak, és a mérsékelt öv nagy részén lényeges, sok helyen domináns összetevői az erdőknek. Szerepük fontosságát a társulásokban makktermésük jelentősége tovább növeli, ami sok állat számára lényeges táplálék.

A vizsgálatokat Észak-Amerika keleti részén végezték, de az eredmények nagy része általánosítható más területekre is. A Lombhullató erdőkben nagyjából 50 tölgyfaj él, de ezek jelentősége a történelem során sokat változott. Tavak és mocsarak üledékéből származó faszén és pollen maradványokból klímaváltozásra és zavaró hatásokra lehet következtetni. A jégkorszak után már sok társulásban uralkodó nemzetségnek számított. 18.000 éve még fenyők domináltak, tölgyek mindössze 1-5 %-ot tettek ki. A Holocén elején a klíma szárazabbá és melegebbé vált, így a természetes tüzek is könnyebben alakultak ki, ami a tölgyek terjedését segítette elő. A bennszülöttek tűzhasználata - amit a füves területek kiterjesztésére és erdők összetételének, szerkezetének befolyásolására használtak - megint csak a tölgyek terjedésének kedvezett. A letelepedő európaiak (1600-as évek elejétől 1800-as évek végéig) már gyakrabban és nagyobb területeken gyűjtöttek tüzeket. Az 1850-es évektől 3-13 évenként végeztek égetéseket: farmokat, falvakat hoztak létre, háziállatokat legeltettek, az ipari- és mezőgazdasági forradalom idején pedig nagymértékű erdőírásokat végeztek az eltüzelhető faanyag és szabad megművelhető területek érdekében. Így a tölgyeknek lehetőségük volt átvenni a fenyők és más zavarást kevésbé tűrő fajok helyét. Az 1930-as évek után a települések védelmében elkezdtek a természetes tüzek elfojtását. Eleinte ezek az újkori tölgyesek gyorsan fejlődtek - szavannák, prérók, vágásos területek zárt koronájú tölgyesekké alakultak - de a zavaró hatások tartós hiánya miatt később a tölgyesek helyét átvették az árnyéktűrőbb fajok. A betelepülő európaiak másik hatása az erdők szerkezetére, összetételére az új növényfajok, betegségek, rovarok behurcolása volt. (pl. ezelőtt legfontosabb fafaj a *Castanea dentata* volt, de miután a gesztenyevész kórokozóját behozták, a gesztenyefák pusztulásával a tölgyfajok terjedtek, és a makkok szerepe a kieső gesztenyetermés miatt megnőtt.)



2. Tölgyerdők ökológiája

Tölgyek dominanciája a Holocén óta nőtt, de a tüzek elfojtása miatt regenerációs problémák alakultak ki, főleg a jó minőségű, átlagos vízellátottságú területeken, ahonnan az árnyéktűrő fajok kiszorítják őket. Az utódlás külső beavatkozás nélkül csak száraz, zavart területeken biztosított.

Fényviszonyok

A kevés fény limitálja a tölgyek regenerációját, mivel vetélytársaiknál kevésbé árnyéktűrőek. A makkjuk relatíve nagy, sok szénhidrátot tartalmaz, így a csírázáshoz és a fiatal magonc növekedéséhez nem kell sok fény. A csíranövény túléléséhez a teljes napfény 2-5%-ra van szüksége, de új szövetek létrehozásához már 30-50 %, a maximális magasság és átmérő eléréséhez pedig 50-70% napfény kell. Sűrű erdőben a talajszintre és a cserjeszintre kevés fény jut, ezért a tölgymagoncok ritkán nőnek meg. Fénymennyiség szempontjából alapvetően három típusú regenerációs technikát különböztetünk meg. A szálalásos módszerrel a talajszintre alig jut több fény, mint egy nem kezelt erdő esetében, így ez megint csak az árnyéktűrő fajoknak kedvez. A csoportos fakivágás és a „menedékfa” technika (amikor a lombkorona 50%-át vágják ki) már több fényt enged az alsóbb szintekre, de ha nem kontrolláljuk az árnyéktűrő növényeket és ha nincs a területen elegendő tölgy magonc, akkor ezek a módszerek sem vezetnek tölgy regenerációhoz.

Nedvességviszonyok

A tölgyfák a szárazságtűrő fajok közé tartoznak: Erős, mély főgyökérrendszerük van, így a mélyebb rétegekből is fel tudják szívni a nedvességet; levél-morphológiájuk miatt relatíve alacsony a párologtatásuk ezért kevés víz mellett is fenn tudják tartani gázcseréjüket. Ennek ellenére szárazság okozhat gázcsere csökkenést, vízszállítási zavarokat, lassabb növekedést a magoncoknál és nagyobb esélyt a pusztulásra. Tartós vízhiány okozta stressz hatása pedig lehet csökkent levélfelület, újabb gyökérfejllesztés, késleltetett rügyfakadás, kevesebb xylém elem, kevésbé megnyúlt hajtás, és akár a hajtás elhalása is. Fejlődésük folyamán csak a korai időszakban limitál a nedvesség: a mag kicsírázásához és a magonc megerősödéséhez felszíni nedvességre van szükség. Pl. frissen levágott területen a talaj erőteljesen párolog, így a felső része kiszárad, a fiatal tölgyek elpusztulhatnak.

Tűz hatásai ▽

Egy fa pusztulási esélye a tűz hatására függ a fa fajától, méretétől, kéregvastagságtól, élettani aktivitásától, fejlődési fázisától, életképességétől, az adott évszaktól és a tűz jellemzőitől. fa kérge elszigeteli a kambialis szöveteket és az alvórügyeket a melegtől, és mivel az ellenálló képesség és a kéreg vastagsága négyzetes összefüggésben áll, ezért kis vastagságkülönbség is sokat számít. Ugyanígy a törzs átmérőjével is arányos a túlélési valószínűség, a nagyobb aktivitás és a sejtek magasabb nedvességtartalma pedig fogékonyabbá teszi a fát a tűz hőjére. Korlatavaszi tüzek kevésbé veszélyesek, mert akkor a fák kihajtási kapacitása sokkal nagyobb, viszont a növekedési időszakban a pusztulás esélye nagyobb, mivel a leveleit elveszti, nem tud fotoszintetizálni (ha új lombkoronát hoz felé a tartalék tápanyagainak egy részét) Ráadásul nyáron a kritikus hőmérséklet könnyebben és gyorsabban érhető el, nagyobb intenzitású tüzek tudnak kialakulni, ami nagyobb fákra is veszélyes lehet. A tűz intenzitása határozza meg a károsodás mértékét. Minél nagyobb, annál valószínűbb a lombkorona leégése, az osztódószövet és a gyökér károsodása. A gyakori tüzek magonc szinten tartják a növényzetet, a tűzhiány alatt viszont felhalmozódik az éghető anyag, így egyre nagyobb lesz az esély egy intenzív tűz kialakulására.

A tölgyfák gyakori tüzekhez adaptálódtak: keményfák közt nekik van a legvastagabb kérge; a tűz okozta korhadás ritka; és a törzsük sérülése után is még évtizedekig életképesek. Föld alatt csíráznak, a gyökérnyak és az alvórügyek is a felszín alatt vannak, hőtől védve (talaj rossz hővezető, főleg ha száraz). Zavarás után intenzívebb tápanyagáramlás indul a gyökérből a hajtás felé, ami fokozza a regenerációt, ezért sok hajtáspusztító tűz után még szívósabb lesz a fa. Jobb minőségű területeken szükség van a tűzre a tölgyek dominanciájának fennmaradásához. Hosszú idő utáni egyszeri tűz ugyan nem kedvez a regenerációjuknak, mivel a többi faj már addigra megerősödik, de ha gyakran fordul elő az hozzájárul a tölgyek uralmának fennmaradásához: a cserjeszint és az aljnövényzet pusztul, így több fény jut a talajszintre; csökkentheti a makkokat támadó kártevők mennyiségét. Kedvező talajt hoz létre, mivel az avar elég és a mókusok könnyen a talajba tudják rejteni a makkokat; továbbá a talaj nedvessége csökken, ezáltal a közepes nedvességigényű fajok megtelepedését nehezíti. A dolog érdekes módon fordítva is működik: a tölgyek elősegítik a tüzek előfordulását. A tölgylevelek nem laposak, így az avar levegős lesz, könnyen lánggra kap összel. Télen csak kevésbé kezd bomlani, tavasszal pedig az olvadás után kiszárad, újra levegőssé válik, tehát tavasszal is jól ég.

Regeneráció

Regenerációjuk lehet szexuális (mag), illetve vegetatív (alvó vagy járulékos rügy, ami sérüléskor kihajt), sikerességét pedig befolyásolja a jelenkori növényzet (fajösszetétel, sűrűség, szerkezet), nedvesség, fény, és a zavaró hatások.

A makktermés mennyisége évenként változik, és függ az egyedtől (koronamérettől, fatermettől, genetikai adottságoktól-általában ez számít a leginkább), fajtól, területtől és a külső hatásoktól (időjárástól, kártevőktől, vadállatoktól, talaj minőségétől, fák sűrűségétől). Legtöbb makk a jó termésű években tud kicsírázni, mivel ilyenkor az állatok nem eszik meg az összes termést. A mag életképességéhez szüksége van 20-50% víztartalomhoz, ennek megtartását segítheti a nem túl vaskos avarréteg, és a hó, amik megvédik a kiszáradástól és a túl nagy hőingástól (a túl vaskos avar viszont gátolja a csírázást, mivel a gyököcske képtelen rajta áthatolni...így a tűz az avar vastagságának csökkentésével is képes a tölgyregenerációt a jobb minőségű területeken elősegíteni). Sok állatnak a makk fontos élelmet jelent: rossz termés esetén ugyan az összeset elfogyasztják, de amikor jól teremnek a fák, és a jószágok télre elássák őket tartaléknak, azzal megvédik a kiszáradástól, tüztől és más állatoktól. Rossz termésű években a tüzek elősegíthetik a makkok fennmaradását, hogy kisemlősök élőhelyét, és rovarokat pusztítanak el.

A tölgy magoncokra a lassú növekedés jellemző: az aránylag vaskos levélnek közepes fotoszintetikus kapacitása van, ráadásul a megszintetizált tápanyag elosztása a gyökérnek kedvez a hajtással szemben. Ez utóbbi a száraz, zavart helyekhez való adaptáció oka: erőteljes gyökérszete miatt a víz és tápanyagokat intenzíven képes felszívni a talajból, és a gyökérben raktározni a szénhidrátot, így aztán ha a magonc körül jó körülmények alakulnak ki (pl. lombkoronában hiány keletkezik, és elég fény jut az alsóbb szintekre), a hajtás már gyorsan meg tud nőni.

A vegetatív regeneráció egyik formája a sarjhajtás. Hajtáselhalás esetén olyan hormonok szabadulnak fel, amik hatására az alvórügyek beindulnak. Tölgyeknél ezek az alvórügyek a felszín alatt védve, a gyökérnyaknál a kéreg alatt helyezkednek el. Miután a hajtás súlyosan sérül, a növény a szövetet elhatárolja, nem szállít több tápanyagot hozzá, és új gyökéreképződés indul. Ha a hajtás már elhalt, vagy ha jó körülmények alakulnak ki, új hajtás is kialakul egy másik alvórügyből. Ezt a növény az alvórügyeinek nagy száma miatt sokszor képes megismételni, ráadásul így sokkal életképesebbé válik egy normális magoncnál. A másik típusú regeneráció a tönkhajtás, de az előzőtől való elkülönítése teljesen önkényes, mivel élettanilag nagyjából megegyezik azzal, az elkülönítés alapja csupán a szárvastagság. Tönkhatásról akkor beszélünk, ha az a fa nagy részének levágása vagy a fa jó részét elpusztító tűz után alakul ki. Azt

hogy egy fa mennyi sarjhajtást/tönkhajtást képes hozni, meghatározza a faj; a fa környezeti és élettani körülményei; továbbá a gyökérzet szénhidrát tartalmának mennyisége. Gyakorisága középkorú fáknál a legnagyobb (igazából korral nő, de a túl idős fáknál az alvórügyek már nem képesek áttörni a vaskos kérget).

3. Makkok

A makkok nagy mennyiségű elérhető tápanyagot jelentenek, de a termés mennyisége egyedenként, fajonként, területenként, és főleg évenként változik. Az olyan területeken, ahol a tölgyek jelentős mennyiségben jelen vannak, a makkok szinte minden élőlényre hatással vannak direkt vagy indirekt módon. Olyan ételment jelent gerinceseknek és gerincteleneknek, ami télire raktározható viszont változó mennyisége miatt nem megbízható. Ezen kívül a makkok térbeli elhelyezkedése meghatározza az erdő szerkezetét.

A tölgyfák egy nagyon lényeges tulajdonsága, hogy a makktermésben nagyon nagy az éves variancia. „Masting”-nak nevezik egy adott populáció egy év alatt termelt makkmennyiségét. A nagy évenkénti variancia a makktermésben előnyt jelent a tölgyeknek egy olyan stratégiával szemben, ahol minden évben átlagos mennyiségű termést hoznának: a makktermés a tölgyesekben kulcsfontosságú táplálék, csak nagyon jó termésű éveken marad annyi életképes termés, amiből az erdő regenerálódni tud.

Vizsgálatok alapján feltételezhető, hogy a tölgy populációkon belül létezik szinkronitás: a bőséges makktermésű évben a ritkán termő fák is hoztak termést (az átlaghoz képest keveset, de magukhoz képest sokat). Ez a szinkronitás területi, környezeti okokra vezethető vissza. Teljes terméshiány kialakulását okozhatja például tavasszal a virágok elfagyása (ez a *Leucobalanus* subgenusnál az adott év, az *Erythrobalanus* subgenusnál a következő év makktermésére hat). Egyéb befolyásoló tényezők azok a meteorológiai jelenségek, amik a tápanyag mennyiségére, illetve a pollenterjedésre hatnak. Ezek a környezeti változók viszont a különböző fajokra máshogy hatnak-faj függő, hogy milyen jelenség hat, milyen mértékben és hogy pozitívan vagy negatívan befolyásolja a makktermést. Más vizsgálatok eredményeit is figyelembe véve feltételezhetünk egy alapciklust a termés mennyiségében, ami viszont a környezeti hatások változásai miatt erősen módosulhat. (a legtöbb tölgyfajnál ezt kimutatták)

Ezen kívül felvetődött a fajok közti szinkronitás lehetősége is, de ezt az elképzelést már elvetették. A fajok közti szinkronitáshoz legalább két feltételnek kéne teljesülnie: egyrészt, hogy a fajok ugyan annyi idő alatt hozzanak termést (ez a fajcsoportokon belül teljesül), másrészt hogy a különböző környezeti tényezők ugyan olyan hatással legyenek a fajokra. A fajok közti szinkronitás hiányának viszont van egy nagyon fontos következménye. Ha egy adott területen többféle tölgyfaj él, akkor nagyon kicsi az esélye az olyan évnek, amikor egyáltalán nincs makktermés, ez pedig a terület állatvilága szempontjából kulcsfontosságú.

Az éves variácián kívül az egyedek közt is találunk különbséget a makktermésben: ez a termő évek számában és az adott évben termett makkok mennyiségében jelenik meg. A genetikai adottságokon kívül ehhez kis mértékben ugyan, de a fa lombkoronájának mérete is hozzájárul.

A Quercus fajok két fajcsoportjának különbségei is főleg a makkok és a terméshezás jellemzőiben látszanak. A Leucobalanus subgenusban (fehér fajcsoport) a tavasszal hozott virágok már azon az ősszel érett makká alakulnak, míg az Erythrobalanus subgenusban (vörös fajcsoport) a makkok éréséhez két év kell. Ezen kívül a makkok kémiai összetételében is vannak eltérések.

A makkok nagyon jó minőségű tápláléknak tekinthetők: könnyen emészthetőek, nagy az energia tartalmuk, viszont aránylag kevés fehérjét tartalmaznak: 5-8%-ot (ebben a két fajcsoport közt nem nagyon van különbség). Fogyasztás szempontjából három részre oszthatjuk: húsrá, héjra és kalapra. A nagyobb méretű állatok (pl. medvék) mindhárom részét, a szarvasok csak a héját és húsát, a kisebb állatok (énekes-madarak, mókusok) csak a makkok húsát fogyasztják (ami a legjobban emészthető és legkevesebb rostot tartalmazó termésrész). Kémiai összetételükre jellemző, hogy a vörös fajcsoport több lipidet (14-23%) és több csersavat tartalmaz, mint a fehér fajcsoport (3-9%), tehát a vörös csoport makkjaiból több energia nyerhető. (A csersav egy fenolos összetételű anyag, aminek fehérje denaturáló tulajdonsága van. In vivo reagál az emésztőtraktus enzimeivel, a táplálék fehérjéivel, így emészthetelenné teszi azt. Két típusát különböztetjük meg: a kondenzált csersav nem bomlik le a bélrendszerben, így nem jut a véráramba, komplexeket alkot más fehérjékkel, tehát csökkenti emészthetőségüket, és ezzel negatív nitrogén-egyensúlyt okoz. A hidrolizálható csersav lebomlik, de ennek is lehet negatív hatása (pl. emésztésgátlás.)

Növényeknél a szülőttől való eltávolodás adott életszakaszban, más fajok, tényezők által történik. Madarak és emlősök nagy mennyiségű makkot tudnak aránylag rövid idő alatt nagy távolságokra eljuttatni. A terjesztésnek számos előnye van - csökkenti a helyi kompetíciót

- csökkenti a nagyobb egyedsűrűséget igénylő fertőzések kialakulásának esélyét

- a magok csírázásra alkalmasabb területekre kerülhetnek

- a magonc elegendő fényhez juthat (tölgyek nem árnyéktűrők, viszont a szülőfa árnyékol)

- a magok megtelepedésének esélye és a magoncok növekedésének mértéke általában szignifikánsan nagyobb azokon a helyeken, ahová a makkot rejtő állatok viszik

Sok makkfogyasztó faj nem játszik fontos szerepet a terjesztésben, mivel vagy rögtön elfogyasztják, így életképtelenné teszik a termést, vagy olyan helyre

rejtik, ahol képtelen kicsírázni. Csak kevesen segítik a tölgyek regenerációját azáltal, hogy a makkokat egyesével vagy kis csoportokban a föld alá rejtik, általában egy adott térbeli mintázat alapján. Így más állatok elől elrejtik, de ők sem találják meg újra mindegyik makkot, tehát azoknak lehetőségük lesz a kicsírázásra. Távolságok alapján két csoportot különböztethetünk meg: a nagy távolságokban terjesztő állatok (pl. szajkók) a szülőfától egy km-nél messzebbre viszik a makkokat, míg a kisebb távolságra terjesztők (pl. mókusok) 150 m-en belül rejtik el. A két típusnak eltérő szerepe van, de mindkettő fontos: a kisméretűek a helyi terjesztésben vesznek részt, így a tölgyfák térbeli elrendeződésére hatnak, míg a madarak a specifikusabb területeken (zavart, nyitott helyeken) segítik a tölgyek megtelepedését.

A makkok, mint sok más termés is, rendelkeznek olyan karaktercsoportokkal, amik elősegítik a terjesztők általi szállítást és növelik a megtelepedésük valószínűségét. Ilyen a makkok magas energia tartalma, a kerek forma, a kemény héj és néhány, a fajcsoportokra jellemző tulajdonság. A *Leucobalanus* subgenusban a makkok rögtön kicsíráznak, tehát téli raktározásra nem alkalmasak (de szürkemókusok már kifejlesztettek egy embrió-kivágási módszert!), ráadásul, ha megtalálják a termést, az biztosan nem éli túl (a terjesztésnek nem kedvez). Az *Erythrobalanus* subgenus makkjai viszont csak tavasszal csíráznak ki, és a sok csersav kompenzálására nagy mennyiségű lipidet tartalmaznak (viszont fehér fajcsoport makkjai kevés csersav miatt finomabbak). A különbségek következménye hogy összel inkább a fehér fajcsoport termését eszik, míg télen a vörös fajcsoportét, így az utóbbiak a szülőfától sokkal távolabbra kerülnek. Ez hatással van a térbeli elhelyezkedésre és az adaptációjukra: a fehér tölgyek nagyobb csoportokban jelennek meg, és árnyéktűrőbbek, míg a vörös tölgyeket elszórtabban találjuk, és ők jobban viselik a talaj alacsony nedvességtartalmát.

4. Ökológiai háló

Tölgyesekben-és olyan erdőkben, ahol a tölgyfák jelentős mennyiségben jelen vannak, a makkok direkt vagy indirekt módon szinte minden élőlényre hatással vannak, sok faj pedig a makkfogyasztás által visszahat a tölgyekre. A szelekció azoknak a tölgyfáknak kedvez, akik néhány rosszul termő év után kiemelkedően jó termést képesek hozni (csak ilyenkor marad elég makk a regenerációhoz). A jól termő évek kiváltó okaira két elmélet született: Az egyik, hogy a pollen-termelés/terjesztés a legtöbb évben gátolt, de egy-egy évben a gátlás megszűnik, így jó termés alakulhat ki. A másik elmélet szerint a fák csak az után képesek termést hozni, hogy már elég tápanyagot raktároztak el, így megengedhetik maguknak, hogy ne csak önfenntartásra és növekedésre fordítsák energiáikat. Ez viszont csak kedvező körülmények közt lehetséges.

Peromyscus leucopus (fehér-lábú egér)

Ennek az egér fajnak a legfontosabb táplálékát alkotják a makkok. Ökológiai szerepe nagyjából megegyezik az európai Apodemus fajkéval. Rövid életsiklusuk és gyors szaporodásuk miatt egy jó termésű év is jelentős hatással van a populációik méretére. A jól termő években magas lesz a téli túlélési ráta, vastag zsírréteget tudnak télire felhalmozni, kisebb területet kell bejárniuk élelem után kutatva, így kevésbé lesznek sebezhetőek, sőt, akár még téli almot is rakhatnak. Rajtuk keresztül a makktermés más fajokra is hatással van. A fehér-lábú egerek egyik fő nyári tápláléka a gyapjaslepkék bábjai, így a gyapjaslepke populációk szintentartásában kulcsfontosságúak. Ők a kullancsok lárváinak és nympháinak egyik fontos gazdái, ráadásul a Lyme-kór kórokozóját is ők adják át a kullancsoknak a legnagyobb eséllyel. A földön fészkelő énekesmadarak tojásit is szívesen fogyasztják, és populáció méretük egyértelműen hatással van az őket fogyasztó fajokra. A földön fészkelő énekesmadarak érdekében, és a Lyme-kór terjedésének csökkentéséért a cél a fehér-lábú egerek számának csökkentése lenne, de így megnőne az esély gyapjaslepke gradációra. Ezért a cél az abszolút egérmennyiség megtartása, de relatív mennyiségük csökkentése, tehát a rágcsáló fajok számát kell növelni, vagy a meglévő fajok arányát kell megváltoztatni.

Odocoileus virginianus (fehér-farkú szarvas)

A fehér-farkú szarvasnak a makkok fontos téli táplálékot jelentenek. Hosszabb élettartamuk miatt a populáció méretére nem, viszont a térségi elhelyezkedésére hatással van az adott évi makktermés: jó termésű években tölgyesekbe vándorolnak, rossz években viszont elkerülik a tölgyerdőket.

A bőséges makktermés kedvez a borjak növekedésének (magas energia tartalom de aránylag kevés fehérje), továbbá a vastag zsírréteg és a jó kondíció miatt nő a téli túlélés esélye. A fogamzóképesre és a borjú születés előtti és utáni fejlődésére hatással van a nőstény szarvas kondíciója. Ezen kívül a makk mennyisége hat az agancs hosszára, átmérőjére és az ágak számára.

Ha gyenge a makktermés az adott évben, a szarvasok intenzív legelése gátolja a tölgyek regenerációját. Azáltal hogy az aljnövényzetet lelegelik, a ragadozók könnyebben megtalálják a földön fészkelő énekesmadarak fészket. (tehát a sok makk az egereken keresztül negatívan, a szarvasokon keresztül pozitívan hat az énekesmadarak tojásaira) Ezen kívül a fehér-farkú szarvasok az egyetlen gazdái a felnőtt kullancsoknak, vándorlásukkal a kullancsok elterjedésére hatnak. A szarvas-populáció

csökkenése nem okoz a kullancsoknál is egyedszám csökkenést (egy szarvason is nagyon sok kullancs élhet), ezért a vadászat nem, de az elkerítés hatásos védekezés (csak kis területen megoldható).

Ixodes genus (kullancsok és Lyme-kór)

A Lyme-kór kórokozója egy spirohéta baktérium, amit a kullancsok hordozhatnak, és vérszívással adhatják át másoknak. A betegségre jellemző, hogy a patogén vad populációkon él, rajtuk egyértelmű tüneteket nem okoz, nem csökkenti túlélési esélyüket. A patogén fennmaradása szempontjából az ember nem lényeges.

A tipikus kullancs élelciklus két évig tart és négy stádiumra osztható.

- A felnőtt állatok ősszel szarvasokon vért szívnak és párzanak. Ezután a nőtény ledobja magát, és a talajon áttelel, majd tavasz végén petecsomókat rak le, és utána elpusztul.
- A lárvák nyár közepén kelnek ki, majd helyben maradvá várnak és gazdára találva felkapaszkodnak rá. Ez az életszakasz még nem gazdaspecifikus, emlősök, madarak és hüllők is lehetnek. A kullancslárvák a vérszíváskor fertőződhetnek meg Lyme-kórral, majd utána lepotyognak. (az ovariumban a patogén átadása nem lehetséges, így az első vérszívásnál még egészségesek)
- Ezután nympa stádiumba vedlenek, majd tíz hónapnyi nyugalmi időszak után, a következő tavasz végén új gazdát keresnek (ők sem gazdaspecifikusak). A vérszívás alkalmával átadhatják a Lyme-kórt a gazdának. Lepotyogás után felnőtt állattá vedlenek.
- A kifejlett kullancsok néhány hónap múlva szarvas gazdát keresnek.

Makktermés a kullancsokra kétféle képpen is hat. Egyrészt a szarvasokon keresztül a kullancsok elterjedésére, másrészt az egereken keresztül a kullancsok mennyiségére és fertőzöttségükre.

Lymantria dispar (gyapjaslepke)

A gyapjaslepke egy Európából származó inváziós faj, aminek kedvenc tápláléka a tölgy. A populációk egyedszáma általában hosszú évekig alacsony. Ilyenkor a fehér-lábú egér szabályozza az egyedszámot: a lepkék nyár közepén bebábozódnak, ami egy nagy méretű, mozdulatlan, védtelen, a talajszinthez közel elhelyezkedő táplálékforrást jelent az egereknek.

Ha ez a szabályozás gyengül az egerek számának csökkenése miatt, a lepkéknél hirtelen gradáció figyelhető meg. Erre az egérpopuláció nem tud elég gyorsan reagálni, így a gyapjaslepkék súlyosan károsítják a tölgyek lombkoronáját. A fák fotoszintézise csökken, termést nem

képesek hozni, amitől az egerek mennyisége még tovább csökken. Ha a lombvesztés nagyon nagy mértékű, a fa új leveleket hoz, amivel feléli tápanyag raktárait, ettől még sérülékenyebbé lesz, és fogékonyabb válik gombák, rovarok, és szárazság okozta stresszre. A gyapjaslepkék gradációja akár több tíz évig is eltarthat.

A lepkepopuláció csökkenése szintén hirtelen következik be, és több okra vezethető vissza. Egyrészt a rendelkezésre álló táplálék mennyiség korlátoz, másrészt a nagy egyedsűrűség negatív hatással van a nőstények kondíciójára és ezzel termékenységre. Eddigre virális patogének és paraziták válaszüreakciója is kialakul a nagy egyedsűrűsége, úgy mint a fák kémiai védekezése másodlagos anyagcsere-termékekkel.

Ursus americanus (fekete medve)

A fekete medvék Észak-Amerika területén sokféle élőhelyen megtalálhatóak, de egyértelműen a tölgyeseket részesítik előnyben. A makk fontos táplálék számukra, amivel fel tudnak készülni a 3-4 hónapos téli időszakra, amikor egyáltalán nem táplálkoznak. Ehhez ősszel felkeresik makklelő-helyeiket, és folyamatos evésbe kezdenek. Territóriumuk éves változásokat mutat: tavasszal és nyáron sokkal kevesebb tölgyfát tartalmaz, mint ősszel, ráadásul ha kevés makk van sokkal nagyobb területre van szükségük, mint jó termésű években. A makkmennyiség befolyásolja túlélési esélyüket, egyrészt kondíciójukra hatva, másrészt ha kevés a táplálék, a medvék sokkal gyakrabban merészkednek emberi települések közelébe. A teljes energia-bevitel jelentős részeként hat az alomméretre, a vemhességek gyakoriságára, és a vemhes nőstények számára. Nem utolsó sorban pedig a nagy odvas fák alvóhelyül is szolgálhatnak a fekete medvék számára.

Meleagris gallopavo (vadpulykák)

A tölgyfák makkjai az egyik legkedveltebb táplálékuk, de mivel ízérzésük nagyon gyenge, nem részesítik előnyben a fehér fajcsoport makkjait. Hogy milyen tölgyek makkjait fogyasztják szívesen, az főleg a termés színe, mérete, formája dönti el. Mennyisége hat a territórium méretére, az éves vándorlásra, a csoportok méretére, és a szaporodási sikerre. Ezen kívül, ha korlátozott számú túlélő fa van a területen, a tölgyfák pihenőhelyként is szolgálhatnak.

Sciurus spp. (mókusok)

A mérsékelt övi erdőkben élő mókusok nem tartanak territóriumot. Észak-Amerikában két *Sciurus* faj található, igényeik táplálékukban nem, de élőhelyükben eltérő. A *S. niger* a nagyobb faj, ő nyitottabb területeken él, míg a *S. caroliensis* a sűrű erdőket kedveli. Mivel élelemért és búvóhelyért fára kell mászniuk, nem növeszthetnek vastag zsírréteget, tehát nem hibernálódhatnak, így gyűjtögetniük kell. Élelmüket egyenként vagy kisebb csoportokba rejtik el a földre adott térbeli mintázat alapján, hogy mások ne találják meg. A makkok szerepe télen a legnagyobb: a diót és hasonló terméseket nehéz felbontani, sok időt igényel, ami tavasszal és ősszel nem jelent problémát, de télen az állatnak előnyös, ha a lehető legkevesebb időt tölt kint, így ilyenkor a makkok jelentik a legfontosabb táplálékot.

Betegségek

Az erdei közösségekhez hozzá tartoznak a területen őshonos paraziták, patogének. A nem őshonosakhoz hasonló betegségeket idéznek elő, de a hatásuk kevésbé szélsőséges, mivel a patogén és a gazdaszervezet közt koevolúció folyt (ez a folyamat most is tart) és volt idő a patogénre nézve káros paraziták, és a rá specializálódott ragadozók kialakulására.

Többféle hatást gyakorolhatnak a gazdaszervezetre, amik nem feltétlenül csak negatívak. A növény növekedésének lassításával, esetleg elpusztításával szabályozzák a gazda-populáció méretét, genetikai állományát, térbeli elterjedését. Általuk a lombkoronában okozott rések hatására megváltozik a talajra jutó fény mennyisége, így a lágyszárú és a cserjeszint növekszik, fajok szorulhatnak ki és változhat a táplálék és a fészkelő- és búvóhelyek mennyisége, típusai. A társulás diverzitását csökkenthetik, de növelhetik is, és megváltoztathatják az adott területen előnyösnek számító tulajdonságokat. A társulás szerkezete, és összetétele pedig meghatározza a patogén elterjedését a területen. Általában csak legyengült egyedeket támadnak, ezáltal növelik a populáció életképességét, ráadásul mivel a gyenge egyedek általában elszórtan helyezkednek el a területen, a patogének negatív hatása minimális. A káros hatások kétféleképpen jelentkeznek: egyrészt legyengítik a fát, másrészt sérüléseket okozva új kórokozónak egyednek utat.

Tölgysorvadás

A tölgysorvadás egy általános szállítószöveti sorvadásos betegség, amit a *Ceratocystis fagacearum* nevű gomba okoz. A vektorszervezetek vagy a kérget rágó bogarak, akik fertőzött fákról érkező kisebb ágakon sérülést okoznak és bejuttatják a gombaspórákat; vagy nedv-szívó rovarok, akik tavasszal friss

sebekhez vándorolva ürülékükkel rakják le azokat. Ezen kívül a gomba fáról-fára gyökéren keresztül is képes terjedni. Ezután az új szállítóelemek fertőződnek, a gomba gyorsan fejlődik, majd a xylem elemek spórával, hifákkal és anyagcsere –termékekkel tömődnek el (ezek toxikusak is lehetnek). A gomba eljut az ágakba, gyökerekbe, ahol évekig él. A bogarak kikeléskor a kéreg alatt fertőződnek, míg a nedv-szívó rovarokat a spóraszóró gomba által kiválasztott édes illat vonzza oda. A tölgyorsvadás elleni védekezésésként a fertőzött terület föld alatti elkerítését és a vektorszervezetek terjedésének megállítását szokták alkalmazni.

Tölgypusztulás

A tölgypusztulás a fiziológiailag érett fákön jelentkező összetett betegség, aminek kiváltó okait három csoportba soroljuk. Először is szükség van egy hosszú ideig tartó hajlamosító stresszre (pl. klíma, talaj termőképessége). Ezután kell egy rövid távú, "ösztönző" stressz, mint például a tartós szárazság, vagy tavaszi lombvesztés. A betegséget közvetlenül valamilyen patogén általi fertőzés váltja ki (pl. *Armillaria mellea*), fő tünete pedig a korona tetejéről és széléről induló, befelé és lefelé terjedő lombelhalás.

Mindekét betegség egységes korú és fajösszetételű erdőkben terjed jobban, és mindkettőre a vörös fajcsoport az érzékenyebb.

Makktermésre ható egyéb betegségek:

A lomb-ág patogének (pl. ágrozsdásodást okozó gomba), a fagyöngyök (a fától vizet von el, így a virágok és fiatal makkok elpusztulnak), és a lombvesztést okozó patogének indirekt módon csökkentik a makktermés mennyiségét. A direkt módon ható makk-kártevők közé tartoznak a *Cydia* fajok, akik lárvája befúrja magát a termésbe, a két Észak-Amerikai tölgyeket támadó gubacsdarázs faj, és a legfontosabbnak számító *Curculio* (zsizsik) fajok. A 22 zsizsik fajból minden tölgyfajra legalább egy veszélyes. Nyár végén rakják le petéiket, amik a makkok szöveteivel táplálkoznak, és ha az embriót nem is pusztítják el, a csíranövény növekedése lassabb lesz a normálisnál.

Erdőszerkezetre ható egyéb betegségek:

Ezek a betegségek új szerkezeti elemeket hoznak létre az erdőben: elpusztult álló fákat, farönköket, kidőlt fákat, törmeléket, odúkat; így az állatok számára kulcsfontosságú bújóhelyek, fészkelőhelyek jönnek létre. Két fő élőlénycsoportot különítünk el: egyrészt ide tartoznak a fakorhasztó gombák, akik vagy élő fák sebeit, vagy haldokló, illetve elpusztult fák gesztjét támadják (termőtestük táplálékként is szolgál), másrészt a fafűró rovarok, akik a kérgeen át

a gesztig rágják magukat (főleg a lárva alakok) és ezzel sokszor elősegítik a fakorhasztók támadását is.

5. Gazdálkodás

Ha az erdőgazdálkodás során a tölgyes eredeti szerkezetét fenn akarjuk tartani, több célt is figyelembe kell venni. Egyértelműen ide tartozik a tölgyek dominanciájának fenntartása, hogy ne egykorú legyen az erdő, és hogy legyen elég, jó minőségű, terméshozó fa. Ideális esetben 80-120 évenként lehet a fakitermelést ismételni, de közben lényeges hogy szálalással, ritkítással elősegítsük az életerős fák növekedését, és tüzekkel segítsük a tölgyek fennmaradását a jó minőségű területeken. Az állatok számára fontos hogy a területen több tölgyfaj éljen (vörös: fehér tölgyek 2:1 arányban), hogy meghagyjuk a holtfákat, fenntartsuk az odvas fákat, és hogy legyenek alternatív táplálékforrások a makkon kívül.

Az egyik lehetőség a menedékfa és tűzgyújtásos módszer keveréke, három lépésben.

1, Először a talajra és cserjeszintre jutó fény mennyiséget növelik a magoncok növekedése érdekében. Ehhez a fák nagyjából 50%-át kivágják, a legdominánsabb tölgyeket meghagyva.

2, Ezután 3-5 évig pihenni hagyják a területet. Ezalatt a többi fajból megmaradt magok kicsíráznak, de a maradék tölgy árnyékolása és tápanyag igénye miatt csak lassan képesek nőni (így a későbbi tűz el tudja majd pusztítani őket). A meghagyott tölgyfák ennyi idő alatt kiheverik a favágás okozta stresszt, és elég avart termelnek a szükséges intenzitású tűzhöz.

3, A szünet utáni tűzgyújtás alatt a tűzre érzékeny fajok elpusztulnak, míg a tölgyek a föld alatti csírázásuk és alvórügyeik miatt védettebbek.

A módszer többféle célra használható:

- Fakitermelésnél előnyös, mert jó minőségű területeken is fenn lehet tartani tölgyeseket. A tulajdonosnak is kedvező, mivel a kezdeti vágás azonnali bevételt hoz, a tűz viszonylag kis anyagi ráfordítást igényel, és a második vágás a jó minőségű tölgyek meghagyása miatt még több hasznot hoz. Alternatív lehetőség, hogy a második favágás elhagyásával újra tüzet gyújtanak, és így fenn tudják tartani a területet.

- Vadgazdálkodási szempontból a jó minőségű fák bőséges makktermése és a regenerációs idő alatti legelési lehetőség jelent előnyt.

- Ha az ökoszisztéma helyreállítása a cél, többszörös égetéssel tölgyes szavanna hozható létre.