

1. Bevezetés

A kutatásaink alapvető célkitűzése, hogy a Síkfőkút Projekt és Rejtek Projekt hosszútávú erdőökológiai programokhoz kapcsolódva felbecsüljük két hazai klímazonális erdőtársulás (cseres-tölgyes erdő és szubmontán bükkös) modellterületként kiválasztott állományaiban a leromlás és a bolygatások (tölgypusztulás, tarvágás) hatásait és megismerjük a degradációt követő természetes erdőfelújulási és regenerációs dinamika során a részt vevő fásszárú fajok ökofiziológiai toleranciájának és viselkedésének a változásait. A jelen projektben négy évre tervezett, de a 2005 évi gyapjaslepke gradáció miatt öt évre elhúzódtott projektben elsősorban a növekedés és produkció szempontjából meghatározó fotoszintézis-ökofiziológiai sajátosságokra fektettük a hangsúlyt.

A téma kidolgozása egyrészt *in situ* ökofiziológiai mérési módszerek, másrészt a terepen folyékony nitrogénben gyűjtött minták esetében különböző biokémiai feldolgozási és elemzési eljárások felhasználását tette szükségessé. Minkét esetben a DE TTK Növénytan Tanszék Ökofiziológiai Munkacsoportjában alapvetően rendelkezésre álltak a feltételek, de a projekt támogatással a feladatoknak megfelelően további fejlesztésekre is szükség volt. A pályázati időszakban a síkfőkúti erdőállományban tervezett munkát kibővítettük a kocsánytalan tölgy fenológiai csoportjainak a genetikai vizsgálatával az izoenzim-mintázat elemzése alapján. A munkának ez a része az ERTI Sárvári Intézetével való együttműködésben történt. A kutatási támogatás csökkentésekor a tervezett feladatok közül a síkfőkúti cseres-tölgyes erdőállomány cserjefajainak ökofiziológiai vizsgálatát halasztottuk el.

2. Eredmények

2.1. A síkfőkúti cseres-tölgyes kutatási területen végzett munka eredményei

A vizsgálati évek időjárási viszonyai

A vizsgálati évek közül 2003-ban a csapadékhiányos telet követően a növekedési periódusban a csapadék mennyisége alacsony volt és súlyos aszály lépett fel a kutatási területen. A többi vizsgálati évben az időjárási feltételek sokkal kedvezőbbek voltak, nemcsak a fák fiziológiai állapota szempontjából kritikus tavaszi időszak, hanem a teljes növekedési szezon alatt (Mészáros és mtsai 2007).

A cseres tölgyes állomány struktúrájában bekövetkezett változások vizsgálata

A síkfőkúti cseres tölgyes erdőben a 80-as évek közepétől fellépett fapusztulás következtében a kocsánytalan tölgy egyedszáma az 1970-es évek elején megállapított értékekhez képest 60 %-kal csökkent. Ugyanakkor a csertölgy állománya jóval kisebb mértékben (20 %-kal) csökkent a kutatási területen.

A két fafaj megmaradt egyedeinek a lombvetületében bekövetkezett változások a fák lombkoronájának a terebélyesedését jelzik, ami a két fajnál eltérő mértékű volt. A lombkorona mérete a kocsánytalan tölgyfák esetében kismértékben (14 %), a csertölgynél azonban jelentősen (33 %) növekedett. Ha a teljes állományra számoljuk a lombvetület változásait a kocsánytalan tölgy esetében 57 %-os csökkenés következett be, míg a

csertőlgnél kismértékű össz-lombkorona vetület növekedés jelentkezett (Koncz 2005, Koncz és mtsai 2005).

A fák elhalását követően kialakult lékekben nemcsak a megmaradt fák tudtak horizontálisan növekedésnek indulni, hanem a nagyobb beeső fényintenzitás miatt a cserjeszint magassága növekedett, és a cserjék vertikális lombeloszlásában is változások következtek be (Mészáros és mtsai 2007). Különösen szembetűnő a változás a magas cserjeszint egyes fajainál (*Acer campestre* és az *Acer tataricum*). A lombkorona nyiladékokban egyes fajok (*Euonymus verrucosus*, *Euonymus europaeus*) esetében a polycormon-képződés felerősödött, és megjelentek az erdőszukcesszió korai fajai, mint a *Prunus spinosa* és *Clematis vitalba*.

Mivel a két tölgyfaj a fénytolerancia szempontjából inkább az árnyék-intoleráns fafajok csoportjába tartozik, a fellazult erdőállományban erőteljes felújulásukat váránk. Az erdőállomány aljnövényzetében azonban a kocsánytalan tölgy és a csertölgy csemetéi kis számban fordulnak elő. A fafajok gyenge felújulása azt jelzi, hogy a termőhely a klimatikus viszonyok alapján a cseres-tölgyes számára un. határ-termőhelynek tekinthető. A fák a mélyre hatoló gyökérrendszerük révén képesek a talaj vízkészletét hasznosítani, de az újulat számára limitáló tényező a felső talajréteg nedvességtartalma.

A kocsánytalan tölgy állomány fenológiai és genetikai variabilitásának vizsgálata a síkfőkúti erdőben

A pályázati időszakban a síkfőkúti erdőállományban a vizsgálati évek kora tavaszán elvégzett terepfelvételezések eredményei azt mutatják, hogy a kocsánytalan tölgy három, fenológiai szempontból eltéréseket mutató csoportja fordul elő. A fák egyik csoportja korán lombfakadó, egy másik csoportja későn lombfakadó (az előzőektől 6-8 nappal később) és a harmadik az előző kettő közötti, közepes időben lombfakadó csoport. Elkészítettük a három csoportba tartozó fák eloszlását bemutató térképet.

2003, 2004 és 2006 telén a lombfakadás szerint elkülönülő három csoportból összesen 200 egyedről rügymintákat gyűjtöttünk, amelyekből izoenzim-analíziseket végeztünk. Az izoenzim mintázat alapján megállapítható volt, hogy az allélszám és a Shannon-Index egyértelműen a korán fakadó típusnál a legnagyobb, és a későn fakadó típusnál a legkisebb. A számított heterozigócia is hasonló tendenciát mutat.

Az eredmények értékelése során cluster-analízist alkalmaztunk. A hasonlósági dendrogramok a korán és közepes időben lombfakadó csoportokba tartozó egyedek hasonlóságát mutatják és ezektől elkülönülnek a későn fakadó típus mintafái (Mészáros és mtsai 2007a).

A kocsánytalan tölgy és csertölgy ökofiziológiai sajátosságainak vizsgálata

A kocsánytalan tölgy és a csertölgy asszimiláló levélterület vesztesége a gyapjas lepke hernyógradáció során

A projekt időszak első felében, 2002 és 2003 tavaszán és nyár elején az erdő lombkoronaszintjében fitofág károsodást elsősorban a kocsánytalan tölgy esetében figyeltünk meg, amely a korábbi vizsgálati eredményekkel összevetve átlagosnak mondható. A fitofág

károsítás mértéke és az ezzel összefüggő asszimiláló levélveszteség a kocsánytalan tölgy korán lombfakadó fái esetében 18 %-ot, a közepes időben hajtóknál 14 %-ot és a későn hajtók esetében 10 %-ot tett ki. A károsítások a fényszintben nagyobbak voltak (14-24%), mint az árnyékszintben (6-12 %). Ebben az időszakban a károsításokat okozó fő fajok a kis téli araszoló (*Operophtera brumata*) és a tölgyilonca (*Totrix viridana*) lárvái voltak.

A projekt időszak második felében 2004 és 2006 között a síkfőkúti cseres-tölgyesben nagymértékű gyapjas lepke (*Limantria dispar*) dominanciájú hernyógradáció zajlott le, ami 2005-ben érte el a tetőpontját. (A nagy lombveszteség miatt a tervezett egyes ökofiziológiai vizsgálatokat nem tudtuk elvégezni, ezért kértük a projekt időszak meghosszabbítását.)

Az erdőállományban 2004-ben a gyapjaslepke hernyók jelenlétét már regisztráltuk, de a két fafaj lombvesztesége a gradáció nélküli évekéhez hasonló mértékű volt. 2005-ben a kocsánytalan tölgyfák esetében a lombfakadását követően május végére a levélterület veszteség 40 %-os volt (Koncz és mtsai 2006). Július elején a kocsánytalan tölgy „másodlombfakadása” következett be. Az új levelek területe és tömege szeptemberre ugyan jelentősen növekedett, de a gradáció nélküli évekre jellemző átlagértékektől jóval kisebb volt.

2005-ben, a gradáció kulminációs évében a hernyók a csertölgy lombkoronáját tarra rágták, az asszimiláló levélterület veszteség 90 %-os volt. A csertölgy lombkoronája a másodlombosodás során regenerálódott, az új levelek területe a vegetációs időszak végére megközelítette az előző években mért értékeket (Koncz és mtsai 2006).

2006-ban a két faj között jelentős levélprodukciónbeli különbségeket tapasztaltunk a csertölgy „javára”. A kocsánytalan tölgy kifejlett leveleinek területe és tömege a 2006 évi vegetációs időszakban a 2003 és 2004 évekhez képest is jelentősen kisebb volt.

Az eredmények azt jelzik, hogy az erdőállomány két fafajánál a 2005 évben fellépett gradáció utáni felépülés különböző mértékben játszódott le. Továbbá arra is rámutatnak, hogy a 2006 évi vegetációs periódusban a két fafaj vitalitását a megelőző gyapjaslepke gradáció nagyon eltérően befolyásolta.

A kocsánytalan és a csertölgy levélnövekedése eltérő időjárású években

A két tölgyfaj levélnövekedését a száraz 2003 évi és csapadékos 2004 évi vegetációs időszakban részletesen vizsgáltuk. A levélnövekedés exponenciális fázisának a lezajlása, így a kifejlett levelek végleges területe és tömege, és az adott vegetációs periódusban az ezekhez kapcsolódó szerves anyag produkció nagymértékben függ a tavaszi, kora nyári csapadék, talajnedvesség és hőmérséklet viszonyoktól. Irodalmi adatok alapján az várható, hogy a korlátozott vízellátottság a levélnövekedést mérsékli, a hőmérséklet emelkedése pedig stimulálja.

A kocsánytalan tölgy levelei a teljes méretet kb. ugyanannyi idő alatt érték el az egymást követő eltérő időjárású 2003 és 2004 évi vegetációs időszakban. Az aszályos 2003 évi vegetációs időszakban a kocsánytalan tölgy fény és árnyék szintjeiben a kifejlett leveleinek területe és tömege szignifikánsan kisebb volt, mint a csapadékos 2004-ben. A két évben a kocsánytalan tölgnél a kifejlett levelek méretében megfigyelt különbségek a levélnövekedés exponenciális fázisának eltérő lezajlására vezethetők vissza (Mészáros és mtsai 2007).

A 2003 évi szárazságra a kocsánytalan tölgy levélnövekedése nagyon érzékenyen reagált, a fák mindkét lombkoronasztijében a levéltömeg gyarapodása jóval korábban megtört, mint 2004-ben. Ezt jól jelzi a 2003 május-júniusi időszakra a levéltömeg növekedési ráta (RLmGR

g g⁻¹ nap⁻¹) meredek csökkenése. Június elején a kocsánytalan tölgynél az RLMGR negatív értékei a szénmérleg átmeneti felborulását és a szénanyagcsere felépítő folyamatainak a gátlását jelezték.

A csertölgy leveleinek a növekedésében a kocsánytalan tölgyhöz képest kisebb volt a szintek és évek szerinti eltérés, ami már a levélnövekedés korai exponenciális fázisában megmutatkozott. A csertölgy lombkoronájának a fény szintjében 2003-ban és 2004-ben a végleges levélméret elérésekor a levelek területe és tömege nem különbözött szignifikánsan. Az árnyékszintben azonban a levéltömeg és terület a 2003 évi száraz vegetációs időszakban jóval kisebb volt, mint 2004-ben.

Az egységnyi levélterületre eső száraztömeget kifejező specifikus levéltömeget (SLM) a kocsánytalan tölgy esetében szárazságra érzékeny levélnövekedési paraméternek tekinthetjük, értéke a száraz 2003 évi vegetációs időszakban mindkét lombkoronaszintben, de különösen a fény szintben szignifikánsan alacsonyabb volt, mint 2004-ben. Ez azt jelzi, hogy a levéltömeg gyarapodását 2003-ban a szárazság nagyobb mértékben befolyásolta, mint a levélterület növekedését. A csertölgynél az SLM évek közötti változékonysága kis mértékű volt.

A vizsgálatok lehetőséget adtak arra, hogy a 2003 és 2004 évi levélnövekedési adatokat összevegyük a 1973, 1974 és 1975 évekre közölt eredményekkel (Koncz és mtsai 2005). A kocsánytalan tölgy esetében a 2003 és 2004 években végzett méréseink azt mutatják, hogy az erdőállomány jelenlegi állapotában a nyári időszakra kifejlett fény és árnyék levelek átlagtömege az 1973-1975 évekhez képest nagymértékben növekedett. A csertölgy esetében a 2003-2004 évi átlagértékek az 1973-1975 évekhez képest jóval kisebb mértékű változást tükröznek, de ennél a fajnál is a levéltömeg és terület növekedését figyeltük meg

Az eredmények azt jelzik, hogy az erdőállományban a fapusztulást követően fellazult konkurencia viszonyok a kocsánytalan tölgy levélnövekedési sajátosságait egyértelműen kedvezően befolyásolták, ami még aszályos években is kimutatható. Ezen kívül szerepe lehet az elmúlt 30 évben a légköri CO₂ szintben bekövetkezett emelkedés levélnövekedést stimuláló hatásának is.

Az eredmények alapján elmondható, hogy a fák adott vegetációs periódusban kifejlődő asszimiláló lombfelületét és tömegét a levélnövekedés exponenciális fázisában uralkodó hőmérséklet és csapadékviszonyok nagymértékben befolyásolják. Száraz vegetációs időszakban a magasabb hőmérséklet levélnövekedést stimuláló hatása nem volt kimutatható

A levél-gázcsere változásai fák lombkoronájában

Kedvező vízellátottsági időszakokban (2004 és 2006. július első hete) méréseket végeztünk a két faj lombkoronájának eltérő szintjeiben a fotoszintézis teljesítmény variabilitásának a feltárására.

A fényteltetésnél mért maximális nettó CO₂ asszimilációs ráta (Pn(max)) mindkét fajnál a levelek lombkoronában való elhelyezkedésétől és a fényadaptáltsági tulajdonságaitól függően jelentős eltéréseket mutat (Mészáros és mtsai 2006, 2007b). A Pn(max) a lombkorona fény szintjében *Q. petraea* esetében az árnyék levelekhez képest háromszor nagyobb értékeket mutatott. A *Q. cerris* esetében a fény szintben a Pn értéke a *Q. petraea* esetében mérthez hasonló, de a két lombkoronaszint között sokkal kisebb az eltérés mutatható ki.

Ez a csertölgynék a kocsánytalan tölgnél lazább és kevésbé terebélyes lombkoronájával magyarázható, ami miatt az alsóbb levélrétegek felé nagyobb mennyiségben engedi át a fényt. A lombkorona középső részében a Pn(max) a két fajnál nem különbözik szignifikánsan. A teljes lombkoronát tekintve a *Q. cerris* nagyobb CO₂ asszimilációs rátával rendelkezik, mint a *Q. petraea*.

A két tölgyfaj Pn(max) értékeit összevetve az erdőszukcesszió korai stádiumainak fafajaira közölt eredményekkel megállapítható, hogy CO₂ asszimilációs kapacitásuk jóval azoké alatt marad. Hasonló eredményeket kaptunk a bükk esetében is (Mészáros és mtsai 2007).

A levélgázcsere-mérések eredményei alapján feltételezhető, hogy a viszonylag alacsony CO₂ asszimilációs teljesítmény miatt mindkét fajnál a lombkorona felső rétegeiben gyakran lép fel a fotoszintetikus apparátusban fényfelesleg, ami fotoinhibíciót és fotokárosodásokat eredményez. Az alacsony Pn(max) értékek alapján felvetődik a kérdés, hogy stressz felléptekor (pl. vízhiány, magas hőmérséklet) a fotoszintetikus apparátusban erősödő fényfelesleget milyen mértékben képes a két fajok különböző fényvédelmi folyamatok során elvezetni, többek között egyes karotionoidokhoz kapcsolódó mechanizmusok révén.

Az erdőállományban a két faj közül a vízhasznosítási efficencia a csertölggy esetében nagyobb, ami száraz periódusokban előnyt jelenthet a kocsánytalan tölgygel szemben (Mészáros és mtsai 2006)

A maximális fotokémiai hatékonyság szezonális változása eltérő időjárású években

A levelek potenciális (maximális) fotokémiai hatékonyság jellemzésére használt Fv/Fm értéke mindkét fajnál különbözött a fák fény és árnyékszintjeiben és a növekedési szezonban jelentősen változott. Mindegyik évben megállapítható volt, hogy a fák fény szintjében az Fv/Fm mindig alacsonyabb, különösen a *Q. petraea* esetében, mint az árnyékszintben (Mészáros és mtsai 2006). Ez azt jelzi, hogy a fény szintben mindig jelentős mértékű a fénygátlás. A Fv/Fm értékek kora tavasszal alacsonyabbak mindkét fajnál és mindkét lombkoronaszintben. Ez arra utal, hogy a két faj leveleiben a fotoszintetikus apparátus a tavaszi időszakban abiotikus stressz-tényezőkkel szembeni érzékenységet és nagy sérülékenységet. A levélnövekedésnek ebben az időszakában mindkét fajnál a fotoszintetikus apparátusban jelentős felesleges fényt disszipáló kapacitásra van szükség, hogy fotokárosodások ne lépjenek fel.

2003 száraz időjárású tavaszán a *Q. cerris* fényleveleinél mértük a legalacsonyabb Fv/Fm értékeket (0,73-0,75). Mivel a csertölgynél a lombfakadás később kezdődik, mint a kocsánytalan tölgnél, az alacsony Fv/Fm értékek alapján arra következtethetünk, hogy 2003-ban ez a faj a levélfejlődés kezdetén a magas hőmérséklettel együtt fellépő vízhiányra érzékenyebben reagált, mint a korábban lombfakadó kocsánytalan tölgy. A 2004 évi Fv/Fm mérési eredmények viszont azt jelzik, hogy a csertölgynél a megelőző évi, hosszan tartó aszályos időszakot követő regenerálódás jobb, mint a kocsánytalan tölgnél 2004-ben. A kocsánytalan tölgy esetében az Fv/Fm értékek a 2003 éviéktől alacsonyabbak voltak, és különösen tavasszal nem érték el a csertölggyre jellemző értékeket. 2004-ben az árnyéklevelek esetében az Fv/Fm értékeinek szezonális változása kiegyenlítettebb volt, mint 2003-ban, sőt megközelítette az optimális fejlődési körülmények között élő, hajtásos növényekre becsült értéket (0.832 ±0.004).

A fotoszintetikus pigment-tartalom szezonális változása a két tölgyfaj leveleiben eltérő időjárású években

A levelek klorofill-tartalma

A levelek szárazanyagra vonatkoztatott össz-klorofill tartalma mindkét fajnál kora tavasszal alacsony volt (2-2,5 mg g⁻¹ sz.a.). A fák fény és árnyékszintjeiben ekkor a levelek klorofill-tartalma hasonló volt. A kocsánytalan tölgy esetében május, a csertölgynél június elejétől a fénylevelekben jóval alacsonyabb a klorofillok koncentrációja, mint az árnyék levelekben. A két különböző időjárású vegetációs periódusban a nyári időszakra kifejtett fény és árnyéklevelek klorofill-tartalma eltérő volt mindkét fajnál, de különösen a kocsánytalan tölgy esetében. Meglepő módon a 2003 évi szélsőséges vegetációs időszakban magasabb szárazanyagra vonatkoztatott klorofill tartalmat mértünk, mint a következő években (Mészáros és mtsai 2006, 2007). A csertölgynél azonban a levelek klorofill-tartalmában a különböző években kisebb eltérés volt kimutatható.

Az eredmények alapján elmondható, hogy, a két tölgyfajnál a levelek klorofill-tartalma olyan fiziológiai paraméternek bizonyult, amely a 2003 évi vízhiánnyal szemben kisebb érzékenységet mutatott, mint a levélnövekedési paraméterek. A 2003 évi száraz vegetációs időszakban a levelek vastagságát és sűrűségét jelző specifikus levéltömeg szignifikánsabb alacsonyabb volt, mint a csapadékos 2004 évben. 2003-ban a fák a kisebb asszimiláló levéltömeget és területet magasabb szárazanyagra vonatkoztatott klorofill tartalommal kompenzálták. Figyelembe véve a levélnövekedési vizsgálatok eredményeit, a klorofill tartalom egységnyi levélterületre vonatkoztatott értékeiben nem mutatható ki szignifikáns eltérés a két év között.

Az össz-karotinoid tartalom és a fényvédő xantofill-ciklus készlet változása

Mindkét faj leveleiben magas a klorofillra vonatkoztatott karotinoid-tartalom. A két fajnál mindkét lombkoronaszintben a levélfejlődés során a karotinoidok nagy mértékű szintézise megelőzi a klorofillok felhalmozódását. Tavasszal, amikor a levelek fotoszintézis aktivitása és klorofill tartalma még alacsony, az össz-karotinoid tartalom nagyon magas, ami a fotoprotektív folyamatok működését támasztja alá, majd nyár eleji minimum figyelhető meg.

A fénylevelekben mindkét faj esetében magasabb koncentrációban voltak jelen a karotinoidok. A 2003 évi száraz vegetációs időszakban a kocsánytalan tölgy esetében nagyobb karotinoid pigment készlet volt jellemző, mint a csapadékos vegetációs időszakban, ami alátámasztja, hogy abiotikus stressz alatt növekszik a fotoprotektív folyamatok iránti igény (Mészáros és mtsai 2006). A csertölgy esetében az évek között kisebb eltérés volt tapasztalható a levelek karotinoid-tartalmában. A karotinoidok fontos szerepet játszanak a fényvédő folyamatokban, antioxidánsként és a felesleges gerjesztési energia kioltásában résztvevő komponensek. Védő- és segéd-pigmentekként össz-mennyiségükön túl a minőségi megjelenési formájuk és az arányaik is nagy jelentőséggel bírnak.

Mindkét tölgyfaj leveleiben a gerjesztési energia hő formájában történő kioltásában szerepet játszó violaxantin-ciklus (VAZ) pigmentjeinek (violaxantin:V, anteraxantin:A, zeaxantin:Z) összes mennyisége magas. A három pigment közül a déli időszakra a violaxantinból reverzibilisen képződő zeaxantin vesz részt a fényfelesleg elvezetésében. A

VAZ-ciklus déli de-epoxidációs aktivitása a fényszintben mindig szignifikánsan nagyobb volt, mint az árnyékszintben.

A violaxantin-cikluson kívül a kocsánytalan tölgy leveleiben kimutattuk, hogy fényvédelemben egy másik xantofill ciklus is működik, amely a lutein-5,6 epoxid –lutein fény hatására bekövetkező reverzibilis átalakulást foglalja magában. A fénylevelekben a teljes lutein-tartalom max. 10-15 %-a képződik e folyamat során a nappali időszakban, és ez hozzájárulhat a fotoszintetikus apparátus fotoinhibíció alatti védelméhez (Mészáros 2003, Mészáros és mtsai 2005).

A vegetációs időszakban a fajok fény- és árnyékleveleiben az össz-karotinoid tartalom fényviszonyokkal való változása a VAZ-pool méretével szoros korrelációt mutatott. A karotinoidok és a VAZ-pool klorofillra vonatkoztatott mennyisége a kocsánytalan- és csertölgy esetében is a fénylevelekben magasabb volt, mint az árnyéklevelekben.

A fajok vízforgalmi jellemzőinek vizsgálata

2004 júliusában összehasonlító vízforgalmi és fotoszintézis méréseket végeztünk kocsánytalan tölgy és csertölgy mintafákon.

Mindkét faj mintái esetében a fatörzs azonos kitettségű (DNy-i) oldalán mért nedváramlás intenzitása szoros összefüggést mutatott a levegő vízgőz-telítettség hiányának (VPD) napi változásaival (Mészáros és mtsai 2007). A kocsánytalan tölgy esetében a VPD és a nedváramlás között a kapcsolat lényegesen szorosabb volt a vizsgálati időszakban, mint a csertölgy esetében. Hasonló eltérést mutatott a két faj a sztómakonduktancia és a VPD közötti összefüggés alapján is.

A *Quercus cerris* esetében ugyanazon mérési időszakban a levelekre mindig nagyobb víztelítettség hiány, és alacsonyabb levélvízpotenciál volt jellemző, mint a *Quercus petraea* esetében. Mindkét fajnál megállapítottuk, hogy a nedváramlás növekedése szorosan együtt változott a levelek víztelítettség hiányának az erősödésével, és a maximumát a késő délelőtti időszakra érte el. Az eredmények arra utalnak, hogy a két tölgyfaj közül a csertölgy a leveleiben kialakuló nagyobb víztelítettség hiányt és az alacsonyabb vízpotenciált jól tolerálja, mindkettő meghatározó jelentőségű a vízfelvétel szempontjából.

2.2. A rejteki kutatási területen végzett munka eredményei

Növényzetszerkezeti változások a bükkös tarvágást követően az erdőszegélyben és az irtott területen

A rejteki kutatási területen bükkös tarvágást követően megváltozott ökológiai feltételek között bekövetkező változások nyomán követésére a tarvágás óta folyamatos felvételezések történnek az erdőállomány belsejében, az erdőszegélyben és az irtott területen egyaránt (Gáspár és mtsai 2003). A felvételezéseket a jelen projekt időszakban is elvégeztük az erdőállomány szélére merőleges transzszektekben.

A korábbi eredményeinkkel összehangban az erdőállomány belső aljnövényzetének fajszáma viszonylag alacsony (>25) és az elmúlt 20 év alatt alig változott. A szegélyben és az irtott területen a fajszám a tarvágást követő néhány évben viszonylag magas volt, de aztán

fokozatos csökkenést tapasztaltunk. Ezt a tendenciát a jelen projekt időszakban elvégzett felvételezések eredményei is megerősítették.

20-25 évvel a bükkös erdő tarvágását követően az erdő szegélyében és irtott területen a növényzet össz-denzitása a korábbi szukcessziós stádiumokhoz képest 20-25 %-ra csökkent és az erdő gyepszintjére jellemző alacsony értékeket mutat. Ennek az az oka, hogy mindkét élőhelyen a fás szárú újulat (*Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*) előretörése következett be, ami az irtáson gyorsabban és nagyobb mértékben ment végbe, mint a szegélyben. Ennek hatására a korábban tömegesen jelentkező gyomfajok fokozatosan visszaszorultak illetve eltűntek.

A fás szárúak csemetéinek a magassága az irtott területen a legnagyobb. Az irtáson és a szegélyben a *Fraxinus excelsior* egyedeinek növekedése a korábbi évekhez képes lemaradt a *Fagus sylvatica* és a *Carpinus betulus* egyedeinek növekedéséhez képest, és ez az utóbbi fajoknál a megerősödött kompetíciós képességet jelzi. Ezeknél a fajoknál az irtott terület egyes mélyebb talajrétegű részein a magasság a 3 métert is elérheti, és 1,5-2-szer nagyobb, mint a *Fraxinus excelsior* csemetéké.

A három domináns fás szárú faj újulatánál (*Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*) a magasság, a levélnövekedési paraméterek és a fotoszintetikus apparátus felépítésének valamint működésének jellemzői szoros összefüggést mutatnak a termőhelyi fényviszonyokkal, nagyfokú ökofiziológiai plasztikusságot jeleznek, ami révén a három faj az erdőregeneráció jelenlegi szakaszában főszereplővé válhatott.

A fás szárú újulat ökofiziológiai sajátosságai kontrasztos fényklímájú termőhelyeken

Az erdő szegélyében és irtott területen a szukcesszió korábbi stádiumaiban a fás szárú fajok lassú regenerációjának egyik oka valószínűleg az, hogy a CO₂ fixációs rátájuk a korai szukcesszionális fajokétól sokkal alacsonyabb (Mészáros 2006) Mészáros és mtsai 2007). Emiatt a három faj magas fényintenzitású élőhelyeken felújuló egyedeinek a fotoszintetikus apparátusban jelentős felesleges fényt disszipáló kapacitással kell rendelkezniük, hogy fotokárosodások ne lépjenek fel (Mészáros 2003).

Ezt erősítette meg, hogy a potenciális fotokémiai hatékonyságot jelző Fv/Fm értékek az irtáson és az erdőszegélyben mindig alacsonyabbak voltak a vizsgálati időszakban, mint az erdőben. A déli órákra az Fv/Fm értékek szignifikáns csökkenését figyeltük meg a fátlan termőhelyeken, ami kiegyenlítettebb időjárású időszakokban csaknem teljesen reverzibilis volt és az esti órákra az Fv/Fm regenerációja következett be. Az irtott területen a fotokémiai hatékonyság déli csökkenéséhez a fotoszintetikusan aktív radiáció mellett hozzájárul az UV-B sugárzás is. Ezt bizonyítják az UV-B sugárzásnak poliészter fóliákkal történő kiszűrésével kapcsolatos vizsgálataink (Láposi és mtsai 2002, 2006, 2007).

A három termőhely kontrasztos fényklímájához a három faj fotoszintetikus apparátusának strukturája és összetétele plasztikusan alkalmazkodott, a pigment koncentrációk és pigmentarányok eltérései a tilakoid-szerveződés és a klorofill-tartalmú tilakoidkomponensek változásait jelzik (Mészáros és mtsai 2007).

Kimutattuk, hogy az erdőállományban a zárt lombkorona alatt a három faj közül a *Fagus sylvatica* csemeték leveleiben a legnagyobb a szárazanyagra vonatkoztatott klorofill tartalom. Ehhez a fajhoz képest a *Fraxinus excelsior* esetében 5%-kal a *Carpinus betulus*-nál pedig 40%-kal alacsonyabb klorofill koncentrációt mértünk.

Az irtott területen és az erdőszegélyben mindhárom faj esetében a levelek klorofill koncentrációjának nagymértékű csökkenése és a klorofill a/b arány növekedése volt tapasztalható. Az erdőállományhoz képest az irtáson a szárazanyagra vonatkoztatott klorofill koncentrációja 55-75%-kal volt alacsonyabb. A legnagyobb eltérés a *Fraxinus excelsior* egyedeinél volt tapasztalható. A klorofill a/b arány a három élőhelyen a legnagyobb mértékben a *Fagus sylvatica* esetében tért el. A három termőhelyen a klorofill-tartalom a legszélesebb intervallumban a *Fraxinus excelsior* esetében, a klorofill a/b arány pedig a *Fagus sylvatica*-nál változott. A fajok közül a *Carpinus betulus* esetében figyeltük meg a legkisebb mértékű fényintenzitással összefüggő klorofill-tartalom és klorofill a/b arány változást.

A három termőhelyen a fajok leveleiben az össz-karotinoid tartalom fényviszonyokkal való változása a xantofill ciklus (VAZ) pool méretével szoros korrelációt mutatott (Mészáros 2003, 2006, Mészáros és mtsai 2007). A karotinoidok és a VAZ-pool klorofillra vonatkoztatott mennyisége az irtáson volt a legnagyobb és az irtott terület, erdőszegély, erdőállomány belső sorrendben fokozatosan csökkent.

A három faj közül a *Fagus sylvatica* és a *Fraxinus excelsior* leveleiben a VAZ-pool mérete mindegyik termőhelyen nagyobb volt, mint a *Carpinus betulus* esetében. A klorofillra vonatkoztatott VAZ-pool mennyisége az erdőben és az irtáson a *Fagus sylvatica* leveleiben 20%-kal, a *Fraxinus excelsior* leveleiben pedig 40%-kal volt magasabb a *Carpinus betulus* leveleiben mért mennyiségnél (Mészáros 2003). A szegélyben azonban ez az érték az előbbi két faj egyedeinek esetében 50%-kal felülmúlta a *Carpinus betulus*-nál mért értékeket. A vizsgálatok kimutatták, hogy a xantofill-ciklus pool-ban a pigmentek részaránya az erdő belsejében csak nagyon kicsi napi fluktuációt mutat, és az uralkodó komponens a violaxantin. Az erdőszegélyben és az irtáson viszont nagymértékű napi változás volt jellemző, és a déli időszakban a violaxantin 70-80%-a anteraxantinná és zeaxantinná alakult. Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a három faj közül a *Fraxinus excelsior* és a *Fagus sylvatica* esetében különösen kitüntetett szerepet kapnak a karotinoidok és a xantofill ciklus a tartósan magas fényintenzitás káros hatásának kivédésében, és a fényviszonyokhoz való rövid- és hosszútávú alkalmazkodásuknak fontos résztvevői.

A magas fényintenzitású termőhelyeken az LHCII relatív aránya csökkent mindhárom faj leveleiben. Az LHCII/PSII aránya az erdőállomány fényklimájában 5 körül volt, míg az erdőszegélyben és az irtott területen 3 körüli értékre csökkent. Csökkent a PSI/PSII aránya (2-2.5) is az utóbbi termőhelyeken, az erdőállományhoz képest (3-3.5), amelyet a PSII mennyiségének a növekedése eredményezett (Mészáros és mtsai 2007). A PSI mennyisége közel azonos volt a három termőhelyen. Az eltérő fényklíma alatti tilakoid összetétel változásokat az izolált kloroplastiszok 77K fluoreszcencia-spektumai is egyértelműen megerősítik.

A három faj viselkedése az irtott területen a levélvízviszonyok (sztómakonduktancia, víztelítettség hiány, prolin akkumuláció, sztómadenzitás) alapján eltérést mutat, közülük leginkább „vízpazarló”-nak *Fraxinus excelsior* bizonyult (Gáspár és mtsai 2003).

A bükkös és cseres tölgyes vizsgált fásszárú fajainál a fényakklimáció a fotoszintetikus apparátus felesleges fényt disszipáló kapacitásával szoros összefüggést mutat, ami a xantofillok fényindukálta reverzibilis de-epoxidációjával (xantofill-ciklus) összekapcsolódó fotoprotektív folyamat révén valósul meg (Mészáros 2003). Mindegyik fajnál jellemző a violaxantin-anteraxantin-zeaxantin átalakulás a fényintenzitás napi

fluktuációjával, de a kocsánytalan tölgy és a csertölgy esetében ezen kívül egy új xantofill-ciklus, a lutein-epoxid ciklus működését is feltártuk (Mészáros és mtsai 2005).

Kapcsolódó publikációk:

Láposi, R., Veres, Sz., Mile, O, Mészáros, I. 2002: Photosynthesis-ecophysiological properties of beech (*Fagus sylvatica* L.) under the exclusion of ambient UV-B radiation. Acta Biol. Szegediensis,

Mészáros, I. Veres, Sz., Láposi, R., Sárvári, É., Lakatos, G., Mile, O., Gáspár, A. 2002: Physiological plasticity of beech (*Fagus sylvatica* L.) under contrasting light conditions. Acta Biol. Szegediensis, 46:235-236.

Mészáros, I. 2003: A fotoszintézis teljesítmény és a fotoprotektív folyamatok változásai termőhelyi feltételek között. In: Jávora, A. (szerk.) 2003: Növényi élet és a stressz. DE ATC, Debrecen. (ISBN 963 472 782 4). 75-82.

Koncz, P., Gáspár, A., Oláh, V., Elek, L., Lakatos, G., Mészáros, I. 2005: Variability of leaf growth characteristics in the canopy of sessile oak and Austrian oak. Acta Biol. Szegediensis, 49: 149-150.

Láposi, R., Veres, S, Lakatos, G., Oláh, V., Mészáros, I. 2007: Responses of leaf traits of beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings to supplemental UV-B radiation and UV-B exclusion. Agricultural and Forest Meteorology (közlésre benyújtva)

Láposi, R., Veres, Sz., Mészáros, I. 2007: A bükk (*Fagus sylvatica* L.) UV-B sugárzás érzékenységének ökofiziológiai vizsgálata. Erdő és Klíma VI. NyME, Sopron (megjelenés alatt)

Mészáros, I., Koncz, P., Veres, Sz., Oláh, V., Kanalas, P. Szöllősi, E. 2007: A kocsánytalan tölgy és a csertölgy ökofiziológiai sajátosságai kontrasztos időjárású években. Erdő és Klíma VI. , NyME, Sopron (megjelenés alatt)

Mészáros, I, Veres, Sz., Láposi, R., Sárvári, É., Gáspár, A., Tóth, R.V., Lakatos, Gy, Mile, O. 2007: Relationship between the leaf photosynthesis and the xanthophyll cycle activity of beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.) regenerating under contrasting light conditions Tree Physiology (közlésre benyújtva)

Veres, Sz., Oláh, V., Lévai, L., Mátyás, Cs., Mészáros, I. 2007: Bükk-származások ökofiziológiai sajátosságainak vizsgálata . Erdő és Klíma VI. NyME, Sopron (megjelenés alatt)

Közlésre előkészített kéziratok:

Mészáros, I., Borovics, A., Kanalas, P., Mátyás, Cs. 2007a: Phenological, leaf morphological traits and isoenzyme pattern in a sessile oak population (közlésre előkészítve)

Mészáros, I., Veres, S., Koncz, P., Oláh, V., Sárvári, É., Lévai, L., Szöllősi, E., Lakatos, G. 2007 Photochemical efficiency and pigment composition in sun and shade canopy layers of co-existing *Quercus petraea* L. and *Quercus cerris* L. trees (közlésre előkészítve)

Mészáros, I., Szöllősi, E., Sárvári, É., Veres, Sz., Lakatos, G. 2007: Relationship between the vertical distribution of light, chlorophyll fluorescence and photosynthetic pigments in a sessile oak-Austrian oak forest (közlésre előkészítve)

Mészáros, I., Mile, O., Veres, Sz., Lakatos, G. 2007: Seasonal changes in soluble sugars, prolin content and water relations in canopy of sessile oak trees (közlésre előkészítve)

Veres, Sz., Mészáros, I. 2007: Variability in chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic pigment content of beech provances (közlésre előkészítve)

Konferencia kiadványok

Mészáros, I., Veres, Sz., Láposi, R., Sárvári, É., Lakatos, Gy., Mile, O., Gáspár, A. 2002: A bükk (*Fagus sylvatica* L.) fiziológiai plaszticitása kontrasztos fényklímájú termőhelyeken. VII. Magyar Növényélettani Kongresszus, 2002. június 24-27., Szeged.

Mészáros, I., Veres, Sz., Láposi, R., Lakatos, Gy., Mile, O., Gáspár, A. 2002: Photosynthesis responses of beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.) to light conditions after deforestation. 13th FESPP Congress, 2-6 September 2002, Hersonissos, Heraklion, Crete, Greece, Book of abstracts p. 459.

Gáspár, A., Veres, Sz., Láposi, R., Mészáros, I. 2003: Szubmontán bükkös fás szárú újulatának növekedési és vízforgalmi jellemzői kontrasztos termőhelyeken. VI. Magyar Ökológus Kongresszus, Gödöllő, 2003. Augusztus 27-29., Gödöllő, p. 101

Láposi R., Veres, Sz., Gáspár, A., Mile, O., Bai, E., Mészáros, I. 2003: A jelenlegi UV-B sugárzás kiszűrésének hatásai a bükk (*Fagus sylvatica* L.) és a magas kőris (*Fraxinus excelsior* L.) csemeték fotoszintézis aktivitására és pigmentösszetételére. V. Magyarországi Fotoszintézis Konferencia Noszvaj, 2003,

Mészáros, I., Láposi, R., Veres, Sz., Sárvári, E., Bai, E., Gáspár, A., Oláh, V., Lakatos, G. 2005: Effects of supplemental UV-B radiation on photochemical activity, photosynthetic pigments and UV-B absorbing compounds in two oak species. International Botanical Congress, Vienna, 17-23 July 2005

Mészáros, I., Láposi, R., Veres, Sz., Sárvári, É., Gáspár, A., Bai, E., Oláh, V., Lakatos, G. 2005: Effects of supplemental UV-B Radiation on photosynthesis performance and UV-B absorbing compounds in leaves of two oak species. Acta Biol. Szegediensis, 49: 165-166.

Láposi, R., Veres, Sz., Mészáros, I. 2006: A bükk (*Fagus sylvatica* L.) UV-B sugárzás érzékenységének ökofiziológiai vizsgálata. V. Erdő és Klíma Konferencia, Mátrafüred, 2006. október 25-27.

Mészáros, I. 2006: Az indikátor fafajok adaptációjának és toleranciájának jellemzése. V. Erdő és Klíma Konferencia, Mátrafüred, 2006. október 25-27.

Veres, Sz., Láposi, R., Oláh, V., Lévai, L., Koncz, P., Szöllősi, E., Mészáros, I. 2006: Eltérő bükk származások összehasonlító ökofiziológiai vizsgálata. V. Erdő és Klíma Konferencia, Mátrafüred, 2006. október 25-27.

Koncz, P. 2006: Gyapjaslepke (*Lymantria dispar*) gradáció hatása cseres-tölgyes erdő lombkorona-szintjében a síkfőkúti ILTER területen. 7. Magyar Ökológus Kongresszus, 2006. szeptember 4-6., Budapest. Előadások és poszterek összefoglalói.

Láposi, R., Veres, Sz., Gáspár, A., Mészáros, I. 2006: Az UV-B sugárzás hatása a *Carpinus betulus* L. csemeték pigmentösszetételére és fotoszintézis-aktivitására 7. Magyar Ökológus Kongresszus, 2006. szeptember 4-6., Budapest. Előadások és poszterek összefoglalói. p.130.

Mészáros I. 2006: Fotoszintézis teljesítmény, fényhasznosulás és fényvédelmi folyamatok termőhelyi feltételek között. 7. Magyar Ökológus Kongresszus, 2006. szeptember 4-6., Budapest. Előadások és poszterek összefoglalói. p.143.

Mészáros, I., Láposi, R., Veres, Sz., Oláh V., Koncz, P., Lakatos, Gy.2006: UV-B sugárzás hatása a kocsánytalan tölgy és a kocsányos tölgy leveleinek fotoszintetikus aktivitására és flavonoid tartalmára. V. Erdő és Klíma Konferencia, Mátrafüred, 2006. október 25-27.

Mészáros, I., Láposi, R., Veres, Sz., Sárvári, É., Oláh, V., Lakatos, G. 2006: Physiological responses of sessile oak and pedunculate oak to supplemental UV-B radiation. 3rd EPSO Conference: Plant Dynamics: from molecules to ecosystems. 28 May –1 June 2006, Visegrád, Hungary. P116.

Mészáros, I., Veres, S., Koncz, P., Oláh, V., Sárvári, É., Lévai, L., Szöllősi, E., Lakatos, G. 2006 Leaf growth, photochemical efficiency and pigment composition in sun and shade canopy layers of co-existing *Quercus petraea* L. and *Quercus cerris* L. trees during contrasting growing seasons. XV. FESPB Congress, Lyon, 17-21 July 2006. Book of Abstracts, p.140. (poszter)

PhD értekezés

Láposi Réka 2006: Az UV-B sugárzás hatása a *Fagus sylvatica* L. és a *Fraxinus excelsior* L. pigmentösszetételére és fotoszintézis-aktivitására. PhD értekezés, Debreceni Egyetem, Debrecen.

Diákköri dolgozatok:

Elek László 2005: A kocsánytalan tölgy és a csertölgy nedvzárlásának és vízforgalmának jellemzői a síkfőkúti kutatási területen. XXVII. OTDK Biológia Szekció, Pécs

Koncz Péter 2005: Levélnövekedési paraméterek változatossága cseres-tölgyes erdő lombkorona-szintjében a Síkfőkúti ILTER területen. XXVII. OTDK Biológia Szekció, Pécs

Koncz Péter: 2007: Gyapjaslepke (*Lymantria dispar*) gradáció hatása cseres-tölgyes erdő lombkorona-szintjében a síkfőkúti ILTER területen. XXVIII. OTDK Biológia Szekció, Debrecen

Szöllősi Erzsébet.2007: A fotoszintetikus aktivitás és a fényvédő folyamatok összefüggései cseres-tölgyes erdő lombkoronaszintjében. XXVIII. OTDK Biológia Szekció, Debrecen