

A bükk és a bükkösök Magyarországon

Az MTA Erdészeti Tudományos Bizottságának
tanulmánykötete IV.



2024

Az MTA Erdészeti Tudományos Bizottságának
tanulmánykötete IV.

A bükk és a bükkösök Magyarországon

Majer Antal (1920–1995) egyetemi tanár,
a bükkösök jeles kutatója emlékének

Az MTA Erdészeti Tudományos Bizottságának
tanulmánykötete IV.

A bükk és a bükkösök Magyarországon

Szerkesztette:

BARTHA DÉNES, CSÓKA GYÖRGY és MÁTYÁS CSABA



SOPRONI EGYETEM KIADÓ
Sopron, 2024

A kiadvány a Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományok Osztálya
Erdészeti Tudományos Bizottságának kezdeményezésére jött létre.



Jelen publikáció a „TKP2021-NKTA-43 azonosítószámú ErdőLab” projekt keretében az Innovációs és Technológiai Minisztérium (jogutód: Kulturális és Innovációs Minisztérium) Nemzeti Kutatási Fejlesztési és Innovációs Alapból nyújtott támogatásával, a TKP2021-NKTA pályázati program finanszírozásában valósult meg.

Kiadó:
Soproni Egyetem Kiadó

Felelős kiadó:
Prof. Dr. Fábíán Attila, a Soproni Egyetem rektora



Creative Commons license: CC BY-NC-SA 4.0 DEED



Nevezd meg! - Ne add el! - Így add tovább! 4.0 Nemzetközi
Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International

Borítókép: Frank Tamás
Borítóterv: Gáspár Csaba

ISBN 978-963-334-527-6 (nyomtatott)
ISBN 978-963-334-528-3 (pdf)

A kötet DOI száma: <https://doi.org/10.35511/978-963-334-528-3>

Nyomdai kivitelezés:



INFORM
Kiadó & Nyomda
1149 Budapest, Angol u. 34.
www.informstudio.hu

Budapest, 2024/29

TARTALOM

Előszó	7
A bükkösök és az ErdőLab-projekt	8
1. A bükk bemutatása	9
1.1. A bükk (<i>Fagus</i>) nemzetség és fajai rövid ismertetése	11
1.2. A közönséges bükk (<i>Fagus sylvatica</i>) taxonómiája és biológiája	25
1.3. A bükk és a bükkösök ökológiai sajátosságai	59
1.4. A bükk genetikai változatossága, szaporodásbiológiája	104
1.5. A bükk kémiai sajátosságai	124
2. A bükk a Kárpát-medencében	141
2.1. A bükk posztglaciális elterjedéstörténete	142
2.2. A bükk és a bükkösök aktuális elterjedési területe	147
2.3. A bükk hazai előfordulása, erdészeti statisztikai adatai	151
2.4. Különleges bükk előfordulások Magyarországon	161
3. A bükkös ökoszisztéma és növényközösségei	165
3.1. A bükkösök termőhelyi viszonyai	166
3.2. Bükkös erdőtársulások, bükkös élőhelytípusok	180
4. A bükk és a bükkösök gombái, gombaközösségei	213
4.1. A bükkösök nagygombáinak funkcionális csoportjai	214
4.2. A bükkösök nagygombái mint indikátorok	223
4.3. A klímaváltozás hatása a bükkösökre és a fungájukra	230
5. A bükkösök állatvilága	231
5.1. A bükkösök gerinces állatai	232
5.2. A bükk és a bükkösök ízeltlábú faunája	247
5.3. A bükkösök csigái	266
6. A bükk helye a hazai erdőgazdálkodásban – régen és most	269
6.1. A bükk növekedési tulajdonságai, a bükkösök fatermése	270
6.2. A gazdálkodás hatása a bükkösökre	283
6.3. A bükkösök erdőművelési módszerei	291
6.4. Erdőhasználati módszerek és lehetőségek bükkösökben	312
6.5. A bükkgazdálkodás gyakorlati vonatkozásai	320
6.6. A bükkösök ökonómiai értékelése	333
6.7. A bükk faanyaga és annak felhasználása	340

7. A bükkösök erdővédelmi kérdései	367
7.1. Abiotikus kalamitások/bolygatások	368
7.2. Biotikus tényezők	375
7.3. Közvetlen antropogén károk bükkösökben	397
8. A bükkösök természetvédelmi és közjóléti szerepe, ökológiai szolgáltatásai	399
8.1. A hazai bükkösök természetességi állapota	340
8.2. Bükkös erdőrezervátumok Magyarországon	412
8.3. A hazai bükkösök természetessége és a természetvédelmi oltalom összefüggései	424
8.4. Az erdei biodiverzitás-megőrzés gyakorlati lehetőségei kezelt bükkösökben	434
8.5. A hazai bükkösök közjóléti, társadalmi és ökológiai szolgáltatási szerepe	451
8.6. Kultúrtörténeti vonatkozások	458
9. Bükkösök a változó klímában	477
9.1. Klimatikus változások kihívásai és a bükk	478
9.2. A bükk fenotípusos és genetikai alkalmazkodása a környezeti feltételekhez	480
9.3. A bükk klímaterének és vitalitásának előrevetítése a 21. századra	487
10. Zárszó	499
10.1. Mit tudhatunk?	500
10.2. Mit tehetünk?	501
10.3. Mit remélhetünk?	502
A kötet szerzői és lektorai	505

1.2. A közönséges bükk (*Fagus sylvatica*) taxonómiája és biológiája

A bükk nomenklatúrája és taxonómiája

Bartha Dénes

Tudományos és magyar elnevezései

A közönséges (európai) bükköt Carl von Linné (1707–1778) svéd botanikus vezette be a tudományba, az 1753-ban megjelent »Species Plantarum« c. műve 2. kötetének 998. oldalán adta meg nevét (*Fagus sylvatica* L.) és diagnózisát. Utóbbi meglehetősen rövid, de az általa ismert egyetlen tényleges *Fagus* faj miatt lényegre törő: „foliis ovatis obsolete serratis”, azaz „levelei tojásdadok, gyengén fűrészesek”. E tömör diagnózishoz még az elterjedési területet is feltüntette: „Habitat in Europa”. (Érdekesség, hogy Linné az általa felállított *Fagus* nemzetségbe e fő művében csak három fajt sorolt, a közönséges bükkön kívül a még nemzetség szinten le nem választott közönséges és amerikai szelídgesztenyét, *Fagus castanea* és *F. pumila* néven.) A tudományos fajnév újlatin eredetű (*sylvaticus*, *-a*, *-us*), s erdeit jelent, amely nyilvánvalóan utal az élőhelyére.

A kevés bükk fajnak, a közönséges bükk markánsan elkülönülő elterjedési területének és a kismértékű fajon belüli változatosságának köszönhetően kevés szinonim neve van. Joseph Gaertner (1732–1791) német botanikus az 1788-ban megjelent, a növények terméseit és magjait tárgyaló tanulmánya (*De Fructibus et Seminibus Plantarum*) 1. kötetének 182. oldalán *Fagus sylvestris* Gaertn., azaz ismételtelen erdei bükk néven szerepelteti, s a terméséről, magjáról nagyon részletes latin nyelvű leírást közölt. Giovanni Antonio Scopoli (1723–1788) dél-tiroli, Selmechányán egy évtizeden át oktató természettudós 1771-ben megjelent »Flora carniolica«, azaz a krajnai terület flóráját bemutató műve 2. kiadása 2. kötetének 242. oldalán *Castanea fagus* Scop. néven tárgyalja, s „Folia ovata. Feminei flores trigyni.”, azaz „levelei tojásdadok; nőivarú virágai hárombibésék” leírással látta el. A megjegyzésben még kitért arra, hogy 12 porzója van, s „Cotyledones reniformes, subtus albae”, azaz „sziklevelei vesealakúak, fonákukon fehérek”. Ez a névadás azonban nem felel meg a Nemzetközi Botanikai Kódexnek (mivel nomen superfluum), ezért használata érvénytelen.

Az ókori természettudósok közül Theophrasztosz még *oxya* néven ismertette a bükköt, s a termését háromélűnek írta. A rómaiak viszont már *fagus* néven illették e fafajt, Pliniusnál és Vergiliusnál is ez a növény neve, s *glans faginea* pedig a bükkmakk. A *fagus* név szótöve az etimológusok szerint a görög *phag* szóból származik, ami ehetőt, s az ebből levezetett *phagos* bőséges étkezést jelent, a *phegos* pedig a makktermő fák neve volt (Genaust 1996).

A magyar bükk szó nyelvészeink szerint talán ótörök eredetű, és kapcsolatba hozható a csagatáj *bükk* (tölgy) és a tatár *bik* (bükk) szavakkal. Egy 1193-ban kelt oklevélben szerepel nálunk először a növény *big-fa* néven, a későbbi oklevelekben a *byc*, *byk* jelölés is felbukkan. Melius Juhász Péter 1578-ban megjelent »Herbarium az fáknak, füveknek nevekről, természetekről és hasznairól«, Verancsics Faustus 1595-ben napvilágot látott »Dictionarium« és Beythe András szintén 1595-ben kiadott »Fives könyv« művében *bik-fa* megjelölést találunk, az 1655-ben közreadott Apáczai Csere János-féle »Magyar encyclopaedia« már a *bükk* nevet használja (Rácz 2010). A bükk szláv neveit a nyelvészek a német *Buche* szóból eredeztetik (pl. bolgár, orosz *byk*, szerbhorvát, cseh, szlovák, lengyel *buk*), viszont nálunk »A Magyar nyelv történeti-etimológiai szótára« elveti akár a német, akár a szláv nevekből történő származtatást. (Ez csak azért is furcsa, mert a néhány évszázaddal hamarabb megtelepedett szlávoktól is átvehették a magyarok a fafaj nevét, a szlávok pedig korábban egy germán csoporttól, utóbbiak azok, akik a bükk elterjedési területén belül éltek már évezredek óta.) Elődeink sem az urali őshazában, sem az erdőssztyepen vándorolva nem találkoztak bükkal.

Infraspecifikus változatossága

A közönséges bükk infraspecifikus változatossága esetében részben Paul Friedrich August Ascherson és Karl Paul Graebner német, részben Karel Domin cseh botanikus munkái (Ascherson & Graebner 1911; Domin 1932) jelentik az alapot. Alfaji differenciálódás a szűkebben értelmezett *Fagus sylvatica* tekintetében nem figyelhető meg, a tágabban értelmezett európai bükk alatti elkülönítés (subsp. *sylvatica*, subsp. *orientalis* (Lipsky) Greuter et Burdet, subsp. *moesiaca* (K. Malý) Szafer) ma már meghaladott (lásd az »1.1. A bükk nemzetség és fajai rövid ismertetése« c. fejezetet). A jelenlegi taxonómiai felfogás szerint a közönséges bükk faj alatti egységeit alak (forma) rangon kell értékelni, mivel ezen eltérések sem önálló elterjedési területtel nem rendelkeznek, sem önálló populációkat nem alkotnak, hanem a populációkban keverten fordultak elő. Denk (1999) kutatásai alapján a levéljellemezők változása esetében egy észak-déli és egy nyugat-keleti klint lehet megfigyelni, amit változatos alakiságú, úgynevezett morfortípusokkal támasztott alá, de ezek a rendszertani kategóriákkal nehezen összeegyeztethetők.

Hazánkban Kárpáti Zoltán (1909–1972) dendrológus foglalkozott behatóan a közönséges bükk infraspecifikus változatosságával (Kárpáti 1937, 1939, 1940, 1942, 1944, 1950, 1951). Az alapváltozaton belül 1 alapformát, 14 levélbeli formát, 3 termésbeli formát, 1 termetbeli formát, 2 kéreg eltérésbeli formát jelzett hazánkból a természetes állományokból. Ezen kívül 27 fajtát is felsorolt, melyek egy jó része azonban nem került forgalomba nálunk. Az alapváltozaton túl további 5 változatot is jellemzett, köztük van a „*F. moesiaca*” is, amit a későbbiekben már tranzitusznak tekintett. A levelek változatossága alapján a *Fagus sylvatica* alapváltozatán belül 5 alakot ő írt le Magyarország területéről (részben Boros Ádámmal): *f. crenata* Kárp., *f. borosii* Kárp., *f. borbasii* Kárp., *f. tornensis* Boros et Kárp., *f. javorkae* Kárp., míg a „*F. moesiaca*” taxonon belül az általa leírt alakok a következők: *f. kummerlei* Kárp., *f. pilisiense* Kárp., *f. andreanszkyana* Kárp. Mivel a levelek tekintetében a közönséges bükk nagyfokú fenotípusos plaszticitást mutat, s a herbáriumi példányoknál sok esetben nem dönthető el, hogy milyen korú és mely termőhelyen nőtt faegyedeokről, a korona mely részéből gyűjtötték a hajtást, ezért a levélváltozatosság alapján elkülönített infraspecifikus egységeknek mind a taxonómiai, mind a gyakorlati jelentősége csekély.

Valójában egy olyan faj alatti taxon van, amely kéregbeli eltérése alapján figyelmet érdemel, s ez a morfológiai fejezetben részletesebben bemutatott kőbükk (*F. sylvatica* var. *quercooides* Pers.), amit ma az elkülönülő populációi hiányában csak alak (forma) rangon lehetne kezelni, de az átértékelése eddig még nem történt meg.

A spontán mutáció révén keletkezett különleges alakok szelekciójával számos fajtát állítottak eddig elő, az utóbbi évtizedekben ezek keresztezésével kettő vagy több különleges tulajdonságot hordozó fajtákat is árusítanak már a faiskolák. Eddig mintegy 150 fajtát ismertek el, melyek első rendszerezett áttekintését Gerd Krüssmann (1910–1980) német dendrológus adta (Krüssmann 1939), s amelyre alapozva hazánkban elsőnek Kárpáti Zoltántól kaphattunk részletes bemutatást (Kárpáti 1940).

A Magyarországon gyakrabban árusított *Fagus sylvatica* fajtákat a következőképpen lehet mesterségesen csoportosítani (az A és B csoportokban felsorolt fajták spontán mutáció, majd szelekció eredményei, egyetlen sajátos tulajdonsággal bírnak, s növekedésükben többnyire nem maradnak el az alapfajtól):

A. Különleges habitusú fajták

'Pendula' (szomorú bükk) – Vázagai fölfelé, majd oldalirányban közel vízszintesen nőnek, gally- és hajtásrendszere csüngő, koronája széles. 1836 előtt Angliában szelektált, a vérbükk mellett a legszélesebb körben elterjedt és alkalmazott fajta.

'Fastigiata' (syn.: 'Dawyck') (oszlopos bükk) – Oszlopos növésű, keskeny koronájú fajta, minden ága fölfelé törő, levelei az alapfajénál szélesebbek. 1800 körül a skóciai Dawyckban szelektálták.

'Tortuosa' (kígyóbükk) – Rövid törzse és ágrendszere csavart, gallyait csüngeti, koronája gomba alakú (Szerednyeji 1905). Gyökerei is csavartak, a talajfelszín közelében futók sarjakat hozhatnak, illetve a földre érő ágak is meggyökeresedhetnek (Lange 1974). Kisebb állományait (!) már több mint

két évszázada ismerik Franciaországból, Dániából, Svédországból és különösen Németországból (pl. Süntel-hegység), amelyek egy jó részét az előnytelen törzsfajta miatt már korábban kivágták. Ezen állományok létrejöttét még ma is homály fedi (Dönig 2012).

B. Különleges levelű fajták

1. Különleges levélalak

'Aspleniifolia' – Leveli többnyire szabálytalanul, de mélyen tagoltak, viszont bizonyos leveli keskenyek, alig vagy nem tagoltak. 1811-ben Franciaországban szelektált fajta.

'Cristata' – Leveli részben kör alakúak, részben a kakastaréjhoz hasonlóan tagoltak, élben összehajlók. Koronája laza, ágai nyúlánkak. 1836-ban árusították először Angliában.

'Laciniata' – Leveli megnyúltak, szabályosan mélyen tagoltak. 1795-ben Németországban a szász Tetschen birtokon szelektált fajta.

'Rotundifolia' – Leveli kerekdedek. 1870-es években az angliai Surrey-ben szelektálták.

2. Különleges levélszín

'Atropurpurea' (syn.: 'Atropunicea', 'Purpurea') (vérbükk) – Leveli fakadás után sötétbordó színűek, később feketésvörösek. Vérbükkök már a XV. századtól ismertek, a napjainkban is szaporított klónok egyikét 1680 előtt a svájci Buchs falu mellett találták meg, de nem sokkal ezután a tübingiai Sondershausen melletti Possenwald-ban és a Vogézek-beli Darney faluban is találtak vérbükköket (Dönig 1994). Ma faiskolai forgalomban több klónja van, amelyek színben kissé eltérnek egymástól. A vörös szín az epidermiszben az antocián felhalmozódására vezethető vissza, amely egy enzim hiánya miatt nem tud lebomlani ennél a fajtánál (Schuch 1920). Fajtahű alakjait bujtással vagy oltással szaporítják, de antociános alakok magról szaporítva is magas arányban jelennek meg.

'Cuprea' – Leveli fakadáskor vöröslők, később ± megzöldülnek. A vérbükk magról szaporított fajtája, ezért egyedei egymástól kissé eltérőek.

'Purpurea Tricolor' (syn.: 'Roseomarginata') – Fénylő sötétvörös leveleinek széle kárminpiros és rózsaszín, ami a fiatal leveleken különösen szembetűnő. Először 1883-ban Franciaországban szelektálták, de közel egyidőben Hollandiából is felbukkant a kereskedelemben.

'Zlatia' – Leveli fakadáskor fénylő aransárgák, később sárgászöldek. 1890-ben Horvátországban Vranja közelében szelektált fajta.

[Megjegyzendő, hogy fehér levelű – klorofilhiányos – magoncokat gyakran lehet találni nálunk is erdőfelújításokban, csemetekertekben (Lavotha 1883), amelyek azonban csak rövid ideig életképesek.]

C. Kombinált tulajdonságú fajták (amelyek keresztezéssel jöttek létre, s növekedésükben rendszerint elmaradnak az egyetlen tulajdonságra szelektált fajtáktól, kereskedelmi értéküket a kettő vagy több különleges tulajdonságuk adja meg)

'Atropunicea Compact' – Tömör gömbös koronát fejlesztő vérbükk fajta, növekedési erélye csekély. 2000-ben Magyarországon jelentették be.

'Dawyck Gold' – Kis termetű, oszlopos növésű, levelei kihajtáskor aransárgák, később sárgászöldek. 1968-ban Hollandiában keresztezéssel ('Dawyck' × 'Zlatia') előállított fajta.

'Dawyck Purple' – Kis termetű, oszlopos növésű, oldalágainak csúcsa befelé hajlik, levelei sötét barnászöldek. A fenti fajtával egyidőben és ugyanott hozták létre ('Dawyck' × 'Atropurpurea').

'Purpurea Pendula' – Lassú növekedésű, kis termetű, ágai lefelé hajlók, levelei fakadáskor fényes vérvörösek, később feketésvörösek. 1865 körül Németországban hozták létre ('Pendula' × 'Atropurpurea').

'Tortuosa Purpurea' – A kígyóbükköt eddig csak a vérbükkal sikerült keresztezni ('Tortuosa' × 'Atropurpurea'), 1967-ben állították elő ezt a fajtát.

A közönséges bükk morfológiája

Bartha Dénes

Architekturális felépítés

Termet

A közönséges bükk termete a termőhelyi viszonyok és a tengerszintfeletti magasság függvényében változik. Ahol a bükk alkotja az erdőhatárt (pl. a Déli-Kárpátok vagy a Déli-Alpok bizonyos részein), vagy szélnek erősen kitett helyeken nő (pl. tengerpartok közelében, szálkőveken), ott csak cserjésedő egyedeivel lehet találkozni. Szélsőségektől mentes termőhelyen viszont az 50 méter magasságot is közelíti (lásd a »8.6. Kultúrtörténeti vonatkozások« fejezetet). Hazánkban – a jelenleg alkalmazott vágásérettségi korok miatt – a 35 métert meghaladó egyedei ritkák, a termőhelyi szélsőségek növekedésével (pl. erősen savanyú, tápanyagszegény talajok, vagy sekély termőrétegű köves-sziklás, illetve közethatású talajok) magassága csökken, van, ahol a 20 métert sem haladja meg. Megjelenési formáját a makroklimán és a talajadottságokon túl a késői fagyok is lényegesen befolyásolják, amely következtében alacsony magasságú, hajlott törzsű, gömbölyded koronájú egyedek lesznek (Majer 1966).

Szélsőségektől mentes termőhelyeken az elérhető legmagasabb életkora 300 év, az ennél idősebb egyedei nagyon ritkák, életkoruk meghatározása is bizonytalan (lásd a »8.6. Kultúrtörténeti vonatkozások« fejezetet).

A közönséges bükk gyökérzete és koronája is rendkívüli mértékben plasztikus, a környezeti heterogenitásokhoz jól alkalmazkodó.

Gyökérzet

A szak- és tankönyvek java része (pl. Majer 1966; Köstler et al. 1968) a lombosfák közül a bükk gyökérzetét a szívgyökérzet klasszikus példajaként hozza fel. Ennek alapja az, hogy 1) a karógyökér az életkor előre haladtával az oldalgökökkel szemben veszít a szerepéből, s idővel el is pusztul, 2) a gyökfő közelében a legtöbb gyökér vízszintesen vagy ferdén lefelé fut, 3) az oldalt futó gyökerek nem érnek túl a koronacsurgón és 4) nem különböztethető meg egy sekélyen futó és egy mélybe törekvő, egymástól elkülönülő részgyökérzet. Ez a klasszikus szívgyökérzet azonban csak kiegyenlített vízháztartás, közepesen kötött talaj, mély termőréteg esetén és talajhibák nélküli termőhelyeken figyelhető meg főleg a középkorú egyedeknél, a gyökérzet alakja idős korban már félgömb vagy fordított süveg alakú lesz. De a termőhely függvényében ettől eltérő gyökérzeti formákkal is lehet találkozni.

A tipikus szívgyökérzet szerveződése esetén az elsődleges gyökér karógyökér, a másodlagos gyökerek hegyesszögben indulnak lefelé, és az egyedfejlődés során villaszerű elágazásokat mutatnak. Fiatal egyedeknél a főgyökér erősebb, fejlettebb, mint az oldalgökök. Később, de még fiatal korban a főgyökér is elágazik, majd hamarosan véget ér a főgyökér és az oldalgökök mélybe hatolása, miközben az utóbbiak oldalirányba hajlanak. Eközben az oldalgökök a főgyökert túlnövik, amely legkésőbb az ötödik évtizedben elhal. (Általában a főgyökérheg a gyökfő talpán később is jól felismerhető marad.) A főgyökér növekedési erélyének hanyatlásával a felső oldalgökök erőteljes fejlődésnek indulnak. Az erős oldalgökök idős fák esetében a törzs közelében nagyon vastagok lehetnek, terpeszeket hozhatnak létre, de átmérőjük a törzstől távolodva erőteljesen csökken. Az erős oldalgökök gazdag elágazása és az egymáshoz közel futó finomgyökerek miatt a gyökfő közelében különösen sűrű gyökérzetrés alakul ki, amit csak a hársak múlnak felül. A sekélyen, oldalirányba futó gyökerek a külső zónában is hálózatosan ágaznak el, a lefelé hatoló oldalágak azonban nem érik el a gyökfő közelében lévő mélységet, ezért kifelé a mélyreható gyökerek és az oldalirányba törekvő gyökerek között fokozatosan csökkenő arány figyelhető meg. A közönséges bükknek különösen gazdagon

elágazó gyökérrendszere van, a finomgyökérány kimondottan magas. A finomgyökerek a vékony gyökérgakkal legyezőszerű gyökérzetrészt alkotnak. A gyökértömeg csekély, az összes dendromassza csak 13–17%-a, amely mérték a korral csökken. Az 1 mm-nél gyengébb finomgyökerek tömege talajfelszín közelben 1 cm talajrétegben 16 g/m². A fajok közül a legnagyobb finomgyökérány már fiatal kortól kezdve a közönséges büknél figyelhető meg. Egészséges egyedek finomgyökerein a gombahifák gazdag hálózatát találjuk (mikorrhiza) (lásd a 4.1. fejezet »A mikorrhizaképző nagygombák« alfejezetét).

A gyökérzet szerkezetét a termőhelyi viszonyok erősen módosíthatják. A finomgyökérzet arányát a tápanyagellátás, a finomgyökerek alakját és irányultságát a talajtípus és a mikorrhiza partnerek befolyásolják. Megfigyelhető, hogy öreg egyedek a feltalaj tápanyagokban gazdag rétegeit intenzíven átszövik gyökereikkel és így egy tányérszerű gyökérzetet hoznak létre. A durvagyökérzet erősen reagál az oxigénhiányra és a magas vázarányra. Pseudoglejes, változó vízhatású talajokon szinte kizárólag csak a finomgyökerek hatolnak a tömörödtebb rétegek zsugorodási repedéseibe, vihar esetén a gyökérzet a tömörödött (vízzáró) réteg fölélt el is szakadhat. Talajvíz megléte esetén a gyökerek az átlagos éves talajvízállás rétegéig hatolnak csak le. Váztalajokon, köves, sziklás, törmelékes, erózióra hajlamos termőhelyeken a közönséges bükk sekélyen gyökerezik, a felső rétegben tányérszerű gyökérzet képződik (1.2.-1. ábra), a plasztikus gyökérzet azonban a talajrézsekkel kitöltött sziklarepedésekbe is be tud hatolni. Különösen szembeűnő itt a gyökerek deformálódása, csavarodása. Elsősorban meszes alapkőzetten feltűnő, hogy a gyökerek nem hatolnak mélyre és a felső rétegben tányérszerű gyökérzet alakul ki, melynek előzménye a gyökfő közeli vastagabb gyökerek korai elágazása és a gyakoribb gyökérosszenővések. A jelentős mennyiségű felszínközeli gyökerek miatt a taposás nagy veszélyt jelent ennél a fafajnál!

Zavartalan növekedés, tipikus szívgyökérzet fejlesztése esetén a bükk intenzíven és egyenletesen szövi át gyökereivel a talajt. A gyökérzet mélysége 20 éves korban átlagosan 120–140 cm, vályog fizikai talajféleségnél elérheti a 180 cm-t, agyag fizikai talajféleségnél viszont csak 80–90 cm, változó vízhatású, levegőtlen talajokon pedig 50–70 cm. Utóbbi talajokon a fő gyökértömeg a felső 30 cm-es rétegben található, tányérszerű képletet alkot, ami széldöntésnek nagyon kitetté teszi a fát. 80 éves korban átlagosan 160–180 cm mélységig hatolnak le a gyökerek. A megfigyelt legnagyobb gyökérmélység löszön 2 m, homokon 3 m, sziklás talajon 5 m volt (Kutschera & Lichtenegger 2002).

Magyarországon kevés gyökérfeltárás történt bükkösökben, az egykori Ugodi Kísérleti Erdészet területén végzett ilyen munkát Majer Antal. A löszön kialakult gyengén savanyú barna erdőtalajon álló 80 éves bükkös vizsgálata azt mutatta, hogy a 0–5 cm felső talajrétegben csak 5 mm-nél kisebb átmérőjű gyökerek voltak, s az 5–15 cm-es talajrétegben volt a legnagyobb a gyökértömeg, ahonnan az fokozatosan csökkent a B-szint felső részéig. A kilúgzási szint felső, 55–90 cm-es rétegében ismét nőtt a gyökértömeg, majd innen megint fokozatosan csökkent 170 cm-es mélységig. Különböző életkorú egyedeket vizsgálva azt találta, hogy az egyéves csemete gyökere már az első évben eléri a talaj B-szintjének felső rétegét, az 5 éves fiatal egyed gyökere pedig már lehatol a B-szint alsó határáig, a 10 éves egyedek pedig a C-szint felső rétegéig jutottak, miközben a horizontális gyökérzet rész egyre jobban elvált a vertikálisától. Ekkor a gyökérzet még kúp alakú volt, s csak a 40 éves egyedeknél lehetett a szívgyökérzetet felismerni (Majer 1958). A közelmúltban végzett gyökérfeltárások eredményeit lásd az 1.3. fejezet »A gyökérzet térbeli elhelyezkedése« alfejezetében.



1.2.-1. ábra. Erózióra hajlamos területeken, sekély termőrétegű talajokon inkább tányérgyökérzet jellemző a közönséges bükkre (Fotó: Ficzer Mónika)

A gyökfő közeli gyakori elágazások és a gyökerek kölcsönös keresztződése számos gyökérösszenövéshez vezet, amelyek a gyökfő közelében a talajfelszínen dendrotelmát képezhetnek. Az életkor előre haladtával az egyeden belül és a szomszédos egyedekkel a gyökérösszenövések száma növekszik. Sekély termőrétegű talajon, gyenge termőhelyeken, közethasadékokban, erős szeleknek kitett helyeken gyakoribbak a gyökérösszenövések (1.2.-2. ábra). Hazánkban Majer Antal foglalkozott ezzel a jelenséggel, aki a szentgáli tiszafás dolomiton kialakult közethatású talajain gyakoribbnak találta a bükk esetében a gyökérösszenövéseket, mint a löszön kialakult agyagbemosódásos barna erdőtalajon (Majer 1961). A közönséges bükkhöz hasonló gyökérösszenövés a többi fafajnál nem tapasztalható, amelynek a tápanyag- és vízháztartás kiegyenlítetté válásában, a széldöntésekkel szembeni ellenállóképesség növelésében jelentős szerepe van.

Gyökérsérülés esetén a hajtásnövekedés tekintetében csak a következő évben lesz reakció, ami köszönhető annak, hogy a hajtások a rügyben már az előző évben kialakulnak, s a rákövetkező évben rövid idő alatt (rendszerint májusban) fejlődnek ki.

Törzs és kéreg

Törzse többnyire egyenes, hengeres, de a görbe, csavarodott és villás törzs is előfordul. Alsó egyharmadában a törzs általában jól feltisztul, de szélsőséges termőhelyeken, alacsony záródásnál földig ágas is lehet. A korona alsó eredési pontja és ezzel együtt a törzs hosszúsága függ a tőszámtól, a termőhely minőségétől, az erdőkezelési módoktól. Zárt állományban, nagy törzsszám és szélsőségektől mentes termőhely esetén a korona magasra tolódik fel. Hazai vizsgálatok alapján a törzsek java része, a Nap járásával ellenkező irányban, jobbra csavarodott (Majer 1966).

Monopodiális (közalapos) elágazástípusú fa, azaz a csúcsmerisztéma minden kihajtás után megmarad, a csúcsrügyből induló és újra csúcsrüggyel záruló hajtástengely az előző évi tengely folytatása lesz. A csúcsrügy a növény élete során mindvégig megtartja vegetatív jellegét. Az oldalelágazások alárendeltek, a főteneglyt nem növik túl. Megjegyzendő, hogy a hazai szakirodalmak (pl. Csapody et al. 1966; Gencsi & Vancsura 1992) nem monopodiális, hanem szimpodiális (áltengelyes) elágazástípusú és ennek megfelelően nem valódi csúcsrügyet jeleznek e fajnál, ami nem helytálló. Vélhetően a váltakozó levélállás és a kissé zezugos hajtásfelépítés hatott megtévesztőleg.

Kiemelendő, hogy az egymás közelében lévő faegyedek esetében nagyon gyakori e fafajnál a törzs, illetve az ágak összenövése (Kedves 1918). Ugyanazon egyed érintkező ágai vagy szomszédos egyedek törzsei dörzsölődés esetén egymással összenőhetnek (1.2.-3. ábra).



1.2.-2. ábra. A gyökérösszenövések gyakoriak a közönséges bükknél, a képen a feltalaj erőzójója és a szabaddá vált gyökérrészek miatt fokozottabb ez a jelenség (Fotó: Gergál–Gombási Mónika)



1.2.-3. ábra. A törzösszenövés szép példája a Sümeghez tartozó Sarvalyi-erdő „Ördögigafa” példány (Fotó: Tóth Sándor)

Kéreg fiatal korban szürkésbarna, később ólomszürke, ezüstszürke és fehéresszürke között váltakozik. Fontos, hogy a bükk nemzetiség tagjainál nem keletkezik héjkéreg (ritidóma), ezért a kéreg magas életkorban is sima marad. A legtöbb fafajjal ellentétben a felületi periderma (azaz a másodlagos bőrszövet) aktivitása egy újabb parakambium képződése révén tartósan megmarad, sejtjeinek sugár irányú osztódásával és később érintő irányú növekedésével követi a törzs folytonosan növekvő területét, általában folyamatosan bővül és a hámlás mértékének megfelelően képez új parasejteket. Azaz a képződő pararéteg (phellem) külső felületén a sejtek elpusztulnak, elporladnak, az elhalt para finom szürke porrá esik szét, de a közvetlenül alattuk képződő pararétegekkel mindig pótlódnak. Így többé-kevésbé állandó vastagságú, átlagban 6–8 mm, de legfeljebb 15 mm vastag, sima felületű kéreg jön létre. A törzs mindig árnyalt oldalán a kéreg vékonyabb, az ellenkező, fénynek jobban kitett oldalon átlagosan 6–8%-kal vastagabb. A földfelszín és a koronakezdet között középtávon a legvastagabb, s a koronaizesülés alatt a legvékonyabb (Dimitri 1968). A kéreg keménysége, szilárdsága a benne lévő számos kősejt (szklereida) következtében nagy. A kősejtek miatt az elhalt hancs is merev és kemény. A sima, vékony kéregnek többek között az is a következménye, hogy a csavartnövés és torznövés, valamint a gally- és ághegek sokáig felismerhetők maradnak. A tipikus ágleválási hely (heg) egy kör alakú hegrészből és egy szögben álló hegrészből áll. A benőtt ág relatív mélysége a törzsben a kör alakú heg átmérőjéből becsülhető meg. A szögheg (amit általánosságban „kínai bajusz” néven emlegetnek) arról ad felvilágosítást, hogy milyen meredeken ízesült az ág a törzshöz. (Minél közelebb áll a két bajusz vége egymáshoz, annál meredekebb volt a gally- vagy ágszög.) A kéreg rugalmasan alkalmazkodik a törzs vastagodásához, amit az is mutat, hogy a függőleges vékony kéregsebzések (pl. vésések) idővel szélesebbek lesznek, a vízszintesek azonban nem (1.2.-4. ábra). A kéreg színét epifita algák (zöldes árnyalatúra), mintázatát pedig kortikol zuzmók (foltosra) változtathatják.

Hazai vizsgálatok alapján Majer Antal öt kéregtípust különített el (Majer 1966): 1. tükörsima, 2. finoman repedezett, 3. mérsékelten repedezett, 4. erősen repedezett, 5. kőbükk (a német szakirodalom Steinbuche kifejezése alapján). A 2–4. kategóriák elkülönítése meglehetősen szubjektív, konkrét jellemzők megadása nélküliek, ezért alkalmazásuk problémás.

A csak ritkán előforduló úgynevezett kőbükköknél (cserepes bükköknél) túlsúlyban van a parasejt-képzés, ami aztán héjkéreggé fejlődik, s ez ezen egyedek esetében – a névadó Christiaan Hendrik Persoon (1761–1836) németalföldi botanikus és mikológus szerint – a kocsánytalan tölgy kérgéhez, valójában inkább a mézgás éger kérgéhez hasonló mintázatot vesz fel. A valódi kőbükköket (var. *quercoides* Pers.), amelyek sajátos kéregalakulása öröklődő tulajdonság, arról lehet felismerni, hogy nemcsak a törzs, hanem az ágak kérgé is végig egyenletesen, egyformán és mélyen repedezett (1.2.-5. ábra).



1.2.-4. ábra. A függőleges vésések a kerületi növekedés miatt évről évre szélesebbek lesznek, míg a vízszintesek nem (Fotó: Ormos Balázs)



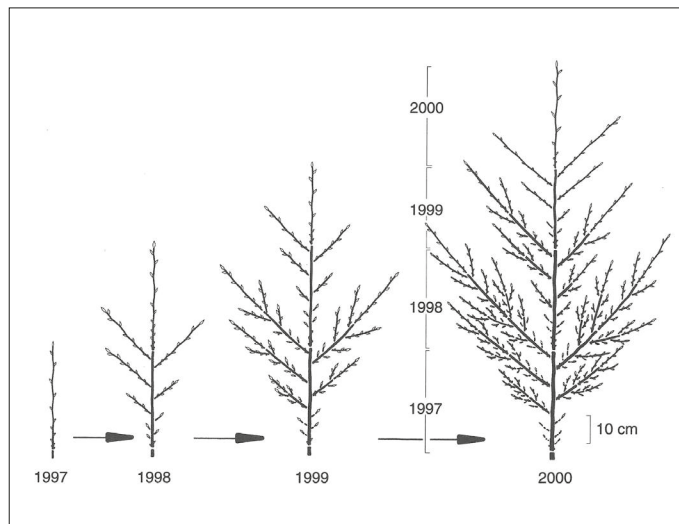
1.2.-5. ábra. Valódi kőbükk kérgé vízajtásokkal (Fotó: Maximilian Joemann)

Hazai megfigyelések alapján ezek az egyedek hajlamosabbak a fattyúhajtásképzésre, viszont a kéregaszásnak jobban ellenállnak (Majer 1966). Léteznek ún. patológiás kőbükkök is, amelyek valamilyen mértékben durván repedezett kérgét abiotikus környezeti tényezők (pl. szélsőségesen sekély termőhely, meredek oldal, nagy szél erősség, klimatikus extrémítások, napégés), mechanikai sérülések (pl. hántás), a törzs erőteljes másodlagos vastagodása révén létrejövő tangenciális feszültség, továbbá biotikus tényezők (pl. *Cryptococcus fagisuga*, *Neonectria* spp., *Ascodichaena rugosa* megtelepedése) okozhatják. Ebben az esetben a cserepes kéreg vagy a tő közeli részeken, vagy csak a törzs egyik oldalán jelentkezik, s mutatja, hogy a vitalitásvesztés és a kérgesedés között kapcsolat van. Egyébként a durvakérgű egyedeken jóval több kéreglakó élőlényt lehet találni, mint a simakérgűeken, ezért például biotópfának alkalmasabbak. A klímaváltozás ténye miatt várhatóan növekszik majd a valamilyen mértékben durvakérgű bükk egyedek aránya (Joemann 2020).

Korona

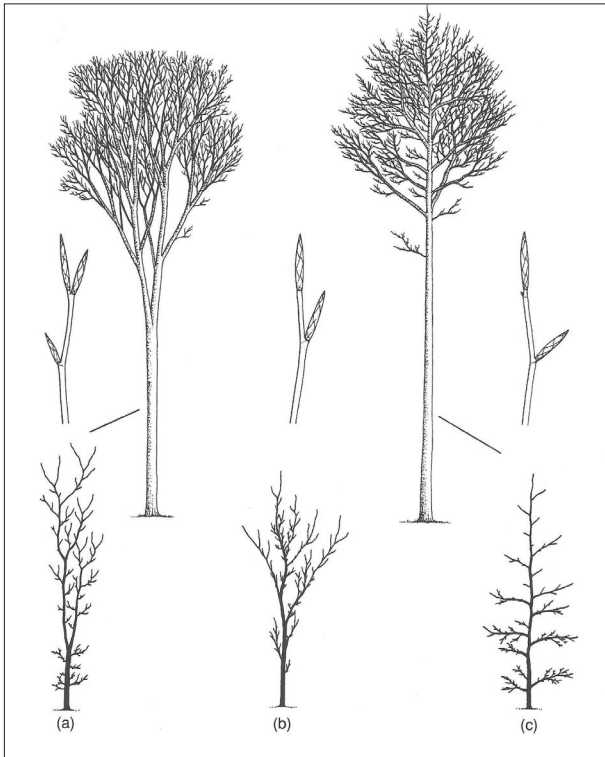
Több szerző (pl. Arnswaldt 1951; Krahl-Urban 1962; Hengst 1964) három **koronátípust** különít el ennél a fafajnál, amelyeket az öröklődő tulajdonságnak tartott, de a környezeti tényezők által is befolyásolt ághajlásszög (az ág tengelye és a törzs tengelye közötti szög) alapján különböztetnek meg. Általánosságban megfigyelhető, hogy a szabadon álló egyedeknél a fiatalabb ágak viszonylag meredeken fölfelé állnak, mivel a bükkök viszonylag mérsékelt apikális kontrollal rendelkeznek. (Apikális kontroll alatt azt értjük, amikor a vezérhajtás meggátolja az oldalhajtások felemelkedését.) A tipikus ághajlásszög – ha nincs gátló körülmény – a későbbi elágazások esetén ismétlődik (1.2.-6. ábra). Árnyékban álló egyedeknél az ághajlásszög nagyobb, mint a fényben állóknál. Az ág életkorának – és ezzel együtt súlyának – növekedésével az ághajlásszög is nő, idős egyedek alsó ágainál akár 90°-nál nagyobb is lehet. A közönséges bükk esetében a gyakorlati szempontból is fontos koronátípusok az alábbiak:

- sudaras törzsű típus – az el nem ágazó törzs többnyire a korona tetejéig jól ki-vehető, az ághajlásszög nagyobb, mint 65°, a törzsre és az ágakra való tagolódás határozott. (Az apikális kontroll itt erős, aminek következtében jön létre e típus.);
- seprőkoronájú típus – az ághajlásszög kisebb, mint 65°, ez a leggyakrabban megjelenő típus;
- villás elágazású típus – az ághajlásszög mindössze 10° körüli, a törzs és az ágak egyenrangúan ágaznak el, utóbbiak ismétlődő villás elágazást mutatnak, amelyek aztán jelentős koronanagyságot eredményeznek. (Az apikális kontroll itt gyenge, aminek következtében alakul ki e típus.)



1.2.-6. ábra. A vezérhajtás elágazása négy egymást követő év során. Az elágazás mintázata nagyon hasonló marad (Roloff 2001)

A fenti típusokat, már fiatal korban is fel lehet ismerni a csúcsrügy és a felső hónaljrügyek egymáshoz való helyzete alapján (1.2.-7. ábra), s az ápolások során ezek segítségével már előnyben lehet részesíteni a várhatóan kedvező törzsalkatot mutató egyedeket. Megjegyzendő, hogy a fenti koronátípusoknak egyébként nincs szerepe a magassági növekedésre és egyéb, a későbbiekben bemutatott jellemzőire nézve. Hazánkban Majer Antal a fenti három típuson kívül megkülönböztette még a csokorszerű ágelágazású és a határozat-



1.2.-7. ábra. A vezérhajtás csúcsrügének és az alatta lévő rendes rügnek egymáshoz való helyzete alapvetően meghatározza az elágazásformát (a. villás elágazású típus, b. seprőkoronájú típus, c. sudaras törzsű típus) (Roloff 2001)

fordítva is igaz. Azaz a koronában a hajtáshossz (látható) csökkenése a gyökérzetben hasonló (nem látható) változásokkal jár. A koronában az asszimilálófelület csökkenése (pl. száraz időszak fellépte miatt) a talajfelszíntől lefelé haladva a gyökérmennyiség csökken, s ez valamennyi gyökérfeleségre igaz (Asche et al. 1995).



1.2.-8. ábra. Villás elágazású koronatípus (Fotó: Ormos Balázs)

lan ágelágazású típusokat is (Majer 1966), melyek definícióját azonban nem adta meg. (A csokros típus akkor alakul ki, amikor a vezérhajtás 1) rendes csúcsrügye elpusztul, vagy 2) János-napi hajtásának csúcsrügye pusztul el, vagy 3) környezeti okok miatt rövid ízközű János-napi hajtások jönnek létre, lásd később.) Fialat egyedek villásodásának vizsgálata azt mutatta, hogy ahol sok villástörzsű anyafa volt, ott az újulatanban is nagy arányban voltak megtalálhatók az ilyen egyedek, továbbá a nem árnyalt részekén kétszer annyi villástörzsű egyed volt megfigyelhető, mint a jól árnyalt részekén (Bolvanský 1980–1981) (1.2.-8. ábra). Csemetekerti vizsgálatoknál a villástörzsűséget elsősorban a vezérhajtás pusztulása váltotta ki, amely a korai fagyoknak volt a következménye (Bolvanský 1980).

Érdekességképpen megemlítenő, hogy korábban több csemete összekötésével és elültetésével, szabad állásban nevelve, nagy koronájú fák létrejöttét érthették el, amelyeket legelőerdőkben vagy a kertépítészetben alkalmaztak.

A korona és a gyökérzet között szoros kapcsolat van, sem a koronafejlődésnél, sem a gyökér-korona kapcsolat esetében véletlenszerű jelenségek nem figyelhetők meg, az egész fa egy szabályozott rendszert alkot. A koronában bekövetkező változások maguk után vonják a gyökérzet változásait is, s ez

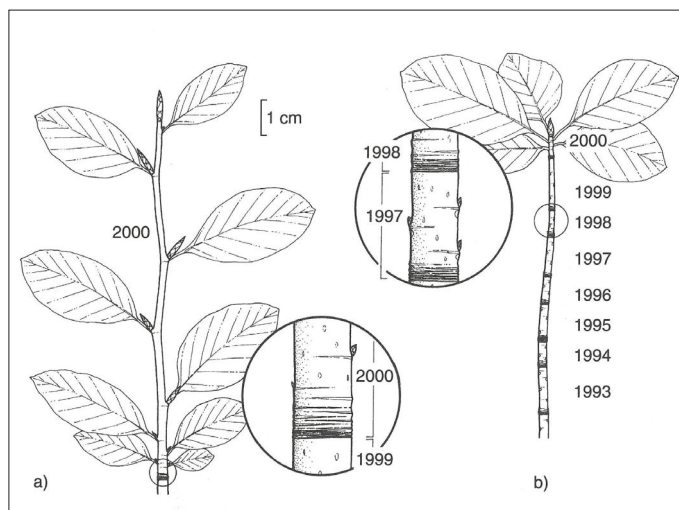
Meglepő módon viszont sem az életkor, sem a gyökérmélység, sem a termőhely nem gyakorol jelentős hatást a koronán belüli, valamint a korona és a gyökérzet közötti kapcsolatokra. Nem árnyékban növő egyedek esetében a gyökér- és hajtástömeg igen szoros kapcsolatban van, a gyökérhossz és a hajtáshossz között viszont már lazább a kapcsolat. A gyökértömeg és az össz-levélfelület között szignifikáns korreláció van, kevésbé szignifikáns a gyökérhossz és az össz-levélfelület közötti kapcsolat. A gyökértömeg és a hajtástömeg viszonyát fiatal korban 1:3 körülinek mérték, de az életkorral ez az érték változik.

A közönséges bükk meglehetősen plasztikus koronája megértéséhez a haj-

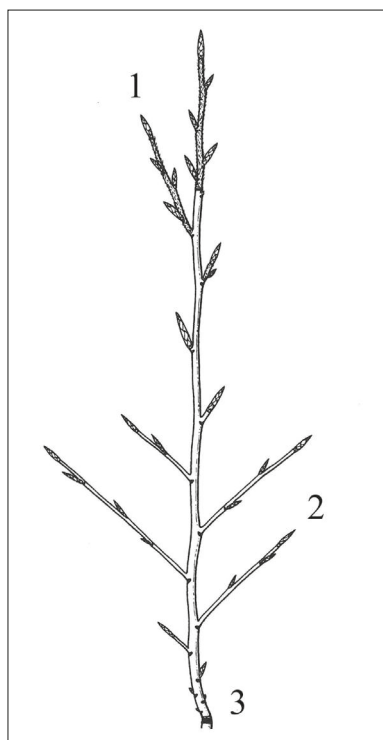
tástípusok és a hajtásképzések, az elágazás-rendszer felépítésének, a gally- és ágfeltisztulás módjának áttekintése szükséges.

E fajnál kétféle **rendes hajtástípus** lehet elkülöníteni (1.2.-9. ábra). A **rövidhajtás** csak csekély hossznövekedést mutat (néhány millimétert évente), az internódiuai ezért rövidek, 2–5 lomblevelet visel, s a csúcsrügyön kívül kizárólag alvórügyeket képez, viszont ebből következően a következő években nem ágazik el. A rövidhajtás legmagasabb életkora e fajnál 15 év, ami összefüggésben van a nagyfokú árnytűrésével. (Megjegyzendő, hogy más közép-európai lombos fajoknál rövidebb ideig élnek a rövidhajtások.) Az akrotónia mellett a fényellátottság és az egyed kora befolyásolja a rövidhajtások arányát:

a fény mennyiség csökkenésével (pl. a koronabelső felé haladva) és az élekor növekedésével nő a számuk. Bizonyos rövidhajtásokból – ha van elég növtér és fény – hosszúhajtás keletkezhet. Ha az egymást követő években a rövidhajtás csúcsrügyéből évről-évre csak rövidhajtás keletkezik, akkor ún. rövidhajtás-lánc jön létre. Az életkoruk növekedésével ezek a rövidhajtás-láncok vihar vagy más mechanikai hatás következtében egyre könnyebben törnek le.



1.2.-9. ábra. Hosszúhajtás (a) és rövidhajtás-lánc (b) a jól kivehető hajtáshegekkel (Roloff 2001)



1.2.-10. ábra. Egyéves hajtástengely a felső szakaszon proleptikus (János-napi) hajtásokkal (1), az alsó szakaszon szil leptikus hajtásokkal (2) és a hajtásheggel (3)

A **hosszúhajtás** jelentősebb hossznövekedést mutat, néhány centiméternél hosszabb, és rendes hónalj-rügyeket is visel, aminek következtében a rákövetkező években elágazik. A hosszúhajtás átmehet rövidhajtásba, ami rendszerint akkor következik be, amikor a fényellátottság és a növtér kevesebb lesz. Elsősorban a hosszúhajtásokkal tudja az egyed a rendelkezésre álló légtér (növtér) meghódítani. E faj esetében idősebb korban a levéltömeg mintegy 25%-a a hosszúhajtásokon fejlődik, míg a többi a rövidhajtásokon.

A bükknél mind a hosszúhajtás, mind a rövidhajtás esetében nagyon jól felismerhető az ún. hajtásheg, ami a hajtástengelyen – kis rovátkák formájában – a lehullott rüggypikkelyek hegeiből marad vissza. (Ez a hajtásheg minden más fajhoz képest a bükk esetében nemcsak jól látható, hanem a sima és vékony kéreg miatt évtizedekre visszamenőleg követhető. Gyakorlatlanok kb. 10 évre, gyakorlottak akár 40 évre visszamenően is megtalálják a hajtáshegeket, így ennek segítségével a hossznövekedés jól tanulmányozható.) A két szomszédos hajtásheg közötti szakasz nem más, mint a rendes éves hossznövekmény, amelynek méretét például környezeti tényezőkkel, traumákkal lehet kapcsolatba hozni.

A fenti, rendes hajtásokon túl esetenként egyéb, **rendellenes hajtások** is meg lehet figyelni a közönséges bükknél (Roloff 1986). Elsősorban vitális, szabadállású, fiatal egyedeknél tapasztalható, hogy a vezérhajtáson ugyanabban az évben akár kétféle elágazás- és ezzel együtt hajtásforma is létrejöhet (1.2.-10. ábra). A hajtástengely alsó részén olyan ún. **szil leptikus hajtások** alakulhatnak ki, amelyek egyszerre jelennek meg a fő hajtástengellyel, anélkül, hogy egy valódi és látható rüggystádium előzné meg őket. Ezek a gyenge apikális kontroll eredményeként

létrejött szilleptikus hajtások könnyen megkülönböztethetők a többi hajtástól (a rendes és proleptikus hajtásoktól), mert itt a hajtásheg hiányzik. Általában a hajtás talpától számított 3–6. csomón jelennek meg a szilleptikus hajtások, amelyek hossza a vezérhajtás csúcsa felé csökken. Ezen hajtásoknak csak a megjelenésük évében van jelentősége az asszimilációs felület növelése révén, ugyanis a következő években fényhiány miatt rendszerint elpusztulnak. Ha a vezérhajtás valamilyen oknál fogva elpusztul, akkor egy szilleptikus hajtás átveheti a szerepét és ugyanolyan erős vezérhajtássá fejlődhet.

A **proleptikus hajtások** („János-napi hajtások”) azokból a (csúcs- vagy az alatti hónalj)rügyekből hajtanak ki, amelyek ugyanabban az évben többnyire már szinte teljesen kifejlődtek. Ezen rügyeknek van egy rövid (kb. 4 hétig tartó) „nyáreleji” rügynyugalma. A János-napi hajtások hajtáshege a rendes hajtásokéval ellentétben viszont gyenge, már a következő évben sem lehet őket felismerni, ezért itt a hajtáshossznövekedés mérése problémás lehet. Jellemző még a proleptikus hajtások tengelyére a szőrözöttség (szemben a rendes hajtásokkal, amelyek tengelyei már lekopaszodtak), valamint a nyáron is megmaradó pálhák, amelyek a rendes hajtások korán lehulló pálháihoz képest jóval rövidebbek és szélesebbek. A proleptikus hajtások levelei kihajtáskor sok esetben vöröslők, később viszont a rendes hajtások leveleihez képest világosabb zöldek és kerekdedebbek azokénál, szélük ép, továbbá nincs feltűnő levélcúcsuk sem. A hosszú ízközű proleptikus hajtások hónalj-rügyei pedig kisebbek a rendes hajtásokéhoz képest. A proleptikus hajtások a rendes hajtásokkal ellentétben mindig ortotróp növekedésűek.

A bükk hajtásképzését bonyolítja, hogy a szilleptikus hajtások csúcsrügye még ugyanabban az évben kihajthat, és proleptikus (János-napi) hajtást hozhat, illetve a proleptikus (János-napi) hajtás középső és alsó részén szintén ugyanabban az évben szilleptikus elágazások jöhetnek létre.

A fentieknek megfelelően a közönséges bükk esetében ötféle hajtástípust lehet elkülöníteni: 1. rendes hajtások, 2. proleptikus (János-napi) hajtások a rendes hajtás csúcsán és annak közelében, 3. szilleptikus hajtások a rendes hajtás középső és alsó részén, 4. a rendes hajtáson kialakuló szilleptikus hajtások csúcsán létrejövő proleptikus (János-napi) hajtások, 5. a rendes hajtáson (főleg a csúcsrügyből) kialakult proleptikus (János-napi) hajtás középső és alsó részén létrejött szilleptikus hajtások (Gruber 1987). Ezen típusok révén a bükk koronájának felületén rendkívül változatos hajtásképzés és -növekedés figyelhető meg. E fajfaj bemutatott típusokkal és kombinálódásukkal könnyen tud a változásokra reagálni, így például levél- és gallyvesztés esetén, vagy a rendelkezésre nyíló tér gyors és tartós kihasználása céljából.

A bükk természetes újulatában és kiváltképpen csemetekertekben gyakran lehet a **vezérhajtás** rendelkezésére (pl. rügy- és hajtáshalmozódások, elhalt csúcsrügy) megfigyelni, amelyeket elhamarkodva biotikus vagy abiotikus károsításokkal szoktak kapcsolatba hozni. Ezen rendelkezések közös alapja az, hogy csak a János-napi hajtásokat viselő fákra és ennek következtében fiatal, nem árnyalt egyedeken jelentkeznek. Még ugyanabban az évben a csúcsrügy kihajt, de nem rendes, hosszú internódiómú másodhajtást (proleptikus, János-napi hajtást) hoz létre, hanem csak rövid ízközűt, amelyeken jól fejlett, a csúcsrügy nagyságát is elérő hónalj-rügyek fejlődnek. A nagyon rövid ízközök miatt rügyhalmozódás lép fel, ami egyébként nem szokásos jelenség. Ha megmarad a csúcsrügy, akkor kevés rügypikkely borítja, amely miatt a benne lévő hajtáskezdemény nagyon érzékeny a kiszáradásra és a biotikus károsítókra, kórokozókra. Mivel a csúcsrügy gyakran elhal, ezért a következő tavasszal valamennyi halmozott rügy kihajt, s hajtáshalmozódás lép fel, amely a későbbiekben a törzs többszörös (csokros) elágazásához vezet (1.2.-11. ábra). Az árnyaló állományrész idő előtti eltávolítása, a korai felszabadítás gyakran vezet a bükknél proleptikus hajtásképzéshez, és a fenti jelenségek kialakulásához. Megfelelő kezelés esetén a természetes újulat mindig bizonyos fokú árnyalás alatt áll, csak később jut teljes megvilágításhoz, s ezalatt a visszafogott növekedése nem eredményez proleptikus hajtásképzést.

Egy százéves bükk egyed a koronájában elméletileg 99 **elágazásszinttel** rendelkezik, azonban ebből általában csak 8 van meg. Ez a tényleges elágazásszintszám a közép-európai fajfajok esetében a legnagyobb érték, ami egyben magyarázza e fajfaj nagyfokú árnytűrését is. Az elméletihez képest alacsonyabb tényleges elágazásszint a fényhiánnyal magyarázható: 1. csak a fénynek kitett rügyek hajtanak ki és 2. a kevés fényt kapó hajtások elpusztulnak. Az elágazás – a váltakozó rüggyállás következményeként – közel vízszintes síkban

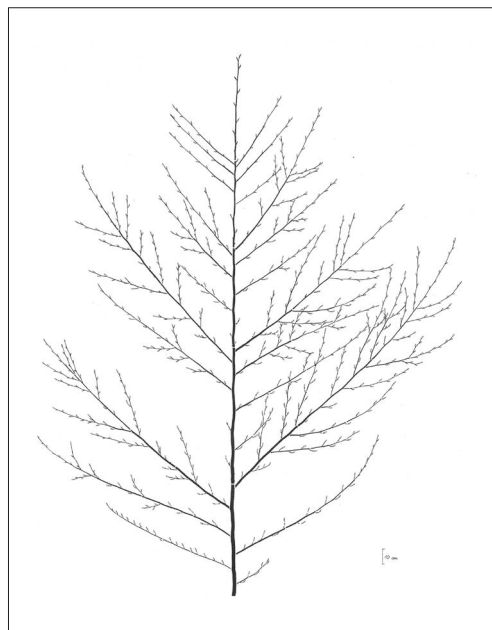
történik, ennek következtében a különböző szintű elágazások levelekkel együtt egy feltűnően zárt felületet képeznek, így a fotoszintézis fényigényéhez többnyire csak egy ágsík kap megfelelő mértékű besugárzást. A hosszú- és rövidhajtások esetében megfigyelhető az egyenlőtlen levelűség (anizofillia), ami az eltérő levelűség (heterofillia) egyik típusa. Azaz a hosszúhajtás esetében a hajtás talpától a csúcs felé haladva a levelek egyre kisebbek lesznek. (A monopodiálisan növekvő preformált (azaz a rügyben kialakult) hajtásra igaz ez, amely jelenség szintén igazolja, hogy a bükknek nem szimpodiális elágazásrendszere van.) A rövidhajtás esetében fordított az anizofillia, a csúcshoz legközelebb álló levél a legnagyobb, s lefelé haladva a levelek egyre kisebbek lesznek. Az anizofillia is hozzájárul a fény optimális kihasználásához. Különbséget lehet tenni fényhajtás és árnyék-hajtás között is, utóbbi finomabb felépítésű és zezgugosabb is. A bükk a lassan és fokozatosan változó fényviszonyokhoz plasztikusan tud alkalmazkodni, részben a fény- és árnyéklevelek, fény- és árnyék-hajtások, részben a hosszú- és rövidhajtások képzésével. Zárt állományban a korona alsó és belső részén árnyéklevelek, árnyék-hajtások képződnek. Ha a korona felső része kiritkul, például csekély elágazás, rövidhajtásképzés, ágtörések vagy koronarészek elhalása miatt, akkor ezeken a részeken az árnyéklevelek, árnyék-hajtások helyett fénylevelek, fényhajtások keletkeznek.



1.2.-11. ábra. Csokros elágazású egyed (Olaszfalu: Vüllő-hegy) (Fotó: Tóth Sándor)

A koronalakulás szempontjából az elágazásrendszer mellett a **gally- és ágfeltisztulás** játszik fontos szerepet. A gally- és ágfeltisztulás a rövidhajtás-láncok leválásával kezdődik, amelyeket egy egészséges koronában nagy számban találunk meg. A rövidhajtás-láncok elsősorban a hajtástengelyen az alvórügyek felett és a belső, illetve alsó koronarészekben halmozódnak, ahol 15 évig is élhetnek. A korona csúcsi részében a rövidhajtás-láncok letörése (vagy elhalása) hamarabb, kb. 10 év múlva következik be. A rövidhajtás-láncok leválása a hajtástengelyen alulról fölfelé, belülről kifelé történik, s a végén csak az erős (felső) oldalelágazások maradnak meg, ami az akrotoniát, a csúcsközelebi elágazást eredményezi (1.2.-12. ábra). Az oldalhajtások hossza a hajtástengely csúcsa irányában (akropetálisan) nő. Ez annak köszönhető, hogy a növekedésgátlás éppen ellentétes irányban (bazipetálisan) nő, amit az apikális kontroll okoz és a csúcsi irányban növekvő fény mennyiség segíti. Az ágtisztulást a rövidhajtás-láncok, gallyak, ágak elhalása és gombatámadás mellett a szél is befolyásolja. Utóbbi az élő, de letörött gallyak igazolják, amelyeken még levél is van. (Ez azonban nem tévesztendő össze az ún. kladoptózással, amely 1–4 éves képletek (hajtások, gallyak, ágak) aktív leválasztása egy elválási zóna segítségével. Szárazság és/vagy fényhiány esetén lép fel a transzspirációs felület csökkentésére, ill. a már nem produktív képletek leválasztására. A kladoptózis a közönséges bükknél kimondottan ritka jelenség.)

A koronalakulás szempontjából az elágazásrendszer mellett a **gally- és ágfeltisztulás** játszik fontos szerepet. A gally- és ágfeltisztulás a rövidhajtás-láncok leválásával kezdődik, amelyeket egy egészséges koronában nagy számban találunk meg. A rövidhajtás-láncok elsősorban a hajtástengelyen az alvórügyek felett és a belső, illetve alsó koronarészekben halmozódnak, ahol 15 évig is élhetnek. A korona csúcsi részében a rövidhajtás-láncok letörése (vagy elhalása) hamarabb, kb. 10 év múlva következik be. A rövidhajtás-láncok leválása a hajtástengelyen alulról fölfelé, belülről kifelé történik, s a végén csak az erős (felső) oldalelágazások maradnak meg, ami az akrotoniát, a csúcsközelebi elágazást eredményezi (1.2.-12. ábra). Az oldalhajtások hossza a hajtástengely csúcsa irányában (akropetálisan) nő. Ez annak köszönhető, hogy a növekedésgátlás éppen ellentétes irányban (bazipetálisan) nő, amit az apikális kontroll okoz és a csúcsi irányban növekvő fény mennyiség segíti. Az ágtisztulást a rövidhajtás-láncok, gallyak, ágak elhalása és gombatámadás mellett a szél is befolyásolja. Utóbbi az élő, de letörött gallyak igazolják, amelyeken még levél is van. (Ez azonban nem tévesztendő össze az ún. kladoptózással, amely 1–4 éves képletek (hajtások, gallyak, ágak) aktív leválasztása egy elválási zóna segítségével. Szárazság és/vagy fényhiány esetén lép fel a transzspirációs felület csökkentésére, ill. a már nem produktív képletek leválasztására. A kladoptózis a közönséges bükknél kimondottan ritka jelenség.)



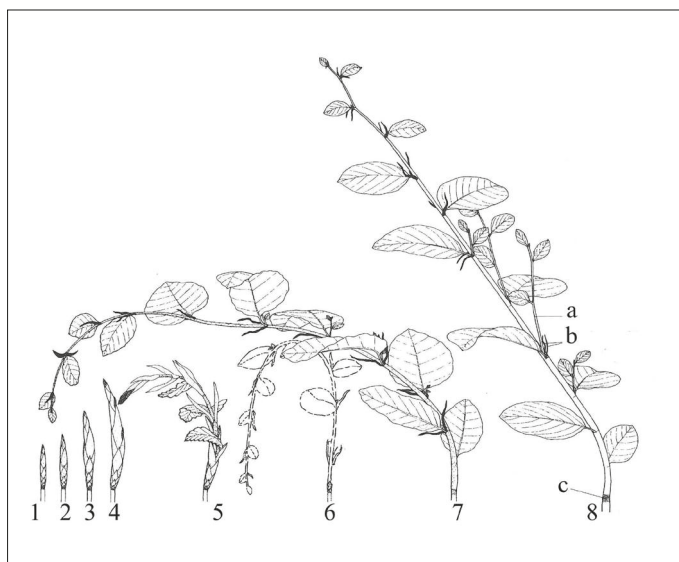
1.2.-12. ábra. Az akroton elágazás jól megfigyelhető egy öt éves vezérhajtáson (Roloff 1986)

Az ún. **morfogenetikai ciklus**, amely a bükk rügyeinek kialakulásától annak kifésüléséig tart, majdnem két évet ölel fel. Először a rügypikkelyek jönnek létre a rügyfakadást megelőző év előtti év őszenek elején, amelyek fejlődése a téli nyugalom után folytatódik a következő év tavaszán. Ezen év májusától a fejlődő rügyben a levelek és a hónaljrügyek jönnek létre, amelyek kialakulása augusztus vége felé véget ér. A levelek hosszanti növekedése a rügyben egyébként ezután is tart egészen november közepe tájáig. A téli nyugalom után február végétől április közepéig megduzzadnak a rügyek, majd megtörténik azok kifésülése, amely után a hajtás növekedési szakasza következik május végéig, június elejéig. Tavasszal tehát azok a hajtáskezdemények nyúlnak meg, amelyek már az előző év őszeré kialakultak, s rügybe zárva teleltek át. Az éves hossznövekedés gyors, néhány (2–4) hét alatt végbemegy, s a hossznövekedés legkésőbb 4 hét után leáll, rendszerint május végére be is fejeződik. Az éves hajtástengelyen csak egy (és sohasem több) rendes növekedési szakasz különíthető el, amely határa jól felismerhető, s a vastagsági növekedés sem takarja el azt.

A bükk rendes évi **hajtásnövekedésére** az ún. kötött növekedés jellemző, mely során csak az előző év vége felé kialakult és a rendes rügyben áttelelt (preformált) hajtáskezdemény hajt ki és növekedik. Ez a növekedési forma az ún. *Quercus*-típus. Tovább növekedésre még abban az évben csak az esetleges proleptikus (János-napi) hajtásokkal képes a faj. Megjegyzendő, hogy nagyon ritkán fiatal fák esetében a szabad növekedés is előfordul, amikor – például a nyárákhoz és fűzekhez hasonlóan – a preformált hajtás csúcsa tovább növekszik szinte a vegetációs időszak végéig, s egy ún. neoformált hajtásrészt hoz létre.

Az éves hajtásnövekedés befejeztekor valamennyi azévi hajtás, beleértve a vezérhajtást is, vízszintes (plagiotrop) irányultságú. A jövőbeli vezérhajtást ekkor csak a hossza alapján lehet felismerni, amely az összes többi hajtásnál hosszabb. A vezérhajtás és a többi fényhajtás viszonylag rövid időn belül – még abban a vegetációs időszakban – felemelkedik, a vezérhajtás – kellő megvilágítás esetén – függőleges helyzetbe kerül (1.2.-13. ábra). A már felemelkedett fényhajtásoknál csak az alapjuknál íves tengelyszakasz utal a plagiotrop növekedésre. Az árnyékban nőtt egyedek vezérhajtása csak lassan, fokozatosan emelkedik fel, s végül többé-kevésbé ferde irányultságú lesz, ami évekig, évtizedekig megmarad, viszont növekvő fény mennyiség esetén a teljes függőleges helyzet is beállhat. Gyakran megfigyelhető, hogy az árnyékban nőtt egyedek észak felé hajlanak, ugyanis a délies irányból érkező fény mennyiséget a nagyobb térfélen a levelek egymás kisebb takarásával jobban tudják hasznosítani.

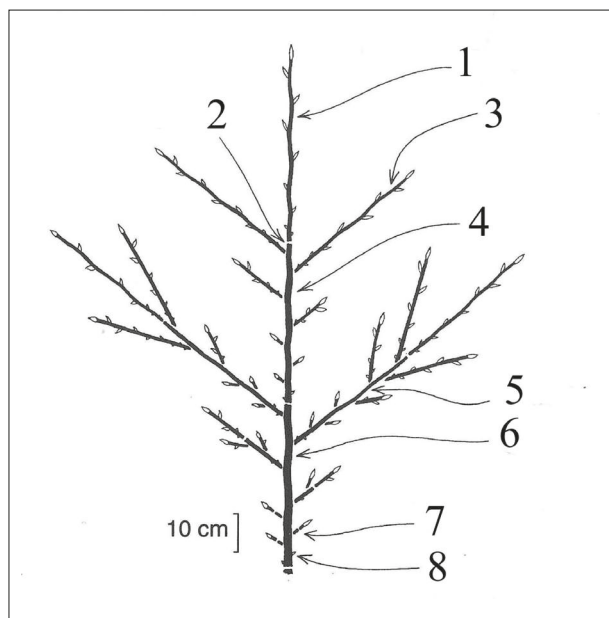
A hazánkban előforduló fafajoknál fellelhető 8 **architekturális típus** közül a bükk a Troll típusba tartozik (Bartha 2011), ahol minden hajtás (beleértve a vezérhajtást is) először vízszintesen (plagiotrop) növekszik, s majd csak később, másodlagosan emelkedik fel. (Ebbe a típusba soroltak még a *Carpinus*, *Celtis*, *Ostrya*, *Tilia*, *Ulmus* fajok is.) A hajtásfelemelkedés ideje egyébként az árnyalás függvénye: mélyárnyékban növekedő egyedek a vízszintesen irányuló ágak miatt évtizedekig ernyőszerű koronát fejlesztenek, teljes megvilágításban viszont a vezérhajtás felemelkedése már az első vegetációs időszakban bekövetkezik, ami jól mutatja a bükk flexibilis koronaszerveződését. E típusnak köszönhető a váltakozva két sorban álló levélhelyezkedés, valamint a hajtás színi és fonáki részre való (dorzi-ventrális) elkülönülése is (Pfisterer & Roloff 2010).



1.2.-13. ábra. Levélrügy fakadása és a vegetatív hajtás teljes kifejlődése, felemelkedése (Jelmagyarázat: 1. I.1., 2. III.27., 3. IV.23., 4. IV.27., 5. V.1., 6. V.10., 7. V.1., 8. VI.15.; a. szilleptikus hajtás, b. pálhalevelek részben lehullóban, c. hajtásheg) (Roloff 2001)

A közönséges bükk egyedfejlődése során az elágazásrendszer felépítésének változásával négy, egymástól elváható életszakaszt lehet megkülönböztetni. Ezek az alábbiak (Roloff 1989):

1. Kiteljesedési szakasz: Ebben az első stádiumban a csúcscrügy és a felső rendes hónaljrügyek évről-évre hosszúhajtásokat fejlesztenek, a középső rendes hónaljrügyekből rövidhajtások törnek elő, a legalsó, nagyon kicsi hónaljrügyek nem hajtanak ki, hanem alvórügyként hosszabb ideig nyugalomban maradnak. Ennek az évről-évre megismétlődő akrotóniának köszönhetően egy emeletes felépítésű elágazásrendszer jön létre (1.2.-14. ábra). Életerős egyedeknél a vezérhajtás ily módon történő növekedése és elágazása évtizedekig megmarad, akár az egyed 150 éves koráig is fennállhat. Fiatal, nem túl sűrűn álló egyedeknél a vezérhajtáson kívül valamennyi felső oldalágon is ez az elágazás figyelhető meg. A hosszúhajtás hossza idős egyedek esetében is 10 cm fölött van.



1.2.-14. ábra. Egy hároméves elágazásrendszer felépítése (Jelmagyarázat: 1. vezérhajtás az X. évben, 2. hajtásheg, mely az X. év hajtástengelyét választja el az X-1. év hajtástengelyétől, 3. az X. évben keletkezett oldalhajtás, 4. az X-1. év vezérhajtásának tengelye, 5. az X-1. évben keletkezett oldalhajtás tengelye, 6. az X-2. év vezérhajtásának tengelye, 7. az X-1. évben keletkezett két éves rövidhajtás, 8. alvórügy) (Roloff 2001 után módosítva)

zük, akkor az egész korona pusztulása kezdődik meg. Kedvezőtlen statikai tulajdonságok (pl. levélhalmozódás a gyenge hajtások csúcán) miatt a felső koronarészben a rövidhajtás-lánccok nem lesznek hosszú életűek. Az elhalás időpontját az egyre jobban erősödő biotikus és abiotikus tényezők befolyásolják, amely aztán gyengült ághoz vagy faegyedhez vezet. A pusztulási szakasz hosszát megadni nem lehet.

A fenti négy szakasz egyben vitalitási szakasz is, amelyeket a faegyed egészségi állapotának meghatározására is lehet használni. (Ezt részletesebben lásd a »7. A bükkösök erdővédelmi kérdései« fejezetben.)

Megújulás (reiteráció)

Stressz, sebzések és optimálisan kívüli termőhelyi feltételek váltják ki a közönséges büknél a reiterációt, ami egyetlen elágazásrendszerben (egy egyednél) az architekturális felépítés kiszámíthatatlan ismétlődésének felel meg. Ennek helye és ideje előre nem jósolható meg (Roloff 2001).

2. Hanyatlási szakasz: Ebben a stádiumban képez ugyan még a csúcscrügy évről-évre rövidebb hosszúhajtásokat, viszont az összes rendes hónaljrügyből szinte kizárólag rövidhajtások és az alsó részen pedig alvórügyek képződnek. E szakasz jellemzője az elágazások számának csökkenése. Vitális, öreg bükkök esetében a vezérhajtásnál ez a szakasz 150 év után következik be, gyenge termőhelyeken viszont hamarabb. A rendelkezésre álló növényteret ez a koronaalakulás már nem tudja teljes mértékben kihasználni. A hosszúhajtás hossza idős egyedeknél 5–10 cm között van.

3. Pangási (stagnálási) szakasz: Ebben a stádiumban már a csúcscrügy is rövidhajtásokat kezd el képezni, tehát a vezérhajtás már nem ágazik el, mivel a rövidhajtások eleve el nem ágazók. A csekély rövidhajtáshossz miatt az ágak hosszú növekedése és a fa magassági növekedése gyakorlatilag stagnál. Ez a szakasz egy jelentős és tartós vitalitáscsökkenést mutat az ágaknál, vagy a vezérhajtás esetén az egész fánál. Elnyomott egyedek esetében az erős árnyalás miatt a vezérhajtásnál ez már korán jelentkezik, az oldalágak gyors ágtisztulása utal rá. Az éveken át tartó rövidhajtás-képződés rövidhajtás-lánchoz vezet. E szakasz hossza 5–10 év.

4. Pusztulási szakasz: Ebben az utolsó stádiumban az ágak elhalása, vagy ha a vezérhajtást néz-

Idősebb fák architektúrális felépítésének megértéséhez a reiteráció ismerete fontos, amelynek három kiindulópontja lehet: 1. alvórügyek (proventív rügyek) kihajtása, 2. járulékos (adventív) rügyek keletkezése és kihajtása, 3. oldalhajtások vízszintes (plagiotróp) növekedésből függőleges (ortotróp) növekedésbe való átírányulása. A bükk számos különböző, részben szokatlan mechanizmussal rendelkezik, hogy a környezeti hatásokra a reiteráció segítségével válaszoljon. Tapasztalati tény az is, hogy a környezeti hatásokra inkább a hajtáshossznövekedés-megváltozásával reagál, mintsem a reiteráció valamelyik típusával, amelyek nem gyakoriak, de e fajfaj flexibilitásához hozzájárulnak. Az alábbi reiteráció-típusokat lehet ennél a fajfajnál megkülönböztetni:

1. Elsősorban fiatal fákon jelentkező reiteráció típusok

a. A csúcsrügy, illetve a csúcsajtás elvesztése esetén a vezérhajtás pótlása

A traumatikus reiteráció egyik legismertebb típusa, elsősorban vadragás hatására következik be. Ha a csúcsrügy tavasz előtt elpusztul, akkor a szerepét a felső hónalj-rügyek egyike fogja átvenni, mivel megszűnik az ún. apikális dominancia, azaz a csúcsrügy hormonális gátlása a rendes hónalj-rügyek kihajtására nézve. Ha viszont később pusztul el, akkor az ún. apikális kontroll hiányában egy szabályos oldalhajtás a vízszintes (plagiotróp) növekedéséből fog fölemelkedni és függőleges (ortotróp) növekedésű lenni. Ugyanez történik, ha a vezérhajtás hal el vagy törik le.

b. Árnyékban nevelkedett egyedek hajtásainak felemelkedése

Az adaptív reiteráció esete. Rügyfakadás után – mint fent részletezésre került – a hajtások vízszintesen (plagiotróp) növekszenek, s csak utána emelkednek fel, ez a bükk sajátos tulajdonsága (ami az architektúrális típusának következménye). Azonban, ha mélyárnyékban marad az egyed, akkor a hajtás megtartja a vízszintes vagy ferde irányú növekedését, s csak ha kellő megvilágítást kap, akkor fog viszonylag rövid idő alatt fölemelkedni. A korona felső részében ezek a felemelkedő oldalhajtások a vezérhajtásnak konkurenciát jelenthetnek, s önálló részkoronákat képezhetnek.

c. Proleptikus hajtások dominanciája a vezérhajtással szemben

Kétféleképpen jöhet létre: a proleptikus (János-napi) hajtások 1. a vezérhajtás hónalj-rügyeiből nem vízszintesen, hanem függőlegesen törnek elő, ill. 2. az oldalhajtások csúcsrügyéből törnek elő és emelkednek fel. A későbbiekben is függőlegesen (ortotróp) nőnek ezek a hajtások, s a vezérhajtásnak jelentenek konkurenciát. Túlzott fénybőséggel, teljes megvilágítással lehet magyarázni ezt az adaptív reiterációt, amely esetben a függőlegesen fölfelé törő hajtások levelei jobban tudják hasznosítani a fény mennyiséget, illetve a felső koronarész a rendelkezésre álló teret jobban ki tudja használni.

2. Elsősorban idős fákon jelentkező reiteráció típusok

a. Vízhajtás (fattyúhajtás) keletkezése

Idős fák szabad állásba kerülésével a már ágmentes törzsrész alvórügyei kihajthatanak, mely vízhajtások vagy vízszintes irányban nőnek, vagy függőlegesen fölfelé törnek, ami így részleges vagy teljes adaptív reiterációnak feleltethető meg. Érdekes módon hirtelen szabad állásba kerüléskor rendszerint nem hoz vízhajtásokat a bükk. Alvórügyei egyébként viszonylag rövid ideig, mintegy 20 éves korukig tartják meg életképességüket.

b. A koronabelsőben megnövekedett fénymennyiség által kiváltott reiteráció

Oka (fénytöbblet) és eredete (alvórügy) a vízhajtáshoz hasonló, de ebben az esetben nem a törzsön, hanem az idősebb ágakon jelennek meg hajtások. A kiváltó ok általában a korona felső részének ritkulása vagy nagyobb ágak letörése.

c. Oldalágak átírányulása

Öreg, szabadállásban található fák alsó oldalágai a vízszintes (plagiotróp) növekedésből átválthatnak függőleges (ortotróp) növekedésbe, ha már nem állnak a vezérhajtás apikális kontrollja alatt, s így a csúcsi részük fölfelé írányul.

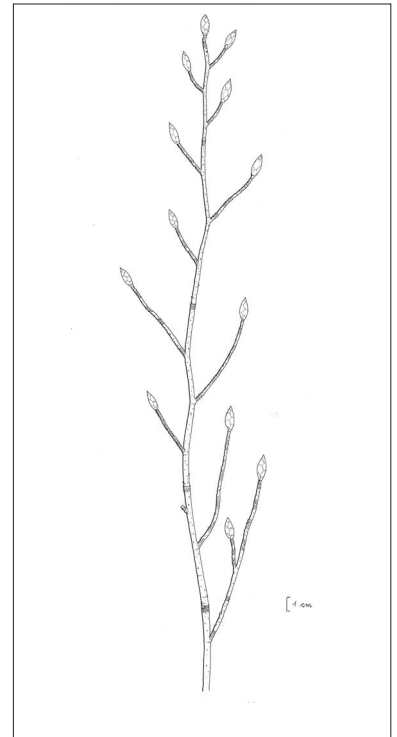
- d. Ágcsavarodás miatt bekövetkező reiteráció
Nagyon öreg, szabadállású egyedeknél ritkán fellépő jelenség. Kiváltó ok az, amikor az alsó, messze kinyúló ágakon az erősebb oldalágak letörnek. A súlypont áthelyeződése miatt a kinyúló ág mindaddig csavarodik, amíg néhány gyengébb oldalhajtás csúcsa fölfelé nem irányul. Ezek a következő években megerősödnek, s fölálló ágrendszerre szerveződnek.
 - e. Koronaperiférián jelentkező reiteráció
Idősebb, szabadállásban vagy sorban található egyedek oldalsó koronaperifériáján keletkeznek. A rendelkezésre álló szabad növénytér miatt néhány ág megerősödik, abba benő, amelynek aztán következményei részint alvórügyek kihajtása és részint felemelkedő hajtásvégek lesznek.
Megjegyzendő, hogy a b–e. esetekben a belső vagy külső koronaperiférián szabályos, felálló, „kis fácskák” jönnek létre.
 - f. Homlívány keletkezése
Öreg fák nagyon messze kinyúló alsó ágai súlyuknál fogva érintkezhetnek a talajfelszínnel, s a dörzsölés miatt a rákövetkező években meggyökeresedhetnek, a fejlődő hajtásaik pedig fölfelé irányulhatnak. Idővel az anyafa körül attól már független utódok állhatnak, amelyek eredetéről az ívesen hajlott alsó törzsrész árulkodik.
 - g. Gyökérsarj keletkezése
A talajfelszínhez közeli gyökereken – elsősorban sebzés hatására – járulékos rügyek jöhetnek létre, amelyekből sarjak törhetnek elő. (Részletesebben lásd az 1.4. fejezet »A bükk vegetatív szaporodása« alfejezetben.)
3. Kortól függetlenül jelentkező reiteráció típusok
- a. A törzs ferde állásából vagy meghajlásából származó reiteráció
Ha egy vihar vagy hónyomás ferdén megdönti a törzset, vagy a felső törzsrész a szomszédos fa koronába dőlése miatt meghajlik, akkor az új állásba került törzs fölfelé néző oldalán az alvórügyek kihajtanak, s fölálló hajtások sorozata fejlődik kb. egy vonalban (hárfához hasonlítható módon), amelyek vastagabb, függőleges irányultságú ágakká erősödhetnek meg. A hónyomás okozta eset gyakran megfigyelhető a bükk által alkotott erdőhatáron.
 - b. Tő- és tuskósarj keletkezése
A törzs eltávolítása után a visszamaradó törzsrész, illetve tuskó alvó- és járulékos rügyeiből törhetnek fel a tő- és tuskósarjak. A bükk tuskósarjai többségükben a kalluszban szerveződő járulékos rügyekből képződnek, esetenként a tuskó oldalán lévő alvórügyek is kihajtanak és tősarjakat hoznak létre. (Részletesebben lásd az 1.4. fejezet »A bükk vegetatív szaporodása« alfejezetben.)

Vegetatív morfológiai bélyegek

A **gallyak** már a második évben szürke színűek. A **vessző** szürkésbarna színű, fényes, számos kicsi, megnyúlt és világos paraszemölcsessel borított, a bél kicsiny. Rövidhajtásai a rügpikkely-ripacsoktól gyűrűsek. A kicsi, félkör alakú levélripacson 4–5 edénynyaláb-végződés látható, a hónaljriügyek a levélripacs felett oldalt állnak.

Levélrügyei orsó alakúak, megnyúltak, 2–3 cm hosszúak és kb. 3–5 mm szélesek, közepük táján a legszélesebbek. Számos (9–24 pár, átlagosan 13 pár) fedelékesen álló, négy függőleges sorba rendeződő rügpikkely védi a rügyet, a fahéjbarna rügpikkelyek a csúcsuk táján gyengén molyhosak és gyakran sötétebb színűek. A rügpikkelyek keskenylándzsásak, alapi részükön vörösesbarnák, a többi részen világosbarnák. Kívülről csak 9–11 rügpikkelypár látható, amelyek tövében a levélkezdemények hiányoznak vagy csak kezdetlegesek, átlagosan a 10. csomónál kezdődően, a már nem látható rügpikkelypárok tövében találhatók a jól fejlett levélkezdemények, melyekből aztán a lomblevelek kifejlődnek. A rügpikkelyek belső oldala és

a levélkezdemények erősen szőrösek, ezáltal jól védettek. Az árnyékban kialakult rügyek rövidebbek, vékonyabbak, kevesebb (6–10) és vékonyabb rügypikkelypárral, s átlagosan 3 levélkezdeménnyel bírnak, míg a fényben fejlődtek hosszabbak, vastagabbak, a rügypikkelypárszám elérheti akár a 24-et is, a rügypikkelyek vastagabbak, merevebbek és átlagosan 6 levélkezdeményük van. Többnyire a csúcsrügy a leghosszabb. Előfordul, hogy közvetlenül a csúcsrügy alatt lévő első hónaljrügy kicsiny, alig látható alvórügynek szerveződik, de rendes rügy is lehet itt. Utóbbi eset maga után vonja a villás elágazást. A csúcsrügytől számított első rendes hónaljrügy közel olyan hosszú, mint a csúcsrügy, az ez alatti hónaljrügyek hossza aztán fokozatosan csökken. A levelek türemlése a rügyben redőzött (ún. plikatív), azaz a levéllemez az oldalerek mentén hosszanti irányban többszörösen, legyezőszerűen van összehajtogatva. A rügyben a levél- és rügykezdemények váltakozva két sorba rendeződnek. A **virágrügyek** (valójában vegyesrügyek) hasasabbak, zömökebbek a levélrügyeknél, s már júliusban jól megkülönböztethetők azoktól (1.2.-15. ábra). Hasasságuk a már nyár végére jól fejlett porzós virágzatoktól származik. A virágrügyek között gyakori az, amelyikben mindkét ivarú virágzat megtalálható (a levelek mellett) és az, amelyikben csak porzós virágzatok vannak (a levelek mellett). Elenyésző gyakorisággal az a típus is előfordul, amelyikben csak nővirágzat van (a levelek mellett). A levélrügyek és a virágrügyek aránya függ az életkortól, de a környezeti hatásoktól is. Ha a virágrügyek kialakulásakor aszályos időszak következében stresszelt állapot van, akkor több virágrügy keletkezik (Wachter 1964).



1.2.-15. ábra. Virágrügyek a rövidhajtás-láncokon idős bükk egyednél (Roloff 1986)

A hosszúhajtások alsó csomóin **alvórügyek** (proventív rügyek) vannak, amelyek 0,5–1 mm hosszúak, átlagosan 6 pár rügypikkellyel fedettek, s bennük a levélkezdemények még fejletlenek. A későbbiekben a reiteráció során vízajtások (fattyúhajtások) vagy tősarjak fejlődhetnek belőlük.

A kihajtó csúcsrügy lehulló rügypikkelyei a hajtáson gyűrű alakú heget hagynak hátra. Ezt a növekedés rekonstrukciójának elemzésekor lehet felhasználni, mert az éves hajtásszakaszok határait jól lehet érzékelni. A rügyek csaknem kétéves fejlődési ciklus után április végén/május elején hajtanak ki. Jó növekedési feltételek mellett előfordul, hogy a csúcsrügyek és esetleg a közvetlenül alattuk lévő hónaljrügyek idő előtt éretté válnak (ugyanabban a tenyészeti időszakban bennük szabályos hajtáskezdemények és hónaljrügyek

képződnek) és már nyáron úgynevezett proleptikus (János-napi) hajtásokat hoznak. Ha az időjárási viszonyok nyáron nem kedvezőek, akkor ezek a jól fejlett rügyek nyugalomban maradnak.

A hajtásrendszer differenciált, **hosszú- és rövidhajtásokra** tagolódik. Ha a csúcsi merisztéma jól fejlett és aktív, akkor a rügyből hosszúhajtás fejlődik. Ha gyengén fejlett és inaktív, akkor rövidhajtás keletkezik belőle (1.2.-16. ábra). A hosszúhajtás tengelye kihajtás után szőrös, majd lekopaszodik, a rügyek és a levelek váltakozó állásúak, azaz egy náduszon egy levél és egy rügy ered, s a rügyek és a levelek a hajtáson két, egymással szem-



1.2.-16. ábra. Frissen fakadt rövidhajtások (Fotó: Bozsó Gyula)

közti sort alkotnak, ezért a hajtás, s különösen az árnyékban nőtt, zegzugos. Ez a zegzugosság azonban a rákövetkező években a hajtás megerősödésével eltűnik. Lombfakadás után a hajtás világoszöld és rugalmas, a megnyúlási szakasz május végéig/június elejéig tart. A hosszanti növekedés lezárulása után a hajtások fölfelé irányulnak, a hajtástengely lilásbarna színűre változik, majd elfásodik. A rövidhajtásokra a nagyon rövid internodiumok és a hónaljrügyek kifejlődésének hátráltatása jellemző. Ezek mindaddig nyugalomban maradnak, amíg a hajtáscsúcs meg nem sérül, vagy amíg a rövidhajtás hosszúhajtás szerűen tovább nem fejlődik (Felbermeier & Mosandl 2002).

A **levelek** elliptikusak vagy ritkábban tojásdadok, többnyire közepük táján a legszélesebbek, csúcsuk hegyes vagy gyengén és röviden kihegyesedő, válluk az ék alakútól a lekerekítettig változik, szélük az éptől a hullámoson (kanyargóson) át a gyengén fogasig terjedhet, élük hullámos és pillás. A levéllemez szárnyasan erezett, az erek párhuzamosak, az (5–)6–8(–9) oldalérpár apró fogakba futhat ki. Az oldalak már nem ágaznak el. Az erőteljes hosszúhajtások, sarjhajtások és vízajtások leveleinek széle rendszerint durvábban fogas, a János-napi hajtásoké viszont mindig ép. A levelek (5–)6–7(–10) cm hosszúak és (3–)4–5(–7) cm szélesek, a korona egészét tekintve kiegyenlített vízjáratúságú, üde termőhelyeken átlagosan nagyobbak, mint száraz termőhelyeken. A levéllemez felül fénylőbb, sötétebb zöld, fonáka kevésbé fénylő és világosabb. A fény- és árnyéklevélsajátosságokat már a rügyben is fel lehet ismerni (Eschrich et al. 1989). Az árnyéklevelek átlagosan 15–20%-kal nagyobbak, mint a fénylevelek. A levéllemez legnagyobb szélességének és hosszúságának aránya mind a fénylevelek, mind az árnyéklevelek esetében 62–67% közötti (Majer 1989). A **fénylevelek** kisebbek, vastagabbak, bőrszerűbbek, fényes felszínűek, kevesebb érpárszámúak, 2 vagy több paliszádparenchima rétegűek, míg az árnyéklevelek nagyobbak, vékonyabbak, mattabbak, több érpárral rendelkezők, egy paliszádparenchima rétegűek. A fénynek jól kitett hajtások tengelye egyébként pattanva törik, az árnyékban fejlődötteknél a hajtástengely nehezebben törhető el. Az árnyhajtások levelei határozottan egy síkba rendeződnek, a fényhajtásoké nem mindig mutatnak ilyen szabályos elhelyezkedést. A korona északi és déli oldalán lévő fénylevelek között hasonló különbségek adódnak, mint az árnyék- és fénylevelek között. Magas záródás esetén az alacsonyabb záródáshoz képest a (hosszú- és rövid-)hajtásonkénti levélszám csökkenése, a levélméret növekedése és a szabályosabb levélhelyezkedés (levélmozaik) figyelhető meg, így a fény mennyiség jobban hasznosul.

A levélfonák különböző mértékben lehet szőrös. A szőrök a főéren és az érzugokban megmaradnak, a többi részről a lombzat kifejlődése során lekopnak. A sztómasűrűség átlagosan 12 db/cm², hosszuk 30 µm, szélességük 22 µm körüli. A levél mindkét felszínén a kutikularendszer és a viasz kristályok hiányoznak, ezért a levél belső állománya kevésbé védett (Kvaček & Walther 1991). A levélnyel (4–)7–10(–15) mm hosszú és szőrözött, hossza kevésbé függ a levéllemez hosszától. A pálhák keskenyek, megnyúltak, hártásak, vörös-szabarnak, lombfakadáskor feltűnők, de hamar lehullók.

A levelek nagyfokú változatosságot mutatnak, a levél morfológiai bélyegei között alig van olyan, amelyet többé-kevésbé ne befolyásolna a koronán belüli elhelyezkedés (Bartha & Raisz 2004), amit a következő néhány példa is érzékeltet: 1) A sarjak és a fiatal egyedek levelei nagyobbak, mint az idősebbeké. 2) A levéllemez hosszát és szélességét, az oldalak számát nagymértékben befolyásolja a hajtás típusa, a hajtáson belüli helyzet (lásd a korábban említett anizofília jelenségét), az égtáj szerinti kitettség és a fény mennyisége, utóbbi következtében lehet fénylevelet és árnyéklevelet (átmenetekkel) megkülönböztetni. 3) A fényviszonyoktól független levéljellemező a levéllemez alakja, a hossz és a szélesség aránya, viszont a levélnyel hossza a fényviszonyoktól függ. Ennek következtében a levéllemez és a levélnyel hosszának aránya a korona eltérő magasságaiban, a hajtáson belüli különböző helyeken, a fény- és árnyékleveleken, valamint az eltérő kitettségeken más és más. 4) Az egymást követő évek során egyedül a levéllemez hosszának és a levélnyel hosszának aránya tekinthető állandónak. 5) A levéllemez szőrözöttsége az égtájjal mutat szoros kapcsolatot. Továbbá kimutatták, hogy 6) a tengerszint feletti magasság emelkedésével a levélnagyság, az érpárok száma és a levélnyelhossz csökken, s ez különösen a fénylevelek esetében szembetűnő (Adamidis et al. 2021).

Mivel a levél alaki bélyegeit az elhelyezkedés és a fénynek való kitettség többé-kevésbé befolyásolja, ezért mintavételnél erre mindenképpen ügyelni kell. A bélyegek majdnem mindegyike – feltehetően az időjárás és

egyéb külső körülmények hatására – szignifikáns változást mutat az évek során, ezért a levél taxonómiai vizsgálatokra való alkalmassága e fafajnál erősen megkérdőjelezhető (lásd részletesebben az 1.2. fejezet »A bükk nomenklatúrája és taxonómiája« alfejezetét).

Az őszi lombszíneződés kezdetben halványsárga, később narancsvöröstől vörösesbarnaig változik. Az elszíneződés általában a korona felső és külső részén jelentkezik először és befelé tart. Ha a levél elérte a bronzbarna színt, a legkisebb külső hatásra lehullik (Márkus 1965). A levelek egy része azonban már sárgán is lehullhat, különösen akkor, ha az időjárás szeles, csapadékos. Lombját későn, rendszerint csak az első fagyok után hullatja. Különösen fiatal egyedek főleg idősebb gallyain, ágain számos elszáradt levél maradhat fenn a fán a tél folyamán. Hasonló jelenség figyelhető meg a csemetéken, tő- és tuskósarjakon is (Moesz 1914).

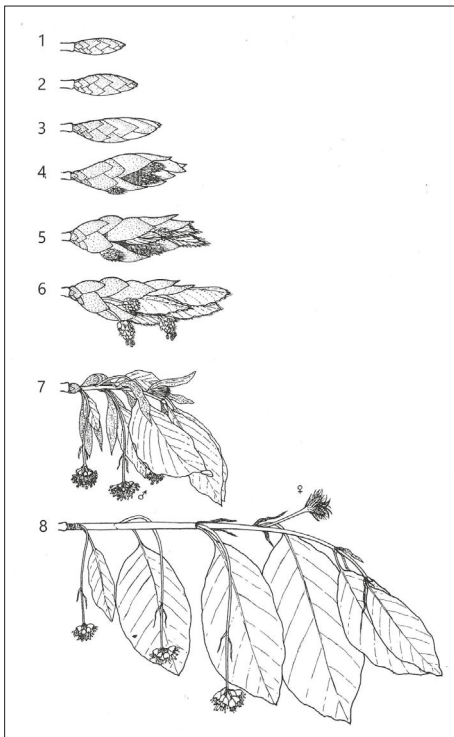
Generatív morfológiai bélyegek

Egylaki faj, mind a porzós, mind a termős virágzatai a generatív hajtások leveleinek hónaljából erednek, azok fakadásával egyidőben jelennek meg, a virágzás a tavaszi hajtásmegnyúlással egyidőben történik (1.2.-17. ábra). A virágzatok elsősorban a fénykoronában szerveződnek. A rövidebb generatív hajtásokon többnyire csak porzós virágzatok vannak az alsó levelek hónaljában, míg a hosszabb generatív hajtásokon ezeken túl a felső levelek hónaljában egy vagy ritkábban két termős virágzat is található. A porzós virágzatok száma (1–)3–4(–6), a leveleké pedig (3–)4(–6) (Márkus & Mátyás 1966).

Proterandrikus faj, azaz a porzós virágok hamarabb nyílnak, mint a termősök. A virágkezdemények kialakulása a levélkezdemények kialakulásával együtt az előző év vegetációs időszakában megy végbe (lásd még az 1.4. fejezet »A bükk szaporodásbiológiája« alfejezetét). A rügyben a porzós virágzatokat már júliusban, a termős virágzatokat csak novemberben lehet azonosítani.

A porzós virágok dicháziális (kettős bog, azaz 3-tagú) részvirágzatokban vannak, melyek többesével fejcske virágzatba egyesülnek. Ezek 4–5 cm hosszú nem merev tengelyen csüngenek, a tengely közepe táján két megnyúlt murvalevél van. A porzós virág ivartáját (5–)6(–7) fehér és bozontosan szőrös, összeforrt, 4–5 mm hosszú sárgásfehér lepellevél védi, melyek csúcsa esetenként világosbarna színű. Egy-egy virágban (4–)8–12(–15) porzó van, a porzósálak kb. 10 mm hosszúak, fehérek, a virágtakaróból kilógnak, a portok sárga. A pollen gömbölyded és trikolporát, azaz három, pórusról pórusra futó redővel ellátott. A pollen 36–42 µm, súlya 37 ng körüli és átlagos ülepedésgyorsasága 5,5–6,0 cm/s. Egy porzós virág átlagosan 175 ezer pollent termel.

A termős virágok kétvirágú dicháziumban találhatóak, ugyanis a *Fagaceae* családra jellemző kettős bog középső virága a *Fagus* nemzetség termős virágzata esetében a törzsfajlás során abortálódott (Brett 1964). A termős virágzatok fel- vagy többnyire elállnak, a rövid, 1–2 cm hosszú tengely merev, rányomottan szőrös, s a virágzatot zöldes, szálkás-szőrös kupacs veszi körül. (Manapság úgy vélik, hogy a négy kupacsrészt a virágzat magasabb szerveződésű steril tengelyének kell tekinteni, amelyek párosával az egyik vagy másik virághoz tartoznak. Ezt bizonyítja az is, hogy a fiatal kupacs alatt 4 megnyúlt, vöröses, hártás murvalevél van.) A kupacsból csak a két nővirág háromkaréjú, sárgászöld, majd vöröslő bibéi és a bibék tövével lévő szőrös, ecetszerű lepelfogai látszanak ki. A virágnak (4–)6 szőrös, összeforrt lepellevele van, a bibesálak kb. 4 mm hosszúak, megnyúltak, elvékonyodók és



1.2.-17. ábra. Virágrügy fakadása és a generatív hajtás teljes kifejlődése (Jelmagyarázat: 1. I.1., 2. II.15., 3. III.27., 4. IV.16., 5. IV.18., 6. IV.23., 7. IV.27., 8. V.7.; ♂ = porzós virágzat, ♀ = termős virágzat) (Rolloff 1986)

ívesek, a bibe elhajló, az alsó állású, cönokarp (azaz összenőtt termőlevelű), háromoldalú és háromrekeszű magház rekeszenként 2–2 anatóp (visszafordult helyzetű) és csüngő magkezdeményt visel. Elvirágzás után az 1,5–2,5 cm nagy kupacs bezáródik és elfásodik. A kupacsfüggelékek merevek, ár alakúak, 2–5 mm hosszúak, elállóak vagy visszahajlók, kezdetben zöldesek, majd hamar vöröses színűek lesznek, finoman szőrösök, termésérés közben megbarnulnak.

A beporzás május eleje és közepe között történik meg, a pollen csírázásától a megtermékenyítésig 2–3 hét telik el. Kezdetben csak a kupacs és a termés fejlődik, s csak június vége felé kezd a 6 magkezdeményből egy maggá fejlődni. A kupacs és a makkok már júniusban elérik végleges nagyságukat (1.2.-18. ábra), de az embrió ekkor még csak kb. 1 mm nagy. A tényleges érési folyamat csak augusztusban kezdődik és 6–8 hétig tart, a termés október elejére érik be (1.2.-19. ábra).



1.2.-18. ábra. Érésfélben lévő termések
(Fotó: Csóka György)



1.2.-19. ábra. Kovadt kupacsok az érett makkokkal
(Fotó: Bozsó Gyula)

A fénylő gesztenyebarna, kissé szárnyasan háromélű, hegyes csúcsú, a csúcsi részen szőrös, endospermium (táplálósövet) nélküli, éréskor 15–20 mm hosszú és 9–11 mm széles makkok kettésével (ritkán hármásával) találhatóak a kupacsban, amely éréskor négy kopáccsal kovad. A köldök háromszög alakú, a makk csúcsán a bibeszálmaradványok láthatók. A maghéj vékony és barna, a mag egy szőrös fonálszerű képletet visel, ami az egykori magháznak a középső oszlopa. Mindkét húsos, olaj tartalék tápanyagtartalmú sziklevel tekervényesen össze van hajtva. A gyököcske közelében még felismerhetők az elhalt magkezdemények elszáradt maradványai.

A termések októberben hullanak, a kupacs a makkok kihullása után még egy ideig a fán marad. Víz-tartalmuk erre az időszakra 20–55%, később 25–35% között van. Az ezermagtömeg a víztartalom függvényében 190–220 g, a csírázási erély 70–100% közötti. Csírázásgátló anyagok röviddel a teljes érés előtt felhalmozódnak és a következő év tavaszáig hátráltatják a csírázást. Magtermő korát szabad állásban 40–50 éves, állományban 50–80 éves kora körül éri el.

Epigei csírázású (1.2.-20. ábra), nagy és veselakú, ülő, vastag, bőrszerű, felül fénylő élénkzöld, alul szürkésfehér, szélén hullámos sziklevelei vannak. A csíranövény első levelei nem különböznek a későbbi levelektől, de szélük többnyire fogazott. A sziklevelek és az első lomblevélpár a későbbi levelektől eltérően keresztben átellenesen állnak, a harmadik (rendes) lomblevél 90 fokkal elfordul a levélpárhoz képest, s az egyik sziklevéllal lesz egy vonalban (1.2.-21. ábra). A sziklevelek hónaljában két rügykezdemény van, amelyek proventív rügyként viselkednek, ha az epikotil rész megsérül. Az első évben a csíranövény még ortotróp növekedésű, de a rákövetkező és az azt követő valamennyi évben a hajtástengely már plagiotróp növekedésű lesz (Packham et al. 2012).



1.2.-20. ábra. Epigei csírázás, a makkhéj levetése és a sziklevek bezöldülése folyamatban van (Fotó: Ficzeré Mónika)



1.2.-21. ábra. Csíracsemete a két jellegzetes sziklevével, az első pár lomblevéllel és a közöttük lévő hajtáskezdeménnyel (Fotó: Csóka György)

A bükk fiziológiája a változó klíma tükrében

Mészáros Ilona

A bükk alkalmazkodóképessége és korlátai

A bükk lassan növekvő faj, de ugyanakkor az életkora elérheti a 400 évet is, ezért elsődleges fontosságú számára az alkalmazkodási képesség megőrzése, amit a funkcionális tulajdonságok és fiziológiai folyamatok megváltozása tesz lehetővé. A bükk növekedését leginkább korlátozó tényező a nyári csapadék és a felvehető talajnedvesség, különösen akkor, ha az hőszélességgel társul. F fiatal csemetékkel végzett laboratóriumi és szabadföldi vizsgálatok arra is felhívják a figyelmet, hogy a bükk növekedése érzékeny a légköri szárazságra is (Leuschner 2022).

Bár a bükk árnyéktűrő faj, de képes a jelentősen megváltozott fényklímához és szárazabb feltételekhez is alkalmazkodni, ami jelentős fenotípusos plaszticitására utal. Egy hazai szubmontán bükkösben végzett vizsgálatok során Mészáros és munkatársai (1995, 2002) kimutatták, hogy a tarvágást követően a bükk csemeték a tarvágás feltételeihez a fotoszintézis intenzitásának és a belső vízhasznosítási értéknek többszörösre emelésével alkalmazkodtak. Plasztikus viselkedését a vízfelhasználási stratégiája is igazolja. A bükköt a csapadékos atlanti klímában anizohidrikus viselkedésű (vízpazarló) fajként írták le, mivel a levél vízpotenciálja nagy nappali amplitúdóval változik és a sztómás transzspirációját gyengén szabályozza (Martinez-Vilalta & Garcia-Forner 2017; Leuschner et al. 2022).

Az utóbbi években folytatott élettani és genetikai vizsgálatok megerősítették, hogy a bükk a vízfelhasználási stratégiájának változtatásával képes nemcsak fenotípusosan, hanem genetikailag is alkalmazkodni a termőhelyi körülmények változásához. Száraz termőhelyekhez alkalmazkodva a bükk inkább víztakarékos (izohidrikus) viselkedést mutat, a leveleiben a víztartalom és a vízpotenciál viszonylag szűk tartományon belül változik, és erősebb sztómásintéssel szabályozással csökkenti a transzspirációt (Leuschner et al. 2022). Az átlagos levélméret szárazabb klímájú termőhelyen akár 40%-kal nagyobb lehet, mint csapadékos környezetben.

A bükk sokrétű alkalmazkodási potenciálját azok az evolúciósan kialakult élettani folyamatok teremtik meg, amelyeket ez a fejezet ismertet. Minden jelentősége dacára, a fenotípusos plaszticitás és a genetikai alkalmazkodás csak az élettanilag lehetséges keretek között, és a versengő fajok által szabadon hagyott ökológiai térben működőképes, és jelöli ki azokat a feltételeket, amelyek a bükk szerepét és jelenlétét határozzák meg a hazai erdőtársulásokban. Ezeket a feltételeket az 1.3. főfejezetben »A társulásképeség ökofiziológiai háttere« alfejezet mutatja be.

A bükk lombkoronája és a levelek funkcionális tulajdonságai

A bükk víz- és szén-háztartásában és produktívitasában meghatározó szerepe van a lombkoronának, hiszen felületet biztosít a gázcserenek, a fényabszorpciónak és itt játszódnak le a transzspiráció, a CO₂-asszimiláció és a szerves anyagok képződésének a folyamatai.

A lombkorona kvantitatív jellemzésére használt levélterület index (*LAI*, leaf area index) a fák életkorával növekszik és az adott termőhelyi feltételek között elérhető maximumot (LAI_{max}) követően viszonylag állandó szinten marad. Összevetve a többi lombhullató európai fafajjal, a bükk idős állományaiban nagyobb a LAI_{max} , és igen széles tartományon belül (4,5–9,5) változik az állományszerkezettől, a klimatikus és edafikus tényezőktől függően (Leuschner 2020).

Bequet és munkatársai (2011) szerint a vegetációs időszak alatt a bükkösökben a *LAI* ún. trapéz alakú időbeli mintázat szerint változik, amelyben három szakasz különíthető el: 1) tavasszal a rügyfakadást követően intenzív a *LAI* növekedés, ami általában május elejétől július közepéig tart; 2) nyáron kvázi állandó a *LAI* maximum; 3) ősszel pedig csökken. A maximális *LAI* és annak az évek közötti variabilitása szempontjából a legkritikusabbak az első időszakban uralkodó sugárzási, csapadék és talajnedvesség feltételek (Bequet et al. 2011). A bükk a kora tavaszi – kora nyári időszakban fellépő vízhiányra a levélnövekedési ráta csökkenéssel reagál, így ugyanazon évben csak kisebb LAI_{max} -ot képes létrehozni. Ezzel szemben kiugróan magas LAI_{max} várható azokban az években, amikor a tavaszi – kora nyári időszak szélsőségesen csapadékos. Amennyiben a tenyészidőszak további részében aszály lép fel, a magas *LAI* kedvezőtlenül hat a bükk vízháztartására, mivel rontja a transzspirációs vízvesztés és a vízellátás közötti egyensúlyt (Leuschner 2020). A bükk az extrém nyári aszályokra a levelek korai, szenescencia (előregedés) előtti lehullásával, és ezzel összefüggően LAI_{max} csökkenéssel reagál. A levélvesztés annak ellenére, hogy csökkenti a transzspirációs felületet, nem a fák védekező mechanizmusa, hanem a szárazsággal összefüggésben kialakuló vízszállítási zavarnak a következménye. A vízhiány miatt az ágakban a xilém edényeiben megszakad a vízoszlop (kavitáció) és légbuborékok képződnek (embolizáció), ezáltal drasztikusan csökken a xilém hidraulikus konduktanciája és megszűnik a vízszállítás a levelekbe. Az embolizáció még a következő évben is érezteti a hatását, az aszályos évben lombvesztett bükkfák nagy részénél a lombkorona nem regenerálódik (Schuldt et al. 2020). Ezen kívül megfigyelték azt is, hogy a nyári időszakban fellépő szárazság negatív hatással van a következő évben a LAI_{max} -ra, amit azzal magyaráznak, hogy a vízhiány miatt kevesebb levél- és hajtáskezdemény képződik, aminek következtében a következő évi levélfelület csökken (Leuschner 2020).

A lombkorona-térben, alacsonyabb magasságban jelentősen változnak a mikrokörnyezeti feltételek. A *LAI* növekedésével a fény (intenzitás és spektrum), a relatív páratartalom és a hőmérséklet vertikális grádiensei egyre meredekebbek, amihez a levelek morfológiai/anatómiai és biokémiai/fiziológiai tulajdonságai változásával képes alkalmazkodni.

A levél tulajdonságok legerősebb befolyásoló tényezője a fény. A lombkorona felső/külső, nagy besugárzásnak kitett részén és viszonylag szárazabb környezetben fejlődő ún. fénylevelektől a lombkorona alsó részén és belsejében fejlődő ún. árnyéklevelek irányában növekszik a levélméret (LA cm²), a specifikus levélterület (SLA dm² g⁻¹ sz.a.) és csökken a levél egységnyi területére vonatkoztatott szárazanyag (sz.a.), vagyis a specifikus levéltömeg (LMA g (sz.a.) dm⁻²). A fényszintben magasabb *LMA* értékek a nagyobb levélvastagságot tükrözik.

A vastagabb fénylevelekben alacsonyabb a víztartalom, a szárazanyagra vonatkoztatott össz-klorofill- és összkarotinoid-tartalom és a klorofill a/b arány, és magasabb a karotinoid/klorofill (car/chl) arány, mint a vékonyabb árnyéklevelekben. A fénylevelekben a nagyobb karotinoid-készletnek fontos fényvédő szerepe van (Lichtenthaler 2007; Scartazza et al. 2016). Az árnyéklevelek a hatékonyabb fotokémiai reakciók érdekében a levél nitrogén-tartalmának nagyobb hányadát allokalják a fénybegyűjtésben és az elektron-transzportban szerepet játszó fehérjékre, mint a fénylevelek, amelyek a nitrogént nagyobb mértékben használják fel a fotoszintézis biokémiai reakcióiban résztvevő enzim-fehérjék, főként a Rubisco (ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz enzim) szintéziséhez. Ezzel függ össze az is, hogy az árnyéklevelekben a fotorendszerben nagyobb a fényelnyelésben résztvevő pigment-proteinkomplexeknek a reakcióközpontra eső mennyisége (Lichtenthaler et al. 2007).

A bükk fényleveleinek magasabb a fényteltési CO_2 -asszimilációs rátája, mint az árnyékleveleké, ami a nagyobb Rubisco enzim-tartalommal és a sztómás vezetőképességgel (sztómakonduktanciával, g_s) magyarázható. Az árnyéklevelek viszont hatékonyabban képesek hasznosítani az alacsony fényintenzitásokat (Scartazza et al. 2016). Az árnyéklevelek szerepe nagyobb a felhős napokon, valamint forró, napsütéses időjárási körülmények között, amikor a fénylevelek sztómakonduktanciája, CO_2 -felvétele és fényhasznosítási hatékonysága csökken. Ilyenkor az árnyéklevelek a lombkorona teljes CO_2 -asszimilációjában, mintegy pufferként, nagyobb részarányal vesznek részt. Gyakran megfigyelhető, hogy az idős bükkfák lombkoronájának a legfelső vékony levlérrétegében a levelek morfológiai tulajdonságai különböznek a többi fénylevélhez képest: aprók, vastagok, meredek szögben állnak, erősen csökkent fotoszintézis kapacitással rendelkeznek és gyakran már nyár közepétől funkcionálisan előregednek. Úgy tűnik, a bükk számára ez bevált morfológiai stratégia, a lejjebb elhelyezkedő, funkcionálisan fontos fénylevelek számára a túlzott besugárzás hatásainak az elkerülésére, amikor egy védőpajzsként működő levlérréteg képződik (Leuschner 2020). Különösen fontos szerepet kap ez a morfológiai védelem szárazság és hőstressz felléptekor, amikor a tipikus fénylevelekben a fényvédelemben szerepet játszó folyamatok kapacitása kimerül. Scartazza és munkatársai (2016) kimutatták, hogy a bükk lombkoronájában a levél tulajdonságokban a fény és árnyékszint közötti különbség átlagosan 40–70%-os.

A bükk számára a levél tulajdonságok plaszticitása elsődleges fontosságú a szárazsághoz való alkalmazkodásban, mivel ezekhez szorosan kapcsolatos a produktivitást meghatározó legkritikusabb biokémiai és élettani folyamatoknak a módosulása. A bükk a talaj vízdeficitre a túlzott dehidráció elkerülése érdekében a levélméretnek és specifikus levlérfelületnek (SLA) a csökkenésével reagál és növeli a specifikus levlérfelületet, a levlérfelület denzitását és a levél hidraulikus rezisztenciáját (Niinemets & Valladares 2006):

A levél vízállapot változásai

A bükk lombkoronájában a levelek vízállapotának a jellemzésére használt levlérvízpotenciál (Ψ_l – *pszl*) időben és térben egyaránt nagymértékben változik. Napi szinten a levlérvízpotenciál negatív korrelációban változik a fényintenzitással, a hőmérséklettel és a levegő vízgőz telítettségi hiányával: hajnaltól körülbelül délig csökken, majd estig növekszik és éjszaka maximális értéket ér el. A levlérvízpotenciál napi változásának az amplitúdója indikátor értékű, és általában szoros összefüggést mutat a levél vízviszonyokat befolyásoló transzspirációs vízvesztéssel, a sztómakonduktanciával és a talajvízellátottsági feltételekkel. A bükk a törzsben és az ágakban tárolt víz segítségével képes a levlérvízpotenciál ingadozását csökkenteni oly módon, hogy a tároló szövetekből a víz egy részét kivonja és transzspirációra fordítja. Betsch és munkatársai megfigyelték, hogy súlyos aszály idején, amikor 37 éves bükkfák esetében nagymértékben csökkent a gyökerek vízfelvétele (a 2003. évi súlyos aszálykor), az ezekből a vízraktárakból származó víz 67%-kal járult hozzá a napi vízfelhasználáshoz (Betsch et al. 2011).

A bükk esetében a levlérvízpotenciál napi minimuma (Ψ_{min}) viszonylag alacsony és a talaj vízhiány erősödésével a csökkenését figyelték meg, így átlagosan -1,9 és -2,4 MPa közötti intervallumban mozog. Úgy tűnik, hogy a vízpotenciál minimum plaszticitása fontos a bükk szárazsághoz való alkalmazkodásában, a

faj képes tolerálni az alacsony vízpotenciál minimumokat irreverzibilis fiziológiai és növekedési változások megjelenése nélkül (Leuschner 2020). Ezt erősítik meg azok a vizsgálatok is, amelyek során a bükk elterjedési területén belül a vízpotenciál minimum variabilitását mutatták ki. A nedvesebb közép- és nyugat-európai helyszíneken a Ψ_{min} magasabb (átlagban -2 MPa körüli), míg a száraz, meleg dél-európai termőhelyeken, extrém alacsony, akár -3 MPa alatti értékeket is elérhet (Leuschner et al. 2022). Kedvező talajvízellátási feltételek között a bükk levelei éjszaka a vízfelvétel során rehidrálódnak, egyfajta kiegyenlítődés játszódik le a levél és a talaj között, és hajnalban a levélvízpotenciál (Ψ_{pd}) magas, a talajvízpotenciállal (Ψ) megegyező értéket ér el. Szárazság- és hőstressz idején a bükk leveleinek a hajnali vízpotenciálja (Ψ_{pd}) csökken, mivel az éjszakai periódusban csak részlegesen képesek rehidrálódni. Megfigyelték, hogy hasonló körülmények között a bükk leveleinek a hajnali levélvízpotenciálja (Ψ_{pd}) alacsonyabb, mint a kocsánytalan tölgyé (Aranda et al. 2000). A súlyosan aszályos időszakokban a lombvesztési tüneteket mutató idős bükkfák leveleiben a Ψ_{pd} -3 MPa-nál alacsonyabb. Az idős fákhoz képest a bükk csemeték esetében sokkal gyakoribbak a nagyon alacsony Ψ_{pd} értékek (pl. Nguyen et al. 2017).

A bükk (és bükk származások) szárazságtoleranciájának a megítéléséhez megbízhatóbb funkcionális tulajdonság a levelekre a teljes turgor-vesztési állapotban jellemző vízpotenciál (Ψ_{ip}), mint a Ψ_{min} . A többi fafajhoz viszonyítva, a bükk esetében a Ψ_{ip} is alacsony, kedvező talajvízellátottságnál átlagosan $-2,5$ MPa körüli érték. A bükk a nyári szárazságra átlagosan $-0,2$ és $-0,5$ MPa közötti Ψ_{ip} csökkenéssel reagál, de nagyon száraz körülmények között ennél nagyobb csökkenést ($\sim -0,85$ MPa) is mértek (pl. Tomasella et al. 2019). Kimutatták, hogy a bükk a Ψ_{ip} szezonális csökkenését főleg a sejtfalak rugalmasságának megváltoztatásával éri el (pl. lignin felhalmozás révén), és az ozmotikumoknak ebben csak nagyon száraz körülmények között van szerepe. Extrém száraz körülmények között a bükk leveleiben a Ψ_{min} megközelíti a Ψ_{ip} értékét, és ezzel növekszik a vízhiány által kiváltott irreverzibilis fiziológiai zavarok megjelenésének a kockázata, amit a faj sztómazáródással képes elkerülni (Leuschner 2020).

A sztómaválaszok és a gázcseré, valamint összefüggéseik a szárazságstressz alatt

A vízfelhasználás szabályozása szempontjából a legkritikusabb levéltulajdonságnak tartják a gázcserenyílások (sztómák) nyitottságával arányos sztómakonduktanciát (g_s ; sztómás vezetőképességet), mivel érzékenyen reagál a levegő nedvességtartalmának és a talajban hozzáférhető víz fluktuációjára, a lombkoronán belüli mikrokörnyezeti feltételekre és jelentősen különbözik az eltérő termőhelyekhez alkalmazkodott populációkban (Leuschner 2020).

Jó talaj vízellátottsági feltételek között a bükk leveleinek a sztómakonduktanciája és a levegő vízgőz telítettségi hiánya (VPD) között erős pozitív kapcsolatot mutattak ki. Korlátozott talaj vízellátottsági és légnedvességi feltételek között azonban a sztómakonduktancia csökkenését és a VPD -vel való kapcsolatának a gyengülését figyelték meg. Forró és száraz nyári időszakban a bükk sztómakonduktanciája akár 80 – 90% -kal is csökkenhet a csapadékosabb nyarakhoz képest (Gessler et al. 2007). Az előzőekben említett eredmények azt sugallják, hogy a bükk a transzspiráció sztómaszintű szabályozásával képes a levélvízpotenciált biztonságos tartományon belül tartani a xilém kavitáció elkerülése érdekében, kivéve a sekély talajú termőhelyeken, csapadékhányos időszakban.

A bükkfák lombkoronáján belül a sztómakonduktancia vertikálisan lefelé a fénylevelektől az árnyéklevelekig csökken, nedvesebb feltételek között a csökkenés meredekebb (50 – 80% -os), mint száraz időszakban (30 – 50% -os). Az idős bükkfák összes levélterületének legnagyobb hányada az alacsonyabb sztómakonduktanciájú árnyékszintben van, emiatt a lombkorona egészét tekintve takarékosabb a vízfelhasználásuk, mint a hasonló korú, kisebb LAI -val rendelkező tölgy fajoké.

A bükk leveleinek a sztómakonduktanciája összefüggést mutat a sztómasűrűség változásaival, amit két tenyészkerti kísérletben egy szárazabb cseh (EQ 33,5; FAI 5,1) és egy csapadékosabb szlovák (EQ 19,1; FAI 2,5) helyszínen is kimutattak (Petřík et al. 2020). Egy szerbiai közös tenyészkerti kísérletben (624 mm, $11,1$ °C, 370 m tszf.) 6 országból 14 származást (köztük egy magyart, Valkonyát) vizsgáltak és szintén a sztómasűrű-

rűség nagy populációk közötti variabilitását figyelték meg, ami megerősíti ennek a tulajdonságnak a szerepét a faj alkalmazkodásában (Vastag et al. 2019).

A bükk vízhiányra adott leggyorsabb fiziológiai válaszreakciója a sztómakonduktancia és azzal együtt a transzspirációs ráta csökkentése, aminek révén a fák ugyan képesek elkerülni a levélvízpotenciálnak a kritikus szintre való csökkenését, de ha ez tartósan fennmarad, jelentősen csökkenhet a levelek CO₂-felvétele és CO₂-asszimilációja (A_n) is.

A bükk árnyéktűrő, késői szukcessziós fafaj, ennek megfelelően a leveleinek a maximális nettó fotoszintézis rátája viszonylag alacsony (fénylevelekben 8–9 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹; árnyéklevelekben 4–5 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) összevetve a fénytoleráns korai szukcessziós fajokkal (pl. a *Prunus avium* fénylevele értékei 12–15 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), ami elegyes újulatokban csökkentheti a faj versengési képességét. A bükk nettó fotoszintézise a levelek korának előre haladtával növekszik, a maximuma száraz és csapadékos években szignifikánsan eltér (Scartazza et al. 2016). A 2003. évi súlyosan aszályos vegetációs időszakban megfigyelték, hogy a bükk fotoszintézisének a drasztikus csökkenése akkor jelentkezett, amikor a talajban a relatív kivonható víztartalom (*REW*) 0,4 alá esett (Granier et al. 2007).

A bükk különböző származásai között eltéréseket figyeltek meg a sztómakonduktanciának és a fotoszintézisnek a szárazsággal szembeni érzékenységében is. A szárazabb termőhelyekhez alkalmazkodott populációkban a szárazság során a sztómakonduktancia, valamint a fotoszintézis ráta később és kisebb mértékben csökkent, és gyorsabban állt helyre, mint a csapadékosabb termőhelyről származók esetében (pl. Aranda et al. 2014).

A nettó CO₂-asszimiláció és a transzspiráció egyensúlyában bekövetkező változásoknak a számszerűsítésére jól használható a vízhasznosítási hatékonyság (*iWUE*). A bükk a talaj szárazodására a levelek vízhasznosítási hatékonyságának a növelésével reagál és a nettó fotoszintézis rátát viszonylag magasan képes megtartani (Leuschner 2020).

A bükk fotoszintézisére elég széles hőmérsékleti optimumtartomány (15–28 °C) jellemző, és a fotoszintetikus elektrontranszport és a CO₂-asszimiláció csak 32–34 °C felett csökken számottevően a levelekben (Rennenberg et al. 2006). Az ún. „forró aszályok” idején, amikor a talaj extrém vízhiánya (*REW* < 0,4) magas hőmérséklettel kombinálódva lép fel, a transzspiráció hűtő hatása gyengül, a levelek felhevülnek és a hőstressz csökkenti a kloroplasztiszokban a CO₂-asszimiláció kulcsenzimének, a Rubisco enzimnek a karboxilációs aktivitását, továbbá az elektrontranszport rátát, károsítja a PSII fotokémiai rendszer szerkezetét és aktivitását, emiatt a levelek érzékennyé válnak az oxidációs stresszre. Szárazságstressz alatt a fotoszintetikus apparátusban számos védőfolyamat indukálódik. A bükk számára a legfontosabb fényvédő folyamat a violaxantinnak anteraxantinon keresztül zeaxantinná történő reverzibilis átalakulását magában foglaló xantofil-ciklus (VAZ-ciklus) és a zeaxantinnak a felhalmozódása. A zeaxantin játszik szerepet a felesleges gerjesztési energia ún. nem-fotokémiai, hő formájában történő elvezetésében (disszipációjában) és a fotoszintetikus apparátus védelmében (Mészáros et al. 1995; Mészáros 2003; Láposi et al. 2009). A bükk a magas fényintenzitáshoz jól alkalmazkodik a reaktív oxigénformák felhalmozódását kivédő antioxidáns folyamatok és vegyületek szintjének növelésével a levelekben. Szárazság- és hő-stressz során azonban csökken a levelek antioxidációs kapacitása és foto-oxidációs károsodások jeleit mutatják (pl. lipid peroxidáció), ami nyári forró aszályok idején növeli a faj stresszérzékenységet (Rennenberg et al. 2006). Úgy tűnik, hogy a magas hőmérséklet a bükk leveleiben különösen az antioxidáns védő enzimeket károsítja.

A xilém hidraulikus vezetőképessége és a kavitáció

A bükk xilémje szórt likacsú, elég jól ellenáll a kavitációnak, a hidraulikus vezetőképességét viszonylag alacsony levél Ψ_{\min} -nél is megtartja. A xilém edényekben a vízoszlop megszakadását (kavitációt) és a légbuborékok képződését (embolizációt) -2 MPa Ψ_{\min} levélvízpotenciál alatt figyelték meg (szélsőséges esetekben -3 MPa alatt) (Leuschner 2020). A xilém funkcionális tulajdonságai közül a szárazságtűrés leginkább elfogadott indikátora az a vízpotenciál, amelynél a hidraulikus vezetőképesség 50%-os csökkenése jelentkezik

(*P50* érték). A bükkre jellemző *P50* értékei -2,8 és -3,8 MPa között változnak (a felső ágakban mérve) és a szárazabb termőhelyek felé csökkennek (Schuldt et al. 2016). Az idős fák aszályos időszakban a sztómák és a vízvesztés szabályozásával általában képesek a levélvízpotenciál napi minimumát elég jól a *P50* felett tartani, és megfelelő hidraulikus biztonsági ráhagyással működnek, és elkerülik a drasztikus kavitációt (Leuschner 2020).

A gyökérrendszer szerepe a szárazságtoleranciában

A bükk gyökérrendszere kedvező termőhelyen viszonylag sekély, gazdag finom gyökerekben, de ezek többsége a talaj felső termőrétegében található és általában kevesebb, mint 5 %-a helyezkedik el 1 m alatt. Ez a gyökérmorfológia növeli a bükk aszályal szembeni érzékenységét, mivel a mélyebb, nedvesebb talajszintekben raktározott vizet csak korlátozottan képes felhasználni. A felső talajréteg újranedvesedését követően a bükk viszonylag rövid időn belül képes visszaállítani a vízfelvételt az aszály előtti szintre, és a csapadékból származó vizet gyorsan hasznosítja (további részletek az 1.3. fejezet »Gyökérzet és talajszerkezet« alfejezetében). Szárazságstressz alatt a bükk a nem-strukturális szénhidrátok gyökérbe történő allokálásával és a gyökérszövetekben ozmotikumoknak (oldható cukrok, prolin) az akkumulációjával reagál, ami segíti a növekedés és a vízfelvételi kapacitás fenntartását. Ezenkívül a bükk finomgyökereit kolonizáló ektomikorrhiza gombáknak is fontos szerepe van a vízfelvevő kapacitás fenntartásában, mert viszonylag jól tolerálják a vízhiányt (Gessler et al. 2007; Leuschner 2020).

A törzs radiális növekedése és a szárazságstressz

A dendrometriás vizsgálatok eredményei alapján a bükk radiális növekedésének az időtartama kedvező csapadék és talajnedvesség feltételek között átlagosan 100 nap, és júliusban tetőződik (Čufar et al. 2008). A bükk radiális növekedése érzékeny az ebben az időszakban fellépő szárazságra, megváltozik az időbeli menete és a maximuma korábbra tolódik. Ugyanakkor a bükk fenntartja a kambium aktivitását, és a növedékkiesést részben képes kompenzálni a hátralévő időszakban tapasztalt növekedéssel (további részletek található az 1.3. fejezet »Az éven belüli növekedés szakaszai«, valamint a 9.2. fejezet »A bükk éves növedék-menetének megváltozása« alfejezetekben). Aszályos évben a szénhidrát-raktárak gyenge feltöltődése negatív hatással lehet a fák vitalitására a következő év(ek)ben is. Úgy tűnik, hogy a rövid súlyos aszályokhoz képest a hosszabb ideig tartó, de mérsékelt aszályokat (amikor kavitáció nem lép fel) követően a radiális növekedés lassabban áll helyre, mert a sztómák tartós záródása miatt a szénhidrát raktárak nagyobb mértékben használnak fel (Leuschner 2020.).

Ökofiziológiai vizsgálatok a bucsutai származási kísérletben

A populációgenetikai, és a fentiekben idézett élettani vizsgálatok is kimutatták, hogy különböző klímákhoz alkalmazkodott bükk populációk valószínű eltérő mértékű szárazság-rezisztenciával rendelkeznek (Mátyás et al. 2009). Az éves csapadékösszeg tekintetében legszárazabb termőhelyről származó populációk fenotípusa izohidrikusabb (víztakarékosabb), amely gyorsabb sztómazáródással, magasabb vízpotenciállal és levélvíz-tartalommal jár, de a fotokémiai rendszerük csökkent aktivitású (Nguyen et al. 2017). A csapadékosabb termőhelyről származókra anizohidrikusabb (vízpazarlóbb) sztómaszabályozás jellemző, ugyanakkor a vízhiányra lassúbb és késleltetett sztómazáródással, és nagyobb mértékű vízállapot változással reagálnak. Valószínű, hogy a származások között megfigyelt fiziológiai különbségek hátterében az abszcizinsav (ABA) jelátviteli út eltérései állnak (Leuschner 2020; Leuschner et al. 2021).

Hazai vonatkozásban lehetőség nyílt egy nemzetközi bükk származási kísérletben élettani mérések elvégzésére a Zalaerdő Zrt. területén, Bucsuta község határban. A helyszín részleteit a 9.3. fejezet »A növekedés előrevetítése származási kísérletek alapján« alfejezete ismerteti. A kiválasztott helyszín klímája jelenleg már

a bükk szárazsági határán van és alkalmas a klímaváltozás bükkre gyakorolt negatív hatásainak kimutatására, mind fenotípusosan, mind fiziológiai alapon. Az ökofiziológiai vizsgálatokhoz összesen 11 származást vontak be Mészáros és munkatársai (1995, 2002), melyek során standard élettani méréseket végeztek.

1.2.-1. táblázat. Időjárási feltételek az ökofiziológiai mérések éveiben (2003-ban és 2004-ben) a bucsutai származási kísérlet helyszínén, a bükkös klímával összehasonlítva

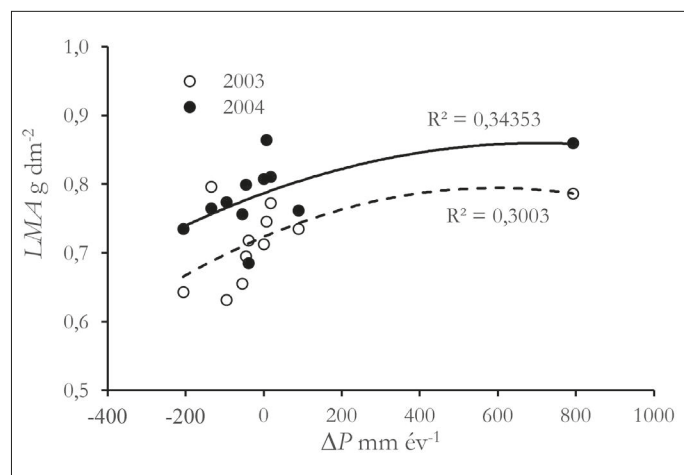
Meteorológiai paraméter	Bükkös klímaosztály*	Bucsuta 2003	Bucsuta 2004
Csapadékösszeg, éves (mm)	750	567	805
Csapadékösszeg, V–VII. hó (mm)	260	133	263
Hőmérséklet, éves átlag (°C)	8,8	10,3	9,8
Hőmérséklet, V–VII. hó átlag (°C)	16,6	20,2	16,9
FAI aszályosság index	< 4,75	7,92	5,88

*50 éves (1901–1950) átlagértékek Führer et al. (2011) szerint

Az élettani vizsgálatok két nagyon eltérő időjárású évben (2003-ban és 2004-ben) folytak. Az időjárási feltételek 2003-ban messze elmaradtak a bükkös erdészeti klímaosztályra Führer és munkatársai (2011) által megállapított optimálistól és az 2004 évi adatok is kedvezőtlenek voltak a magas éves hőmérsékleti átlag miatt (1.2.-1. táblázat).

A mérési eredményeket bemutató ábrákon az eredeti származási helyszín és a többnyire szárazabb kísérleti helyszín évi csapadék különbségben (ΔP -ben) kifejezett ökológiai távolság szerepel a származások eltérő klimatikus alkalmazkodottsága jellemzésére. A bucsutinál szárazabb helyszínről érkezett populációk negatív, a csapadékosabb helyszínekről áttelepítettek pedig pozitív ΔP értéket mutatnak.

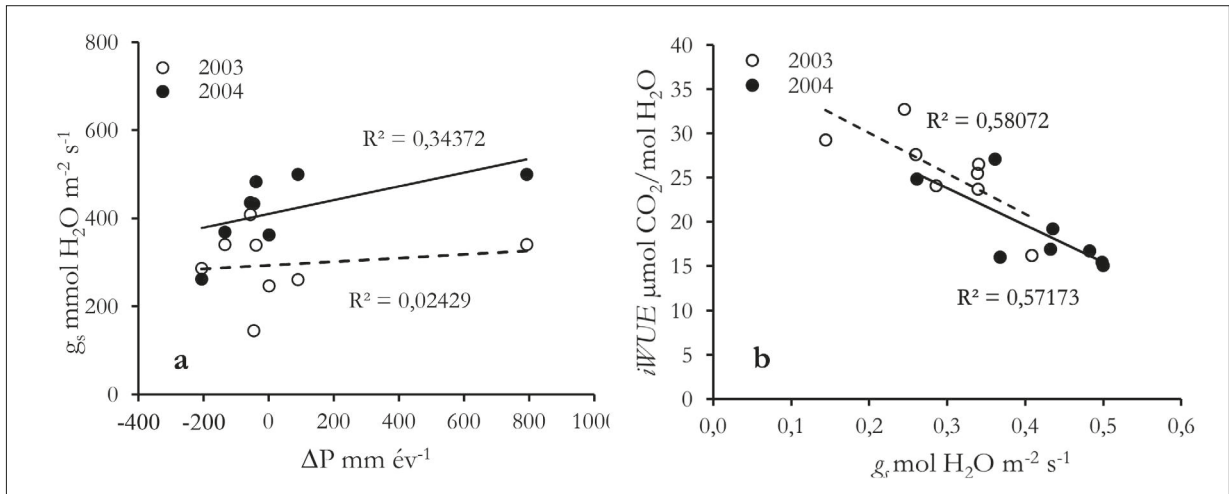
Az 1.2.-22. ábra szerint a csapadékosabb (nyugat-európai) helyszínekről származó populációk átmérő növekedése szemmel láthatóan gyengébb a hazai klímában, Bucsután. Ezek a származások nagyobb specifikus levéltömeggel (1.2.-22. ábra), nagyobb sztómás vezetőképességgel és vele szinte azonosan változó, nagyobb vízhasznosítási hatékonysággal reagáltak (1.2.-23.a. és b. ábra) a bucsutai feltételekre, mint a szárazabb területről származók. A nettó fotoszintézis rá-



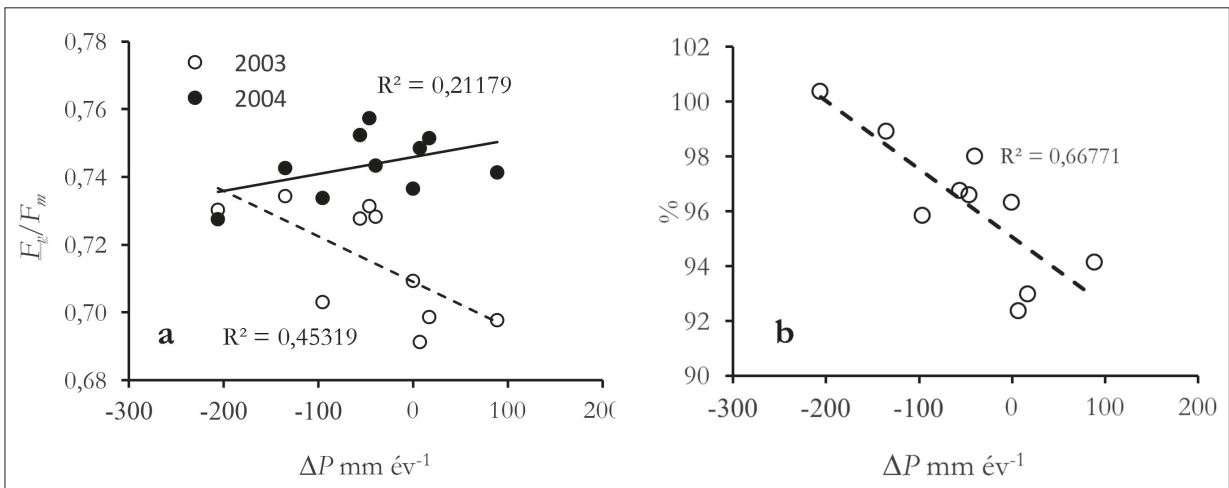
1.2.-22. ábra. 11 bükk származás Bucsután mért specifikus levéltömege (LMA) az áttelepítéssel előidézett csapadékkülönbség (ΔP mm év⁻¹) függvényében, az aszályos 2003-ban és a csapadékosabb 2004-ben. A szárazabb klímához alkalmazkodott populációk ΔP értéke negatív

tában kismértékű volt a származások között a variabilitás, és a vízhasznosítási efficienciájuk ($iWUE$) meghatározóbb komponense a sztómás vezetőképesség. A 2003-as aszályos évben a csapadékosabb helyszínről áttelepített (pozitív ΔP értékű) populációk mutatták az erősebb aszályérzékenységet 2004-hez képest, azaz ezeknél a származásoknál a számukra jelentősebb szárazság a fiziológiai aktivitás gyengülését váltotta ki, viszont a legszárazabb klímából áttelepített populációk fotokémiai aktivitása a két eltérő évben alig különbözött (1.2.-24.a. és b. ábra). Összességében, a vizsgált származások esetében a specifikus levéltömeg évek közötti alakulása hasonló volt, a többi levélfiziológiai jellemző viszont a csapadékosabb területről származók nagyobb érzékenységét jelezte, hasonlóan

más közös tenyészkerti kísérletek eredményeihez (Peuke et al. 2002). A két év között tapasztalt eltérések jól egyeznek a közép-európai erdőállományokban végzett terepi megfigyelésekkel (Granier et al. 2007), amelyek szerint a bükk a 2003. évi aszályra adott általános reakciója a párologtatás, a fotokémiai aktivitás és hajnali levélvízpotenciál csökkentése volt, a csapadékosabb 2004-es év adataihoz képest.



1.2.-23. ábra. Nyolc bükk származás sztómás vezetőképesége (sztómakonduktanciája, $\text{g mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) az áttelepítéssel előidézett csapadékkülönbözet (ΔP mm év^{-1}) függvényében (a) és vízhasznosítási hatékonysága ($iWUE$ $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$) (b) az aszályos 2003-ban és a csapadékosabb 2004-ben. A szárazabb klímához alkalmazkodott populációk csapadékkülönbözet értéke (ΔP) negatív



1.2.-24. ábra. A vizsgált származások potenciális fotokémiai hatékonysága (F_v/F_m) az áttelepítéssel előidézett csapadékkülönbözet (ΔP mm év^{-1}) függvényében 2003-ban és 2004-ben (a) és a különböző populációk fotokémiai hatékonyságának %-os változása az aszályos 2003-ban a csapadékos 2004-hez képest (b). A szárazabb klímához alkalmazkodott populációk ΔP értéke negatív

A közönséges bükk fenológiája

Korda Márton

Lombfakadás és -hullás

A bükk rügyfakadási folyamatának megindulását alapvetően a hőmérsékleti viszonyok, illetve a fotoperiódus hossza idézi elő. Az adott populáció földrajzi elhelyezkedésétől függően e két tényező jelentősége változik. A magasabb tavaszi hőmérsékletű területeken a fényperiódus hossza, míg az alacsonyabbak esetében a hőmérsékleti viszonyok járulnak hozzá jelentősebb mértékben a fakadási folyamat elindulásához. Bidló (1995) hazai vizsgálata szerint a rügyfakadás legszorosabb összefüggést a hőösszeggel és a napi átlaghőmérséklettel mutatott. A rügyfakadáshoz szükséges termoindukciós periódus hossza jelentősen megnő, ha a téli hideg napok száma kb. 150 alá csökken. A lombfakadást a márciusi és áprilisi hőmérséklet jelentősen befolyásolja. A fakadás később következett be, ha ez alacsony (Lebourgeois et al. 2002; Čufar et al. 2008; Ditmarová et al. 2011; Packham et al. 2012).

A bükk alapvetően későn fakadó faj. A fakadás tényleges időpontját jelentősen befolyásolják a fentiek mellett az adott év időjárás viszonyai, az egyed genetikai adottságai és kora is. Azokon a területeken, ahol gyakori a kései fagy, illetve nagyobb tengerszint feletti magasságokban, jellemzően később kezdődik a fakadás. Franciaországban kimutatták, hogy a tengerszint feletti magasság emelkedésével 1000 méterenként átlagosan 11 nappal később következik be a rügyfakadás (Vitasse et al. 2009). Hazánkban Márkus László a Bakonyban vizsgálta a bükk fakadásával kapcsolatos jelenségeket. Igazolta, hogy a mikroklíma, az adott év időjárás viszonyai és az egyed kora alapvetően határozza meg a lombfakadás kezdetét. A korral összefüggésben megfigyelte, hogy először az újulat és a csemetés, majd a fiatalos, végül az idős állományok fakadnak (Márkus 1965a).

A fakadás időpontját adott populáción belül vizsgálva gyakori és szembetűnő jelenség az egyedek fakadási állapota között gyakran tapasztalható, számottevő különbség. Ez esetenként csak néhány napos, míg máskor akár 3–4 hetes is lehet (Ajtay 1888; Kiss 1972; Ditmarová et al. 2011; Packham et al. 2012). Raunkiær (1918) makkvetéses kísérlettel bizonyította, hogy a korán, illetve későn fakadás öröklődő tulajdonság, míg Márkus (1965a) növényházi hajtásai kísérletekkel igazolta, hogy teljesen megegyező körülmények esetén is megőrzik a fakadási tulajdonságukat az egyedek. Mivel a fakadás időpontja gyakorlati vonatkozásokkal is bír, így a szakma megkülönböztet korán és későn fakadó bükköt (pl. Járó 1986).

Az eltérő klímákhoz genetikailag alkalmazkodott populációk közötti fenológiai különbségeket Mátyás (2002), majd Kóczán-Horváth (2016) vizsgálta közös tenyészkeri kísérletekben. A bükk származásai változatosságát hazai és európai szinten az 1.4. fejezet »A bükk fajon belüli fenológiai változatossága« alfejezete tárgyalja.

A fakadás tényleges időtartamát hazánkban több helyen is vizsgálták. Általánosságban megállapítható, hogy április második fele és május eleje között zajlik (Gencsi & Vancsura 1992). Miskolc környéki vizsgálatok szerint tengerszintfeletti magasságtól és kitettségtől függően a fakadás időtartama jelentősen eltérő lehet (Ijjász & Keöpeczi Nagy 1934). Egy adott állomány egészében a fakadás Márkus (1965a) tapasztalata szerint akár 4–6 hét is lehet a korán és későn fakadó egyedek együttes jelenléte miatt.

Egy 2018-ban zajlott, Magyarországot és Szlovákiát érintő vizsgálat országos léptékben is vizsgálta a levélfejlődéssel kapcsolatos fontosabb időpontokat. Eredményeiket az úgynevezett DOY változóval adták meg (DOY = day of year, vagyis az adott nap sorszáma az évben). Eredményeik szerint 2018-ban a lombosodás kezdete medián értékben kifejezve DOY 108 volt, míg az időtartama DOY 97-től 106-ig tartott. A lombhullás átlagos kezdete DOY 284 volt és DOY 280 és 295 között zajlott (Barka et al. 2019).

A levélfejlődés ütemét jól jellemzi a levélfelület-index (LAI) változásának nyomon követése a fakadási folyamat során. Egy belgiumi vizsgálat tapasztalatai szerint a LAI tavasszal megindult látványos növekedé-

sét egy három hetes szünet követte, majd június végére, július közepére érte el a maximumot (Bequet et al. 2011).

A kifejlett levelekkel ezt követően a vegetációs időszak végén bekövetkező lombszíneződésig, majd hullásig fenológiai esemény nem történik. Az őszi sárgulás kezdetét a júliusi minimumhőmérséklet pozitívan, míg a szeptemberi csapadék negatívan befolyásolja. Azt is kimutatták, hogy a szennyezett levegőn a bükk őszi fenofázisa korábban kezdődik és rövidebb ideig tart (Čufar et al. 2008; Ditmarová et al. 2011).

Magyarországon, bakonyi vizsgálatok szerint a lomb színeződése október első felében kezdődött és november 4-e körül fejeződött be. Ezzel párhuzamosan, ugyancsak október első felében indult a lombhullás is, mely november 13-án már befejeződött. Ha a levél eléri a bronzbarna színt, akkor már minimális külső hatásra is lehullik, de nem ritka az sem, hogy lombja már sárgán is hullik, különösen csapadékos, szeles időjárási viszonyok között jellemző ez. Fiatal egyedekre azonban jellemző az is, hogy a lombjuk egy része bronzbarna állapotban fennmarad, csak tavasszal hullik le, esetenként akkor, miközben a lombfakadás már megkezdődött. Az idős állományokhoz képest a fiatalosokban jóval később kezdődik a lomb színeződése és hullása. A szárazabb termőhelyeken ez hamarabb következik be, mint a nedvesebbekben (Márkus 1965b).

A korán és későn fakadó bükkök őszi fenofázisát is részletesen vizsgálták. A lomb színeződésének és hullásának lefolyása nagyban hasonlít a fakadás folyamatára. Egy állományon belül is számottevő eltérések tapasztalhatók az egyes egyedek fenológiai állapotában. Egyidőben akár zöld lombú egyedek és már teljesen lombtalanok is előfordulhatnak, a kettő közti számos átmenettel együtt. A bakonyi vizsgálat szerint a későn fakadó bükkök 85%-a későn hullatta lombját, míg a maradék 15% átmeneti csoportba tartozott. Későn fakadó egyednél korai lombhullást nem tapasztaltak. A korán fakadóknál csak a vizsgált egyedek 46%-a volt korán lombhullató, míg 41% az átmeneti csoportba került. A maradék 13% későn hullatta lombját (Márkus 1965b). Kiss (1972) Somogyban azt találta, hogy a korán és későn fakadó bükkök 16 nap különbséggel hullatták lombjukat.

Hajtásfejlődés

A bükk hajtásképzésére a szakaszosság jellemző. Német vizsgálatok szerint a hajtás növekedése az április második felében meginduló rügyfakadással együtt indul. A növekedés május első harmadában látványosabban válik, elérve a napi 1–2 mm-t is, majd május középső harmadában egy kb. egyhetes igen intenzív szakasz következik, akár napi 15–30 mm növedéssel. Ezt követően már csak napi 10 mm körüli növekedés volt jellemző, majd a fakadástól számított kb. egy hónappal később a hajtások többségének növekedése leállt. Júniusban rendszerint másodhajtásokat is hoz (Büsgen 1916; Gencsi & Vancsura 1992; Packham et al. 2012).

Virágzás

A bükk adott évi virágzását elsősorban az időjárási viszonyok befolyásolják. Ez alatt egyrészt a virágzást megelőző év rügyfejlődési időszakának időjárását kell érteni, másrészt az adott évi virágzás időszakában tapasztalhatót (Mátyás 1965).

A virágzás a lombfakadással, illetve a tavaszi hajtásmegnyúlással egyidőben zajlik április második fele és május első fele között (Staub 1875; Gencsi & Vancsura 1992). A termős virágok a porzósok után nyílnak.

A fakadáshoz hasonlóan a virágzással kapcsolatban is elkülöníthető egy korán és egy későn virító fenotípus. Ezek esetenként jelentős eltéréssel kezdenek virágozni. A néhány hazai példa szerint a koránfakadó bükkök már április második harmadában virítanak, míg a későn fakadó csak május elején. A korán és későn virítás jelenségének – hasonlóan a fakadáshoz – számottevő gyakorlati jelentősége van. Mivel a kontinentális klímahatás erősödésével a bükk egyre érzékenyebbé válik a kései fagyokra, így a későn virágzó egyedek nagyobb valószínűséggel fogják elkerülni a kései fagyok károsítását (Ajtay 1888; Mátyás 1961, 1965).

Egy német vizsgálat szerint a virágrügyek kialakulásától a megtermékenyülésig a következő fenológiai események zajlanak le. A virágzás előtti év nyarán a rügyben elkezdi kialakulni a porzós virág. Ekkor a rügy-

ben már felismerhetők a kezdetleges portokok. Ebben az állapotában telet át. A virágzási év áprilisának elején megindul a pollenszemek kialakulása. Ez a folyamat április végére teljesen lezajlik. A termős virágrügyekben már a virágzást megelőző év, novemberének első harmadában megfigyelhető a magház és a lepel kezdeménye, így telet át. A virágzási év áprilisának közepén a termős virág fejlődése megkezdődik, majd május elejére ki is alakul. Néhány nappal később megtörténik a beporzás, majd a megtermékenyítés (Büsgen 1916; Mátyás 1965). A virágzás lefolyását részletesen lásd az 1.4. fejezet »A bükk szaporodásbiológiája« alfejezetében.

Termésérés és -hullás

A terméséréssel kapcsolatos fenológiai jelenségek a következők szerint alakulnak. Az április végén, május elején megtermékenyített termős virágból fejlődő termés június elején már felismerhető, felülete barnulni kezd. Június közepe tájt a termés teljesen kifejlődik. Szeptember és október hónapokban hullik. A mag májusban csírázik. A termésérés folyamatát, a termésmennyiségében tapasztalható ingadozás jelenségét lásd az 1.4. fejezet »A bükk szaporodásbiológiája« alfejezetében.

Gyökérfejlődés

A bükk téli nyugalmi időszakát követően először a gyökerei indulnak növekedésnek, bár feltételezik, hogy enyhe teleken a gyökér nem is kerül nyugalmi állapotba (Packham et al. 2012).

Irodalom

- Adamidis G.C., Varsamis G., Tsiripidis I., Dimitrakopoulos P.G. & Papageorgiou, A.C. 2021: Patterns of leaf morphological traits of Beech (*Fagus sylvatica* L.) along an Altitudinal Gradient. – *Forests* 12: 10. 1297.
- Ajtay S. 1888: Korai és késői bükk. – *Erdészeti Lapok* 27: 960–962.
- Aranda I., Gil L. & Pardos J.A. 2000: Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. – *Trees* 14: 344–352.
- Asche N., Thombansen K. & Becker A. 1995: Untersuchungen zur Wurzelverteilung unterschiedlich belaubter Buchen – Eine Fallstudie. – *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 114: 340–347.
- Ascherson P. & Graebner, P. 1911: Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Vol. 4. – Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig, 885 pp. spec. pp. 434–440.
- Barka I., Bucha T., Molnár T., Móricz N., Somogyi Z. & Koreň M. (2019): Suitability of MODIS-based NDVI index for forest monitoring and its seasonal applications in Central Europe. – *Central European Forestry Journal* 65: 206–217.
- Bartha D. & Raisz Á. 2004: Összehasonlító vizsgálatok az európai bükk taxonok levelein. I. Levélalak-változatosság a lombkoronán belül. – *Botanikai Közlemények* 89(1–2): 49–64.
- Bartha D. 2011: Architekturmodelle und -typen von Gehölzen des pannonischen Raumes. – *Acta Botanica Hungarica* 53(3–4): 215–224.
- Bequet R., Campioli M., Kint V., Vansteenkiste D., Muys B. & Ceulemans R. 2011: Leaf area index development in temperate oak and beech forests is driven by stand characteristics and weather conditions. – *Trees* 25: 935–946.
- Betsch P., Bonal D., Breda N., Montpied P., Pfeiffer M., Tuzet A. & Granier A. 2011: Drought effects on water relations in beech: The contribution of exchangeable water reservoirs. – *Agricultural and Forest Meteorology* 151: 531–543.
- Bidló A. 1995: Alaktani, életteni és tápanyagtartalmi vizsgálatok különböző származású bükk (*Fagus sylvatica* L.) csemetéken. – *Doktori értekezés, Soproni Egyetem, Sopron*, 129 pp.
- Bolvanský M. 1980: Príspevok k poznaniu príčin vidlicovitého rozkonárovania bukových semenáčikov. [Adalék a bükkcsemeték villás elágazása okainak felismeréséhez.] – *Folia Dendrologica* 7: 81–99.
- Bolvanský M. 1980–1981: Niektoré príčiny vidlicovitosti kmeňa mladých bukových jedincov v rastovej fáze húštin. [A fiatalos életfázisban lévő fiatal bükk egyedek törzse villásodásának néhány oka.] – *Acta Dendrobiologica* 3–4: 197–245.
- Brett D.W. 1964: The inflorescence of *Fagus* and *Castanea*, and the evolution of the cupules of the Fagaceae. – *New Phytologist* 63: 96–118.

- Büsgen M. 1916: Blütenentwicklung und Zweigwachstum der Rotbuche (*Fagus silvatica*). – Zeitschrift Für Forst- und Jagdwesen 48: 289–306.
- Čufar K., Prislán P., de Luis M. & Gričar J. 2008: Tree-ring variation, wood formation and phenology of beech (*Fagus sylvatica*) from a representative site in Slovenia, SE Central Europe. – Trees 22: 749–758.
- Csapody I., Csapody V. & Rott F. 1966: Erdei fák és cserjék. – Országos Erdészeti Főigazgatóság, Budapest.
- Denk T. 1999: The taxonomy of *Fagus* in western Eurasia. 2. *Fagus sylvatica* subsp. *sylvatica*. – Feddes Repertorium 110: 381–412.
- Dimitri L. 1968: Untersuchungen über einige Eigenschaften der Buchenrinde. – Holz als Roh- und Werkstoff 26(1): 28–33.
- Ditmarová L., Schieber B., Štřelcová K. & Cicák A. 2011: 2. Morfológia, anatómia, fyziológia a fenológia buka. In: Barna M., Kulfan J. & Bublinec E. (eds.): Buk a bukové ekosystémy Slovenska. – Vydavateľstvo Slovenskej Akadémie Vied, Bratislava, pp. 37–62.
- Domin K. 1932: On the Variability of the Beech. – Rozpr. 2. Tr. Čes. Akad. 13(14): 1–24., 66–74.
- Dönig G. 1994: Die Park- und Gartenformen der Rotbuche – *Fagus sylvatica* L. – Verlag Gartenbild Heinz Hansmann, Rinteln.
- Dönig G. 2012: Süntel-Buchen in Deutschland, Frankreich, Dänemark, Schweden und sonst in Europa. – Hrsg. von der Ortsgruppe Bad Münder des Heimatbundes Niedersachsen e.V., Bad Münder.
- Eschrich W., Buchardt R. & Essiamah S. 1989: The induction of sun and shade leaves of the European beech (*Fagus sylvatica* L.): anatomical studies. – Trees 3: 1–10.
- Felbermeier B. & Mosandl R. 2002: *Fagus sylvatica* Linné, 1753. In: Schütt P., Schuck H. J., Lang U.M. & Roloff A. (Hrsg.): Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie 27. Erg.Lfg. – Ecomed Verlagsgesellschaft, Landshut, 20 pp.
- Führer E., Horváth L., Jagodics A., Machon A. & Szabados I. 2011: Application of a new aridity index in Hungarian forestry practice. – Időjárás 115: 205–216.
- Genaust H. 1996: Etymologisches Wörterbuch der botanischen Pflanzennamen. Dritte, vollständig überarbeitete und erweiterte Auflage. – Birkhäuser Verlag, Basel – Boston – Berlin.
- Gencsi L. & Vancsura R. 1992: Dendrológia. – Mezőgazda Kiadó, Budapest, 728 pp.
- Geßler A., Keitel C., Kreuzwieser J., Matyssek R., Seiler W. & Rennenberg H. 2007: Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. – Trees 21: 1–11.
- Granier A., Reichstein M., Breda N. et al. 2007: Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. – Agricultural and Forest Meteorology 143: 123–145.
- Gruber F. 1987: Über die sylleptische Verzweigung der Johannistriebe von Rotbuche und Stieleiche. – Allgemeine Forst Zeitschrift 49(12): 1283–1285.
- Ijjász E. & Keöpeczi Nagy Z. 1934: Erdészeti növényfenológiai megfigyelések 1932. évben. – Erdészeti Kisérletek 36(3–4): 346–361.
- Járó Z. 1986: Általános tulajdonságok. In: Bondor A. (szerk.): A bükk. – Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 15–24.
- Joemann M. 2020: Steinbuchen – botanische Grundlagen und möglicher Einfluss standörtlicher Faktoren am Beispiel ausgewählter Feladaufnahmen in Harz, Spessart und Teutoburger Wald. – Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft 105: 105–120.
- Kárpáti Z. 1937: Dendrológiai jegyzetek. II. Adatok a *Fagus silvatica* L. alakkörének ismeretéhez. – Botanikai Közlemények 34(5–6): 192–204.
- Kárpáti Z. 1939: Dendrológische Notizen II. 1. Als weiter Beiträge zur Kenntnis des Formenkreises des *Fagus silvatica* L. – Borbásia 1(3/7): 100–105.
- Kárpáti Z. 1940: A bükkfa vadontermő és kerti változatainak rendszertani áttekintése. – A m. kir. Kertészeti Akadémia Közleményei 7: 93–115.
- Kárpáti Z. 1942: Pótlás „A bükkfa vadontermő és kerti változatainak rendszertani áttekintése” c. cikkhez. – A m. kir. Kertészeti Akadémia Közleményei 8: 181–182.
- Kárpáti Z. 1944: Dendrológiai jegyzetek IV. 3. Újabb adatok a hazai bükkfák ismeretéhez. – A m. k. Kertészeti és Szőlészeti Főiskola Közleményei 10: 162–171.
- Kárpáti Z. 1950: Dendrológiai jegyzetek V. I. Adatok a hazai bükkfa-alakok ismeretéhez. – Agrártudományi Egyetem Kert- és Szőlőgazdaságtudományi Karának Évkönyve 1: 177–184.
- Kárpáti Z. 1951: Dendrológiai jegyzetek VI. V. Újabb adatok a hazai bükkfa-alakok ismeretéhez. – Agrártudományi Egyetem Kert- és Szőlőgazdaságtudományi Karának Évkönyve 2(2): 81–88.
- Kedves M. 1918: Összenőtt bükkfák. – Uránia 19: 300–301.

- Kiss L.L. 1972: Fenológiai, morfológiai jellegek és a bükk fagyérzékenysége. – *Az Erdő* 21: 369–371.
- Kóczán-Horváth A. 2016. Beech adaptation to climate change according to provenance trials in Europe. – PhD disszertáció, Soproni Egyetem, Környezettudományi Doktori Iskola, 75 pp.
- Köstler J. N., Brückner E. & Bibelriether H. 1968: Die Wurzeln der Waldbäume. – Paul Parey Verlag, Hamburg–Berlin.
- Krüssmann G. 1939: Die Spielarten der Rotbuche, *Fagus sylvatica* L. – *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft* 52: 111–122.
- Kutschera L. & Lichtenegger E. 2002: Wurzelatlas mitteleuropäischer Waldbäume und Sträucher. 6. Band der Wurzelatlas-Reihe. – Leopold Stocker Verlag, Graz – Stuttgart, pp. 326–336.
- Kvaček Z. & Walther H. 1991: Revision der mitteleuropäischen Fagaceen nach blattepidermalen Charakteristiken. IV. Teil *Fagus* Linné. – *Feddes Repertorium* 102: 471–534.
- Lange F. 1974: Morphologische Untersuchungen an der Süntelbuche. – *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft* 67: 24–44.
- Láposi R., Veres S., Lakatos G., Oláh V., Fieldsend A. & Mészáros I. 2009: Responses of leaf traits of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings to supplemental UV-B radiation and UV-B exclusion. – *Agricultural and Forest Meteorology* 149: 745–755.
- Lavotha A. 1883: Fehér levelű bükk. – *Erdészeti Lapok* 22(11): 983–984.
- Lebourgeois F., Differt J., Granier A., Bréda N. & Ulrich E. 2002: Premières observations phénologiques des peuplements du réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR). – *Revue Forestière Française* 54: 407–418.
- Leuschner C. 2020: Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) — A review. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 47: 12557.
- Leuschner C., Schipka F. & Backes K. 2022: Stomatal regulation and water potential variation in European beech: challenging the iso/anisohydric concept. – *Tree Physiology* 42: 365–378.
- Lichtenthaler H.K. 2007: Biosynthesis, accumulation and emission of carotenoids, a-tocopherol, plastoquinone, and isoprene in leaves under high photosynthetic irradiance. – *Photosynthetic Research* 92: 163–179.
- Majer A. 1958: Bükk erdtípusok gyökérszintvizsgálata. – *MTA Agrártudományok Osztálya Közleményei* 14(1–3): 117–134.
- Majer A. 1961: Gyökérszénövények előfordulása és jelentősége. – *Erdészeti Kutatások* 57(1–3): 165–186.
- Majer A. 1966: Erdőműveléstan I.B. Egyetemi jegyzet. – *Erdészeti és Faipari Egyetem, Sopron*, pp. 26–33.
- Majer A. 1989: A bükklevél mérete és alakváltozatossága. – *Erdészeti és Faipari Tudományos Közlemények* 1989(1–2): 5–25.
- Márkus L. & Mátyás V. 1966: Adatok a bükkmakk terméshatárbiológiájának ismeretéhez. – *Erdészeti Kutatások* 62(1–3): 177–192.
- Márkus L. 1965a: A magasbakonyi korán- és későn fakadó bükk erdőművelési és fatermesi vonatkozásai. – *Az Erdő* 14: 300–306.
- Márkus L. 1965b: A bükk lomb őszi elszíneződése és hullása. – *Az Erdő* 14: 399–403.
- Martinez-Vilalta J. & Garcia-Forner N. 2017: Water potential regulation, stomatal behavior and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. – *Plant, Cell & Environment* 40: 962–976.
- Mátyás Cs. 2002: A bükk [genetikai jellemzése]. In: Mátyás Cs.: *Erdészeti-természetvédelmi genetika*. – Mezőgazda Kiadó, Budapest, pp. 345–351.
- Mátyás Cs., Božič G., Gömöry D., Ivanković M. & Rasztovits E. 2009: Transfer analysis of provenance trials reveals macroclimatic adaptedness of European beech (*Fagus sylvatica* L.). – *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 5: 47–62.
- Mátyás V. 1961: Bükköseink fenntartása és a magtermelés célját szolgáló állományok szerepe. – *Erdészeti Kutatások* 57: 87–109.
- Mátyás V. 1965: Ökológiai megfigyelések a tölgy és a bükk termésének időszakosságához. – *Erdészeti Kutatások* 61: 99–121.
- Mészáros I. 2003: A fotoszintézis teljesítmény és a fotoprotektív folyamatok változásai termőhelyi feltételek között. In: Jávora A. (szerk.): *Növényi élet és a stressz*. – Debreceni Egyetem Agrártudományi Centrum, Debrecen, pp. 75–82.
- Mészáros I., Tóth V., Veres S. & Váradi I. 1995: Changes in leaf xanthophyll cycle pool and chlorophyll fluorescence of beech forest species and their sun/shade adaptation. In: Mathis P. (ed.): *Photosynthesis: from light to biosphere*. – Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, IV: 143–146.
- Mészáros I., Veres S., Láposi R., Sárvári É., Lakatos G., Mile O. & Gáspár A. 2002: Physiological plasticity of beech (*Fagus sylvatica* L.) under contrasting light conditions. – *Acta Biologica Szegediensis* 46: 235–236.
- Moesz G. 1914: A tölgy és a bükk megmaradó lombja. – *Természetudományi Közlöny* 46: 167–169.

- Nguyen Q.N., Polle A. & Pena R. 2017: Intraspecific variations in drought response and fitness traits of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from three provenances differing in annual precipitation. – *Trees* 31: 1215–1225.
- Niinemets Ü. & Valladares F. 2006: Tolerance to shade, drought, waterlogging of temperate and Northern hemisphere trees and shrubs. – *Ecological Monographs* 76: 521–547.
- Packham J.R., Thomas P.A., Atkinson M.D. & Degen T. 2012: Biological Flora of the British Isles: *Fagus sylvatica*. – *Journal of Ecology* 100: 1557–1608.
- Petrík P., Petek-Petrík A., Strelcova K., Kurjak D., Mukarram M., Frydl J. & Konopkova A. 2022: Interannual adjustments in stomatal and leaf morphological traits of European beech (*Fagus sylvatica* L.) demonstrate its climate change acclimation potential. – *Plant Biology* 24: 287–1296.
- Peuke A.D., Schraml C., Hartung W. & Rennenberg H. 2002: Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. – *New Phytologist* 154: 373–387.
- Pfisterer J. A. & Roloff A. 2010: Katalog zur Kronenarchitektur von Gehölzen der temperierten Zone, ein praxisorientierter Beitrag. – *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft* 95: 23–46.
- Rácz J. 2010: Növénynevek enciklopédiája. Az elnevezések eredete, a növények kultúrtörténete és élettani hatása. – Tinta Könyvkiadó, Budapest.
- Raunkiær C. 1918: Om Løvspringstiden hos Afkommet af Bøge med forskellig Løvspringstid. – *Botanisk Tidsskrift* 36: 197–203.
- Roloff A. 1986: Morphologische Untersuchungen zum Wachstum und Verzweigungssystem der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.). – *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft* 76: 5–47.
- Roloff A. 1989: Kronenentwicklung und Vitalitätsbeurteilung ausgewählter Baumarten der gemäßigten Breiten. – J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main, 258 pp.
- Roloff A. 2001: Baumkronen. Verständnis und praktische Bedeutung eines komplexen Naturphänomens. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 164 pp.
- Scartazza A., Di Baccio D., Bertolotto P., Gavrishkova O. & Matteucci G. 2016: Investigating the European beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf characteristics along the vertical canopy profile: leaf structure, photosynthetic capacity, light energy dissipation and photoprotection mechanisms. – *Tree Physiology* 36: 1060–1076.
- Schuch J. 1920: A vérbükk és a lombját pirosító anthocyan. – *Pótfüzetek a Természettudományi Közlönyhöz* 52(1–4): 31–36.
- Schuldt B., Buras A., Arend M., Vitasse Y., Beierkuhnlein C., Damm A. ... Kahmen A. 2020: A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. – *Basic and Applied Ecology* 45: 86–103.
- Schuldt B., Knutzen F., Delzon S., Jansen S. et al. 2016: How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? – *New Phytologist* 210: 443–458.
- Staub M. 1875: Phytophäenologische tanulmányok. – *Mathematikai és Természettudományi Közlemények* 13: 217–243.
- Szerednyei J. 1905: A kigyóbükk. – *Erdészeti Lapok* 44(11): 1002–1006.
- Tomasella M., Nardini A., Hesse B.D., Machlet A., Matyssek R. & Häberle K. 2019: Close to the edge: Effects of repeated severe drought on stem hydraulics and non-structural carbohydrates in European beech saplings. – *Tree Physiology* 39: 717–728.
- Vastag E., Kovacević B., Orlović S., Kesić L., Bojonović M. & Stojnić S. 2019: Leaf stomatal traits variation within and among fourteen European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances. – *Genetika* 51(3): 937–959.
- Vitasse Y., Delzon S., Dufrêne E., Pontailleur J.-Y., Louvet J.-M., Kremer A. & Michalet R. 2009: Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: do within-species populations exhibit similar responses? – *Agricultural and Forest Meteorology* 149: 735–744.