

# 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](http://www.informstudio.hu)

Budapest, 2024/29

# TARTALOM

<b>Előszó</b> .....	7
<b>A bükkösök és az ErdőLab-projekt</b> .....	8
<b>1. A bükk bemutatása</b> .....	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
<b>2. A bükk a Kárpát-medencében</b> .....	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
<b>3. A bükkös ökoszisztéma és növényközösségei</b> .....	165
3.1. A bükkösök termőhelyi viszonyai .....	166
3.2. Bükkös erdőtársulások, bükkös élőhelytípusok .....	180
<b>4. A bükk és a bükkösök gombái, gombaközösségei</b> .....	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
<b>5. A bükkösök állatvilága</b> .....	231
5.1. A bükkösök gerinces állatai .....	232
5.2. A bükk és a bükkösök ízeltlábú faunája .....	247
5.3. A bükkösök csigái .....	266
<b>6. A bükk helye a hazai erdőgazdálkodásban – régen és most</b> .....	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

<b>7. A bükkösök erdővédelmi kérdései</b> .....	367
7.1. Abiotikus kalamitások/bolygatások .....	368
7.2. Biotikus tényezők .....	375
7.3. Közvetlen antropogén károk bükkösökben .....	397
<b>8. A bükkösök természetvédelmi és közjóléti szerepe, ökológiai szolgáltatásai</b> .....	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
<b>9. Bükkösök a változó klímában</b> .....	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
<b>10. Zárzó</b> .....	499
10.1. Mit tudhatunk? .....	500
10.2. Mit tehetünk? .....	501
10.3. Mit remélhetünk? .....	502
<b>A kötet szerzői és lektorai</b> .....	505

## 1.4. A bükk genetikai változatossága, szaporodásbiológiája

### A posztglaciális vándorlás nyomai a faj genetikai változatosságában

*Lados Botond Boldizsár és Köbölkuti Zoltán Attila*

Európa, így a Kárpát-medence jelenlegi faji összetételére, térbeli genetikai struktúrájára alapvető hatással voltak a pleisztocén glaciálisai és interglaciálisai. Az utóbbi, mintegy 1 millió év során legalább négy nagy eljegesedési ciklus váltotta egymást, amelyek közül az utolsó (Würm) durván 100 ezer évig tartott, utolsó leghidegebb éghajlati fázisát (utolsó glaciális maximum) pedig 18–20 ezer évvel ezelőtt érte el. Ezek során az egyes fajok a nekik megfelelő ökológiai feltételeket követve, jellemzően déli menedék (refúgium) területekre szorultak vissza, ahol évezredekig keresztül egymástól izolálódva maradtak fenn. Az eljegesedési ciklusok közötti interglaciálisokban a menedék területekből, illetve az északabbra szórványosan fennmaradt populációkból kiindulva visszavándorlás indult az alkalmassá váló területek irányába (Varga 2010, 2019). Végül a legutolsó glaciális maximum után, követve a fokozatos felmelegedést, fafajaink évezredek alatt kialakították jelenlegi elterjedésüket (a fajvándorlások posztglaciális történetét a »2.1. és 2.2. fejezetek« részletezik).

Az európai bükk (*Fagus sylvatica*) mintegy 3500 éve érte el jelenlegi elterjedésének maximumát (Magri 2008), egyes fajok esetén (pl. tölgyek) azonban ez a folyamat még jelenleg is tart. Mivel Európában az Alpok, és a többi kelet-nyugati vonulatú magashegység (Pireneusok, Kárpátok) hegyláncai jelentősen korlátozták a fajok észak-déli mozgását, a glaciálisok bizonyos mértékű génkészlet-vesztést okoztak, a refúgiumokban pedig egymástól elszigetelten megindult a fennmaradó populációk genetikai differenciálódása is, a génáramlás korlátozása miatt. Ennek köszönhetően fafajaink természetes populációiban jellegzetes térbeli genetikai struktúrák alakultak ki.

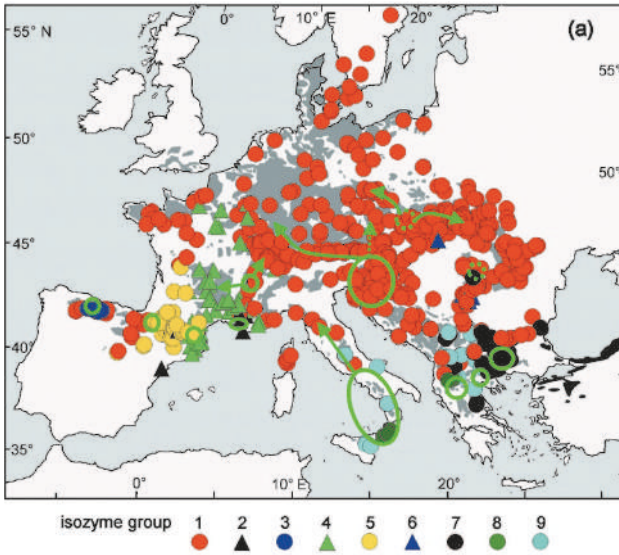
Ezeknek a természetes populációstruktúráknak a vizsgálata már viszonylag régóta az erdészeti genetikai kutatások tárgyát képezi. A zárwatermők, így a bükk esetében is, a *kloroplasztiszokban* (színtestekben) található DNS diverzitása, a specifikus anyai öröklődés révén, nagyobb földrajzi térségek populációiban jellemzően megegyezik (Mátyás 2002). Ezt kihasználva, a kloroplasztisz DNS mintázata alapján az egyes refúgium területek, illetve a jelenlegi állományok genetikai csoportjai körülhatárolhatók, továbbá következtetni lehet a jégkorszakot követő visszavándorlási útvonalakra is. Az erdészeti gyakorlat számára pedig ezek az eredmények lehetőséget adnak a származási körzetek lehatárolására, a természetes populációk genetikai változatosságának felmérésére, vagy akár a származás azonosítására is.

A bükk glaciális refúgium területeinek, illetve posztglaciális vándorlási útvonalainak feltérképezését célzó genetikai vizsgálatok már az 1990-es években elkezdődtek (Demesure et al. 1996; Magri et al. 2006; Magri 2008). Ezek eredményeként, a kloroplasztisz DNS haplotípusok, ill. az izoenzim-változatok mintázatai alapján jelenleg viszonylag részletes képpel rendelkezünk a faj modern populációinak térbeli genetikai szerkezetéről, a refúgium területek elhelyezkedéséről, a vándorlási útvonalak helyzetéről, illetve ezeken keresztül bükk állományaink refúgiális eredetéről (1.4.-1. ábra).

Hasonlóan más őshonos erdei fafajunkhoz, korábban a bükkre is azt feltételezték, hogy jelenlegi elterjedési területét a Dél-Európában elhelyezkedő (ibériai, appennini, balkáni) refúgiumokból érte el (Demesure et al. 1996; Comps et al. 1998, 2001; Taberlet et al. 1998). Ez a nézet azonban a legújabb molekuláris és paleobotanikai elemzések eredményeként jelentősen megváltozott (Varga 2010). A bükk ugyanis az egymást követő glaciálisok idején feltehetően nem szorult vissza kizárólagosan ezekbe a refúgiumokba, hanem Közép- és Nyugat-Európában jóval északabbra is fennmaradtak elszórt állományai (pl. Csehországban, Franciaországban), melyekből a legutolsó jégkorszakot követően a faj gyors ütemben újrakolonizálta jelenlegi elterjedési területét (Magri et al. 2006; Magri 2008).

A faj teljes elterjedési területére kiterjedő genetikai vizsgálatok eredményei arra utalnak, hogy a bükk esetén a modern populációk genetikai változatosságára nemcsak a legutolsó jégkorszak volt jelentős hatással, hanem több egymást követő eljegesedési ciklus együttesen formálta azt (Magri et al. 2006). A bükk ter-



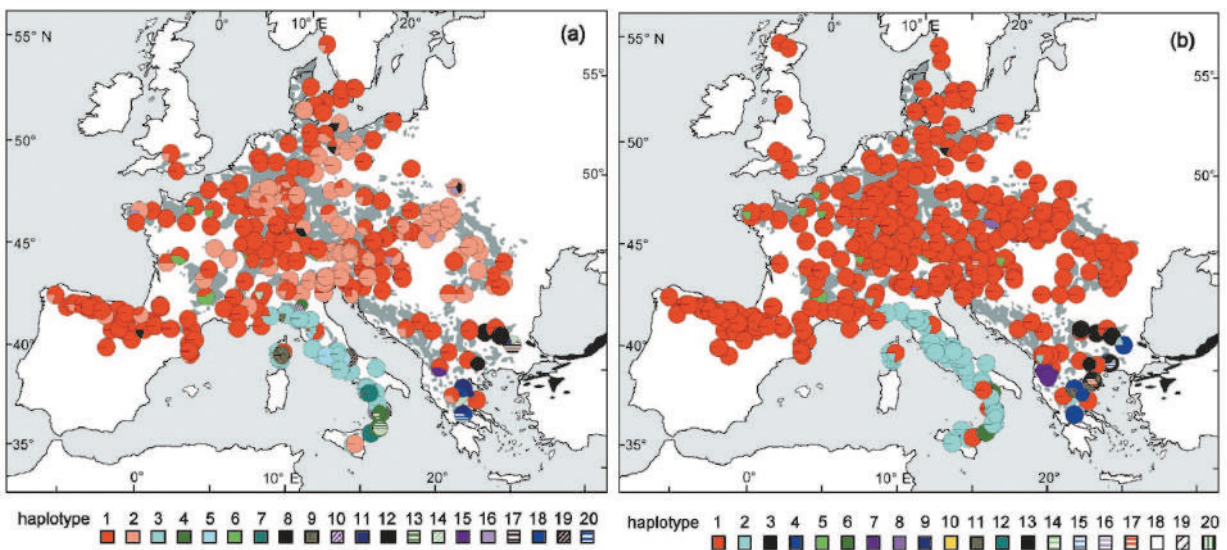


1.4.-1. ábra. A bükk allozimikus változatossága az elterjedési területén (Magri et al. 2006, a kiadó engedélyével). A fő és lehetséges másodlagos refúgiumok helyzetét körökkel, a feltételezett visszavándorlási útvonalakat nyilakkal jelöltük

populációkhoz viszonyítva) gyengébb alkalmazkodó képességük miatt feloldódott. Erre azonban jelenleg nem állnak rendelkezésre meggyőző bizonyítékok. Az utóbbi, déli medének területek tagoltsága, geomorfológiai adottságai, és a populációk hosszú időn át tartó állandósága viszont az itt megtalálható állományok jelentősen nagyobb kloroplasztisz polimorfizmusához vezetett az area más részeinek populációihoz képest. Ez a diverzitástöbblet látványosan megnyilvánul a Balkán-félsziget délkeleti részén, ahol nagyszámú eltérő kloroplasztisz haplotípust találtak a vizsgált állományokban (1.4.-2. ábra) (Denk 1999; Magri et al. 2006; Postolache et al. 2021).

Noha a kárpát-medencei állományok esetén azonos kloroplasztisz mintázatot figyeltek meg, ennek a területnek a kolonizációja fosszilis adatok alapján két irányból, két lépcsőben történhetett (1.4.-1. ábra) (Magri

mészetes populáció struktúráit tekintve a vizsgálatok egyik leglényegesebb eredménye, hogy a természetes populációk kloroplasztisz DNS-ének mintázata (haplotípusai) Európa nagy részén azonos. Mivel ez a haplotípus a dél-európai refúgiumokra nem jellemző, ezektől északabbra viszont nagy tömegben előfordul, ez arra enged következtetni, hogy a rekolonizáció szinte kizárólag az északabbra elhelyezkedő másodlagos refúgiumokból történhetett (Szlovénia, Keleti-Alpok, Csehország déli része), a dél-európai refúgiumok ebben nem játszhattak jelentős szerepet, kivéve a Kárpátok déli régióit (Magri et al. 2006; Gömörly et al. 2020; Postolache et al. 2021). Alternatív hipotézisként meg kell azonban jegyezni azt a lehetőséget is, hogy a Bükk I. kor során a Kárpát-medence a különböző refúgium területekről érkező populációk „olvasztó tégelye” is lehetett, melyben a déli medénkeletre bevándorló populációk genetikai mintázata napjainkra a feltehetőleg (az északi



1.4.-2. a, b. ábra. A bükk szintest haplotípus változatossága PCR-RFLP-vel (a), és mikroszatellit markerek (b) alapján az elterjedési területén (Magri et al. 2006, a kiadó engedélyével)

et al. 2006; Magri 2008). A Balaton üledékéből vett pollenminták alapján első lépésben a bükk az Isztria–Szlovénia területén lévő refúgiumból már viszonylag korán (10 000–9 000 évvel ezelőtt) elérhette Délnyugat-Magyarország területét. Második lépcsőben, a faj egy északi refúgiumból (Csehország–Morávia) kiindulva kezdhette el kolonizálni a Kárpátok területét (durván 5 000–6 000 éve), majd ennek részeként juthatott el hazánk északkeleti területeire is (Magri et al. 2006). További részletek a »2.1. A bükk posztglaciális elterjedéstörténete Európában« fejezetben találhatóak.

A bükk *jelenkori állományai* genetikai változatosságuk, illetve az azt befolyásoló tényezők vizsgálatára különösen alkalmasak, hiszen európai sokféleségi mintázatuk vizsgálatát – egy kisázsiai, allopatrikus rokon faj, a keleti bükk (*F. orientalis*) jelenlététől eltekintve – nem nehezíti fajok közötti kereszteződés. Ez az egyik oka annak, hogy a bükk az egyik olyan faj, amelyre vonatkozóan – bár számos DNS alapú vizsgálatot is végeztek – nagyszámú izoenzim markeren alapuló felmérés létezik.

Genetikai változatosságának szintjét számos tényező befolyásolta, közülük kiemelkedő fontossággal bír az előbbieken tárgyalt fajtörténet. A Földközi-tengerhez közeli országokban az állományok közötti és azokon belüli genetikai elkülönülés, a közép-európaiakhoz viszonyítva, sokkal nagyobb mértékű. Ennek valószínűsíthető oka a fajtörténetből adódóan az, hogy a déli populációk idősebbek, a sokkal változatosabb éghajlati viszonyok és bővebb génkészlet mellett. A fajon belül a balkáni és az itáliai előfordulások erősen különböznek a többitől, az elterjedés szélei felé haladva pedig a génváltozat gazdagság csökkenő trendje szintén a fajtörténet jelentőségét támasztja alá, ugyanis ez a jégkorszak utáni kolonizációval járó, sokszori genetikai palacknyak-hatás nyoma (Comps et al. 2001; Mátyás 2002). A különböző genotípusok finomléptékű térbeli eloszlására a fajra jellemző korlátozott vagy irányított génáramlás (domináns szélirány), vagy a közeli egyedek közötti párosodás is hatással van (Vornam 2004). A keleti bükk genetikai változatossága jóval nagyobb, és ez filogenetikailag korábbi eredetre utal (Mátyás 2002b; Gömöry et al. 2007).

Mérsékelt molekuláris genetikai változatossága mellett az európai bükk fenotípusos plaszticitása jelentős, például fenológiai viselkedése egyértelmű kontinentális trendet mutat (lásd ugyanezen főfejezet »A bükk fajon belüli fenológiai változatossága« alfejezetében). A mezoklímában mutatkozó eltérések szelektív hatása is szerepet játszhat, de a különbségeket csak részben lehet ezzel magyarázni (Mátyás 2002). Az állományok közötti, illetve állományon belüli diverzitást ezért valószínű a termőhelyi tényezők is képesek alakítani.

Az eddigieken túlmenően feltételezhető, hogy az erdőgazdálkodással kapcsolatos emberi tevékenység szintén hatással van a populációk genetikai sokféleségének eloszlására (ezt a következő alfejezet tárgyalja). Végül meg kell állapítani, hogy a mért genetikai változatosság szintjét erősen befolyásolja a vizsgált génhely-típusok kiválasztása is (Rajendra et al. 2014). Ezért a különböző vizsgálatok eredményeinek összehasonlításakor óvatosságra van szükség. A genetikai sokféleség mérőszámainak értékei nagymértékben függenek az elemzett génhelyeknek a környezeti alkalmazkodásban betöltött szerepétől, illetve attól, hogy mennyire állnak az emberi szelekció hatása alatt.

A bükk teljes európai áréájának nagyszámú *izoenzim markeren* alapuló genetikai változatosságát több nemzetközi projekt keretében elemezték (Comps et al. 1990, 1991, 1998, 2001; Müller-Starck 1993; Leonardi & Menozzi 1995; Konnert et al. 1995; Hazler et al. 1997). Paule (1995) elemzése az európai populációkon kívül a kisázsiai és kaukázusi keleti bükk előfordulásokra is kiterjedt. Az izoenzim markerekkel kapott eredmények az elterjedési terület különböző részein a molekuláris genetikai sokféleséggel összehasonlítva nem tükröznek lényeges különbségeket. Bár nincs egyértelmű tendencia, és úgy tűnik, hogy a változatosság a keleti és déli régiókban nagyobb, mégis a populációkon belüli változatosság jelentősebb. Néhány tanulmánynak egyes enzim génváltozatok gyakorisága tekintetében sikerült földrajzi trendeket azonosítani. Comps és munkatársai (1998) egy Dél-Franciaországtól a Zempléni-hegységig terjedő transzekt mentén 11 enzimrendszer elemeztek, kielégítő alapossággal mintázva a magyar populációkat is. Az elemzés a populációk négy csoportba sorolását tette lehetővé: Francia-Alpok, Svájci-Alpok, Északkeleti-Alpok (Németország, Nyugat-Ausztria) és Kelet-Ausztria a Kárpát-medencével együtt. Ez megerősíti, hogy a populációk közötti génkicserélődés hatékony, illetőleg az egyes bükk-körzetek elkülönülése újabb keletű lehet. A magyar–kelet-osztrák populációk nagy valószínűséggel evolúciósan idősebbek, mint a belső-osztriai vagy dél-német állományok, ugyanis a

géndiverzitás mértéke az Alpok mentén nyugati irányban csökken. Az eredmények a fentebb tárgyalt kloroplasztisz DNS vizsgálatokkal alátámasztott térbeli populációstruktúrákkal egybehangzóak. A mintázott transzekt mentén egy kelet–nyugat irányú génaváltozat-gyakorisági grádiens sikerült több génhelyre kimutatni, ami a vándorlás tényét, a fajtörténet szerepét erősíti meg a szerzők szerint, de közre játszhat a változó kontinentalitás szelektív hatása is (szerk. megj.). Egyes génhelyek esetében a tengerszint feletti magassággal változó génaváltozat gyakoriságot tapasztaltak, ami ökológiai jelentőségüket támasztja alá.

Összefoglalva, az izoenzim vizsgálatok alapján több munkában felismerhető a bükk áréáján belüli földrajzi mintázat. Általánosságban a differenciáltság mértéke, populáción belül és populációk között is, dél felé növekszik. A mediterrán térség populációi magasabb változatosságot, több változatot mutatnak egyes génhelyeken. Mindez a posztglaciális vándorlásra, a földközi-tengeri populációk régebbi eredetére, valamint a mediterrán bükk áréa nagyobb mérvű feldaraboltságára vezethető vissza. A magyarországi genetikai változatosság mintázatának vizsgálatai erőteljesen alátámasztják ugyanakkor a termőhelyi szelekció hatását, szorosan a bükk szárazsági elterjedési határai közelében (Mátyás 2002b).

*Nukleáris mikroszatellitek* segítségével elemezve a faj közép-európai populációit, az izoenzim vizsgálatokhoz hasonló diverzitás értékeket találtak (Vornam et al. 2004; Seifert 2011; Bilela et al. 2012; Piotti et al. 2012; Dounavi et al. 2016). Rajendra és munkatársai (2014) észak felé csökkenő heterozigóciáról számolnak be német állományok esetében, a diverzitás északi irányú csökkenő trendje pedig ugyancsak a fajtörténet fontosságát, illetve a vizsgált környezeti grádiens szelekciót hangsúlyozhatja.

Újabbán már nagy felbontó képességű, *genom léptékű sejtmagi DNS* pontmutáció markerek alapján is sikerült alátámasztani a fentebb tárgyalt populációstruktúrákat (Postolache et al. 2021). Ennek eredményeként az európai bükk populációkat három genetikai csoportra osztották, amelyeken belül a magyar állományok összességében elég egységes képet mutatnak. Lényeges továbbá, hogy azt is kimutatták, hogy a populációk nem csak a nem kódoló DNS régiók különbségei alapján bonthatók csoportokra, hanem ezekben az állományokban eltérő irányú adaptáció is zajlik (a sejtmagi DNS kódoló részeinek eltéréseit eredményezve) a csapadék és hőmérsékleti gradiensek mentén. Ez az eredmény pedig a gyakorlat számára rávilágít az eltérő származások figyelembevételének mindenkorai fontosságára.

## Erdőművelési beavatkozások hatása a bükkösök genetikai struktúrájára

*Cseke Klára*

A bükk teljes áréájára kiterjedő, nagyléptékű genetikai mintázatot feltáró korai vizsgálatok az állományokon belüli genetikai tartalékok felmérésére fókuszáltak, illetve a különböző földrajzi régiók közötti genetikai különbségek feltárását célozták meg. Ugyanakkor az állományok genetikai szerkezetére gyakorolt antropogén hatásokkal eddig kevés kutatás foglalkozott. A vizsgálatokban eddig alkalmazott izoenzim és mikroszatellit markerek az adaptív tulajdonságok és folyamatok kimutatására kevésbé alkalmasak. Ez egyrészt a többnyire semleges öröklődésükből adódik (bár az izoenzim variánsok között feltételezhetünk funkcionális különbségeket), másrészt a nagyon limitált felbontóképességükre vezethető vissza. Mégis, a rendelkezésünkre álló információkból felvázolhatjuk azokat a főbb szempontokat, amelyekre a jövőben az erdőgazdálkodásnak és még inkább a kutatásnak nagyobb figyelmet érdemes fordítania.

A művelésmód megválasztása, a mesterséges vagy természetes felújítás alkalmazása, az elegyfajok kezelése, a törzskiválasztás, az eltérő gyérítési módok mind-mind hatást gyakorolnak az adott állomány demográfiai szerkezetére. Módosítják a mikrokörnyezeti szinten zajló főbb evolúciós folyamatokat (génáramlás, szelekció, párosodás, génsodródás), kihatva a populáció genetikai szerkezetére is (Mátyás 2002a). Egy vágásos gazdálkodással kialakított, egykorú faállomány és egy természetközeli, folyamatos erdőborításban kezelt bükkös alapvető eltéréseket mutat összetételében, szerkezetében és működésében. Feltételezhető, hogy ugyanez igaz lehet az adott állományok genetikai struktúrájára is, még ha nem is ismerjük jelenleg ennek pontos mértékét.

**A gyérités hatása az állományok genetikai szerkezetére**

Az ERTI hosszújárátú tartamkísérleteinek keretében létesített nevelési sorok mintaparcellái az 1960-as években, jellemzően 20 éves korban létesültek azzal a céllal, hogy két gyéritési erélyű (üzemi és túlgyéritett) művelési beavatkozás hatásait kövessék nyomon egy kontroll (beavatkozás nélküli) parcellához viszonyítva (Kollár & Borovics 2021). A 2000-es években három bükk kísérleti helyszínen történt mintagyűjtés a genetikai szerkezet összehasonlító vizsgálatára, Tormafölde 11/B és 11/A, Kőszeg 41/E és a Visegrád 14/C erdőrésztelkekben. Nukleáris mikroszatellit markerek vizsgálata alapján megállapítottuk, hogy az előzetes feltételezésünkkel szemben a gyéritési erély növekedése nem okozott csökkenést a genetikai diverzitási mutatókban, sőt, az üzemi mértékű gyérités hatására épp a diverzitási mutatók emelkedését tapasztaltuk a kontroll parcellához viszonyítva, bár nem szignifikáns mértékben (1.4.-1. táblázat). Az allélszámmal és azok gyakorisági értékeivel összefüggő, abból levezethető diverzitási paraméterek csökkenése csak az intenzív gyéritésen átesett parcellák esetében mutatkozott meg, de itt sem szignifikáns mértékben. A legmagasabb diverzitási értékekkel a kőszegi mintaterület rendelkezett, mind az allélszerkezet (megfigyelt és gyakorisággal súlyozott effektív allélszám, illetve egyedi allélok száma) alapján, mind pedig a heterozigóták részarányára utaló, megfigyelt és elvárt heterozigócia értékek tekintetében. A fixációs index ( $F$ ) egyensúlyi helyzetre utaló, nulla közeli értéket csak a kőszegi állomány esetében vett fel. Továbbá, az intenzíven gyéritett parcella esetében megfigyelhető a homozigóta genotípusok többletét jelző, pozitív irányba történő eltolódás is (nem szignifikáns). A tormaföldei mintaterületen a fixációs index magasabb pozitív értékeket mutatott, de szintén érzékelhető a gyérités erélyének növekedésével a homozigóták irányába történő eltolódás. Szignifikáns különbség csak a három állomány genetikai struktúráját reprezentáló, összesített adatok szintjén volt kimutatható, a kőszegi állomány elkülönülésével. Külön érdekesség, hogy ugyanezekben a mintaterületeken, egy másik kutatásban végzett avar- és humuszvizsgálatok nagyon hasonló eredményeket szolgáltatottak, vagyis a modelltábla szerinti gyérités esetében a kontrollhoz képest negatívan értelmezhető eltérés nem jelentkezett az avar- és a humusztartalom tekintetében sem (Führer szóbeli közlés).

**1.4.-1. táblázat. Az ERTI által kezelt három gyéritési kísérlet (nevelési sor) genetikai szempontú elemzése öt nukleáris mikroszatellit marker átlaga alapján (ahol  $N$ : mintaszám,  $N_a$ : allélszám,  $N_e$ : effektív allélszám,  $N_p$ : egyedi allélok száma,  $H_o$ : megfigyelt heterozigócia,  $H_e$ : elvárt heterozigócia,  $F$ : fixációs index)**

	N	$N_a$	$N_e$	$N_p$	$H_o$	$H_e$	F
<b>Tormafölde</b>							
Üzemi gyérités	49,25	14,00	5,47	3,50	0,59	0,73	0,17
Intenzív gyérités	47,50	11,00	4,50	1,50	0,48	0,65	0,26
Kontroll	51,25	12,75	5,30	2,25	0,59	0,70	0,14
<b>Kőszeg</b>							
Üzemi gyérités	46,20	15,40	6,89	3,20	0,75	0,80	0,05
Intenzív gyérités	49,40	15,20	6,39	2,00	0,68	0,78	0,11
Kontroll	46,40	16,00	5,00	5,40	0,70	0,72	0,03
<b>Visegrád</b>							
Üzemi gyérités	45,00	11,50	4,95	2,25	0,56	0,67	0,13
Intenzív gyérités	43,00	11,75	4,16	2,25	0,51	0,65	0,18
Kontroll	43,00	9,75	4,06	0,25	0,49	0,65	0,18

Ezeket a hazai megfigyeléseket erősíti meg az az egyetlen, hasonló koncepció alapuló nemzetközi kísérlet, amelyet Buiteveld és munkatársai (2007) végeztek európai léptékben. A vizsgálathoz többé-kevésbé hasonló korú kísérleti parcellákat jelöltek ki párosával Északkelet-Németországban, Hollandiában, Ausztriában, Dél-Franciaországban és Olaszországban, amelyekben régióként egy hagyományos művelés alatt álló, és egy emberi hatástól nagyrészt érintetlen állomány volt. A genetikai szerkezet összehasonlító elemzéséhez ugyanazt a markertípust alkalmazták (bár kisebb felbontásban) mint a hazai kutatásban. A kutatás azzal a konklúzióval zárult, hogy a vizsgált bükkösök egyikében sem tudtak érdemi különbséget feltárni a genetikai diverzitás szempontjából a gyérintett és az érintetlen területek között. Egyedül a finomléptékű térbeli genetikai szerkezetben volt kimutatható egyfajta egyszerűsödés a művelés alatt álló állományokban, a komplexebb szerkezetű, természetközeli állományokéhoz képest (Piotti et al. 2013). A szerzők által vizsgált, kezelt erdő-részlet a 19. század végéig több ciklusban is sarjztatott erdőterület volt, amelyet ezután tudatosan kezdtek átalakítani alsószintű gyérintéssel és lékes felújítással. Az összetett emberi beavatkozás az egykori állomány finomléptékű genetikai struktúráját szinte teljesen megszüntette és homogenizálta az állományt. Paffetti és munkatársai (2012) ugyanezen mintaparcellákon végzett elemzései pedig arra is felhívták a figyelmet, hogy az antropogén hatásoknak kitett állományrészen jóval kevesebb ritka allélváltozatot detektáltak a szomszédos, bolygatatlan területtel összevetve. Ez az eredmény összecseng a hazai vizsgálat kőszegi mintaterületének eredményeivel, az egyedi allélok átlagos száma ( $Np$ ) tekintetében (1.4.-1. táblázat). Az elemzésekből ugyanakkor az is kiderült, hogy a genetikai diverzitási mutatók összességében nem csökkentek le drasztikusan az emberi beavatkozás nyomán, megerősítve a Buiteveld és munkatársai (2007) által közölt, korábbi eredményeket és a hazai megfigyeléseket.

### *Mesterséges felújítás hatása a fajon belüli diverzitásra*

Az antropogén hatások között ki kell még emelnünk a mesterséges felújításból eredő lehetséges problémákat. Csehországban, ahol a fenyvesítés hatására a bükkösök területaránya jelentősen csökkent (40%-ról 8,6%-ra szorult vissza), programot indítottak a fennmaradt állományok genetikai mintázatának feltérképezésére, hogy a rekonstrukció során az állományok egyedi sajátosságai minél jobban fennmaradhassanak (Zádrapová et al. 2020). Szász-Len & Konnert (2018) Romániában, az Erdélyi Kárpátok és a Bihar-hegység területén vizsgált tíz magtermesztésre kijelölt bükk állományt nagyléptékű mintavétellel, olyan szemszögből, hogy az idős állomány és az újulat genetikai szerkezetét hasonlították össze. A vizsgálat nem talált markáns genetikai struktúralódást a régióban, ezért a szerzők arra a konklúzióra jutottak, hogy a nagyobb magtermesztő körzetek kijelölése is elfogadható lenne a vizsgált térségben. Ugyanakkor, Ciocîrlan és munkatársai (2017) szerint, a Kárpátok délkeleti peremén készült vizsgálatok alapján, egy határozott genetikai elkülönülés rajzolódik ki a Kárpátok területén elhelyezkedő, összefüggő állományok és a Havasalföld, illetve Fekete-tenger melléki izolálódott, szigetszerű populációk között. A vizsgálatba vont kilenc állomány közül a négy szigetszerű déli előfordulásokban megfigyelhető volt a genetikai beszűkülés. A genetikai elkülönülés értékelésekor figyelembe kell vennünk a földrajzi izolációból adódó, korlátozott génáramlást, ami a genetikai differenciálódás folyamatát erősíti. Ugyanakkor, szem előtt kell tartanunk az említett szigetszerű előfordulások egyedi történetét is, ami meghatározó a genetikai sajátosságok szempontjából. A Dobruzsza térségében található Macin-hegység izolált előfordulásai például edafikusan is eltérő, inkább reliktum jellegű, extrazonális társulások, amelyek ráadásul már összeérnek a balkáni (mőziai) bükk előfordulási területével. Nagyon fontos felhívni a figyelmet a bükk peremi helyzetben lévő, izolálódott délkeleti előfordulásainak markánsan eltérő történeti hátterére. Ez különösen fontossá válik akkor, amikor a támogatott migráció kérdése előtérbe kerül a klímaváltozással szembeni küzdelem egyik eszközeként. A meglévő származási kísérletek populációgenetikai szempontú értékelése ugyancsak hozzájárulhat a szaporítóanyagfelhasználás tudatos tervezéséhez, szerepük ilyen szemszögből is különösen felértékelődik. Hazai bükköseink esetében is fontos feladat a helyi állományok földrajzi genetikai mintázatának megismerése és a lokális sajátosságokban rejlő adaptív potenciál felkutatása (lásd a »9.3. A bükk klímaterének és vitalitásának előrevetítése a 21. századra« fejezetet).

Az itt ismertetett kutatások eredményei szerint a természetközeli kezelés jó eséllyel nem okoz drasztikus változásokat a génkészletben, míg a természetes szelekció, különösen extrém helyzetekben, nagyobb hatással is járhat. A genetikai diverzitás számszerű értékének változása pedig nem jár feltétlenül együtt az alkalmazkodóképesség csökkenésével, hiszen a ritka allélok jelenléte lehet egyfajta semleges mintázatban rejlő lokális sajátosság, ami nem függ össze az adaptív mintázattal. Ennek a kérdésnek eldöntését segítik majd azok az újgenerációs molekuláris technikák, amelyek az eddig alkalmazott kisebb felbontóképességű markereknél sokkal nagyobb mélységben képesek feltárni a genetikai struktúrát és ezáltal a változások mértéke és módja is nyomon követhetővé válik. Ezek a módszerek több ezer mutációs pont egyidejű vizsgálatát teszik lehetővé, amelyek különböző környezeti paraméterekkel társítva (legyen az klíma, talajféleség vagy akár a humán hatások), új horizontot nyitnak a tartamos erdőgazdálkodást támogató kutatás számára.

## A bükk fenotípusos változatossága származási kísérletekben

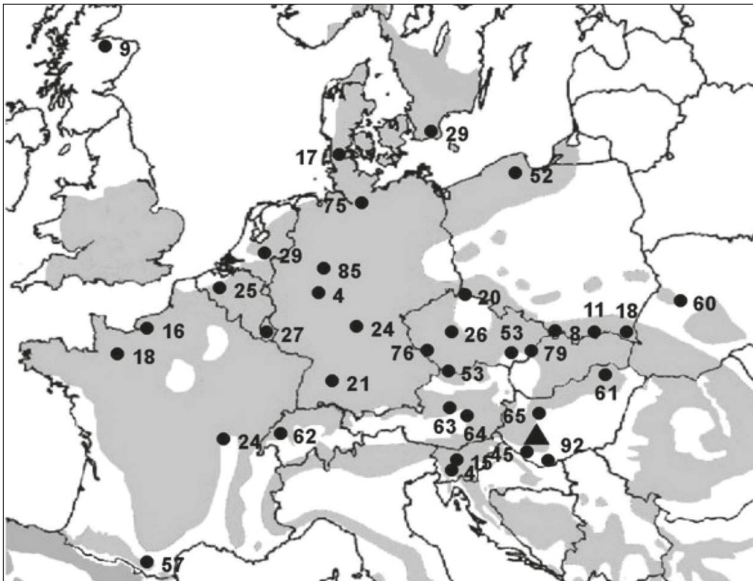
### *A bükk fajon belüli fenológiai változatossága*

Mátyás Csaba

A bükk származások közötti *rügyfakadás-fenológiai* különbségek szembeötlőek a nemzetközi származási kísérletekben (Gömöry et al. 2015), és a magyar kísérletben is, a Zala vármegyei Bucsután. A vegetációs idő optimalása és ezen belül a rügyfakadás időzítése kétségtelenül az egyik legfontosabb adaptív szelekciós hatótényező. A fagykár-veszély korlátozása és egyidejűleg a vegetációs idő kihasználása Gömöry és Paule (2011) szerint feltehetőleg cserekapcsolati (*tradeoff*) egyensúlyban vannak egymással. A rügyfakadás fenológiájában – genetikai vonatkozásban – döntően a makroklíma és annak típusa (atlanti, hegyvidéki vagy kontinentális-dombvidéki) határozza meg az áréán belüli fenológiai mintázatot.

Az egyes kísérleti helyszíneken a rügyfakadás időpontját a termőhely és az időjárás is befolyásolja, pl. enyhébb téli időjárás esetén a rügyfakadás időpontja a hideghatás elmaradása miatt későbbre tolódik. Ugyanakkor a származások fakadási sorrendje a különböző években, illetve különböző helyszíneken változatlan, ami erős genetikai meghatározottságot jelez. A származások között kimutatott genetikai változatosság és az évi időjárás, valamint a különböző kísérleti helyszínek eltérő termőhelyi hatásait egybevetve megállapítható, hogy a környezeti feltételek hatása egy nagyságrenddel erősebb, mint a populációk között kimutatott örökölt hatás (Kóczán-Horváth 2016). A kettő elkülönítése azért indokolt, mert míg a genetikailag jobban alkalmazkodó származások kiválasztásával a fenotípusos választ befolyásolni tudjuk, de a termőhelyi, ezen belül az időjárási reakciók megváltoztatására nincs lehetőségünk. A termőhely fizikális hatásai által befolyásolt örökölhető bevérodésre, az epigenetikára a »9.2. A bükk fenotípusos és genetikai alkalmazkodása a változó környezeti feltételekhez« fejezet tér vissza.

A populációk fenológiai viselkedését a rügyfakadáshoz szükséges késő őszi, kora téli hideghatás (*chilling*) és az ezt követő, fakadást kiváltó pozitív hőösszeg igény (*priming*) egymást átfedve határozza meg, amelynek ismeretében a fakadási időpont modellezhető. Hollandiában Kramer (1994) elsőként dolgozott ki a bükkre egy részletes rügy-fenológiai modellt, a novembertől márciusig mért napi hőösszegekre alapozva. A bucsutai kísérletben azonban a modell rendre 15–50 nappal későbbi fakadást jelzett előre, mint a valóságban (Kóczán-Horváth 2016). Az eltérés oka, hogy a modell atlanti viszonyokra épült, ahol az enyhe telek gyenge hideghatása a fakadást késlelteti. Minél kontinentálisabb és egyben zordabb egy populáció klímája eredeti származási helyén, annál kisebb a hideghatás igénye, és gyorsabb a fakadás lefutása adott időjárás esetén. A bucsutai kísérlet adatai ezt igazolják (1.4.-3. ábra). A viszonylag kontinentális helyszínen korán fakadónak bizonyultak a kontinentális Délkelet-Európából, a hegyvidékekről (pl. a Kárpátok, Alpok körzetéből) és Skandinávia délkeleti pereméről származó populációk, későinek az atlanti partközélebről áttelepített populációk (Mátyás 2002b; Kóczán-Horváth 2016).



**1.4.-3. ábra.** Rügyfakadásnak indult csemeték átlagos százaléka származásonként Bucsután a kiültetés utáni évben, a 14. héten. Jól kiemelkedik az atlanti populációk kései fakadása (30 alatti értékek), valamint a kelet-európaiak és a hegyvidékiek koraisága (50 feletti értékek). Árnyalt háttér: a bükk természetes areája. A háromszög a kísérleti helyszínt, Bucsutát jelzi (Mátyás 2002)

Az őszi lombvárulás és lombhullás időzítése hasonló alapokon különül el. Bucsután általában előbb sárgulnak, azaz korábbiak a kontinentálisabb klímából származó populációk az atlantiakhoz képest. Egy horvát elemzés szerint a téli lombvesztés mértéke is nagyobb a kontinentális származásokban (Ivanković et al. 2011). A mesterségesen telepített, az adott klímához kellően nem alkalmazkodott populációk fenológiai aszinkronitása kései fagykárt, fokozott rovarkárosítást vagy akár teljes pusztulást is okozhat. Például, Szlovéniában egy kontinentálisabb helyszínre telepített, késői lombhullató atlanti származás számára egy korai, erős hóesés végzetes hőtörést eredményezett, míg a többi populáció elkerülte a kárt (1.4.-4. ábra).

Az európai bükk származások közötti, azok fenotípusában megnyilvánuló növekedési különbségeket a kö-

vetkező, fiatalkori növekedéssel foglalkozó alfejezet, továbbá a »9.3. A bükk klímaterének és vitalitásának előrevetítése a 21. századra« fejezet tárgyalja.



**1.4.-4. ábra.** A francia Jura-hegységi, szubatlanti származás parcellája a hűvösebb klímájú Straza-i kísérletben (Szlovénia). A későn fakadó és kései lombhullató populációt 2012-ben egy október végi hóesés még teljes lombzatban találta és egészében összetörte (Fotó: Mátyás Csaba)

**A bükk fiatalkori növekedése nemzetközi származási kísérletekben**

Nagy László és Mátyás Csaba

A klasszikus erdészeti nemesítés eszköztárába tartozó származáskutatás célja azon földrajzi körzetek vagy populációk azonosítása, amelyekből a termesztési céloknak leginkább megfelelő, kedvező tulajdonságokat hordozó szaporítóanyag nyerhető. Az ún. *származási kísérletek* az eltérő földrajzi-ökológiai környezetből származó populációk teljesítményét közös tenyészkeretben, homogénnek tekinthető termőhelyen hasonlítják össze, így módon a fenotípus kialakításában részt vevő környezeti tényezők, illetve a genetikai háttér hatása szétválasztható.

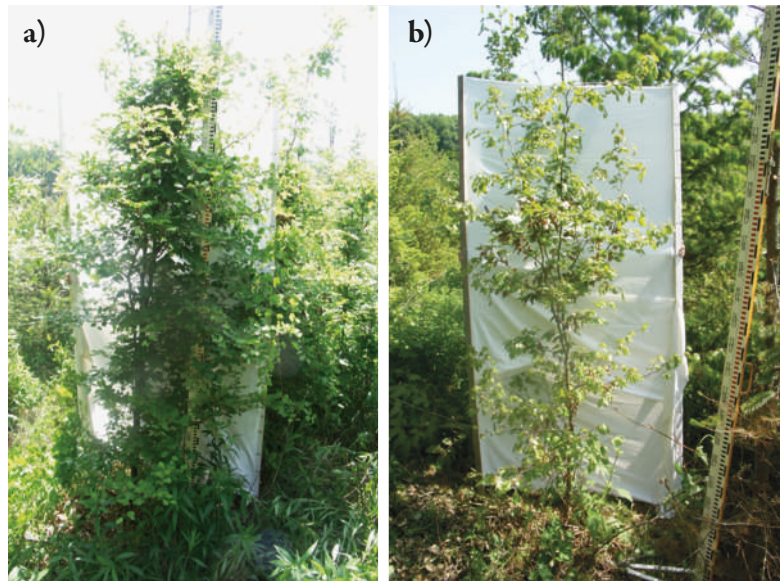
Az első bükk származási kísérlet-hálózatot Krahl-Urban hozta létre az 1950-es években. A német és németalföldi növényanyagot tartalmazó kísérletek 30–40 éves adatai alapozták meg a bükk adaptív változatosságára vonatkozó ismereteinket (ábrák Mátyás 2002 színes mellékletében). Ezekben jelentős különbség mutatkozott mind a növekedés, mind a törzsmínőség tekintetében, illetve kitűnt az, hogy a tapasztalt változatosság nem volt ökológiai gradienshez köthető (Rau et al. 2015). Már földrajzi térségekhez köthető, szignifikáns „ökotípusos” jellegű változatosságról számolnak be Liepe és munkatársai (2023) egy, a németországi áréát jobban reprezentáló kísérlet adatai alapján. Emellett kiemelik a kontinentálisabb, délkeleti származások alkalmazhatóságát a támogatott áttelepítésre, az éghajlatváltozásra való készülés keretében. Hasonló mintázatot mutattak ki délkelet-európai kísérletekben is (Ivanković et al. 2008; Popović et al. 2021).

A bükk *teljes európai fenotípusos* változatosságának felmérésére a hamburgi Erdészeti Genetikai Intézet szervezésében, 1995-ben és 1998-ban, több mint negyven helyszínen, nemzetközi kísérlet létesült. A ciklikus makktermés miatt két sorozat létesült, ráadásul a kísérletek nem azonos elosztásban tartalmazzák a származásokat. Magyarország a második sorozat keretében kapcsolódott be egyetlen makkétel gyűjtésével (Magyaregregy; 1.4.-5a. ábra) és egy kísérlet létesítésével a zalai Bucsután. Ez a kísérletsorozat mintegy 50 populációval, összesen 21 helyszínen létesült Európában (von Wühlisch & Alia 2011).

2010-ben, a közös COST finanszírozás lejártával a nemzetközi együttműködés leállt, a hazai kísérlet nyomon követése is megnehezült. Az 1998-as kísérletsorozat néhány általános tapasztalata a fiatalkori ada-

tok alapján a következő (Mátyás et al. 2009; Robson et al. 2011; lásd az 1.4.-6. ábrát):

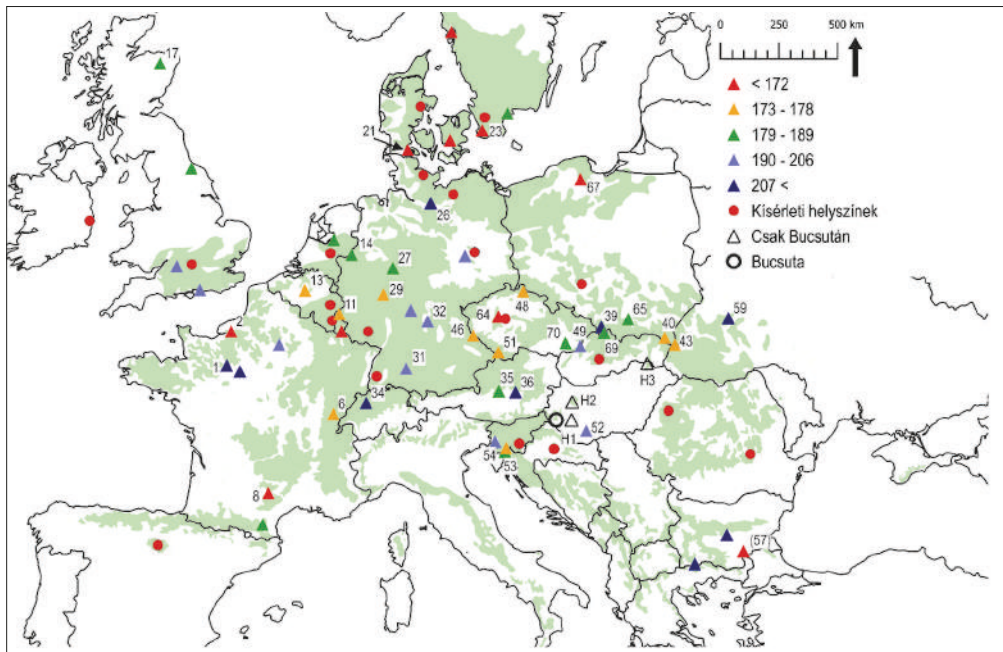
- A populációk makroklimatikus alkalmazkodásának mintázata az ellenható evolúciós erők ellenére jól kimutatható;
- a fenotípusos reakciók az „ökológiai távolság” szerint változnak (a növekedés, megmaradás a klimatikus távolsággal csökken);



1.4.-5. a, b. ábra. A bucsutai 1998-as nemzetközi származási kísérletben a baranyai Magyaregregy (a; átlag H: 3,13 m, balra) és az atlanti, belga Soignes (b; átlag H: 2,62 m) populációk alkalmazkodásuk szerinti habitust és egyúttal az áttelepítéssel szimulált klímaváltozás hatását is mutatják, 9 éves korban (Mátyás et al. 2011)



- a klimatikus optimum körzetében a populációk közötti különbségek nem jelentősek, szélsőségesebb körülmények között a differenciálódás erőteljesebb;
- az 1000 m feletti hegyvidéki populációk eltérő reakcióik miatt külön csoportot képeznek.
- Mindamelllett a növekedés mintázatában tapasztalható, származások közötti variancia nem minden esetben magyarázható a helyszínek ökológiai, éghajlati feltételeivel, amilyen pl. a gyengén teljesítő skandináv származások szomszédságából származó Farchau nemzetközi és hazai kiemelkedő növekedése.



1.4.-6. ábra. Az 1998-as kísérlet származásai és 10 éves korban mért magasságuk (cm) az *összes kísérlet főátlagában* (színezett háromszögek). A zalai Bucsután szereplő, és az 1.4. és 9. fejezetekben névszerint említett egyéb származások kódszámaikkal szerepelnek. Bucegeti helyét fekete kör jelzi.

A háttérben az EUFORGEN bükk área térképe (Alia et al. 2011 után, kiegészítve)

Az 1998-as kísérlet-sorozat bucsutai helyszínének fenológiai eredményeit az előző alfejezet, az alkalmazkodással, megmaradással kapcsolatos előrevetítéseket pedig a »9.3. A bükk klímaterének és vitalitásának előrevetítése a 21. századra« fejezet részletezi.

Összességében, a *növekedés, megmaradás és a minőségi tulajdonságok változatossága* tekintetében a származási kísérletek általános tapasztalata, hogy a növekedési tulajdonságok és a megmaradás jól korrelálnak (lásd a 9.3.-1. és 9.3.-2. ábrákat). A származások közötti különbségek e téren kifejezettebbek, mint a habitus, törzsmínőség tekintetében – igaz, ez utóbbiak értékelése eleve kevésbé egzakt.

A minőségi tulajdonságok földrajzi mintázata kevésbé határozott, azaz nagyobb valószínűséggel fordulhatnak elő egy körzetben gyökeresen eltérő minőségű állományok. A helyi származások sokat emlegetett fölénye bükk esetében sem igazolható egyértelműen. A helyi, vagy attól csak kissé eltérő környezetből származó populációk általában jól teljesítenek, azonban a kísérletek többségében rendre vannak azokat felülmúló származások.

A növekedés és a minőségi tulajdonságok között negatív az összefüggés (Liepe et al. 2023). A faj ökológiai optimuma közelében létesített kísérletekben az elterjedési terület északi pereméről, illetve az Ibériai-félszigetről származó populációk gyenge növekedést és átlagos törzsmínőséget mutatnak. A közép-európai (osztrák, cseh, magyar, szlovén) származások itt általában jó növekedésűek, de törzsmínőségük nem kiemelkedő (Liesebach et al. 2023). A legjobb törzsmínőséget mutató, bajor és érc-hegységi származások növekedése

legfeljebb átlagos. A kontinentális Délkelet-Európa alacsony térszínben tenyésztő populációinak kiváló növekedése és plaszticitása feltűnő nemzetközi összehasonlításban is (1.4.–6. ábra), ezek a populációk a kedvezőbb környezetbe áthelyezésből, és az éghajlati kitettség mérséklődéséből profitálnak. A délkelet-európai kísérletekben a zalai bükkösöket képviselő valkonyai származás kedvező fiatalkori növekedést mutatott és a legjobb megmaradást produkálta. Eltérő termőhelyeken mért egyenletes teljesítménye megfelelő fenotípusos stabilitásra, általános alkalmazkodóképességre utal (Stojnić 2015). Az európai 1998-as sorozatban szereplő magyaregregyi populáció szintén jól szerepelt, megmaradása a legjobbak között van, és magassági növekedése is kedvező. Az, hogy növekedése átlagával (európai átlagban) nem a legjobbak között van, valószínűleg összefügg a nyugat-európai kísérletekben mért gyengébb eredményeivel. A teljes kísérletsorozat értékelése idején (Robson et al. 2011) a hazai kísérlet adatai még nem voltak feldolgozva, ezért az itt ismertetett nemzetközi értékelés mellett a Bucsután mért eredményekkel a »9.3. A bükk klímaterének és vitalitásának előrevetítése a 21. századra« fejezet foglalkozik (1.4.-7. ábra).



1.4.-7. ábra. A nemzetközi bükk származási kísérlet magyar helyszíne, idős állományok gyűrűjében, a zalai Bucsután (Fotó: Mátyás Csaba)

## A bükk szaporodásbiológiája

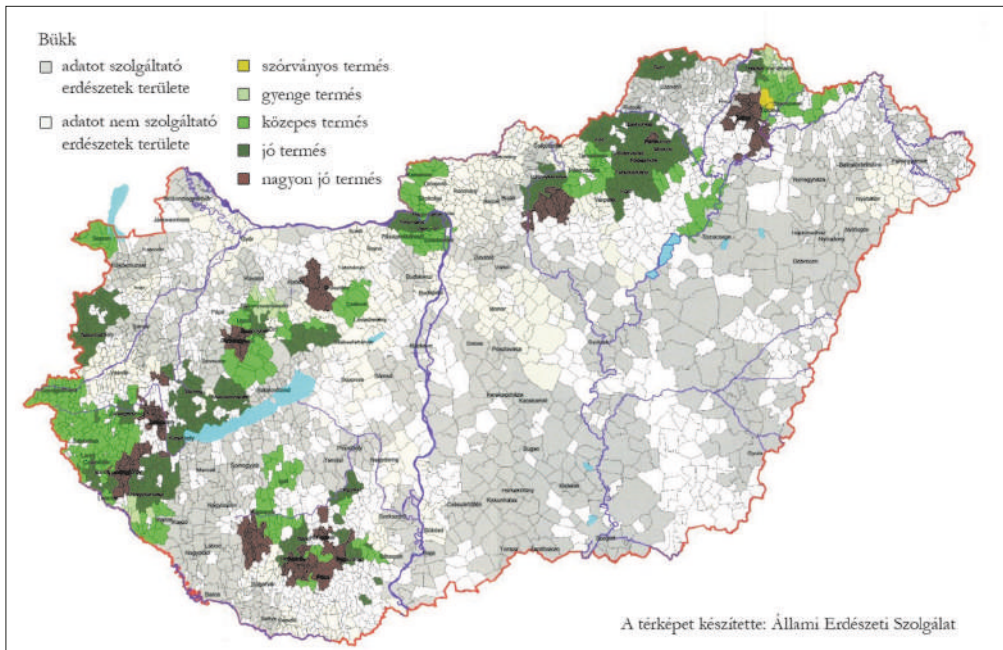
*Benke Attila és Mátyás Csaba*

Egy adott faj populációin belüli és azok közötti génáramlás mértékét, valamint az egyes populációk genetikai differenciáltságát nagyban meghatározza a faj ivari/szaporodási rendszere, azon belül is többek között a generatív szervek felépítése, valamint a pollen és a mag terjedésének módja. Az európai bükk ivari rendszerét egylaki, egyivarú virágzatok, valamint szél útján történő pollenterjesztés és döntően gravitációs magterjedés jellemzi. A *pollen* állományon belüli terjedését elsődlegesen az állományszerkezet határozza meg; a zárt, több szintes állományszerkezet a levélzet szűrő hatása révén a pollenterjedés hatékonyságát csökkenti (Millerón et al. 2012). A hím és nő virágzatok kifejlődése a lombfakadással közel egy időben történik. A bükkös állományokban a tölgyesekhez képest gyengébb pollen kibocsátás mérhető, a pollenkoncentráció jellemzően alacsony (Rozovits et al. 2019). Ennek ellenére a bükk pollen – időjárási körülményektől függően – nagy, akár több ezer kilométeres távolságot is megtehet (Belmonte et al. 2008). Mindez közvetlenül befolyásolja a génkészlet fajon belüli differenciáltságát (Mátyás 2002).

A beporzás körülményei jelentősen befolyásolják a termékenyülést és a léha magvak arányát. Az 1960-as években egyes fákon végzett vizsgálatok szerint a nővirágok 35–45%-a nem termékenyült meg, függetlenül a virágzás mértékétől. A kifejlődött makkok léhamag-tartalma pedig évjárástól eltekintve 55–65% volt, továbbá a rovar- és gombakárosított telt magvak aránya átlagosan 25% körül alakult (Mátyás 1970).

A bükk *magtermése* periodikus; sok évtizedes megfigyelések szerint a bükk átlagosan csupán kb. 14 évente termett igazán bőven, közepes termésére 7 évente, gyengégre pedig 3–4 évente lehetett az eddigiekben számítani (Majer 1982; Hilton & Packham 2003). Az éves makktermés az ország területén belül is változó, ahogy azt az országos termésbecslések mutatják (OMMI-KEFAG 2001; 1.4.-8. ábra). A klímaváltozás egyre erősödő hatásai miatt azonban az elmúlt néhány évben jelentős változások következtek be.

Gyakorlati szakemberek megfigyelései alapján a bükk szórványosan szinte minden évben terem, jelentősebb makktermése pedig 2–3 évente várható. Erős magtermés nemcsak a megbontott állományokban észlelhető, hanem a záródott bükkösökben is. A szórványos makktermés miatt nehézséget okozó természetes felújítás helyett napjainkban sokszor az erőteljesen jelentkező bükk újulat visszatartása és a természetesen megjelenő elegyfajok megtartása jelenti a nagyobb problémát (Berger et al. 2023). A gyakorlatban tapasztalt megnövekedett termő hajlam kiváltó oka valószínűleg a növekvő nyári hőmérséklet és a csökkenő nyári csapadék lehet. Tekintettel arra, hogy az élettani folyamatokban a nitrogén körforgalom fontos szerepet játszik (Han et al. 2008), a makktermés fokozódásához valószínű hozzájárulhat az antropogén eredetű nitrogén üledék erőteljes növekedése is.



1.4.-8. ábra. A bükk becsült terméskilátásai az OMMI 2001 évi országos termésbecslése alapján (OMMI – KEFAG 2001)

Tölgyfajainkhoz hasonlóan, a bükk termésében tapasztalható időszakosság okainak feltárása évtizedek óta foglalkoztatja mind a gyakorlati szakembereket, mind a kutatókat. A nemzetközi ökológiai és erdészeti irodalomban már régóta egyetértés van abban, hogy a bükk makktermés erős ingadozása összefügg a meleg és száraz nyarak előfordulásával (Matthews 1955). Az, hogy a termőképesség háttérben genetikai okok is állnak, a rendszeresen jól, vagy gyengén, esetleg szinte egyáltalán nem termő egyedek közti különbségek révén szintén már régóta ismert.

A makktermést megelőző évben kialakuló *virágkezdemények* (*primordiák*) fejlődéséhez szükséges klimatikus feltételek Mátyás Vilmos szerint a következők (Mátyás 1969, 1970): a hímivarú virágkezdeményeket tartalmazó virágrügyek számára a száraz és meleg június és július, a nőivarú virágkezdemények kialakulásának a hűvös októberi és enyhe novemberi időjárás, összességében a hűvös és csapadékos ősz kedvez. Gyenge makktermés esetén a nővirágzatok száma mintegy tizede a hímvirágzatokénak, jó termés esetén ez az arány viszont 25% körül alakul (Márkus & Mátyás 1966). A kialakult virágkezdemények következő évi fejlődését meghatározza az április második felének és május elejének, vagyis a virágzás, a megporzás, illetve az embriók kialakulása időszakának időjárása. Ebben a mintegy egy hónapos tavaszi időszakban a hűvös és csapadékos időjárás nem kedvez az éves magtermésnek. Bár az időjárás általános szerepét a terméshozásban még mindig kiemelik (Övergaard et al. 2007), Müller-Haubold és munkatársai (2015) az összes klímateremtő nagyon részletes elemzése alapján a virágkezdemények képzésében a június-júliusi napfénytartamot és a csa-

padékhiányt találta a legerősebb hatású tényezőknek, míg a következő év nyári hőmérsékletének a szerepe másodrangúnak bizonyult. A napfénytartam kiemelt jelentőségét már Mátyás (1965, 1970) is kimutatta. Tekintettel arra, hogy a fotoszintézis mértéke szoros kapcsolatban áll a napfénytartammal, feltételezhető, hogy a virágkezdemények kialakulását a kora nyári asszimiláció intenzitása befolyásolja. Összességében, a számos tényező együttes értékelésén alapuló vizsgálatok kimutatták, hogy a termés időszakosságára az előző évben uralkodó időjárási viszonyok gyakorolják a legmarkánsabb hatást.

A *termésképzéssel* kapcsolatban megemlítenő az élettani folyamatok, így a szén- és nitrogénháztartás szerepe is, mert a termésképzés és a levelek képzése egymással versengő folyamatok. A virágzás és a termés képzése nemcsak a makktermés évében, hanem a következő évben is hatással van a lombkorona asszimilációs kapacitására (Müller-Haubold et al. 2015). A bőséges makktermő években a képződő levélmennyiség határozottan csökken a generatív szervek javára, vagyis utóbbiak elsőbbséget élveznek az asszimilátumok és főleg a nitrogén elosztásában, és ezt az éves növedék alakulása is tükrözi. A makktermés és az átmérőnövekedés közötti negatív összefüggést az área északi részén (Dél-Svédország) is megfigyelték (Drobyshev et al. 2010).

A hazai szaporítóanyag hiány miatt az 1960-as években kiterjedt vizsgálatok folytak a bükk makktermés növelése lehetőségeinek feltárására, egyrészt a termésmennyiség tápanyagutánpótlással való növelése, másrészt a jó makktermésű években összegyűjtött makk hosszabb távú tárolása révén. A műtrágyázási kísérletek bebizonyították, hogy bár a többlet tápanyag kijuttatás nincs hatással a termés periodicitására, kedvezően befolyásolja a termés minőségét; egy kísérletben az életképes makkok mennyiségét közel kétszeresére növelte a kijuttatott műtrágya (Mátyás 1969; Mendlik 1982).

Az állományok szintjén a termésképzést a klimatikus tényezők mellett befolyásolja a termőhely, a kor, a biotikus károsítók szerepe, egyedi szinten pedig a fiziológiai és egészségi állapot, az állományban (szegély/állománybelső) és a lombkoronaszintben elfoglalt helyzet (Mátyás 1963, 1965). Az átlagosan 200–250 g ezermagtömegű bükkmakk begyűjthető mennyisége gyenge, illetve közepes makktermés esetén mintegy 1–7 mázsa/ha (Márkus 1959; Mátyás 1963). Az ezermagtömeg, valamint a telt, életképes makkok aránya az állományszegélytől az állomány belseje felé haladva csökken. Az állományszegély szerepe az össztermésben kimagasló, különösen a gyengébb termésű években; ez aláhúzza a magtermelésre kiválasztott állományok kezelésének fontosságát.

A *bükkmakk* nyugalmi állapota feloldásához és a csírázás kiváltásához mintegy 3 hónapos hűvös és nedves környezetet kíván meg, vagyis a makk átfekvő, ezért mesterséges tárolás esetén a vetés előtt hosszabb rétegelést kíván. A nyugalmi időszakban hűvös helységben (3–5 °C-on) tárolható, de magas, mintegy 30%-os nedvességtartalma miatt a tárolás ill. rétegelés során folyamatos felügyeletet és kezelést igényel a nedvességtartalom fenntartása, valamint a fülledés, gombakárosodás elkerülése érdekében. Előzetes mesterséges szárítás után a bükkmakk hűtőtárolóban több éven keresztül is eltartható. A makktételek kezelésének és tárolásának módszereit, továbbá a magtermelő állományok kezelését a 6.3. fejezetben »A bükk szaporítóanyag termesztése« alfejezete tárgyalja.

## A bükk szaporítóanyag forrásai és génrezervátumai

*Nagy László*

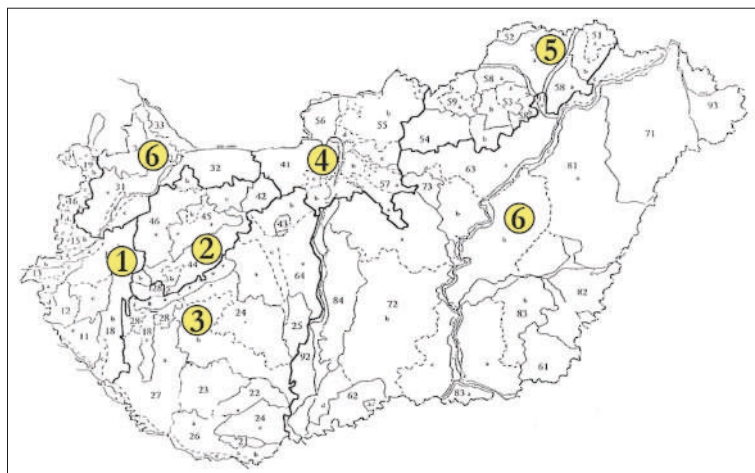
Bükköseink felújítása jelentős részben természetes úton történik. Ugyanakkor az éves csemetetermelés volumene – pl. 2022-ben közel négymillió bükk csemete (NÉBIH 2023) – arra utal, hogy a bükk szaporítóanyag termelése, kereskedelme és mesterséges erdősítésekben való felhasználása nem vesztette el jelentőségét. Az éghajlatváltozáshoz való alkalmazkodás igénye vélhetően az előalkalmazkodott, szárazság- és melegtűrő származások iránti kereslet, egyszersmind a mesterséges úton történő felújítás arányának növekedéséhez vezethet.

Mint minden jelentős erdei faj, a bükk szaporítóanyag termelése és felhasználása minősítési és származásigazolási kötelezettség alá esik. Az erdészeti szaporítóanyag-gazdálkodást szabályozó 110/2003. (X. 21.) FVM rendelet a bükk esetében hat származási körzetet határol el (1.4.-9. ábra), amelyek a certifikációs rendszer alapjait képezik. A jelenlegi származási körzetek kialakítása már a bükk genetikai változatosságát feltáró kutatási eredmények alapján történt (Mátyás 2002c). Izoenzim-alapú genetikai vizsgálatok (Bordács 2008) azóta igazolták, hogy a körzetek lehatárolása megfelel a genetikai változatosság földrajzi mintázatának (1.4.-10. ábra). A körzetek erdőgazdasági tájak földrajzi határait követik, de a tájcsoporthoz nem esnek egybe. A hatályos szabályozás az egyes körzetekből származó szaporítóanyag felhasználását illetően kötelező előírásokat nem tartalmaz.

A hazai erdészeti szaporítóanyag-források jegyzéke mintegy 140 bükk forrást sorol fel (NÉBIH 2022). A szaporítóanyag forgalomképességének minimuma a helyszín pontos azonosítása és dokumentálása; az ezt teljesítő, ún. „származás azonosított” kategóriájú források száma ebből közel száz. Az egyes források területe változó, a néhány tizedtől a több ezer hektárig terjed, ami erősen heterogén gazdálkodói gyakorlatra utal. A kedvező fenotípus alapján szelektált magtermelő állományok szaporítóanyaga a „kiválasztott” kategóriába tartozik. A Nemzeti Jegyzékben 35 magtermelő állomány szerepel (1.4.-2. táblázat).

A jelentős bükkös tömbök a Nyugat-Dunántúl kivételével megfelelően reprezentáltak. A magtermelő állományok kezelésével a 6.3. fejezet »A bükk szaporítóanyag termesztése« alfejezete foglalkozik.

Az erdészeti genetikai erőforrások tartamos használatának kritikus feltétele azok hatékony, hosszú távon is biztonságos megőrzése (Mátyás 1958; Bánó & Mátyás 1973). Nagy kiterjedésű, természetközeli módokkal fenntartható és felújítható állományokat eredeti élőhelyükön célszerű fenntartani. Ennek meg-



1.4.-9. ábra. Bükk származási körzetek az erdészeti szaporítóanyagokról szóló 110/2003. (X. 21.) FVM rendelet alapján. Szerkesztett változat, a jogszabályban megjelnt térkép hibásan, a 6. körzetet tartozónak ábrázolja a Délnyugat-Dunántúl egy részét



1.4.-10. ábra. A hazai bükk magtermelő állományok genetikai változatosságának hasonlósági mintázata a telkibányai származási kísérlet izoenzim-alapú vizsgálata alapján (Bordács 2008)

1.4.-2. táblázat. Kiválasztott kategóriájú magtermelő állományok száma, területe erdőgazdasági tájcsoportonként (Adatok: NÉBIH 2022)

Erdészeti	Bükk magtermelő állományok	
	száma	összterülete (ha)
Északi-középhegység	16	349,3
Dunántúli-középhegység	9	193,1
Nyugat-Dunántúl	10	103,9

felelően a hazai bükk génmegőrzés *in situ* génrezervátumokban folyik (Bach & Mátyás 1999; Mátyás et al. 1999). Az ezredfordulót követően került sor a hazai génrezervátum-hálózat számára alkalmas területek felmérésére és azok előzetes kezelési terveinek elkészítésére. A 33 listázott génrezervátum-jelölt megfelelően lefedte a bükk súlypontos előfordulásait és reprezentálta a faj változatosságát, valamint élőhelyeit (Führer et al. 2010; Bordács et al. 2013). Az akkori, hiányos jogszabályi háttér a természetvédelem és az aktív kezelést igénylő génmegőrzés között nehézségeket vetített előre, így a teljes hálózat kijelölése máig várat magára. 2023-ig 13 bükkös génrezervátum kijelölése történt meg a Dunántúli-középhegységben és a Dél-Dunántúlon, összterületük 1250 hektár.

Az erdészeti génmegőrzési tevékenységet össz-európai szinten koordináló EUFORGEN program által kezelt EUFGIS adatbázis Európa-szerte 422 bükk génrezervátumot tart nyilván, ebből jelenleg csak három terület esik Magyarországra. A nemzetközi génmegőrzési hálózat (*core network*) kialakítása, az abba bekerülő génrezervátumok kiválasztása, illetve továbbiak létrehozása a nem reprezentált körzetekben jelenleg is zajlik. A jövőbeli hálózatban folytatandó genetikai monitoring alapjait kidolgozták (Westergren et al. 2020).

## A bükk vegetatív szaporodása

*Korda Márton*

Ha a bükk vegetatív szaporodási képességének rövid, lényegre törő jellemzését kellene adni, akkor talán Roth Gyula Erdőműveléstanát érdemes idézni, mely szerint „*Sarjadzási képessége gyenge, idősebb korban majdnem semmi.*” (Roth 1935). Ennek ellenére a bükkösök sarjztatása koránt sem volt jelentéktelen. Az 1930-as évek első felében több mint huszonkilencezer hektár volt a sarj eredetű bükkösök kiterjedése (Anon. 1933). Az 1958-as statisztikai adatok szerint ez az érték tizenhét ezer hektárra csökkent (az akkori bükköseink 1,9%-a). Ami ennél érdekesebb adat, hogy ebből 889 ha az 1–10, míg 2 155 ha a 11–20 éves korosztályba tartozott, tehát, még ekkor is alkalmazták ezt a művelési módot. Az 1980-as adat szerint ismét húsz ezer hektár fölötti volt a sarj bükkösök aránya, bár ezek cseréje ekkor már ütemesen zajlott (Mátyás 1961; Járó 1968; Sali 1982).

Az Erdőállomány Adattár szerint 2016-ban még mindig jelentős, 15 160 ha volt a sarj eredetű bükkös erdőrészek kiterjedése. Igaz, ha csak fafajsorra vizsgáljuk, akkor csak 7 357 ha-t kell érteni ez alatt. Érdekeség, hogy ebből 140 ha gyökérsarj eredetűként van feltüntetve (feltehetően ennek egy része kódolási hiba).

Szinte minden szakirodalom, mely a témát érinti, először igyekszik leszögezni a sarjadás csekély jelentőségét. A bükk vegetatív szaporodási képességére a szakirodalom három lehetőséget említ. Ezek közül komolyabb jelentőségűek a tuskósarjak, de speciális körülmények között gyökérsarjakat is képezhet, sőt a talajjal érintkező hajtások is legyökerezhetnek (Felbermeier & Mosandl 2002). A talajjal érintkezve, legyökerezve fejlődő sarjakat régebben „természetes homlíványnak” nevezték. Érdekes, hogy esetenként ezek kialakulása számottevő is lehetett. Erre utal, hogy Kalmár (1863) külön felhívta a figyelmet arra, hogy „*az igen rövid fordával bíró sarjerdők letarlásánál nagy gondot szükség fordítani a természetes homlíványok fõntartására; különösen a gyertyán, bükk, és szilfáknál.*”

A tuskósarjak alapvetően járulékos (adventív) rügyekből származnak, de ismertek példák az alvórügyek aktivizálására is. A tuskósarjak képződése elsősorban a 30–40(–50) évnél fiatalabb egyedeken figyelhető meg (1.4.-11a. és b. ábra). A legtöbb esetben a sarjak a szijács és a hánccs között képződő adventív rügyből alakulnak ki (1.4.-12. ábra), a tuskótól nem függetlenül. Abban a szakirodalom egyetért, hogy ezek rövid életű, rossz növekedésű és gyenge állékonyosságú sarjak, melyek a tuskóról könnyen letörnek (Anon. 1865a, b; Felbermeier & Mosandl 2002). A jóval ritkább alvórügyekből fakadó sarjak a gyökfő közelében, illetve a tuskó oldalán keletkező sebések hatására fejlődnek. Ezek a sarjak gyökeret is fejleszthetnek, így önálló-sodhatnak. Ezzel jóval állékonyabbak és hosszabb ideig élnek, mint azok, amelyek nem válnak le a tuskóról (Fekete & Mágócsy-Dietz 1896; Vadas 1898; Kutschera & Lichtenegger 2002).

A *gyökérsarjak* képzése meglehetősen ritka jelenség a bükknél. A megfigyelések két jellemző esetet említenek. Az egyik, ha idős egyedek gyökerei károsodnak (pl. viharkártól, vágásterületen mozgó gépektől, meredek termőhelyek rendszeres eróziójától), és a sérülések mentén keletkeznek sarjak adventív rügyekből (M. 1863; Felbermeier & Mosandl 2002) (1.4.-13. ábra). A másik esetről Kutschera és Lichtenegger (2002) számol be. E szerint sekély és csapadékos termőhelyeken, idős fák felszín közelében futó gyökerein kialakulhatnak gyökérsarjak. Ezek jellemzően csokros növekedésűek, cserje termetnél nem nőnek nagyobbra.

A bükk sarjaztatása ma már csak szakmatörténeti művelési mód, napjainkban gyakorlati jelentősége nincs. Addig volt elterjedt, amíg jellemzően nem volt cél a minőségi törzsek nevelése (pl. tűzifa-termelés, hamuzsírforrás, faszénégetés miatt), és a 30–50 éves vágásforduló racionális hasznosítás volt. Amint a bükk faanyag feldolgozásának technológiája fejlődésnek indult és jelentős ipari alapanyaggá vált, a korábbi felhasználási módjainak jelentős része elsorvadt. Így az egykori sarj eredetű bükkösöket rontott erdőként kezdték nyilvántartani. Napjainkra a sarjeredetű bükkösök egyre inkább ritka, kímélendő jelenséggé váltak. Ezek habitatfaként ökológiai szerepet tölthetnek be, így megőrzésük egyben természetvédelmi cél is lehet.



1.4.-11. a-b. ábra. Fiatal tuskósarjak (a) és tuskósarjcsokor, többszörösen összenőtt törzsekkel (b) (Fotó: Korda Márton)



1.4.-12. ábra. Járulékos rügyekből fejlődő sarjak (Fotó: Csóka György)

## Irodalom

- Anon. 1865a: A sarjerdő. – Erdészeti Lapok 4: 33–39.  
 Anon. 1865b: A sarjerdő. Külön szabályok az egyes fanemekre nézve. – Erdészeti Lapok 4: 125–131.  
 Anon. 1933: Magyarország erdeinek a főbb fafajok szerinti területe törvényhatóságokint. – Erdészeti Statisztikai Közlemények XII: 3. melléklet.  
 Bach I. & Mátyás Cs. 1999: A Növényi Génbank Tanács Erdészeti Munkabizottsága génmegőrzési programja. In: Mátyás Cs., Bach I. & Bordács S. (szerk.) 1999: Genetikailag veszélyeztetett ritka fafajok génmegőrzésének gyakorlati teendői. – OMMI, Budapest, pp. 8–17.

- Bánó I. & Mátyás Cs. 1973: A génmegőrzés helyzete és feladatai az erdőgazdálkodásban. – *Agrobotanika* 15: 81–89.
- Belmonte J., Alarcón M., Avila A., Scialabba E. & Pino D. 2008: Long-range transport of beech (*Fagus sylvatica* L.) pollen to Catalonia (north-eastern Spain). – *International Journal of Biometeorology* 52: 675–687.
- Berger P., Kalincsák P., Korn I., Pálincás Á. & Szegedi L. 2023: Szóbeli közlés.
- Bilela S., Dounavi A., Fussi B., Konnert M. ... Simon J. 2012. Natural regeneration of *Fagus sylvatica* L. adapts with maturation to warmer and drier microclimatic conditions. – *Forest Ecology and Management* 275: 60–67.
- Bordács S. 2008: Állományalkotó kemény lombos fafajok szaporítóanyag-termelési erőforrásainak fejlesztése. – Kutatási zárójelentés, OTKA T46940, 22 pp.
- Bordács S., Nagy L., Pintér B., Bach I., Borovics A. ... Mátyás Cs. 2013: Az erdészeti genetikai erőforrások állapota és szerepe a XXI. század elején Magyarországon. A FAO felkérésére készült jelentés összefoglaló ismertetése. – *Erdészettudományi Közlemények* 3(1): 21–37.
- Buiteveld J., Vendramin G.G., Leonardi S., Kramer K. & Geburek T. 2007: Genetic diversity and differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands varying in management history. – *Forest Ecology and Management* 247: 98–106.
- Ciocirlan E., Sofletea N., Ducci F. & Curtu A.L. 2017: Patterns of genetic diversity in European beech (*Fagus sylvatica* L.) at the eastern margins of its distribution range. – *iForest* 10: 916–922.
- Comps B., Gömör D., Letouzey J., Thiébaud B. & Petit R.J. 2001: Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European beech. – *Genetics* 157(1): 89–397.
- Comps B., Mátyás C., Letouzey J. & Geburek T. 1998: Genetic variation in beech populations (*Fagus sylvatica* L.) along the alpine chain and in the Hungarian basin. – *Forest Genetics* 5(1): 1–9.
- Comps B., Thiébaud B., Paule L., Merzeau D. & Letouzey J. 1990: Allozymic variability in beechwoods (*Fagus sylvatica* L.) over central Europe: spatial differentiation among and within populations. – *Heredity* 65(3): 407–417.
- Comps B., Thiébaud B., Sugar I., Trinajstić I. & Plazibat M. 1991: Genetic variation of the Croatian beech stands (*Fagus sylvatica* L.): spatial differentiation in connection with the environment. – *Annales Sciences Forestières* 48(1): 15–28.
- Czúcz B., Gálhidy L. & Mátyás C. 2011: Present and forecasted xeric climatic limits of beech and sessile oak distribution at low altitudes in Central Europe. – *Annals of Forest Science* 68: 99–108.
- Demesure B., Comps B. & Petit R.J. 1996: Chloroplast DNA Phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. – *Evolution* 50: 2515–2520.
- Denk T. 1999: The taxonomy of *Fagus* in western Eurasia. 2: *Fagus sylvatica* subsp. *sylvatica*. – *Feddes Repertorium* 110: 381–412.
- Dounavi A., Netzer F., Celepirovic N., Ivanković M. ... Rennenberg H. 2016: Genetic and physiological differences of European beech provenances (*F. sylvatica* L.) exposed to drought stress. – *Forest Ecology and Management* 361: 226–236.
- Drobyshev I., Övergaard R., Saygin I., Niklasson M. ... Sykes M.T. 2010: Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. – *Forest Ecology and Management* 259: 2160–2171.
- Fekete L. & Mágócsy-Dietz S. 1896: Erdészeti növénytan II. – Országos Erdészeti Egyesület, A Pátria könyvsajtója, Budapest, 1336 pp.
- Felbermeier B. & Mosandl R. 2002: *Fagus sylvatica* Linné, 1753. In: Schütt P., Schuck H.J., Lang U.M. & Roloff A. (eds.): *Enzyklopädie der Holzgewächse. Handbuch und Atlas der Dendrologie* 27. Erg.Lfg. – Ecomed Verlagsgesellschaft, Landshut, 20 pp.
- Führer E., Mátyás Cs., Csóka Gy., Lakatos F., Bordács S., Nagy L. & Rasztovits E. 2010: Current status of European beech (*Fagus sylvatica* L.) genetic resources in Hungary. – *Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae* 25: 152–163.
- Gömör D. & Paule L. 2011: Tradeoff between height growth and spring flushing in common beech (*Fagus sylvatica* L.). – *Annals of Forest Science* 68(5): 975–984.
- Gömör D., Ditmarová L., Hrivnák M. ... Kurjak D. 2015: Nucleotide polymorphisms associated with climate, phenology and physiological traits in European beech (*Fagus sylvatica* L.). – *European Journal of Forest Research* 134: 1075–1085.
- Gömör D., Paule L. & Vyšný J. 2007: Patterns of allozyme variation in western Eurasian *Fagus*. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 154(2): 165–174.
- Gömör D., Zhelev P. & Brus R. 2020: The Balkans: a genetic hotspot but not a universal colonization source for trees. – *Plant Systematics and Evolution* 306(1): 5.
- Han Q., Kabeya D., Iio A. & Kakubari Y. 2008: Masting in *Fagus crenata* and its influence on the nitrogen content and drymass of winter buds. – *Tree Physiology* 28: 1269–1276.
- Hazler K., Comps B., Sugar I., Melovski L. ... Gracan J. 1997: Genetic structure of *Fagus sylvatica* L. populations in Southeastern Europe. – *Silvae Genetica* 46(4): 229–235.



- Hilton G.M. & Packham J.R. 2003: Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800–2001). – *Forestry* 76: 319–328.
- Ivanković M., Bogdan S. & von Wühlisch G. 2011: Genetic variation of flushing and winter leaf retention in a European beech provenance test in Croatia. In: Wühlisch G. & Alia R. (eds.): Genetic resources of European beech for sustainable forestry. – Monografias INIA Madrid, Seria Forestal 22: 53–59.
- Ivanković M., Bogdan S. & Božič G. 2008: Varijabilnost visinskog rasta obične bukve (*Fagus sylvatica* L.) u testovima provenijencija u Hrvatskoj i Sloveniji. – *Šumarski List* 132: 529–541.
- Járó Z. 1968: Bükkgazdálkodásunk feladatai: 104000 hektár sorsa. – *Erdőgazdaság és Faipar* 20(10): 12.
- Kalmár T. 1863: A sarjerdők ujbolitása. Pfeil után. – *Erdészeti Lapok* 4: 343–350.
- Kóczán-Horváth A. 2016. Beech adaptation to climate change according to provenance trials in Europe. – Kézirat, PhD értekezés, Soproni Egyetem, Környezettudományi Doktori Iskola, 75 pp.
- Kollár T. & Borovics A. 2021: A magyarországi hosszú lejáratú erdészeti tartamkísérleti hálózat fenntartásának korszerű irányelvei, adatfeldolgozási módszerei és legfontosabb eredményei. – *Erdészettudományi Közlemények* 11(2): 95–114.
- Konnert M. 1995: Investigations on the genetic variation of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Bavaria. – *Silvae Genetica* 44(5): 346–350.
- Kramer K. 1994: Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus sylvatica*. – *Journal of Applied Ecology* 31: 172–181.
- Kutschera L. & Lichtenegger E. 2002: Wurzelatlas mitteleuropäischer Waldbäume und Sträucher. 6. Band der Wurzelatlas-Reihe. – Leopold Stocker Verlag, Graz–Stuttgart, pp. 326–336.
- Leonardi S. & Menozzi P. 1995: Genetic variability of *Fagus sylvatica* L. in Italy: the role of postglacial recolonization. – *Heredity* 75: 35–44.
- Liepe K.J., van der Maaten E., van der Maaten-Theunissen M., Kormann J.M. ... Liesebach M. 2023: Ecotypic variation in multiple traits of European beech – selection of suitable provenances based on performance and stability. – *Research Square*, 25 pp.
- Liesebach M., Liepe K.J., Šeho M., Kätzel R., Becker F. & Löffler S. 2023: Ergebnisse aus dem Internationalen Buchenherkunftsversuch 1996/98 von den Versuchsflächen in Deutschland. – *Thünen Report* 105: 97–127.
- M. 1863: A vén bükkök s hajtanak sarjat!. – *Erdészeti Lapok* 2: 76–77.
- Magri D. 2008: Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*). – *Journal of Biogeography* 35: 450–463.
- Magri D., Vendramin G.G., Comps B., Geburek T., Gömöry D. ... De Beaulieu J.-L. 2006: A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. – *New Phytologist* 171: 199–221.
- Majer A. 1982: A bükkösök makktermésének időszakossága. – *Az Erdő* 31(9): 388–392.
- Márkus L. & Mátyás V. 1966: Adatok a bükkmakk termésbiológiájának ismeretéhez. – *Erdészeti Kutatások* 62(1–3): 177–192.
- Márkus L. 1959: Bükkmakk terítettségi megfigyelések a Magasbakonyban. – *Erdészeti Kutatások* 56(3): 93–102.
- Matthews J.D. 1955: The influence of weather on the frequency of beech mast years in England. – *Forestry* 28: 107–116.
- Mátyás Cs. 2002: Erdészeti–természetvédelmi genetika. – *Mezőgazda Kiadó, Budapest*, 422 pp.
- Mátyás Cs. 2002a: Antropogén hatások. In: Mátyás Cs.: Erdészeti–természetvédelmi genetika. – *Mezőgazda Kiadó, Budapest*, pp. 267–313.
- Mátyás Cs. 2002b: A bükk [genetikai jellemzése]. In: Mátyás Cs.: Erdészeti–természetvédelmi genetika. – *Mezőgazda Kiadó, Budapest*, pp. 345–351.
- Mátyás Cs. 2002c: Származási körzetesítés. In: Mátyás Cs.: Erdészeti–természetvédelmi genetika. – *Mezőgazda Kiadó, Budapest*, pp. 286–290.
- Mátyás Cs., Bach I. & Bordács S. (szerk.) 1999: Genetikailag veszélyeztetett ritka fafajok génmegőrzésének gyakorlati teendői. – *OMMI, Budapest*, 50 pp.
- 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. 1958: Erdészeti maggazdálkodási utasítás. – *Országos Erdészeti Főigazgatóság, Budapest*, 179 pp.
- Mátyás V. 1961: Bükköseink fenntartása és a magtermelés célját szolgáló állományok szerepe. – *Erdészeti Kutatások* 57: 87–109.
- Mátyás V. 1963: Az erdei magtermés ökológiai összefüggései. – *Erdészeti Kutatások* 59(3): 77–96.
- Mátyás V. 1965: Ökológia megjegyzések a tölgy és a bükk termésének időszakosságához. – *Erdészeti Kutatások* 61(1–3): 99–121.

- Mátyás V. 1969: A tölgy- és bükkvirágzás fokozása műtrágyázással és ennek összefüggése az időjárással. – Erdészeti Kutatások 65(2–3): 161–181.
- Mátyás V. 1970: Weather influence on beech flowering. – Second World Consultation on Forest Tree Breeding, Washington, 1969. augusztus 7–16., 2: 1403–1418.
- Mendlik G. 1982: Bükk magtermés-fokozási kísérlet első eredményei. – Az Erdő 31(10): 455–458.
- Müllerón M., López de Heredia U., Lorenzo Z., Perea R. ... Nanos N. 2012: Effect of canopy closure on pollen dispersal in a wind-pollinated species (*Fagus sylvatica* L.). – Plant Ecology 213: 1715–1728.
- Müller-Haubold H., Hertel D. & Leuschner C. 2015: Climatic Drivers of Mast Fruiting in European Beech and Resulting C and N Allocation Shifts. – Ecosystems 18: 1083–1100.
- Müller-Starck G. & Starke R. 1993: Inheritance of isoenzymes in European beech (*Fagus sylvatica* L.). – Journal of Heredity 84(4): 291–296.
- NÉBIH 2022: Erdészeti Szaporítóanyagforrások Nemzeti Jegyzéke. (elérés: 2023. december 3.).
- NÉBIH 2023: Erdészeti csemetetermelés a 2022/23. évben. (elérés: 2023. december 3.)
- OMMI–KEFAG 2001: Erdészeti magtermésbecslés. – OMMI–KEFAG Rt. kiad., Budapest, 13 pp.
- Övergaard R., Gemmel P. & Karlsson M. 2007: Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. – Forestry 80: 555–565.
- Paffetti D., Travaglini D., Buonamici A., Nocentini S. ... Vettori, C. 2012: The influence of forest management on beech (*Fagus sylvatica* L.) stand structure and genetic diversity. – Forest Ecology and Management 284: 34–44.
- Paule L. 1995: Gene conservation in European beech (*Fagus sylvatica* L.). – Forest Genetics 2(3): 161–170.
- Piotti A., Leonardi S., Buiteveld J., Geburek T. ... Vendramin G.G. 2012: Comparison of pollen gene flow among four European beech (*Fagus sylvatica* L.) populations characterized by different management regimes. – Heredity 108(3): 322–331.
- Piotti A., Leonardi S., Heuertz M., Buiteveld J. ... Vendramin G.G. 2013: Within-population genetic structure in beech (*Fagus sylvatica* L.) stands characterized by different disturbance histories: does forest management simplify population substructure? – PLOS One 8: e73391.
- Popović V., Lučić A. & Rakonjac L. 2021: Variability of Morphological Traits of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Seedlings in Serbia. – South-East European Forestry 12: 83–89.
- Postolache D., Oddou-Muratorio S., Vajana E., Bagnoli F. ... Vendramin G.G. 2021: Genetic signatures of divergent selection in European beech (*Fagus sylvatica* L.) are associated with the variation in temperature and precipitation across its distribution range. – Molecular Ecology 30: 5029–5047.
- Rajendra K.C., Seifert S., Prinz K., Gailing O. & Finkeldey R. 2014: Subtle human impacts on neutral genetic diversity and spatial patterns of genetic variation in European beech (*Fagus sylvatica*). – Forest Ecology and Management 319: 138–149.
- Rau H.M., Rumpf H. & Schönfelder E. 2015: Neue Ergebnisse aus den Buchen-Herkunftsversuchen von Krahl-Urban. – Forstarchiv 86: 27–41.
- Robson M.T., Alia R., Bozic G. ... Rasztovics E., Zitová M. & von Wühlisch G. 2011: The timing of leaf flush in European beech saplings. In: von Wühlisch G. & Alia R. (eds.) 2011: Genetic resources of European beech (*Fagus sylvatica* L.) for sustainable forestry. – Monografías INIA, Ser. Forestal 22, Madrid, pp. 61–79.
- Roth Gy. 1935: Erdőműveléstan. I. kötet: Alapvető rész. – M. kir. József Nádor Műszaki és Gazdaságtudományi Egyetem Bánya-, Kohó- és Erdőmérnöki Karának könyvkiadó alapja, Sopron, 971 pp.
- Rozovits F.P., Magyar Zs., Kottek P. & Bordács S. 2019: Erdőterületek pollenkapacitásának modellezése faállománytípus és pollennaptári adatok alapján. – Erdészettudományi Közlemények 9(1) 19–33.
- Sali E. 1982: Megjegyzések bükköseinkről és gyertyánosainkról. – Az Erdő 31: 503–505.
- Seifert S. 2012: Variation of candidate genes related to climate change in European beech (*Fagus sylvatica* L.). – Dr. rer. nat. Dissertation, Georg-August-Universität Göttingen, 134 pp.
- Stojnić S., Orlović S., Ballian D., Ivanković M. ... von Wühlisch G. 2015: Provenance by site interaction and stability analysis of European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances grown in common garden experiments. – Silvae Genetica 64: 133–147.
- Szász-Len A.M. & Konnerth M. 2018: Genetic diversity in European beech (*Fagus sylvatica* L.) seed stands in the Romanian Carpathians. – Annals of Forest Research 61(1): 65–80.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.-G. & Cosson J.-F. 1998: Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. – Molecular Ecology 7: 453–464.
- Vadas J. 1898: Erdőműveléstan. – Országos Erdészeti Egyesület, Budapest, 711 pp.

- Varga Z. 2010: Extra-Mediterranean refugia, post-glacial vegetation history and area dynamics in Eastern Central Europe. In: Habel J.C. & Assmann T. (eds.): Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology. – Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 57–87.
- Varga Z. 2019: Biogeográfia: Az élet földrajza. – PARS Kft., Nagykovácsi, 610 pp.
- von Wühlisch G. & Alia R. (eds.) 2011: Genetic resources of European beech (*Fagus sylvatica* L) for sustainable forestry. – Monografias INIA, Ser. Forestal 22., Madrid, 148 pp.
- Vornam B., Decarli N. & Gailing O. 2004. Spatial distribution of genetic variation in a natural beech stand (*Fagus sylvatica* L.) based on microsatellite markers. – Conservation Genetics 5: 561–570.
- Westergren M., Kavaliauskas D., Alizoti P., Bajc M., Aravanopoulos F.A. ... Kraigher H. 2020: Guidelines for genetic monitoring of European beech (*Fagus sylvatica* L.). In: Aravanopoulos F., Westergren M., Fussi B., Kavaliauskas D. ... Kraigher H. (eds.): Manual for forest genetic monitoring. – Slovenian Forestry Institute 167: 179–194
- Zádrapová D., Korecký J., Dvořák J., Faltinová S. & Bílý J. 2020: Microsatellite analysis of genetic diversity in Czech populations of European beech (*Fagus sylvatica* L.). – Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimus 73: 64–76.



1.4.-13. ábra. Gyökérsérülés esetén járulékos gyökérsarjak képződhetnek. A képen „koravén”, időskori stádiumú sarjak virágoznak (Fotó: Grédics Szilárd)



1.4.-14. ábra. Az 1995-ös nemzetközi bükk származási kísérletsorozat helyszíne Firenze mellett, 13 éves korban (Fotó: Mátyás Csaba)