

A bükk és a bükkösök Magyarországon

Az MTA Erdészeti Tudományos Bizottságának
tanulmánykötetete 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

9.2. A bükk fenotípusos és genetikai alkalmazkodása a környezeti feltételekhez

Mátyás Csaba és Köbölküti Zoltán

Az abiotikus környezeti feltételekhez és azok változásaihoz való alkalmazkodást (az akklimációt) az egyed számára a fizikai megjelenés, a fenotípus módosulása teszi lehetővé. A hosszú életkor miatt a környezeti változásoknak fokozottan kitett bükk számára elsődleges fontosságú a fenotípus plaszticitása, vagyis az egyed versenyképességének (fitnessének) megőrzése, tág határok között változó környezet mellett is. Az akklimáció a külső megjelenés (növekedés, morfológia) változása mellett a belső szövetfelépítés (pl. az edények mérete) és az élettani folyamatok változtatása révén valósul meg. A fenotípus megváltozása szárazsági stressz, illetve extrém termőhelyi viszonyok hatása mellett a legfeltűnőbb. A száraz környezetben visszaeső növekedés egyfajta alkalmazkodás is, amennyiben pl. a keskenyebb évgyűrűkben a szállító edények mérete csökken, a kisebb levelek párologtatása alacsonyabb, a dúsabb finomgyökérzet révén a vízfelvétel hatékonyabb, és ezzel az elérhető víz hasznosítása javul. A fenotípusos plaszticitás hosszú távú vizsgálatára legalkalmasabbak a származási (közös tenyészterti) kísérletek, amelyek genetikailag azonos populációk fenotípusának egybevetését teszik lehetővé, eltérő termőhelyi környezetekben (pl. Mátyás et al. 2009; Sáenz-Romero, Mátyás et al. 2019).

Az eddigiekben a fenotípusos alkalmazkodást genetikai változás és átörökítés nélküli jelenségnek tekintették, míg a populáció szintjén tapasztalható genetikai összetétel-változás jelenségei (szelekció, alapító hatás), nagyobb időtávban pedig a génáramlás formái minősültek az öröklődő alkalmazkodás lehetőségeinek (Mátyás 2002, 2006). Az utóbbi időben azonban a fenotípusos reakciók háttéréről egyre több részletet derít fel a genetika. Mai ismereteink szerint a környezeti jelek által kiváltott reakciók összetettek. A külső inger először minden esetben egy sejtfelszíni receptor érzékeli, amely ezután jelátviteli kaszkádot indít el, amely kiváltja a fenotípusos választ. A jelátviteli útvonalak fehérje összetevőinek szerkezetében történő változások kiváltásában kulcsfontosságú a gének metilációs állapotának megváltozása, továbbá a géneket körülvevő hisztonfehérjék változásai, a kromoszómán „ugráló” DNS elemek (transzpozonok) aktiválódása, valamint kis, nem kódoló RNS-ek szám- és szerkezetbeli módosulásai. A gének környezetének szerkezeti változásai a génkifejeződést (expressziót) szabályozzák, megerősítik vagy elhallgattatják. Ezáltal a genetikai háttér eltérő fenotípusos megnyilvánulását teszik lehetővé. Adott környezeti hatás mindössze néhány perc alatt már elindíthatja az említett változásokat. Fontos kiemelni azonban, hogy a környezeti inger időtartama és gyakorisága, valamint a növényi egyedfejlődés pillanatnyi állapota határozza meg, hogy ezek a sajátos szabályzási folyamatok molekuláris memóriaként fennmaradnak-e, sőt, esetleg továbbadódhatnak-e a következő generációknak.

A fentiek értelmében tehát a fenotípusos plaszticitást is genetikailag meghatározott tulajdonságnak tekintjük, függetlenül attól, hogy a válaszreakciókat közvetlen vagy közvetett genetikai hatások váltják ki. Időközben számos, jórészt fenyő fajokkal végzett molekuláris elemzés és üvegházi kísérlet is igazolja a klasszikus genetika alapelvét meghazudtoló epigenetika (örökölhető bevéződés) létezését. Az epigenetikai hatások valószínűleg a bükk esetében is hozzájárulnak a faj kísérletesen tapasztalható plaszticitásához. Az epigenetikai hatások („memory effects”) lehetőségét a bükknél elsőként Gömörly és Paule (2011) vetette fel. A faj speciális adottságai miatt az epigenetika szerepének feltárására a bükk esetében egyelőre még várni kell.

A bükk éves növedék-menetének megváltozása

Führer Ernő

A hazai bükkösökben a hőmérséklet emelkedése és különösen a nyári csapadék hiánya már ma is kimutatható hatással van a bükk éves növedékére és annak képződési menetére. Egy soproni, idős bükkös faállományban 22 éven át (1985–2007) végeztek hetenkénti kerület méréseket a körlep-növedék becslésére (Führer

et al. 2016). A mérési periódus alatt a klímában markáns változás állt be, ami a növedék mértékének és lefutásának megváltozásában is megmutatkozott (9.2.-1. ábra). A bázis időszak (1961–1990) átlagához képest 1999-től a rákövetkező 8 évben a csapadékátlag a kezdeti növekedési időszakaszban (áprilisban) 10%-kal, az intenzív növekedési időszakaszban (június – júliusban) pedig 14%-kal csökkent a kísérleti területen. Ugyanakkor a hőmérséklet trendszerűen emelkedett szinte valamennyi éven belüli növekedési időszakasz alatt. A bázis időszakhoz képest a melegedés a kezdeti növekedési periódusban $+0,7\text{ }^{\circ}\text{C}$, a fő növekedési időszakaszban (májustól – júliusig) pedig már $+1,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ volt.

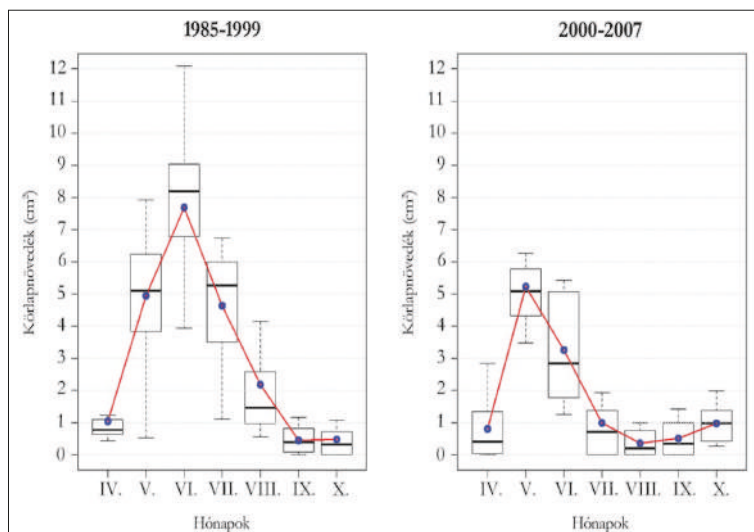
A mérések első időszakában (1985–1999) a fák egyenkénti, havi átlagos körlap-növedék maximuma júniusban volt ($7,69\text{ cm}^2$), ennél jóval kisebb májusban ($4,94\text{ cm}^2$) és júliusban ($4,64\text{ cm}^2$), majd októberig lecsökkent. A következő periódusban (2000–2007) a növedék maximuma már májusra esett ($5,23\text{ cm}^2$), ez 6%-os emelkedést jelent az előző periódus havi átlagához képest. Júniustól kezdve ($3,26\text{ cm}^2$), erőteljes csökkenés mutatkozott, amit az októberi ($0,98\text{ cm}^2$) növedék csak kis mértékben kompenzált. A bázis periódusban az átlagos éves körlap-növedék ($21,19\text{ cm}^2$) csaknem kétszerese a 2000–2007-es periódus átlagos éves növedékének ($12,15\text{ cm}^2$). A körlap növekedés drasztikus csökkenése nyilvánvalóan hasonló arányban megjelenik a teljes dendromassa növedékében is.

A bükk fenotípusos plaszticitása nyilvánul meg abban, hogy a klíma szárazodása és melegedése következtében a fő növekedési időszakban létrejött növedékvesztés mértékét a fafaj az egyébként jelentéktelen őszi asszimiláció felerősítésével próbálja pótolni, és ezzel a növedék-menet alakulása egyes mediterrán növedék függvényekhez kezd hasonlítani (9.2.-1. ábra). Ehhez a bükk kambialis aktivitásának fenntartása szükséges a tenyészidőszak végéig, ami pl. a tölgyekre nem jellemző (Mészáros et al. 2022).

A bükk szárazság toleranciája

Mátyás Csaba

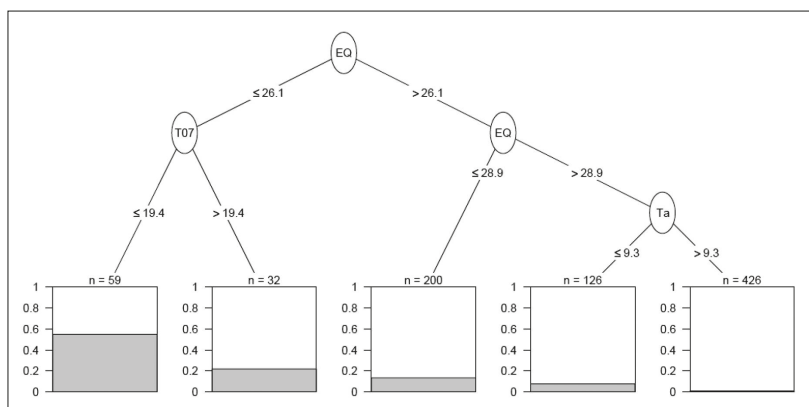
A bükk szárazsági tolerancia határa túllépésének első látható szimptomái a korai levélsárgulás, levélhullás, majd a vágások, a koronacsúcs száradása (9.2.-2. ábra). A faj nedvességellátással kapcsolatos toleranciája gyakorlatilag lineáris függvénnyel jellemezhető (9.2.-4. ábra), ahol a szárazsági stressz fokozódásával a növedék csökken, a vitalitás és az ellenállóképesség gyengül. Ugyanakkor a mortalitás mértéke pedig fokozatosan növekszik, és a bükk elveszti versenyképességét a szárazságtűrőbb fajokkal szemben. A faji elterjedés „alsó” határát ez a szárazsági határ jelöli ki, amire a Mátyás és munkatársai (2009) által bevezetett „xeric limit” fogalmát nemzetközileg is elfogadták, mert az angol *trailing limit* („vontatott” határ) nem utal a szárazságra. Ez a határ a termőhelyi és társulási viszonyok változatossága miatt ritkán jelentkezik élesen. A bükk szárazsági határa egyben flóraválasztó is, kulcsfajként a hazai legüdebb erdőzeti klímazóna határát jelöli ki.



9.2.-1. ábra. Uralkodó helyzetű idős bükkök átlagos fánkénti havi körlapnövedéke az 1985–1999. és a 2000–2007. időszakok átlagában (Führer et al. 2016)



9.2.-2. ábra. Csúcsszáradt bükkös Hegyhátszentmárton határában (Őrségi Nemzeti Park), a 2000-es évek aszályai után, 2008 őszén. Pszeudoglejes talaja nem optimális termőhelye a bükknek (Fotó: Mátyás Csaba)



9.2.-3. ábra. A zonális bükkösök modellezése során kapott „döntési” modell, az Ellenberg-index (EQ), az éves, és a júliusi átlaghőmérséklet (Ta , T_{07}) alkalmazásával. A modell ágvégein látható mini-diagrammokon a szürke oszlop mutatja a fafaj előfordulás valószínűségi értékét és az elemszámot (n) (Czúcz et al. 2013)

A bükk szárazsági határa

A bükk hazai szárazsági határát meghatározó klimatikus tényezőket az erdőleltár adatokra alapozva, a zonális, azaz elsődlegesen a klímától függő erdőrészteket figyelembe véve azonosították (Czúcz et al. 2013). A bükk „jelenlétének” relatív gyakorisága meghatározásához a bükk 20% elegyarány feletti erdőrészteleire számított közel-múlt klíma (1961–1990) adatait, valamint az azokból meghatározott Ellenberg- és a FAI - (Führer 2010) indexeket vizsgálták (9.2.-3. ábra). Az elemzés szerint a klíma által meghatározott bükkösök előfordulását elsődlegesen az Ellenberg-index (EQ) határozza be, ami nem meglepő, mert a szerző ezt az indexet a bükk előfordulása jellemzésére alakította ki (Ellenberg 1986). A 9.2.-3. ábra alapján a bükk elterjedésének szárazsági határát hazánkban elsősorban a $28,9\text{ °C mm}^{-1} EQ$ érték, és $9,3\text{ °C}$ évi középhőmérséklet határozza meg. Az éves csapadék, mint korlát, külön nem szerepel, mert ezt az EQ -érték figyelembe veszi. A vizsgálat szerint ugyanakkor a bükk jelenléte $26,1\text{ °C mm}^{-1} EQ$ és $19,4\text{ °C}$ júliusi középhőmérséklet alatt a legvalószínűbb. Ki kell emelni, hogy az EQ jelző szerepe csak a bükk esetében érvényesül ennyire. Ugyanakkor a FAI index a bükk esetében nem

bukkant fel a korlátozó klíma-változók között, mert a FAI nem a fafajok elterjedésének lehatárolására lett kifejlesztve, hanem elsősorban az erdőszetileg fontos szervesanyag-termelés és általában az erdőszeti klímazónák klimatikus jellemzéséhez nyújt támpontot, és valamennyi klímától függő fafaj jellemzésére alkalmas.

Amennyiben az aszályindexeket nem vonjuk be az elemzésbe, a bükk jelenlétének határértékére elsősorban a májusi középhőmérséklet ($T_{05} \leq 14\text{ °C}$), azon belül az éves középhőmérséklet ($Ta \leq 9,3\text{ °C}$) és az éves csapadék ($Pa \leq 682,5\text{ mm}$) a meghatározó. A bucsutai származási kísérlet adatai nagyon hasonló eredményt mutatnak. Az adatok jelzik, hogy a bükk szárazsági határát elsősorban a termőhely vegetációs időszaki ariditása határozza meg (9.2.-1. táblázat).

Salamon-Albert és munkatársai (2016) súlypontosan a Mecsek bükköseiben vizsgálták a szárazsági határt meghatározó éghajlati tényezőket. Az Ellenberg-index a határra $30,0\text{ °C mm}^{-1}$ értéket adott. Az értékek Führer (2010) adataival és a 9.2.-2. táblázatban megadottakkal majdnem azonosak, illetve összefüggnek.

9.2.-1. táblázat. 36 bükk populáció származási helyére meghatározott néhány klimatikus változó és a bucsutai kísérletben mért 15 éves kori átmérője közötti korreláció (Horváth & Mátyas 2014)

Klimatikus változók	Korrelációs együttható	Szignifikancia
Éves középhőmérséklet	0,345	0,190
A legmelegebb hónap max. hőmérséklete	0,582	0,018*
A leghidegebb hónap min. hőmérséklete	-0,014	0,960
Éves hóingás	0,430	0,096
Éves csapadékösszeg	-0,405	0,120
A legcsapadékosabb hónap csapadékösszege	-0,181	0,503
A legszárazabb hónap csapadékösszege	-0,436	0,092
Gorcziński kontinentalitási index	0,460	0,093
De Martonne ariditási index	-0,540	0,031*
Ellenberg-index (Ellenberg 1986)	0,642	0,009**
<i>FAI</i> -index (Führer 2010)	0,415	0,110

Megjegyzés: vastagítva a $p < 5\%$ (*) és $p < 1\%$ (**) szinten szignifikáns értékek; az indexek képletei Rasztovit's és munkatársai (2012) tanulmányában

9.2.-2. táblázat. A bükk szárazsági határára megállapított szakirodalmi adatok összehasonlítása. Az utolsó három sorban a hazai bükkösök átlaga, a bucsutai helyszín, valamint a kísérletben szereplő kontinentális szegélyelőfordulás adatai (A rövidítések magyarázata a szövegben)

Vizsgált bükk régió, adatforrás	Hőmérsékleti határ (°C)	Csapadék határ (mm)	<i>EQ</i> index határ (°C mm ⁻¹)
A <i>Fagus</i> nemzetség globális elterjedése; Fang és Lechowicz 2006	$T_a = 13,5$ $T_{07} = 23,0$	$P_a = 900$	29,0
ÉK-Európa, hűvös-száraz környezetben; Kölling 2007	$T_a = 9,5$	$P_a = 500$	-
D-Európa, meleg-csapadékos környezetben; Kölling 2007	$T_a = 13,5$	$P_a = 850$	-
Magyarország; Czúcz et al. 2013	$T_a = 9,3$	$P_a = 680$	28,9
A bükk zóna hazai elterjedése átlaga; Führer 2010	$T_a = 8,5-9,0$	$P_a = 750$	-
Bucsutai nemzetközi kísérlet klímája	($T_{07} = 20,8$)	($P_a = 707$)	(29,4)
Pidkamin, Ukrajna, DK-Európa kontinentális síkvidéke	($T_{07} = 18,1$)	($P_a = 612$)	(29,6)

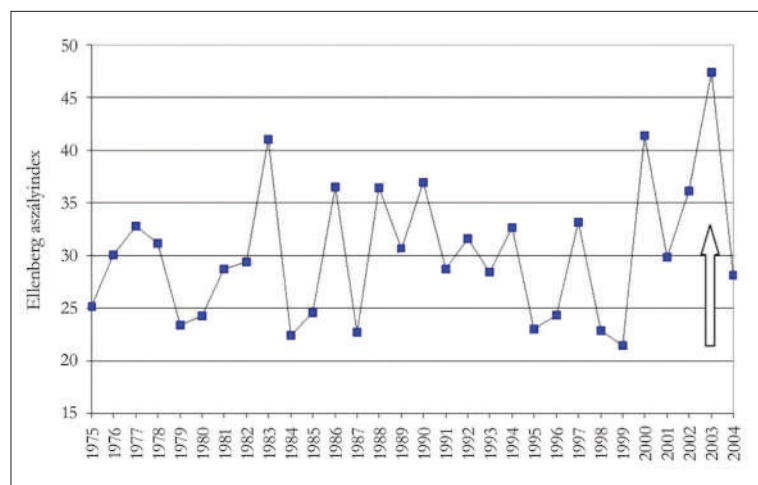
A viszonylag kis hazai területre vonatkozó szárazsági határértékek meglepő hasonlóságot mutatnak a szakirodalmi adatok kevésbé megszűrt eredményeivel (9.2.-2. táblázat). A déleurópai mediterrán határon több csapadékra van szükség a magasabb középhőmérséklet miatt, viszont hűvös klímában, ÉK-Európában 500 mm csapadék is elég (Kölling 2007). Fang és Lechowicz (2006) adatai a *Fagus* nemzetség mediterrán és szubtrópusi, ázsiai és amerikai fajaira vonatkoznak. A tolerancia határait Ellenberg indexével is elemezték. Ezek szerint az *EQ* kritikus (határ-) értéke a teljes *Fagus* nemzetség elterjedésére 29,0 °C mm⁻¹, ami azonos a hazai adattal. A bükk határa a kontinentális klímában évi középhőmérsékletre (T_a) maximum 9,5 °C körül alakul, viszont hazánkban az éves csapadék (P_a) minimuma 680 mm, ami a hűvösebb kelet-európai minimumot (612 mm) meghaladja.

Mindez megerősíti, hogy a bükk elterjedési határa a Kárpát-medence hazai részén valóban a klímatervezők függvénye, azaz zonális határ. Vagyis a bükk klímazonális jelleggel fordul elő alacsony tengerszint feletti magasságon is.

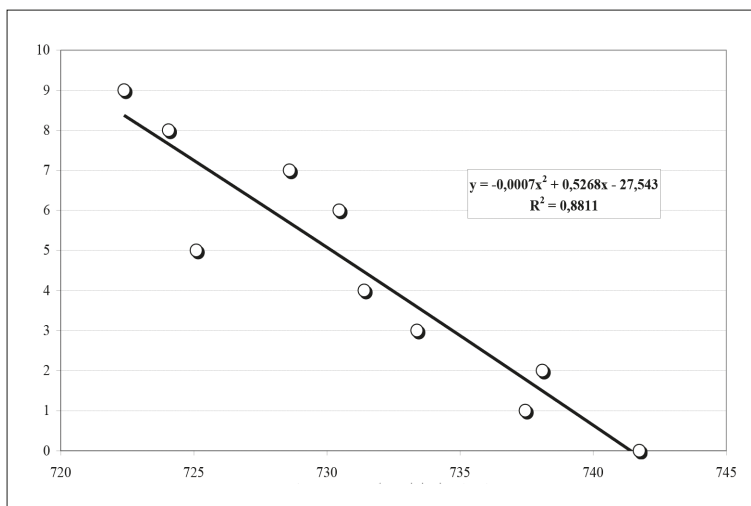
A 9.2.-4. ábra a hazai éghajlat-változás kezdeti időszakában mért tolerancia-romlást mutatja be az országos erdővédelmi hálózat (EVH) adatai alapján (Mátyás 2006). Az alkalmazkodást meghatározó, megelőző klímaszakasz (1960–1990) évi csapadék-átlagait a mintavételi helyekre kivetítve kiderült, hogy míg az egészséges populációk helyszíneinek átlagos csapadéka 742 mm, a 90%-os károsodási osztály-átlagú mintahelyek csapadék-átlaga 722 mm. A korreláció magasan szignifikáns, és gyakorlatilag lineáris.

Az aránylag kis csapadék-különbség arra utal, hogy a mintázott bükk helyszínek nagy részére kedvezőtlen csapadékviszonyok jellemzők, és a súlyos károsodást mutató helyszínek már közel voltak a szárazsági határhoz az ezredforduló környékén, a korábbiakban ismertetett határérték ($P_a = 680$ mm) közelében (Lakatos & Molnár 2009).

Az aszály-stressz és a mortalitás fellépésének kapcsolatát Berki és munkatársai (2009) a szárazsági határ mentén, zonális (klímaterfüggő) bükk állományokban vizsgálták, a 2000–2005 közötti országos és regionális aszály következményeként. A szárazság okozta mortalitást nem a legszélsőséges év hatása, hanem több, egymást követő extrém nyár váltotta ki (9.2.-5. ábra). A fellépett mortalitás mértéke szorosan korrelált a helyszínen mért 4 aszályos év átlagával.



9.2.-5. ábra. Ellenberg aszályindexszel (EQ; y tengely) jellemzett aszálygyakorlás már a századforduló idején kiváltotta a bükk mortalitását Fiadon (Somogy vm.). A négy éven keresztül 30 feletti értéket meghaladó aszályesemények 2003-ban váltottak ki tömeges száradást (nyíllal jelezve) (Rasztovits et al. 2014)



9.2.-4. ábra. A bükkösök egészségi állapota a levélvesztés százalékában a hazai EVH mintakörökben 10%-os fokozatokba rendezett egészségi állapot adatok átlagai (y tengely; 0 %: nincs levélvesztés).

Az x tengely a pontok klímáját az 1961–1990. időszak csapadékátlagával jellemzi

(Szerkesztette: Veperdi Gábor in: Mátyás 2006)

A kitermelési adatok alapján az állományok vitalitásának romlása is megközelítőleg lineárisnak mutatkozott az aszályos időszakra számított átlag EQ értékek mentén. A legerősebb károk meghaladták a fakészlet 60%-át (Rasztovits et al. 2014). A legerősebb aszályt Balatonszárszón állapították meg, ezen a helyszínen a bükk állomány gyakorlatilag kipusztult.

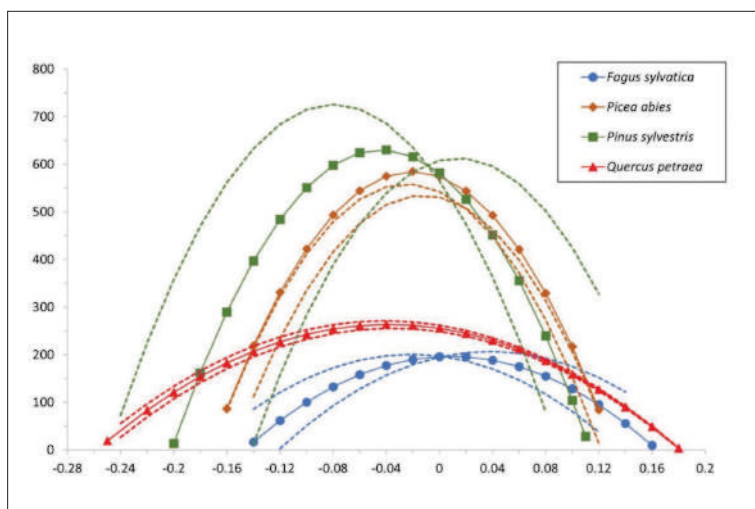
Összefoglalva megállapítható, hogy a bükk szárazság-érzékeny, a késő tavaszi és nyári vízellátás feltételei határozzák meg elsődlegesen a faj jelenlétét. Ezt az ökológiai kutatások is igazolják (Führer 2010). A pusztuláshoz vezető száradás hátterében elsősorban az edényekben felfelé áramló vízszlop meg-

szakadása (kavitáció), vagyis egyfajta embólia állhat, amely a bükk esetében a levélzet párologtatását korlátozó sztómazáródás fajra jellemző gyengébb hatékonysága válhat ki. A kiszáradáshoz, ill. a pusztuláshoz a szén-asszimiláció csökkenése miatt előállt „szén-éhség” is hozzájárulhat (Lemoine et al. 2002; Mészáros et al. 2002; Leuschner 2020, Leuschner et al. 2023; lásd még az 1.2. főfejezetben »A bükk fiziológiája – a változó klíma tükrében« alfejezetet).

Mindenesetre, a klimatikus szélsőségek, főleg az aszály szerepe a mortalitás kiváltásában általában az elsődleges tényező. Az egészségi állapot romlásával, a másodlagosan megjelenő rovarok és patogén gombák károsítása váltja ki a végleges pusztulást (Csóka & Hirka 2017). Az európai tölgy pusztulási statisztikákat elemezve Thomas és munkatársai (2002) hasonló összefüggéseket állapítottak meg (lásd a »7. A bükkösök erdővédelmi kérdései« főfejezetet).

A bükk fenotípusos alkalmazkodóképessége, más fajokkal összehasonlítva

A bükk alkalmazkodóképessége összehasonlítására más fajokkal eddig valószínűleg egyetlen, magyar vonatkozású kísérletes elemzés készült (Sáenz-Romero, Mátyás et al. 2019), ahol négy faj (bükk, kocsánytalan tölgy, luc- és erdeifenyő) közös tenyészkereti kísérleteit vetették egybe a szerzők (9.2.-6. ábra). A bükk esetében kilenc populáció adatait értékelték, hat nemzetközi kísérletben. Az értékelés az alkalmazkodott populációk áttelepítésével járó környezetváltozásra adott reakcióját vette figyelembe, a mért átlagos magasság alapján. Az áttelepítés okozta környezetváltozást az éves átlagos aszályindex-szel (*AAI*) jellemezték, ahol az „eredeti helyszín”-nek megfelelő feltételeket 0 érték jelzi. Az aszályindex pozitív értékei melegebb-szárazabb, a negatív pedig hűvösebb-nedvesebb környezetbe telepítést jelentenek. Az áttelepítési függvények által lefedett ökológiai szórás (plusz és mínusz irányban) jellemzi a faj alkalmazkodási készségét, a képviselt populációk tekintetében. Ki kell emelni, hogy az *x* tengelyen szereplő áttelepítési index értékek relatívak, tehát a klíma változásának mértékét mutatják. Az *y* tengely magassági adatait eltérő korokban mérték, és nincsenek relativizálva. Emiatt az áttelepítési egyenletek összehasonlításánál csak az *x* tengelyen lefedett ökológiai szélességi kiterjedést, illetve a maximumok helyét kell figyelembe venni.



9.2.-6. ábra. Négy faj áttelepítési egyenletei különböző korú származási kísérletek adataiból. A populációk modellezett magassági egyenlete (cm, *y* tengely) az *AAI* éves ariditási index-szel kifejezett klimatikai (áttelepítési) távolsággal (*x* tengely) korrelál. A folyamatos görbék a populációk átlagát, a szaggatottak pedig a legalacsonyabb és legmagasabb téli hőmérsékletéről származó populációk függvényét mutatják. A bükk esetében feltűnő az alkalmazkodás szűkebb terjedelme a tölgyhöz képest; az utóbbi faj a legszélesebb alkalmazkodási (plaszticitási) potenciált mutatja. Magyarázat a szövegben (Sáenz-Romero et al. 2019)

fenyőknél kedvezőbb alkalmazkodási potenciállal jellemezhető. Vagyis a bükk plaszticitása a klíma melegedése-szárazodása tekintetében, légnedvesség-érzékenysége miatt a tölgyektől elmarad, de a fenyőknél kedvezőbb (Sáenz-Romero, Mátyás et al. 2019). A faj számos morfológiai és élettani lehetőséggel rendelkezik a szárazsági stressz ellensúlyozására (lásd az 1.3. fejezetben »A társulásképeség ökofiziológiai háttere« alfejezetet is).

Irodalom

- Berki I., Rasztoivits E., Móricz N. & Mátyás Cs. 2009: Determination of the drought tolerance limit of beech forests and forecasting their future distribution in Hungary. – *Cereal Research Communications* 37: 613–616.
- Csóka Gy. & Hirka A. 2017: A változások jelei. A klímaváltozáshoz alkalmazkodó erdőgazdálkodás kihívásai. I. – *Erdészeti Lapok* 152(4): 104–105.
- Czúcz B., Gálhidy L. & Mátyás Cs. 2013: A bükk és a kocsánytalan tölgy elterjedésének szárazsági határa. – *Erdészettudományi Közlemények* 3(1): 39–53.
- Ellenberg H. 1986: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 4. kiad. – Fischer, Stuttgart, 1095 pp.
- Fang J. & Lechovicz M.J. 2006: Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus L.*) species in the world. – *Journal of Biogeography* 33: 1804–1819.
- Führer E. 2010: A fák növekedése és a klíma. – „KLÍMA-21” Füzetek 61: 98–107.
- Führer E., Edelényi M., Jagodics A., Jereb L., Horváth L., Kern Z., Móring A., Szabados I. & Pödör Z. 2016: Az időjárás hatása egy időskorú bükkös évenkénti körlap-növekedésére. – *Erdészettudományi Közlemények* 6(1): 61–78.
- Gömöry D. & Paule L. 2011: Trade-off between height growth and spring flushing in common beech (*Fagus sylvatica L.*). – *Annals of Forest Science* 68, Suppl. 5: 975–984.
- Horváth A. & Mátyás Cs. 2014: Növekedéscsökkenés előrevetítése egy bükk származási kísérlet alapján. – *Erdészettudományi Közlemények* 4(2): 91–99.
- Kölling C. 2007: Klimahüllen von 27 Waldbaumarten. – *AFZ- der Wald* 23: 1242–1244.
- Lakatos F. & Molnár M. 2009: Mass Mortality of Beech (*Fagus sylvatica L.*) in South-West Hungary. – *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 5: 75–82.
- Lemoine D., Jacquemin S. & Granier A. 2002: Beech (*Fagus sylvatica L.*) branches show acclimation of xylem anatomy and hydraulic properties to increased light after thinning. – *Annals of Forest Science* 59: 761–766.
- Leuschner C. 2020: Drought response of European beech (*Fagus sylvatica L.*) – A review. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 47: 125576.
- Leuschner C., Weithmann G., Bar-Enerel B. & Weigel R. 2023: The Future of European Beech in Northern Germany – Climate change vulnerability and adaptation potential. – *Forests* 14: 1448.
- Mátyás Cs. 2002: A bükk [genetikai jellemzése]. In: Mátyás Cs.: *Erdészeti–természetvédelmi genetika*. – Mezőgazda Kiadó, Budapest, pp. 345–351.
- Mátyás Cs. 2006: Migratory, genetic and phenetic response potential of forest tree populations facing climate change. – *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 2: 33–46.
- Mátyás C., Vendramin G.G. & Fady B. 2009: Forests at the limit: evolutionary-genetic consequences of environmental changes at the receding (xeric) edge of distribution. – *Annals of Forest Science* 66: 800–803.
- Mészáros I., Adorján B., Csóka G., Hirka A., Manninger M. & Oláh V. 2022: Effects of climatic and defoliation stresses on the growth and vitality of trees in mixed oak forests: dendroecological and ecophysiological approaches. – Final report of NKFI SNN 125652 project, Debrecen (kéziratban).
- 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.
- Rasztoivits E., Berki I., Mátyás Cs., Czímber K., Pötzelsberger E. & Móricz N. 2014: The incorporation of extreme drought events improves models for beech persistence at its distribution limit. – *Annals of Forest Science* 71(2): 201–210.
- Rasztoivits E., Móricz N., Berki I., Pötzelsberger E. & Mátyás Cs. 2012: Evaluating the performance of stochastic distribution models for European beech at low-elevation xeric limits. – *Időjárás* 116: 173–194.
- Sáenz-Romero C., Kremer A., Nagy L., Ujvári-Jármay É., Ducouso A., Kóczán-Horváth A., Hansen J.K. & Mátyás Cs. 2019: Common garden comparisons confirm inherited differences in sensitivity to climate change between forest tree species. – *Peer Journal* 7: e6213.
- Salamon-Albert É., Lőrincz P., Pauler G., Bartha D. & Horváth F. 2016: Drought Stress Distribution Responses of Continental Beech Forests at their Xeric Edge in Central Europe. – *Forests* 7: 298.
- Thomas F.M., Blank R. & Hartmann G. 2002: Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. – *Forest Pathology* 32: 277–307.