

# A FÁSSZÁRÚ ÚJULAT ÖKOFIZIOLÓGIAI VÁLASZAI CSERES-TÖLGYES LÉKREGENERÁCIÓJA SORÁN

Salamon-Albert Éva<sup>1</sup>, Lőrincz Péter<sup>2</sup> és Csiszár Ágnes<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Pécsi Tudományegyetem Biológiai Intézet, <sup>2</sup>Radnóti Miklós Közgazdasági Szakközépiskola,

<sup>3</sup>Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar

## Kivonat

Kutatásunkban egy természetközeli xero-mezofil cseres-tölgyes lékregenerációjában szerepet játszó öt legfontosabb fásszárú fajnak a helyszíni, gázcserén alapuló fényválaszait vizsgáltuk. A fajok működésének különbségeit a teljes megvilágítás mellett mutatott asszimilációs, transzspirációs és vízhasznosítási kapacitások és varianciák szezonális mintázata szerint értékeltük. A fajok folyamatos emelkedéssel az őszi időszakban érik el a növekedést eredményező szénforgalmuk maximumát. A párologtatási maximumok nyáron, illetve ősszel jelentkeznek. A vízhasznosításban minden fajnál őszi maximum mutatható ki, más szezonokban fajtól függő variábilis jelleggel. A gázcserre funkciók limitációját a nyári vízhasznosítási minimumok jelzik a virágos kőris, a csertölgy és a kocsánytalan tölgy esetében. A közönséges gyertyán folyamatosan növekvő, mérsékelten gazdaságosan működő fajnak bizonyult. A földi szeder közepes mértékű szénforgalma és párologtatása ellenére a kiemelkedően magas vízhasznosítása miatt a lékdinamika egyik leggazdaságosabb résztvevője. Fajok közötti működési összehangoltság a tavaszi-nyári asszimiláció-transzspiráció és a tavaszi-őszi vízhasznosítás összefüggésében igazolható. A funkcionális szempontú termőhelyi alkalmasság megítélésében a nyári és az őszi vízhasznosítás lehet iránymutató a száraz tölgyesek esetében.

*Kulcsszavak:* lékregeneráció, fás szárú újulat, asszimiláció, transzspiráció, fotoszintetikus vízhasznosítás

## ECOPHYSIOLOGICAL RESPONSES OF WOODY REGROWTH UNDER GAP-PHASE REGENERATION IN TURKEY OAK – SESSILE OAK FORESTS

### Abstract

A gas exchange based ecophysiological performance of five regrowth species has been investigated in a xero-mesophilous oak forest. Seasonal light responses, capacities and variability of assimilation, transpiration and water use efficiency under light saturated conditions are discussed to reveal ecophysiological characteristics of the species in gap-phase dynamics. Species present assimilation maximum in autumn, followed by a continuously increasing carbon-dioxide fixation rate through the seasons. Transpiration peak is manifested differentially in summer and autumn. Autumn maximum of photosynthetic water use efficiency as the ratio of carbon input and water output is detected for all studied species. Limitation of gas exchange parameters is highly indicated by low level of water use efficiency in the summer season in case of *Fraxinus ornus*, *Quercus cerris* and *Q. petraea*. *Carpinus betulus* turned out to be a source saving species by a moderate gas



exchange rate in every season. According to the moderate rate of carbon assimilation and transpiration but the highest rate of water use efficiency, *Rubus fruticosus* can be the most effective species in the early stage of gap-phase dynamics. Assimilation to transpiration rate in spring and summer is strongly coordinated, water use efficiency is a species and season dependent aspect. Autumn and summer season water use efficiency can serve an appropriate tool for indicating environmental limitation and scaling habitat suitability of the species in dry oak forests.

**Keywords:** gap-phase regeneration, woody regrowth, assimilation, transpiration, photosynthetic water use efficiency

## BEVEZETÉS

A természetes felújulás az erdők strukturális és dinamikai szempontból legkedvezőbb regenerációs folyamata, amely számos külső környezeti hatás függvényeként, belső dinamikákon keresztül, hosszabb idő alatt valósul meg (Bengtsson és mtsai 2000; Yamamoto 2000; Kenderes és mtsai 2007). Ennek lehetőségét erősen korlátozhatja a megfelelő terjesztőképletek hiánya, a vadlétszám, a más fajokkal vívott verseny és/vagy a nem megfelelő abiotikus környezet (Rigling és mtsai 2013). Az utóbbi évtizedben a természetszerű, nem kizárólagosan faanyagtermelést szolgáltató erdőfelújítások aránya – köszönhetően az erdészeti kezelések során is tapasztalható szemléletváltozásnak – jelentősen megnövekedett (Mózes 2004; Standovár 2006; Solymos 2011; Anon. 2012; Bartha és Puskás 2013). Ennek következtében felértékelődött az az ökológiai tudás, amely a lombkoronahiányok, az ún. erdei lécek mint abiotikus mikrokörnyezet hatását vizsgálják az aljnövényzet regenerációjára, különösen az őshonos erdei fajok csírázására, a csemeték életképességére, túlélésére és növekedésére vonatkozóan (Collins és mtsai 1985; Phillips és Shure 1990; Lüpke 1998; McCarthy 2001; Ritter és mtsai 2005; Mihók 2007; Gálhidy 2008; Březina és Dobrovolný 2011).

Európai uniós kötelezettségünk a természetközeli erdőfelújításban a szálaló üzemmódra való folyamatos átállás. Az állományalkotó fajok természetes újulatanak megjelenésére és terjedésére, valamint az ezek tér-idő dinamikájára vonatkozó ismeretek alapvető fontosságúak a regeneráció lefolyásának becsléséhez. A cseres-kocsánytalantölgyesekkel körülvelt táji környezetben való természetes (dinamikus) regeneráció a zavarástól (pl. vadjárás, inváziós fajok) és a termőhelyi feltételektől (pl. szárazság) függően változó, optimális esetben is közepes/mérsékelt ütemű lehet (Böloni és mtsai 2011). A regeneráció kezdeti fázisa – a biotikus kompetíció alacsony szintje mellett – alapvetően abiotikus kontroll alatt áll, amely néhány szignifikáns környezeti tényező hatására és ezek interakciójára alapozható. A növekedés és elterjedés egyik fontos limitációját a lékkörnyezet gyakran szélsőséges mikroklimájára adott ökofiziológiai válaszok jelenthetik. Különösen igaz ez a fenológiai szempontból hosszabb idő alatt regenerálódó, szárazabb erdőtipusok esetében, mint a cseretölgy dominálta erdőállományok Közép-Európában (Csontos 2010). A cseres-tölgyesek regenerációja során a biotikus tényezők, a kompetíciós, allelopátiás hatások szintén meghatározók lehetnek (Csontos 1996; Ádám és Böloni 2011; Koncz 2013). A továbbiakban a cseres-tölgyesek regenerációjában jellemző fajok ökológiai jellemzőit tekintjük át (Gencsi és Vancsura 1992; Ellenberg és Leuchner 2010; Siffer 2012), elsősorban a korai (8 éves korig tartó) fejlődési állapotra fókuszálva.

A kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) az erdőregeneráció késői szukcessziós stádiumú faja, mérsékelt meleg-, közepesen nedvességigényes, az időszakos szárazsággal szemben toleráns, az elárasztást viszont nem tűri. Fényigénye az egyébként jó termőhelyeken mérsékelt, fénykedvelő és árnyéktűrő fajokkal egyaránt alkot elegyes állományokat. Kezdeti magassági növekedése nagyon lassú, néhány levele teljes megvilágítás mellett fénylevélként működik. A fiatal csemete a klimatikus csapadék elmaradása és az emelkedő hőmérséklet együttes hatására fellépő talajvíz-tartalom csökkenésre az asszimiláció visszaesésével válaszol (Arend és mtsai 2013). Extrém fényhiányos termőhelyeken a magoncok felújulása is kritikussá válhat (Le Duc 1998).

A csertölgy (*Quercus cerris* L.) a felújulás korai-közép szukcessziós stádiumú faja, melegigényes, a hőmérséklet és nedvesség szélsőségeivel szemben toleráns, szárazságtűrő. Ritkás lombzata és az árnyéklevelek kezdeti hiánya nagy fényigényre utal. Csírázás után gyors a fiatalkori fejlődés, erőteljes csírcsometét fejleszt, növekedése azonos termőhelyen sokáig meghaladja a rokon taxonokét illetve más fafajét. A csemete szén- és vízforgalmi paramétereit tekintve magas asszimilációs rátájú, mérsékelt transzspirációjú, a tölgyek között a hajtásméretéhez viszonyítva leggazdaságosabb vízhasznosítású (Tognetti és mtsai 2007; Struve és mtsai 2009).

A virágos kőris (*Fraxinus ornus* L.) az erdőregeneráció folyamatában korai szukcessziós stádiumú, gyors életciklusú, melegigényes és szárazságtűrő faj. Fiatalon félméretű, később fényigényessé válik. Kezdetben a vastagsági, a harmadik évtől a magassági növekedése a meghatározó, az intenzív gyarapodás 15 éves koráig is eltarthat. A száraz időszakot párologtatásának minimálisra csökkentésével hajtáskárosodás nélkül átvészeli. A fiatal egyedek maximális asszimilációs rátája mérsékelt, transzspirációja igen alacsony, fotoszintetikus vízhasznosítása ebből következően kiemelkedően magas lehet. A legfontosabb szén- és vízforgalmi paraméterek ökológiailag ellentétes termőhelyeken is igen stabilak lehetnek (Kalapos és Csontos 2003).

A közönséges gyertyán (*Carpinus betulus* L.) az erdőregeneráció közép-késői szukcessziós stádiumú faja, mérsékelt fényigényes illetve árnyéktűrő, közepesen vízigényes. Nedvesség-szélsőségekkel toleráns. Hajtásképzése folyamatos, de lassú, magassági növekedése a hosszúnappallos időszakban a legintenzívebb. A magonc és a csemete árnyéktűrése révén a fényben szegényebb, zártabb lombkoronasátor alatt is eredményesen regenerálódhat (Gencsi és Vancsura 1992; Legner és mtsai 2014).

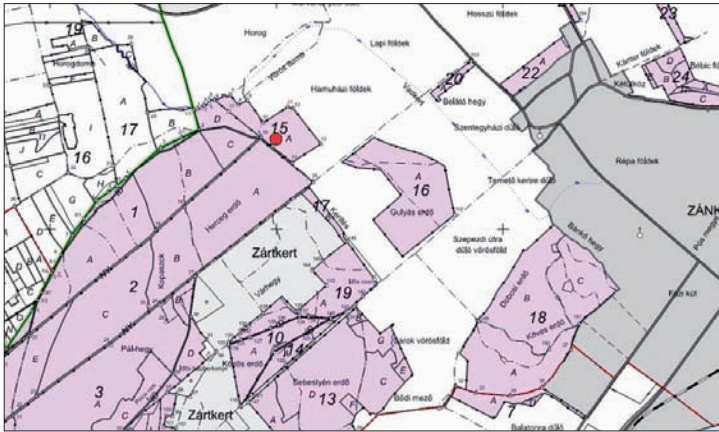
A földi szeder (*Rubus fruticosus* agg.) fajcsoportba tartozó évelők korai-közép stádiumú szukcessziós fajok, számos termőhelyen és erdőtípusban megjelennek igen eltérő tömegességgel (Hegi 1995; Mihók 2007). Funkcionális válaszaiban nagymértékű a plaszticitása, a mindenkori fejlődése erősen függ az aktuális fénykörülettől: a mélyárnyéktól a teljes megvilágításig életben marad és növekszik (Balandier és mtsai 2012). A szeder taxonok legfontosabb – a növekedést közvetlenül meghatározó – ökofiziológiai jellemzőjeként az asszimilációs rátát valamint a nitrogén és a víz hasznosítását emelik ki (McDowell 2002).

## ANYAG ÉS MÓDSZER

### A vizsgálati terület bemutatása

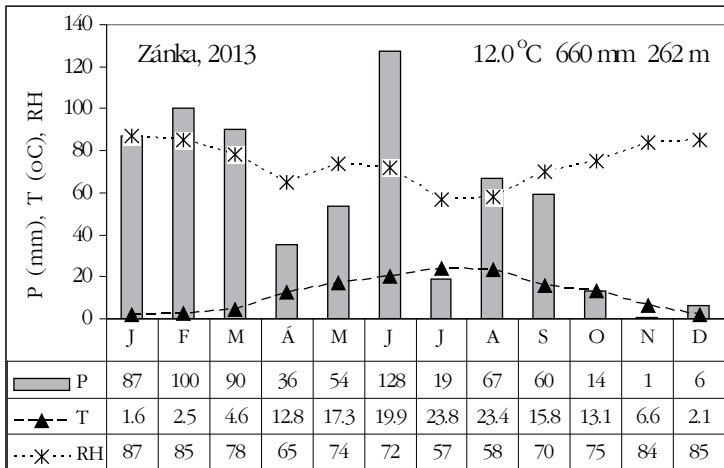
Funkcionális ökológiai vizsgálatainkat a Zánka határában található, szálaló üzemmódban kezelt félszáraz cseres-kocsánytalantölgyes erdőállományban végeztük a 2013. évi vegetációs időszakban (1. ábra). Helyszín a Zánka 15A erdőrészlet 2. lékje, amely 188 m<sup>2</sup>, ellipszis alakú (nagy féltengely 10 m, kis féltengely 6 m). A növényzet vízszintes helyzetben lévő, permi vörös homokkőön képződött, gyengén savanyú, barna erdőtalajon, közepes tengerszint feletti magasságban, mérsékelt szubmediterrán klímahatás alatt.

A klímparaméterek havi átlagait megmutató mérések szerint arid időszakok a nyár közepén (július) és a vegetációt követő téli időszakban (november) jelentkeznek (2. ábra). A vegetációs periódus a terület átlagát tekintve csapadékos, sőt ezen kívül a megelőző tél is kedvezőnek bizonyult (itt nem ábrázolt). A mérési időszakban (2013. május-szeptember) kialakult egy markáns helyi júniusi csapadékmaximum, ezt követően egy júliusi minimum. Utóbbival összhangban az Országos Meteorológiai Szolgálat körzeti mérései a levegő relatív páratartalmában is nyári időszaki minimumot mutattak, így klimatikus szárazság-stressz csak ebben az időszakban léphetett fel a területen. A relatív páratartalom adatait az órák 40. percében mért adatok alapján számított havi átlagok formájában adjuk meg.



1. ábra. A vizsgálati lék elhelyezkedése az erdészeti üzemtervi térképen (●). Forrás: <http://erdoterkep.nebih.gov.hu>

Figure 1. Location of canopy gap as the measurement area in the forest management plan (●). Source: <http://erdoterkep.nebih.gov.hu>



2. ábra: A vizsgálati terület ombrotermikus diagramja a környéti páratartalom adataival kiegészítve. Csapadék (P) és hőmérséklet (T): helyszíni mérés - Siffer S., relatív páratartalom (RH): Szentkirályszabadja – OMSZ.

Figure 2: Ombrothermic diagram of the investigation area completed with air humidity. Precipitation (P) and temperature (T): local measurement by Siffer S., relative air humidity (RH) near Szentkirályszabadja by OMSZ.

A vizsgált erdőállomány felső és alsó lombkoronaszintje közepesen fejlett (60-70%), a cserjeszintben számos xero-mezofil cserje- és fajfaj fiatal egyedei megtalálhatók, mint a vesszős fagyal (*Ligustrum vulgare* L.), a cseregalagonya (*Crataegus laevigata* (Poir.) DC.), a magas kőris (*Fraxinus excelsior* L.) és a mezei juhar (*Acer campestre* L.). A fő állományalkotó fajok a csertölgy (*Quercus cerris* L.) és a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), jellemző elegyfajok a virágos kőris (*Fraxinus ornus* L.) és a mezei juhar (*Acer campestre* L.), kisebb egyedszámban a barkóca berkenye (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz), a házi berkenye (*Sorbus domestica* L.), a vadkörte (*Pyrus pyraeaster* L.) és a molyhos tölgy (*Quercus pubescens* agg.). A 2013-ban felmért 15 kísérleti lék cserjeszintjében legnagyobb borítási értékkel a csertölgy (*Quercus cerris* L.), a földi szeder (*Rubus fruticosus* agg.), a mezei szil (*Ulmus minor* Mill.) és a virágos kőris (*Fraxinus ornus* L.) voltak a legjelentősebbek. Az újulat megmaradását és fejlődését jelentősen veszélyezteti a területen folyamatosan jelenlévő nagyvadállomány – mely ellen a lékek bekerítésével védekeznek –; valamint az időszakosan fellépő





sével szerkesztettük meg a fényválaszgörbéket (3. ábra). A függvényillesztés megbízhatóságát a szabadsági fokkal korrigált khi-négyzet ( $\chi^2/\text{DoF}$ ) és a determinációs együttható ( $R^2$ ) értékei alapján ítéltük meg. Az ökológiai értékeléshez kiválasztottuk a produkcióval kapcsolatos legrelevánsabb határértéket, a teljes (telítési) fényintenzitáskor mutatott maximumot, a kapacitást ( $A_{\max}$ ,  $E_{\max}$ ,  $pWUE_{\max}$ ). A kapacitások értékei a függvény felső határértékeinek feleltethetők meg az  $y=y_0$  esetekben.

Jellemeztük illetve összehasonlítottuk az egyes fajok szezonális asszimilációs, transzspirációs és vízhasznosítási válaszainak variabilitását. Az elemzéshez egyutas variancia-analízist alkalmaztunk (ANOVA) 95%-os megbízhatósági szint mellett ( $p<0.05$ ). Elsődleges célunk a fénykörnyezet gázcserre funkciókra gyakorolt hatásainak jellemzése, összehasonlítása és a fajok közötti különbségek feltárása volt. Ezek mellett értékelni kívánjuk a fajok fényválaszaik alapján megadható relatív termőhelyi alkalmasságát a létkörnyezethez, valamint a növekedéssel kapcsolatos szerves anyag termelés ütemét és mértékét.

$$y = y_0 - A_1 e^{-x/t_1}$$

1. Egyenlet: A fényválasz görbék illesztéséhez felhasznált elsőrendű exponenciális függvény.  $y_0$  = amplitúdó (felső határérték, pozitív),  $A_1$  = kitérés (alsó határérték, negatív),  $t_1$  = hanyatlási konstans.

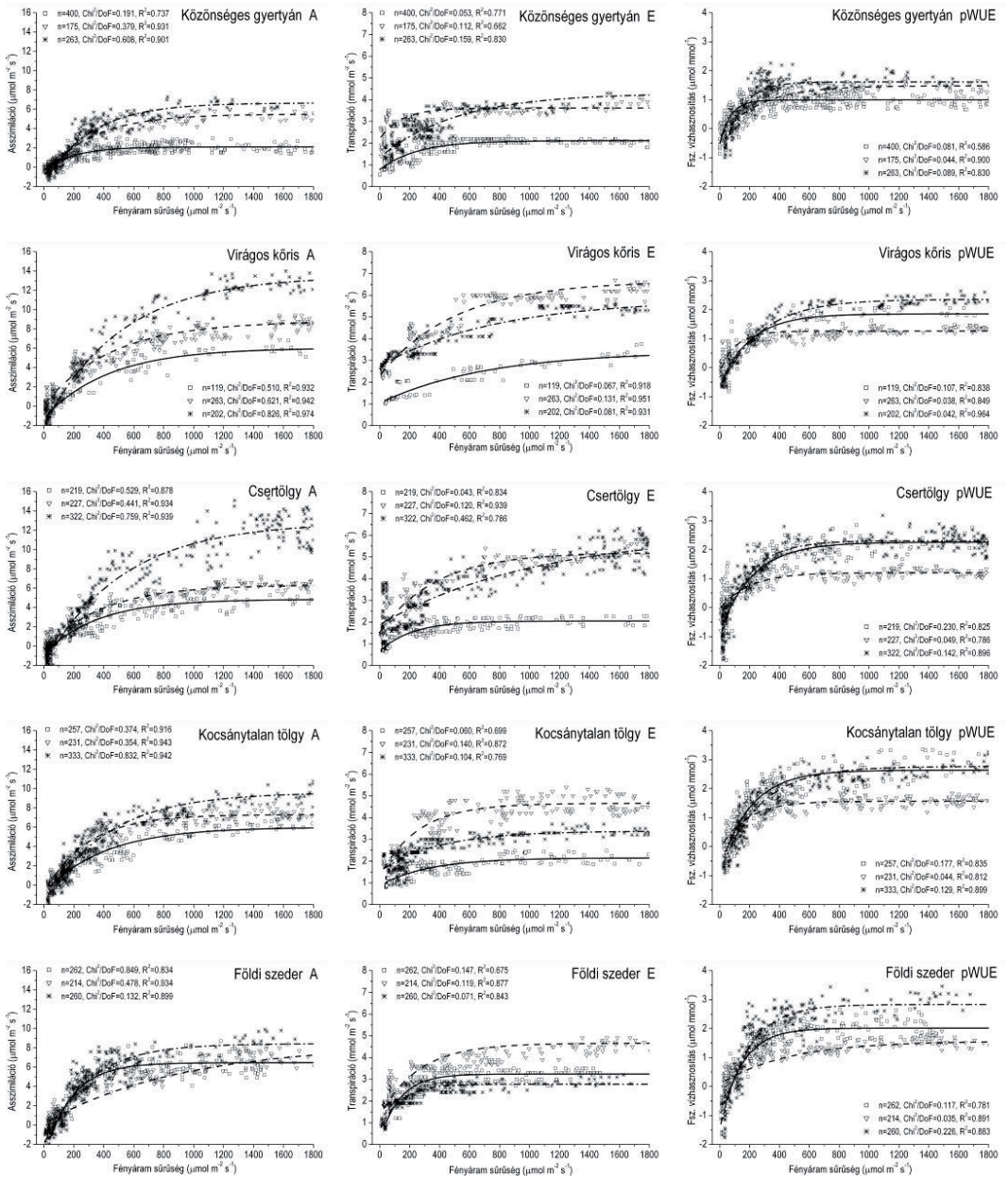
Equation 1: Calculation scheme for light response curves as a first order exponential decay.  $y_0$  = amplitude (upper limit, positive),  $A_1$  = offset (lower limit, negative),  $t_1$  = decay constant.

## EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

Elsőként a vizsgált fajok szezonális fényválaszait mutatjuk be az asszimiláció (3. ábra „A” sorozat), a transzspiráció (3. ábra „E” sorozat) és a fotoszintetikus vízhasznosítás (3. ábra „pWUE” sorozat) illesztett görbéi és a számított kapacitásértékek áttekintésével (2. táblázat). Általánosan elmondható, hogy az asszimilációs ráta értéke az őszi időszakban mutat maximumot, legnagyobb kapacitásértéke a virágos kórisnek és a csertölgynek van. Közepes az asszimilációs teljesítménye a kocsánytalan tölgynek és a földi szedernek, a legalacsonyabb asszimilációs maximum a közönséges gyertyáné.

A párologtatást nézve a fajok többségénél őszi maximumfigyelhető meg, kiugróan magas értékek pedig a tölgyeknél. A közönséges gyertyának a legalacsonyabb az őszi maximumú transzspirációs kapacitása. Nyári transzspirációs maximumok jellemzik a földi szedret és a virágos kórist, az utóbbi az abszolút maximum a vizsgált fajok között. A fotoszintetikus vízhasznosításban – a gyertyán kivételével – tavaszi és/vagy őszi maximumok, emellett nyári minimumok alakultak ki. A tavaszi és őszi  $pWUE_{\max}$  értékei szinte egybeesnek a két tölgyfaj esetében. Tavasztól őszig tartó kismértékű vízhasznosítás-emelkedés figyelhető meg a közönséges gyertyánál, határozott őszi maximum a földi szedernél, amely a fajok között az abszolút maximummal is rendelkezik az őszi szezonban. Kiemelendő, hogy nincs nyári vízhasznosítási minimuma a közönséges gyertyának és a földi szedernek, aminek hátterében a relatív értelemben kedvező asszimilációs teljesítmény és a mérsékelt párologtatás állhat.

A fajok működési összehangoltságának kialakulására az azonos napszakokra vonatkozó, környezeti limitációk nélküli időszakok szezonális gázcserrefunkciói közötti korrelációk vizsgálatával kaphatunk választ (3. táblázat). Az asszimilációs ráta tavaszi és nyári értékei ( $r=0.905$ ), a transzspirációs ráta tavaszi és nyári értékei ( $r=0.675$ ), valamint a fotoszintetikus vízhasznosítás tavaszi és őszi értékei (0.744) között találtunk szoros pozitív korrelációt. Az őszi időszakban az ökofiziológiai funkciók között az asszimiláció-transzspiráció relációjában figyelhető meg nagyfokú koordináltság ( $r=0.665$ ), amely jelenség a sztómás limitáció hiányára, azaz tisztán a környezeti szabályozás mechanizmusára utal az összes faj esetében. A tavaszi vízhasznosítás az azonos idejű asszimilációs rátával korrelál szorosan ( $r=0.789$ ), a paraméter értékének kialakításában ekkor a transzspiráció a kevésbé meghatározó komponens. A nyári vízhasznosítás ( $pWUE_{NY}$ ) a legkomplexebb módon



3. ábra: Gázcsere paraméterek szezonális fényválasza. Asszimiláció: A, transzspiráció: E, fotoszintetikus vízhasznosítás: pWUE, tavasz: □ és folytonos vonal, nyár: ▽ és szaggatott vonal, őszi: \* és szaggatott pont vonal. n = mintaelem szám, Chi²/DoF = szabadsági fokkal korrigált khi-négyszet, R² = determinációs együttható

Figure 3: Seasonal light response of gas exchange parameters. Assimilation: A, transpiration: E, photosynthetic water use efficiency: pWUE, spring: □ and solid line, summer: ▽ and dashed line, autumn: \* and dashed dot line. n = number of data points, Chi²/DoF = adjusted chi-square by the degree of freedom, R² = coefficient of determination



szabályozott ökofiziológiai paraméter, közvetlenül egyik komponensével sem vonható korrelációba. Értékének kialakításában – a szezonálisan alacsony légköri pártartalból eredő környezeti limitáció mellett – szerepe lehet a fajok közötti eltérő szabályozási mechanizmusoknak is. Az őszi vízhasznosítás a tavaszi időszakához hasonlóan alakul.

2. táblázat: Szezonális asszimilációs ( $A_{max}$ ;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transzspirációs ( $E_{max}$ ;  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) és vízhasznosítási ( $pWUE_{max}$ ;  $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ ) kapacitások (átlag $\pm$ szórás). Fajon belüli legkisebb értékek szürke, legnagyobb értékek rózsaszín árnyékolással. T: tavasz, NY: nyár, Ő: ősz.

Table 2: Seasonal capacities of assimilation ( $A_{max}$ ;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transpiration ( $E_{max}$ ;  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and photosynthetic water use efficiency ( $pWUE_{max}$ ;  $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ ) (mean $\pm$ SD). Lowest values of species are grey shaded, highest values are pink shaded. T: spring, NY: summer, Ő: autumn.

	Közönséges gyertyán	Virágos kőris	Csertőlgly	Kocsánytalan tőlgly	Földi szeder
$A_{max}$ T	2.12 $\pm$ 0.04	6.05 $\pm$ 0.12	4.86 $\pm$ 0.11	6.02 $\pm$ 0.11	6.47 $\pm$ 0.10
$E_{max}$ T	2.12 $\pm$ 0.02	3.42 $\pm$ 0.06	2.05 $\pm$ 0.02	2.14 $\pm$ 0.04	3.24 $\pm$ 0.04
$pWUE_{max}$ T	0.99 $\pm$ 0.02	1.86 $\pm$ 0.04	2.26 $\pm$ 0.06	2.64 $\pm$ 0.05	2.02 $\pm$ 0.04
$A_{max}$ NY	5.52 $\pm$ 0.11	8.80 $\pm$ 0.11	6.35 $\pm$ 0.08	7.31 $\pm$ 0.06	8.40 $\pm$ 0.02
$E_{max}$ NY	3.61 $\pm$ 0.04	6.65 $\pm$ 0.05	5.20 $\pm$ 0.04	4.66 $\pm$ 0.04	4.90 $\pm$ 0.02
$pWUE_{max}$ NY	1.48 $\pm$ 0.03	1.26 $\pm$ 0.02	1.20 $\pm$ 0.02	1.57 $\pm$ 0.02	1.57 $\pm$ 0.03
$A_{max}$ Ő	6.67 $\pm$ 0.10	13.51 $\pm$ 0.15	12.84 $\pm$ 0.20	9.62 $\pm$ 0.11	8.44 $\pm$ 0.19
$E_{max}$ Ő	4.30 $\pm$ 0.07	5.80 $\pm$ 0.08	6.13 $\pm$ 0.28	3.38 $\pm$ 0.04	2.77 $\pm$ 0.03
$pWUE_{max}$ Ő	1.61 $\pm$ 0.03	2.36 $\pm$ 0.02	2.31 $\pm$ 0.03	2.77 $\pm$ 0.03	2.83 $\pm$ 0.07

3. táblázat: Szezonális asszimilációs ( $A_{max}$ ), transzspirációs ( $E_{max}$ ) és vízhasznosítási ( $pWUE_{max}$ ) kapacitások korrelációi, Pearson's  $r = 0.632$ ,  $p < 0.05$ , T: tavasz, NY: nyár, Ő: ősz.

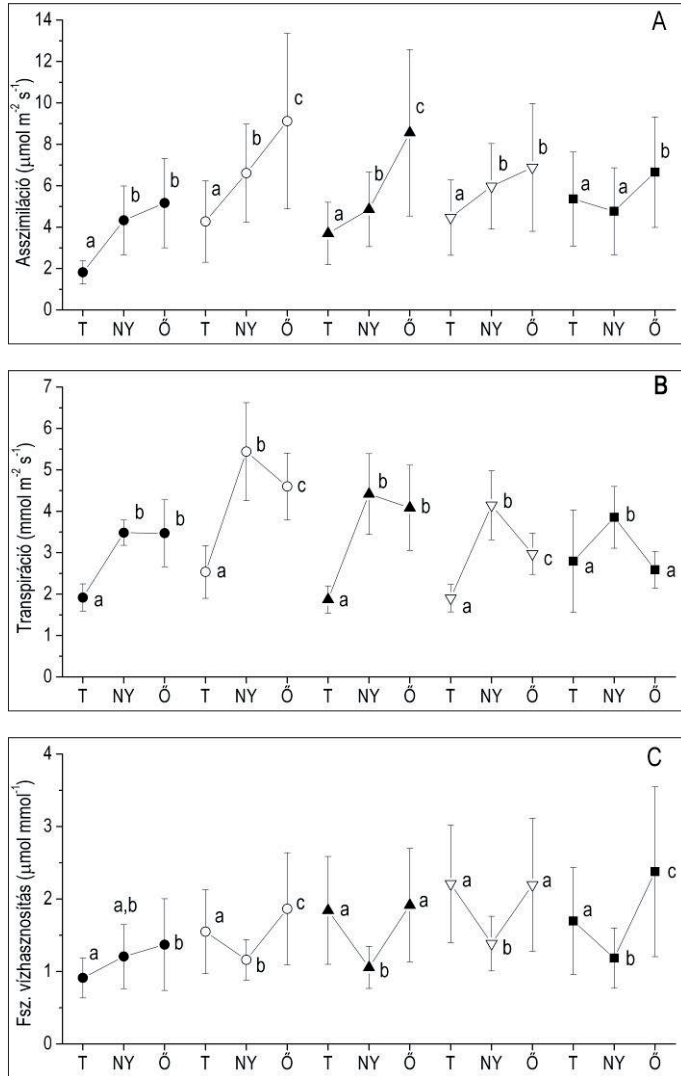
Table 3: Correlations for seasonal capacities of assimilation ( $A_{max}$ ), transpiration ( $E_{max}$ ) and photosynthetic water use efficiency ( $pWUE_{max}$ ). Pearson's  $r = 0.632$ ,  $p < 0.05$ , T: spring, NY: summer, Ő: autumn

	$A_{max}$ T	$A_{max}$ NY	$A_{max}$ Ő	$E_{max}$ T	$E_{max}$ NY	$E_{max}$ Ő	$pWUE_{max}$ T	$pWUE_{max}$ NY
$A_{max}$ NY	0.905	–	–	–	–	–	–	–
$A_{max}$ Ő	ns	ns	–	–	–	–	–	–
$E_{max}$ T	ns	0.634	ns	–	–	–	–	–
$E_{max}$ NY	0.670	ns	0.883	0.675	–	–	–	–
$E_{max}$ Ő	ns	ns	0.665	ns	ns	–	–	–
$pWUE_{max}$ T	0.789	0.634	ns	ns	ns	ns	–	–
$pWUE_{max}$ NY	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	–
$pWUE_{max}$ Ő	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0.744	ns

A továbbiakban a vizsgált fajok gázcseré-paramétereinek szezonális variabilitását mutatjuk be. A nettó asszimilációs ráta (4/A. ábra) legmagasabb átlagait a csertőlgly és a virágos kőris őszi növekedési időszakában kaptuk. Legalacsonyabb átlagokkal a közönséges gyertyán és a csertőlgly tavaszi időszaki aktivitása jellemezhető. A szezonális variabilitás mértéke – a fajon belüli minimum- és maximumátlagok különbsége – a virágos kőris és a csertőlgly szezonális mintázatában figyelhető meg. A legszűkebb tartományban mozgó szénforgalmi variabilitást a kocsánytalan tőlglynél és a földi szedernél tapasztaltuk. Az asszimiláció szezonális mintázata a va-



lói fás száru fajok esetében tavasztól őszi tartó emelkedő trendet, a földi szeder esetében nyári minimumot mutat. A transzspirációt tekintve (4./B ábra) minden faj dinamikája nyári maximum szerint rendeződik, különbözőség elsősorban a maximum-minimum relációkban és az őszi visszatérés mértékében állapíthatók meg.



4. ábra: Az asszimiláció (A), a transzspiráció (B) és a fotoszintetikus vízhasznosítás (C) szezonális variabilitása (átlag±szórás).

A kisbetűk (a,b,c) a fajon belüli szignifikánsan különböző szezonális értékeket jelölik, kiindulási állapot a tavasz = a. T: tavasz, NY: nyár, Ó: őszi. ● = közönséges gyertyán, ○ = virágos kőris, ▲ = csertölgy, ▽ = kocsánytalan tölgy, ■ = földi szeder

Figure 4: Seasonal variance of assimilation (A), transpiration (B) and photosynthetic water use efficiency (C) by mean±SD. Small letters (a,b,c) sign significant differences of seasons within but not between the species, starting point is the spring signed by letter a. T: spring, NY: summer, Ó: autumn. ● = *Carpinus betulus*, ○ = *Fraxinus ornus*, ▲ = *Quercus cerris*, ▽ = *Quercus petraea*, ■ = *Rubus fruticosus*



Legkisebb változékonyságú transzspirációs mintázata a közönséges gyertyánnak és a földi szedernek van, a legnagyobb szezonális variabilitás a virágos kőrisnél állapítható meg. Tekintettel arra, hogy a nyár – a változatos csapadék- és hőmérséklet-kiegyenlítetlenségek lehetőségét hordozva – minden termőhelyen a legkritikusabb környezeti időszak, a nyári transzspirációs maximum a vízgazdálkodási egyensúly első számú indikátorjellegű paramétere. A funkcionális működések egyenleg típusú mérőszáma, a fotoszintetikus vízhasznosítás a hosszú távú, legalább éves ciklusú sikeresség mérőszáma a termőhelyeken.

A fajok szezonális vízgazdálkodásában (4./C ábra) a közönséges gyertyán kivételével minden fajnál nyári minimum szerinti mintázatot kaptunk. Igen öröndetes tény, hogy az őszi visszatérés legalább eléri (pl. kocsánytalan tölgy), több esetben meg is haladja (pl. virágos kőris, földi szeder) a tavaszi átlagot. A közönséges gyertyán első tekintetre hátrányosnak tűnő alacsony vízhasznosítási értékei (0.91–1.37  $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ ) folyamatosan növekvő, nyári visszaesés nélküli trend szerint változnak. Érdemes figyelni a  $\text{pWUE}=1$  körüli igen alacsony átlagokra, amelyek ráirányítják a figyelmet arra, hogy a nyári időszakban a kritikushoz közeli vízforgalmi egyenleg alakulhat ki a kedvezőtlenebb csapadékú vegetációs időszakokban a száraz tölgyesek termőhelyein.

Végezetül a vizsgált fajok ökofiziológiai viselkedésének összegzett és összehasonlító értékelését végezzük el az eddigiekben már ismertett három legfontosabb gázcsere-paraméter segítségével. A közönséges gyertyánra (*Carpinus betulus* L.) mérsékelt alacsony, szezonálisan kiegyenlített működés jellemző mindhárom ökofiziológiai paramétert tekintve (A, E,  $\text{pWUE}$ ). Ez teljes mértékben alátámasztja a korábbi, Közép-Európában végzett funkcionális vizsgálatok eredményeit, és megfelel a szukcessziós stádium besorolásának (Ellenberg és Leuchner 2010). A virágos kőris (*Fraxinus ornus* L.) funkcionális paraméterei szezonálisan a legváltozatosabbak, nyári időszaki magas transzspirációja és ezzel járó alacsony vízhasznosítása lassíthatja a regenerációját a száraz (pl. cseres-tölgyes) termőhelyeken. Bár transzspirációját a kritikus időszakokban hatékonyan, károsodás nélkül képes csökkenteni (Gencsi és Vancsura 1992), regenerációjának üteme a tartósan nyári szárazságot szenvedő termőhelyeken valószínűsíthetően mérséklődni fog a sztómás limitáció következtében, és valószínűleg a felnőttkori kifejlődése az alsó lombkoronaszintben marad. A regeneráció későbbi/végző fázisában felső lombkoronabeli, erdőalkotó fajokként ismert kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) és csertölgy (*Quercus cerris* L.) esetében hasonló működési mintázatok voltak megfigyelhetők. A kocsánytalan tölgy asszimilációja és transzspirációja mindvégig mérsékeltébb volt, vízhasznosítása mégis kissé kedvezőbb alakult a csertölgyénél. A jelenséget a két faj növekedéssel és szukcessziós stádiumtípusukban való különbségük indokolhatja. Amennyiben ezt elfogadjuk, néhány éven belül megfordulhat a trend, a csertölgy funkcionális paraméterei kedvezőbbé válhatnak, és a lombkorona domináns fajként jelenhet meg. Végezetül néhány gondolat az erdei fás szárú „kakukktójs”, a földi szeder (*Rubus fruticosus* agg.) viselkedéséről a száraz tölgyesben. Ökofiziológiai viselkedése minden paraméter és a szezonális dinamikák alapján is a tölgyekre hasonlít leginkább. Mivel a csertölgyhöz hasonlóan a korai szukcessziós stádiumok faja, a vele való nagymértékű egyezés azt sugallja, hogy a lékdinamika korai stádiumában – a mérsékelt propagulumentáció és/vagy a gyorsabb terjedés következtében – egy funkcionális helyettesítésről lehet szó.

Eredményeink alátámasztják a korábban inkább terepi megfigyelésen, illetve cönológiai vizsgálatokon alapuló ismereteket az egyes fajok erdőtársulásban betöltött szerepére, illetve jelenlétének és dominanciájának okaira vonatkozóan. A vizsgált fajok közül legkiemelkedőbb asszimilációs rátája a két domináns társulásalkotó fajnak, a csertölgynek és a virágos kőrisnek volt. A közönséges gyertyán ökofiziológiai válaszai megerősítik a gyakorlati megfigyelést, mely szerint a vizsgálati terület termőhelyi tényezői és abiotikus tényezői kevésbé kedvezőek számára, növekedésének és fejlődésének jelentős abiotikus korlátai lehetnek. A földi szedernek a vizsgált fajokhoz viszonyítva is kedvező ökofiziológiai paraméterei lehetővé teszik a lékek gyors kolonizációját, jelentős kompetitív hatást gyakorolva az újlatra.

A változó klimatikus adottságokhoz legoptimálisabban adaptálódó fajok ismerete segítséget nyújthat a célállomány kiválasztásában, így a fás szárú újulat ökofiziológiai válaszlainak mélyebb ismerete hosszú távon hozzájárulhat a gyakorlati erdőgazdálkodás feladatainak megoldásához.

## KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Vizsgálatainkat a „Silva naturalis” TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0004 sz. kutatási pályázat támogatta. Köszönjük Siffer Sándor erdész (Pro Silva Hungaria Egyesület) nélkülözhetetlen segítségét a helyszín biztosításáért és a területre vonatkozó hőmérséklet-és csapadék-adatok rendelkezésre bocsátásáért. A regionális páratartalom adatait az Országos Meteorológiai Szolgálat mérte. Köszönjük a Veszprém Megyei Kormányhivatal Erdészeti Igazgatóságának az üzemtervi térkép rendelkezésre bocsátását. A terepi adatfelvételezésben Sándor Judit intézeti munkatárs és Károlyi Beatrix egyetemi hallgató (NymE-NTI) nyújtottak értékes segítséget.

## FELHASZNÁLT IRODALOM

- Ádám R. és Bölöni J. 2011: Cseres-kocsánytalan tölgyesek gyepszintjének kapcsolata az állomány jellemzőivel. 34-37. In: Mázsa K. (ed.): Válogatás az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézet Kutatási eredményeiből, 2011. ÖBKI, Vácraátót, pp: 34-37.
- Anon. 2012: Erdővagyon, Erdő- és Fagazdálkodás Magyarországon 2012. Nébih Erdészeti Igazgatóság, Budapest.
- Arend, M.; Brem, A.; Kuster, T.M. and Günthardt-Goerg, M.S. 2013: Seasonal photosynthetic responses of European oaks to drought and elevated daytime temperature. *Plant Biology*, 15: 169-176.
- Balandier, P.; Marquier, A.; Casella, E.; Kiewitt, A.; Coll, L.; Wehrle, L. and Harmer, R. 2012: Architecture, cover and light interception by bramble (*Rubus fruticosus*): a common understorey weed in temperate forests. *Forestry*, 86: 39-46.
- Bartha D. és Puskás L. 2013: *Silva naturalis* Vol.1. Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron.
- Bengtsson, J.; Nilsson, S.G.; Franc, A. and Menozzi, P. 2000: Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*, 132: 39-50.
- Bölöni J.; Fekete G.; Kun A.; Tímár G.; Bartha D.; Szmorad F.; Nagy, J. és Juhász M. 2011: L2a – Cseres kocsánytalan tölgyesek. 308-314. In: Bölöni J.; Molnár Zs. és Kun A. (szerk.): Magyarország élőhelyei. Vegetációtípusok leírása és határozója. MTA ÖBKI, Vácraátót.
- Březina, I. and Dobrovolný, L. 2011: Natural regeneration of sessile oak under different light conditions. *Journal of Forest Science*, 57: 359-368.
- Collins, B.S., Dunne, K.P. and Pickett, S.T.A. 1985: Responses of forest herbs to canopy gaps. 218-234. In: Pickett, S.T.A. and White, P.S. (eds): *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Csontos P. 1996: Az aljnövényzet változásai cseres-tölgyes erdők regenerációs szukcessziójában. *Scientia Kiadó, Budapest*, 122 pp.
- Csontos, P. 2010: Light ecology and regeneration on clearings of sessile oak - Turkey oak forests in the Visegrád Mountains, Hungary. *Acta Botanica Hungarica*, 52 (3-4): 265–286.
- Ellenberg, H. und Leuschner, C. 2010: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*, 6th ed. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Gálhidy L. 2008: Az aljnövényzet fajösszetételének és tömegességének változásai középhegységi bükkösök mesterséges és széldöntés nyomán létrejövő lékjeiben. Doktori értekezés. ELTE, Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest.
- Gencsi L. és Vancsura R. 1992: *Dendrológia*. Mezőgazda kiadó, Budapest.
- Hegi, G. 1995: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Band IV, Teil 2A, Blackwell Wissenschaft Verlag.
- Kalapos, T. and Csontos, P. 2003: Variation in leaf structure and function of the Mediterranean tree *Fraxinus ornus* L. growing in ecologically contrasting habitats at the margin of its range. *Plant Biosystems*, 137: 73-82.



- Kenderes K., Tímár G., Ódor P., Bartha D., Standovár T., Bodoncz L., Böllöni J., Szmorad F. és Aszalós R. 2007: A természetvédelem hatása középhegységi erdeinkre. Természetvédelmi Közlemények, 13: 69-80.
- Koncz G. 2013: Cseres-tölgyes erdők (Síkfőkút project és Vár-hegy) légyszárú növényzet és magkéslet vizsgálata. Egyetemi doktori (PhD) értekezés, Debreceni Egyetem.
- Le Duc, M.G. and Havill, D.C. 1998: Competition between *Quercus petraea* and *Carpinus betulus* in an ancient wood in England: seedling survivorship. *Journal of Vegetation Science*, 9: 873-880.
- Legner, N.; Fleck, S. and Leuschner, C. 2014: Within-canopy variation in photosynthetic capacity, SLA and foliar N in temperate broad-leaved trees with contrasting shade tolerance. *Trees*, 28: 263-280.
- Lüpke, B. 1998. Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species. *Forest Ecology and Management*, 106: 19-26.
- McCarthy, J. 2001: Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests. *Environmental Reviews*, 9: 1-59.
- McDowell, S.C.L. 2002: Photosynthetic characteristics of invasive and non-invasive species of *Rubus* (*Rosaceae*). *American Journal of Botany*, 89: 1431-1438.
- Mihók B. 2007: Lékek fénymintázata és növényzeti regenerációja bükkös állományokban. Doktori értekezés. ELTE TTK, Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Biológia Doktori Iskola, Budapest.
- Mózes Cs. (szerk.) 2004: Erdővagyon, erdő- és fagazdálkodás Magyarországon. FVM Erdészeti Hivatal Kiadványa, Budapest.
- Phillips, D.L. and Shure, D.J. 1990: Patch-Size Effects on Early Succession in Southern Appalachian Forests. *Ecology*, 71: 204-212.
- Rigling, A.; Bigler, C.; Eilmann, B.; Feldmeyer-Christe, E.; Gimmi, U.; Ginzler, C.; Graf, U.; Mayer, P.; Vacchiano, G.; Weber, P.; Wohlgemuth, T.; Zweifel, R. and Dobbertin, M. 2013: Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. *Global Change Biology*, 19: 229-240.
- Ritter, E. and Vesterdal, L. 2006: Gap formation in Danish beech (*Fagus sylvatica*) forests of low management intensity: soil moisture and nitrate in soil solution. *European Journal of Forest Research*, 125: 139-150.
- Siffer S. 2012: Szálalás száraz tölgyesekben. 121–133. In: Gyöngyössy P. (szerk.): Múlt és jövő IV. Tartamosság, természetszerűség, társadalmi kontroll. Nyugat-magyarországi Egyetem, Sopron.
- Solymos R. 2011: Természetes erdőfelújítás – folyamatos erdőborítás. *Erdészeti Lapok*, 151: 72-74.
- Standovár T. 2006: Biológiai megfontolások az erdei életközösségek hatékony védelméhez. *Magyar Tudomány*, 2006/6: 656-662.
- Struve, D.K., Ferrini, F.; Fini, A. and Pennati, L. 2009: Relative growth and water use of seedlings from three Italian *Quercus* species. *Arboriculture and Urban Forestry*, 35: 113-121.
- Tognetti, R.; Cherubini, P.; Marchi, S. and Raschi, A. 2007: Leaf traits and tree rings suggest different water-use and carbon assimilation strategies by two co-occurring *Quercus* species in a Mediterranean mixed-forest stand in Tuscany, Italy. *Tree Physiology*, 27: 1741-1751.
- Yamamoto, S.-I. 2000: Forest Gap Dynamics and Tree Regeneration. *Journal of Forest Research*, 5:223-229.

Érkezett: 2014. március 16.

Közlésre elfogadva: 2014. szeptember 15.