

**A földi szeder (*Rubus fruticosus* agg.) fényklímára adott
szén- és vízforgalmi válaszai mérsékelt övi
lombhullató erdők kísérleti lékjeiben**
**Carbon input and water balance response of blackberry
(*Rubus fruticosus* agg.) in gaps of temperate deciduous
forest communities**

Salamon–Albert Éva, Lőrincz Péter, Csiszár Ágnes

Abstract: Ecophysiological behaviour of the common weed *Rubus fruticosus* agg. is discussed behaving in canopy gaps of three microclimatically different deciduous forest types in the Transdanubian region (Hungary, Central-Eastern Europe). Functional ecological investigation was carried out on blackberry (*Rubus fruticosus* agg.) by field IRGA measurement of carbon dioxide exchange and water use performance. Instantaneous light response for assimilation, transpiration and water use efficiency mainly differed in the seasons as well as forest types. According to light and air humidity, gas exchange performance proved to be moderate and seasonally balanced in turkey oak forest, highly fluctuated in beech forest and well-performed as optimal in oak-hornbeam woodland. Stomatal regulation induced by environmental limitation can be presumed during the summer season. Assimilation capacity and water use efficiency as the main functional indicators is coupled with the field abundance of the studied species under canopy gap conditions.

Key words: *Rubus fruticosus* agg., assimilation, transpiration, photosynthetic water use efficiency, gas exchange performance, Hungary.

Authors address:

Salamon–Albert Éva, Pécsi Tudományegyetem, Biológiai Intézet, Növénybiológiai

Tanszék, H–7624 Pécs, Ifjúság u. 6. E-mail: albert@gamma.ttk.pte.hu

Lőrincz Péter, Radnóti Miklós Közgazdasági Szakközépiskola, H–7633 Pécs, Esztergár

Lajos utca 6. E-mail: lorpet@gmail.com

Csiszár Ágnes, Nyugat-magyarországi Egyetem, Növényteni és Természetvédelmi Intézet,

H–9400 Sopron, Bajcsy Zs. út 4. E-mail: keresztlapu@emk.nyme.hu

Összefoglalás: Tanulmányunkban az erdei gyomként jól ismert földi szeder (*Rubus fruticosus* agg.) szezonális gázcsere válaszait vizsgáljuk különböző típusú lombhullató erdők lékjeiben. Célunk, hogy a faj az erdőregeneráció kezdeti stádiumában mutatott sikeres és tömeges megjelenésének háttérében álló szén- és vízforgalmi funkcióit feltárjuk. A korábban is jelzett széles fenotípusos plaszticitásának megfelelően igen eltérő viselkedést mutatott mind az erdőtípusokban, mind a szezonokban. Fényre és páratartalomra adott válaszaiban a gázcsere paraméterek mérsékelték és szezonálisan kiegyenlítettek voltak a cserestölgyesben, szélsőségesen változóak a bükkösben, optimálisak a gyertyános-tölgyesben. Az asszimiláció és a vízhasznosítás erdőtípusra jellemző indikátor-mutatónak bizonyult, a

transpiráció mintázata kevésbé volt helyezhető köthető. A sztómás szabályozás mindhárom erdőtípusban, különböző mértékben léphetett fel a nyári időszak folyamán, összhangban az erdőtípusok klimatikus helyzetével.

Bevezetés – Introduction

A *Rubus* L. nemzetség tagjai Európa különböző erdőtársulásaiban megjelennek, egyes fajok jelentős mértékben elterjedve erdőgazdasági problémákat is okoznak. Az európai fajok némelyike más kontinensen is tömegessé válhat, mint például a földi szeder (*Rubus fruticosus* agg.) [2. ábra], amely az egyik legnagyobb irtási költséget felemésztő inváziós gyom Ausztráliában, mivel egyaránt jelentős elterjedésű természetközeli vegetációban valamint mező- és erdőgazdasági területeken (Field & Bruzzese 1985). A faj az európai erdők regenerációját veszélyeztető gyomfajok között kiemelt jelentőségű, vágásterületeken a málnával (*R. idaeus*) együtt a legtöbb problémát okozza, visszaszorításukra európai együttműködési programot is kidolgoztak (Willoughby et al. 2009). A magyarországi erdőtelepítésekben a *Rubus* fajok nagymértékű elszaporodásukkal jelentős problémát okozhatnak, elsősorban a földi szeder fajcsoportba (*Rubus fruticosus* agg.) sorolt taxonok erdészeti gyomként való jelentősége kiemelkedő. Vágásterületeken vagy erdei lékekben már az első évben megjelennek egyedei, gyorsan elterjednek, árnyékolásukkal és kompetíciójukkal az erre érzékeny fás szárú újulat csemetéinek fejlődését gátolhatják (Novák 2005). Erdeink vágásterületein a szeder fajok elszaporodása az erdészeti kezeléseket jelentősen megnehezíthetik és megdrágítják, a folytonos erdőborításon alapuló üzemmódok esetén e fajok szerepéről és az újulatra gyakorolt hatásáról még viszonylag kevés információ áll rendelkezésünkre. A földi szeder (*Rubus fruticosus* L. agg.) fajcsoportba fásodó szárú évelők tartoznak, korai-közép stádiumú szukcessziós fajok, előfordulásuk szerint számos termőhelyen és erdőtípusban megjelenhetnek igen eltérő abundanciával (Mihók 2007). Középhegységi bükkösök mesterséges és széldöntés nyomán létrejött lékjeinek vizsgálata (Gálhidy 2008) az aljnövényzet borításának időbeli monoton növekedését mutatta ki, az utolsó évben a legnagyobb borítást a szeder fajok (*R. idaeus*, *R. fruticosus*) érték el, a fényfelosztás elméletével igazolt fényzóna típusától függetlenül. Gyertyános-tölgyesek regenerációs kísérleteiben igazolódott, hogy a lékvágásos üzemmód, amely nagy mennyiségű és tartós fénytöbbletet eredményez, kedvez a földi szeder elszaporodásának, szemben az egyenletes lombkorona-bontással (Tobisch 2010). Közép-európai bükkösökben (Fotelli et al. 2001) vizsgálták a földi szeder és a bükk csemeték kompetíciós kapcsolatait. Megfelelő vízellátás esetén a földi szeder jelenléte nem befolyásolja szignifikánsan a bükk magoncok növekedését, vízpoten-

ciálját és gázcserejét. Mérsékelt vízellátás esetén azonban szignifikánsan csökkent a bükk magoncok biomasszája és hajtás-gyökér hányadosa, szárazságstressz esetén a bükk természetes regenerációját gátolhatja a földi szeder kompetíciója. Másrésztől igazolták segítő, ún. facilitációs szerepét is a fejlődésük kezdetén árnyékolást igénylő természetes fás szárú újulat növekedésében és a vadkár elleni védelemben is (Harmer et al. 2010). Míg a faj vízért és tápanyagokért történő kompetíciós képessége jól kutatott, fényért való versengését kevesebben vizsgálták. Franciaországi és angliai erdők lékjeiben (Balandier et al. 2013) a levélterület (LAI) és a borítás fényre adott válaszait kutatva a két tényező szoros összefüggését igazolták a mintaterületek vegetációjától és termőhelyi adottságaitól függetlenül. A faj funkcionális válaszaiban nagymértékű plaszticitás érvényesül, a mindenkori teljesítmény erősen függ az aktuális fénykörnyezettől is: mélyárnyéktól a teljes megvilágításig sikeresen működik és túlél. A szeder taxonok egymás közötti és vélhetően más fajokhoz képest is legfontosabb – a növekedést közvetlenül meghatározó – funkcionális ökofiziológiai különbségeként az asszimilációs rátát valamint a nitrogén és a víz hasznosítását hangsúlyozzák (McDowell 2002).

A lombkorona-lékek a folytonos erdőállományhoz képest mikroklímájukban szélsőséges és aszimmetrikus termőhelyek (Schütz 2002, Mihók et al. 2005, Ritter et al. 2005). Az emelkedett hőmérséklet, magasabb tápanyag- és páratartalom valamint a tartósan magas megvilágítás egyenként és összességében is jelentős környezeti kihívást jelent a regenerációs dinamikában résztvevő fajok életben maradása, növekedése és versengése számára.

Anyag és módszer – Material and Methods

A vizsgálati területek bemutatása – Experimental areas

Funkcionális ökológiai vizsgálatainkat három, egymástól eltérő szerkezetű, fajösszetételű és mikroklímájú erdőtársulás kísérleti lékjeiben végeztük a 2013. évi vegetációs időszakban (1. ábra). Az első helyszín a mecseki bükkös (*Helleboro odori-Fagetum* (A. O. Horvát 1958) Soó & Borhidi in Soó 1960), melynek állományai a Kelet-Mecsekben (Máza) 270 és 650 m tszf. magasságban, mészkő, homokkő és vulkánikus alapkőzetten kialakult félnedves és üde, barna erdőtalajon alakultak ki. A mérési terület északias lejtőn, kissé kisavanyodó, sekélyebb, laza, morzsalékos szerkezetű erdőtalajon helyezkedett el (3. ábra). Az erdő lombkoronaszintjének állandó fafajai a közönséges bükk (*Fagus sylvatica* L.), a közönséges gyertyán (*Carpinus betulus* L.) és a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl). Mellettük a mezei (*Acer campestre* L.), a korai (*A. platanoides* L.) és a hegyi juhar (*A. pseudo-*



1. ábra. A vizsgálati területek elhelyezkedése

Fig. 1. Location of the study areas

platanus L.), a madárcseresznye (*Cerasus avium* L.), a magas kőris (*Fraxinus excelsior* L.), a csertölgy (*Quercus cerris* L.), a nagylevelű (*Tilia platyphyllos* L.) és az ezüst hárs (*T. tomentosa* L.) mint elegyfák fordulnak elő (Kevey 2012). A kísérleti lékekben a földi szeder (*R. fruticosus* agg.) tömegessége 20–40 % között változott a lékek pozíciójától és korától függően (Csete S., szóbeli közlés). A mérési hely éghajlati helyzete szerint a leghűvösebb makroklimában (11,3 °C), relatíve magas éves csapadékösszeg mellett (748 mm), az alacsony hegyvidék magasságában (398 m) helyezkedik el. A hőmérséklet és a csapadék éves járása szerint arid időszak a nyári szezónban (július-augusztus) fordult elő (6. ábra). Az OMSZ körzeti mérései szerint a tavaszi időszakban 73 RH%, nyáron 53 RH%, ősszel 70 RH% volt a klimatikus páratartalom.

A második mérési helyszín a síkvidéki gyertyános-tölgyes (*Fraxino pannonicae-Carpinetum* Soó & Borhidi in Soó 1962) volt a Drávasík Bükkhát Erdőrezervátum magterületén (4. ábra). Az erdőtípusban társulásalkotó fafajok a kocsányos tölgy (*Quercus robur* L.), a közönséges gyertyán (*Carpinus betulus* L.) és a magyar kőris (*Fraxinus angustifolia* subsp. *pannonica*). Elegyfajokban is igen gazdag, színező elemként megtalálható itt a madárcseresznye (*Cerasus avium* L.), a mezei juhar (*Acer campestre* L.), a vénic szil (*Ulmus laevis* L.) és a csertölgy (*Quercus cerris* L.) (Borhidi et al. 2012). A kísérleti lékekben a földi szeder (*R. fruticosus* agg.) tömegessége 10–50% között változott a



2–5. ábra. 2) a földi szeder (*Rubus fruticosus* agg.), 3) mecseki bükkös (*Helleboro odori-Fagetum*) 4) síkvidéki gyertyános-tölgyes (*Fraxino pannonicae-Carpinetum*) és 5) dunántúli cseres-tölgyes (*Fraxino orno-Quercetum cerridis*) lékje

Figs 2–5. 2) blackberry (*Rubus fruticosus* agg.), 3) gap of beech forest (*Helleboro odori-Fagetum*), 4) gap of oak-hornbeam forest (*Fraxino pannonicae-Carpinetum*), 5) gap of turkey oak forest (*Fraxino orno-Quercetum cerridis*)

lékek pozíciójától, méretétől és korától függően (Csicsek G., szóbeli közlés). A mérési hely éghajlati helyzete szerint mérsékelten hűvös klímában (10,9 °C), mérsékelten magas éves csapadékösszeg mellett (670 mm), folyómenti síkság magasságában (97 m) helyezkedik el. A hőmérséklet és a csapadék éves járása szerint ariditás csupán a nyárközépi (július) rövid időszakban fordult elő a (7. ábra). Az OMSZ körzeti mérései szerint a tavaszi időszakban átlagosan 76 RH%, nyáron 68 RH%, ősszel 81 RH% volt a klimatikus páratartalom.

A harmadik mérési helyszín a dunántúli középhegységi cseres-tölgyes (*Fraxino orno-Quercetum cerridis* Kevey et Sonnevend 2008) közepes tengerszint feletti magasságban (262 m), elsősorban dolomiton, mészkövön és bazalton fordul elő (5. ábra). Az erdtípus felső és alsó lombkoronaszintjében számos xero-mezofil faj egyedei megtalálhatók: állományalkotók a

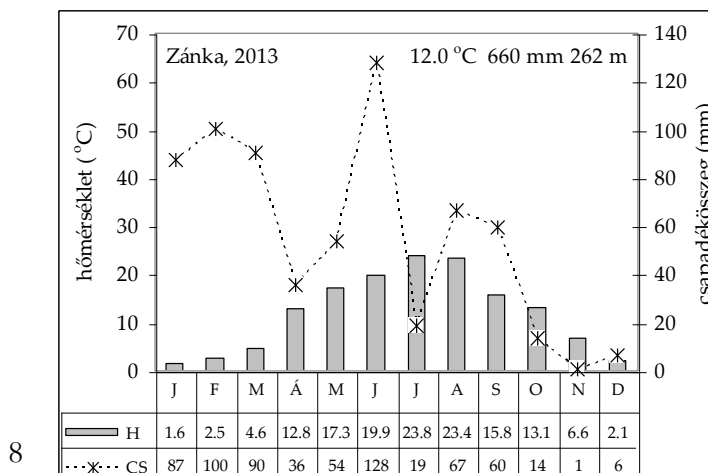
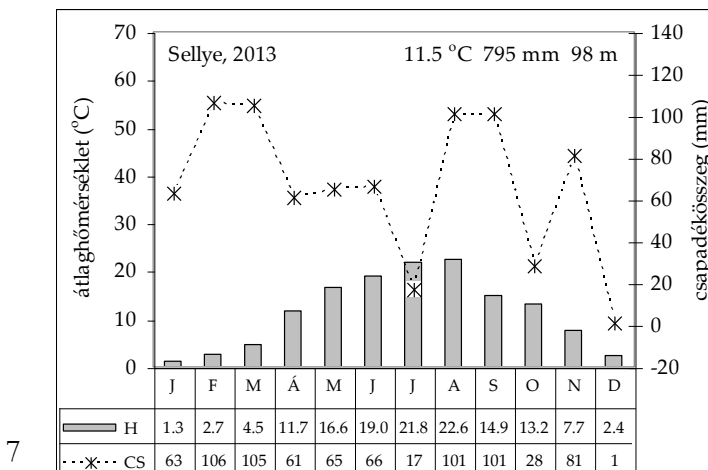
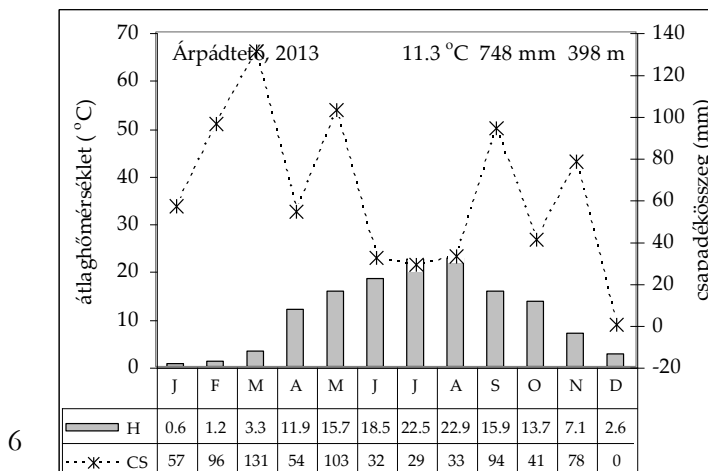
csertölggy (*Quercus cerris* L.) és a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), elegyfajok a virágos kőris (*Fraxinus ornus* L.) és a mezei juhar (*Acer campestre* L.), kisebb egyedszámban a barkóca berkenye (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz), a házi berkenye (*Sorbus domestica* L.), a vadkörte (*Pyrus pyraeaster* L.) és a molyhos tölgy (*Quercus pubescens* agg.) is megjelenik (Kevey et al. 2012, Siffer 2012). A kísérleti lécek fényben gazdag központi részén a földi szeder (*R. fruticosus* agg.) tömegessége átlagosan 18 % körül alakult (Csiszár Á., szóbeli közlés). A mérési időszak csapadékban bőségesnek mondható (660 mm), a helyszínek közül a legmagasabb átlaghőmérsékletű (12 °C), a hegylábi dombosság magasságában helyezkedik el (262 m) (8. ábra). A havi átlagokat tartalmazó klímadiagram tanúsága szerint arid időszakok a nyár közepén (július) és a vegetációt követő téli időszakban jelentkeztek, utóbbi a mérés szempontjából indifferensnek tekinthető. Az OMSZ körzeti mérési adatsora szerint a levegő relatív páratartalma nyári időszaki minimumot mutatott, tavasszal 74 RH%, nyáron 57 RH%, ősszel 70 RH% volt a klimatikus páratartalom.

Adatgyűjtés és adatértékelés – Data collection and analysis

A terepi adatgyűjtést a fent jellemzett háromféle erdőtípus kísérleti lékjeiben, a spontán erdőregeneráció kezdeti stádiumában végeztük (4–6 éves lécek). A méréshez a földi szeder (*R. fruticosus* agg.) megfelelő egyedszámban jelenlévő, azonos fejlettségű egyedeket választottuk ki (N=3-15). A funkcionális fényválaszokat jellemző adatokat az abiotikus környezeti stressz hatásától mentes, sztómás limitáció nélküli időszakokban gyűjtöttük, az adott helyzetben lehetséges maximális teljesítmény legjobb becslése érdekében. A lék abiotikus mikro környezetében helyszíni pillanatnyi gázcsera adatokat rögzítettünk hordozható infravörös gázanalizátorral (IRGA LCA-2, ADC, UK). Szezonálisan jellemző időjárás feltételek mellett mértek illetve számoltuk a leggyakrabban használt szén- és vízforgalmi para-

6–8. ábra. 6) Az árpádtetői (Pécs) bükkös (*Helleboro odori-Fagetum*) klímája, 7) a selyei síkvidéki gyertyános-tölgyes (*Fraxino pannonicae-Carpinetum*) klímája, 8) a zánkai dunántúli cseres-tölgyes (*Fraxino orno-Quercetum cerridis*) klímája. Jelmagyarázat: H= hőmérséklet, CS= csapadék, J-D= hónapok

Figs 6–8. 6) ombrothermic diagram of beech forest (*Helleboro odori-Fagetum*) (Kelet-Mecsek, Árpádtető), 7) ombrothermic diagram of oak-hornbeam forest (*Fraxino pannonicae-Carpinetum*) (Drávasík, Selye), 8) ombrothermic diagram of turkey oak forest (*Fraxino orno-Quercetum cerridis*) (Balaton-felvidék, Zánka). Abbreviations: H= temperature, CS=precipitation, J-D=months of the year

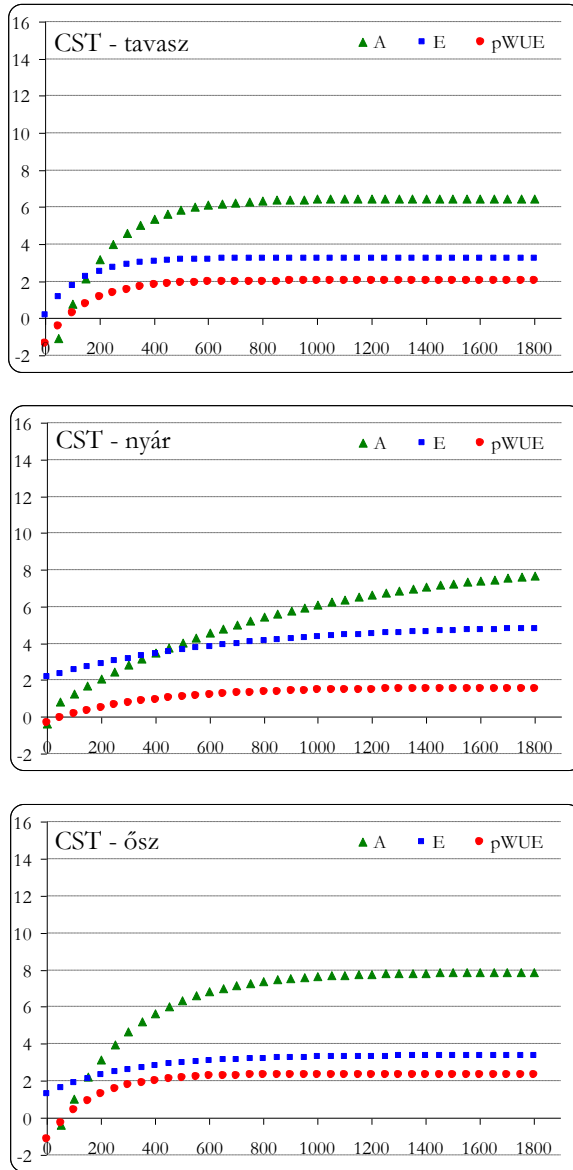


métereket: az asszimilációt (A), a transpirációt (E) és hányadosukat, a fotoszintetikus vízhasznosítást ($A/E=pWUE$). A mérési pontok halmazára a pillanatnyi megvilágítási értékekhez tartozóan (0-1800 PPFD között) telítési függvényt illesztettünk, ezekből fényválasz-görbéket szerkesztettünk és meghatároztuk az ökológiai szempontból legfontosabb határértéket: a teljes fényintenzitáción mutatott kapacitást (A_{max} , E_{max} , $pWUE_{max}$). Jellemeztük illetve összehasonlítottuk a taxon asszimilációs, transpirációs és vízhasznosítási válaszait szezonálisan és élőhelyenként. Elsődleges célunk a fénykörnyezet funkciókra gyakorolt hatásainak jellemzése, összehasonlítása és a termőhelyeken mutatkozó különbségek, továbbá ezek lehetséges okainak feltárása. A feltárt okokat a különböző erdőtípusokban mutatott igen eltérő tömegesség/borítás funkcionális hátterének értelmezéséhez kívánjuk felhasználni.

Eredmények – Results

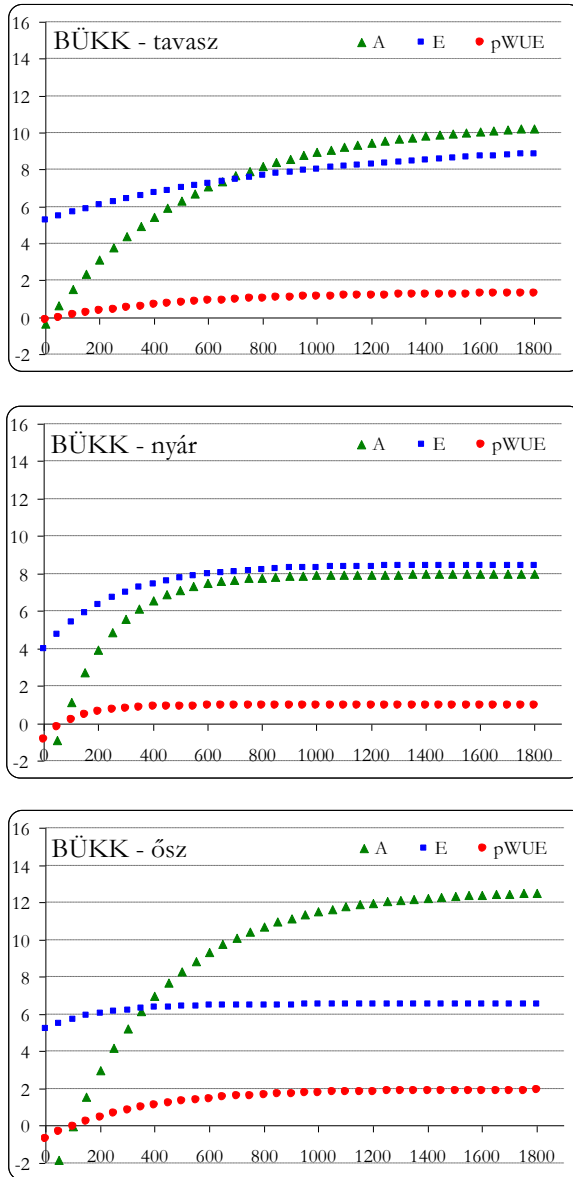
Előzetes vizsgálataink szerint a vizsgált ökofiziológiai paraméterek közül az asszimilációs rátára általában, a transpirációra a nyári és őszi szezonokban volt elsődlegesen fontos hatása a fénynek mindhárom erdőtípus lékjeiben. A mérési adatpontokra illesztett szezonális válaszgörbék az aktuális megvilágítás függvényében ábrázolják a vizsgálatba vont szén- és vízforgalmi paraméterek alakulását a három erdőtípusban (9A–C. ábra). A paraméterek minden szezonban nagy megbízhatósággal fényteltítési választ mutatnak, a kezdeti (lineáris) szakaszban erős fényszabályozás alatt állva, majd telítődve elérnek egy maximális működési értéket, az ún. kapacitást (1. táblázat). A görbék karakterisztikájának értékelésekor kitűnik, hogy különböző meredekségű felfutást követően, szezontól és élőhelytől függően alacsonyabb vagy magasabb kapacitás értéken stabilizálódnak. A gyorsan felfutó és alacsony kapacitási értéken stabilizálódó válaszok vagy árnyékadaptált vagy fénygátolt helyzeteket jeleznek, mint pl. a cseres-tölgyes tavaszi illetve a bükkös nyári időszaka. Ezekben az esetekben a fényszabályozás csak igen kis tartományra korlátozódik, a szén- és vízhasznosítási paraméterek alakulását más környezeti tényezők szabályozzák. A lassan felfutó/telítődő válaszgörbéknél a fény hatása igen jelentős, mert széles tartományban képes szabályozó hatásával módosítani illetve kialakítani a kapacitásokat. Ez utóbbinak tipikus esete a cseres-tölgyes nyári, a bükkös tavaszi-őszi és a gyertyános-tölgyes minden időszakos válaszgörbéi – különösen a szénforgalom mutatója.

A szerves anyag felhalmozásával, így a potenciális növekedéssel szoros kapcsolatban álló asszimilációs ráta (A) a legalacsonyabb értékeket a cseres-



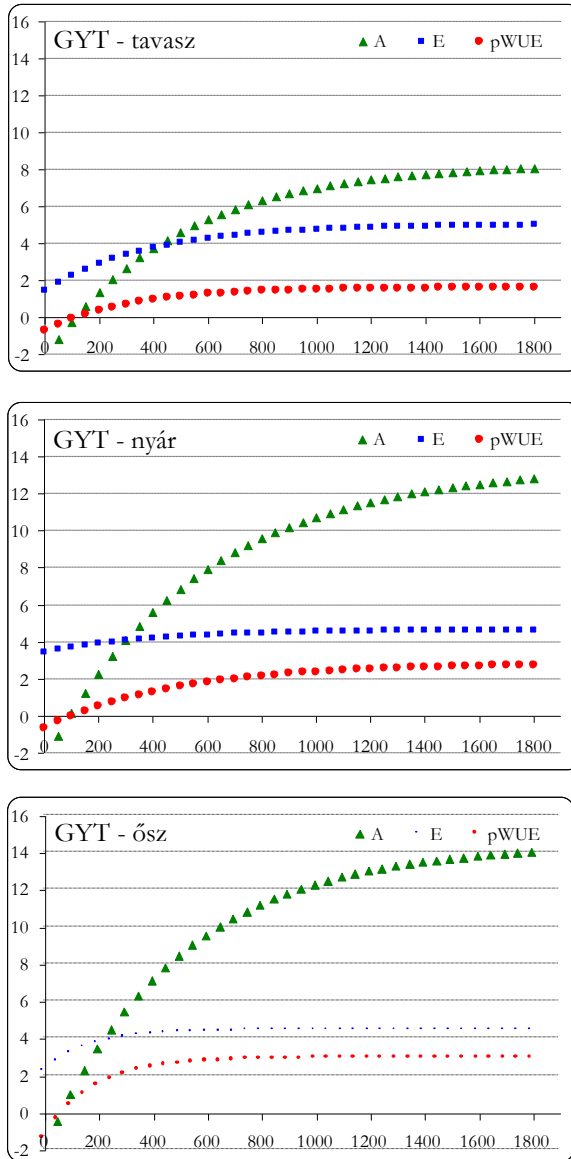
9/A ábra. A földi szeder (*R. fruticosus* agg.) szezonális asszimilációs (A; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpirációs (E; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) és fotoszintetikus vízhasznosítási (pWUE; $\mu\text{mol mmol}^{-1}$) válaszai a cseres-tölgyesekben (CST), fénytartomány: 0-1800 PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

Fig. 9/A. Seasonal light response of blackberry (*R. fruticosus* agg.) on assimilation (A; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiration (E; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and photosynthetic water use efficiency (pWUE; $\mu\text{mol mmol}^{-1}$) in turkey oak forest (CST), light range: 0-1800 PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); tavasz: spring, nyár: summer, ősz: autumn



9/B. ábra. A földi szeder (*R. fruticosus* agg.) szezonális asszimilációs (A; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpirációs (E; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) és fotoszintetikus vízhasznosítási (pWUE; $\mu\text{mol mmol}^{-1}$) válaszai a bükkösökben (BÜKK), fénytartomány: 0-1800 PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

Fig. 9/B. Seasonal light response of blackberry (*R. fruticosus* agg.) on assimilation (A; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiration (E; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and photosynthetic water use efficiency (pWUE; $\mu\text{mol mmol}^{-1}$) in beech forest (BÜKK), light range: 0-1800 PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); tavasz: spring, nyár: summer, ősz: autumn



9/C. ábra. A földi szeder (*R. fruticosus* agg.) szezonális asszimilációs (A; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpirációs (E; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) és fotoszintetikus vízhasznosítási (pWUE; $\mu\text{mol mmol}^{-1}$) válaszai a gyertyános-tölgyesben (GYT), fénytartomány: 0-1800 PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

Fig. 9/C. Seasonal light response of blackberry (*R. fruticosus* agg.) on assimilation (A; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiration (E; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and photosynthetic water use efficiency (pWUE; $\mu\text{mol mmol}^{-1}$) in oak-hornbeam forest (GYT), light range: 0-1800 PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); tavasz: spring, nyár: summer, ősz: autumn

	GYT		BÜKK		CST	
A_{\max}	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás
tavaszi	8.33	± 0.11	13.80	± 0.00	6.47	± 0.10
nyári	13.49	± 0.21	7.97	± 0.08	8.70	± 0.07
ősz	14.38	± 0.17	12.64	± 0.10	8.44	± 0.19
E_{\max}	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás
tavaszi	5.04	± 0.03	2.48	± 0.02	3.24	± 0.04
nyári	4.66	± 0.02	8.44	± 0.05	5.00	± 0.02
ősz	4.35	± 0.02	6.52	± 0.02	2.77	± 0.03
$pWUE_{\max}$	átlag	szórás	átlag	szórás	átlag	szórás
tavaszi	1.62	± 0.03	5.05	± 0.04	2.02	± 0.04
nyári	2.84	± 0.04	0.95	± 0.01	1.56	± 0.03
ősz	3.22	± 0.04	1.93	± 0.02	2.83	± 0.07

1. táblázat. A földi szeder (*R. fruticosus* agg.) szezonális asszimilációs (A_{\max} ; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpirációs (E_{\max} ; $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) és fotoszintetikus vízhasznosítási ($pWUE_{\max}$; ($\mu\text{mol mmol}^{-1}$) kapacitásai az erdőtípusokban. CST: cseres-tölgyes, BÜKK: bükkös, GYT: gyertyános-tölgyes

Table 1. Seasonal capacities of blackberry (*R. fruticosus* agg.) 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 ($pWUE_{\max}$; ($\mu\text{mol mmol}^{-1}$) in forest types (mean \pm SD). CST: turkey oak forest, BÜKK: beech forest, GYT: oak-hornbeam forest, tavasz: spring, nyár: summer, ősz: autumn

tölgyesben mutatja minden szezonban, tavasztól őszig csak igen kis mértékű kapacitás-növekedést jelezve. Szezonálisan igen változó értékek mellett működik a taxon a bükkös és a gyertyános-tölgyes élőhelyen, előbbiben nyári, utóbbiban tavaszi kapacitás-minimumot mutatva, ám mindkettőben őszi maximum tapasztalható. A legmagasabb abszolút érték a gyertyános-tölgyes őszi, a legalacsonyabb a cseres-tölgyes tavaszi időszakában mutatható ki. A vízgazdálkodás első számú funkcionális paramétere, a transpiráció mindegyik erdőtípus létkjében nyári maximumot eredményezett. Közöttük is legmagasabb értékkel a bükkösben, amely az élőhelyen tapasztalható legalacsonyabb nyári páratartalom (53 RH%) transpirációt támogató hatásának tudható be. Ugyanezen okból a legalacsonyabb párolgotatás értékek – a gyertyános-tölgyes relatíve magas nyári légköri humiditással bíró élőhelyén (68 RH%) – alakultak ki. Hozzászámítva még az asszimilációs rátákban egyidejűleg tapasztalható alacsony értékeket, a bükkös és a cseres-tölgyes élőhelyen markáns növényi szabályozás alatt állhatott a szén- és vízforgalom. Ezt fejezi ki a két előző paraméter hányadosaként számítható fotoszintetikus vízhasznosítás ($pWUE$), amelynek nyári minimuma a bükkösben ($0.95 \mu\text{mol mmol}^{-1}$), közép-értéke a cseres-

tölgyesben ($1.56 \mu\text{mol mmol}^{-1}$), maximális értéke pedig a gyertyános-tölgyesben ($2.84 \mu\text{mol mmol}^{-1}$) volt mérhető. Ez a sorrend egyben kifejezi a szótomás szabályozás mértékének csökkenő trendjét az élőhelyeken. Az őszi időszak vízhasznosítási rátáit figyelve hasonló sorrend állapítható meg: a legmarkánsabb belső szabályozás a bükkösben, a legerősebb külső azaz környezeti szabályozás a gyertyános-tölgyesben feltételezhető. A tavaszi szezonban a mezofil karakterű erdőtípusok éppen ellentétes helyzetet képviseltek: a gyertyános-tölgyesben kialakult legalacsonyabb és a bükkösben kialakult legmagasabb vízhasznosítás egyenes arányban állt az alacsony illetve a magas asszimilációs rátákkal.

A nettó asszimiláció maximuma tavasztól őszig növekedő trendet mutatott mindhárom erdőtípusban, kivételt képezett a mecseki bükkös, ahol a nyári szezonban markáns visszaesés volt tapasztalható. A transpiráció termőhelyenként igen eltérő értékeket adott: a legalacsonyabb maximumok a cseres-tölgyesben, a legmagasabbak a bükkösben alakultak ki, utóbbiban tartósan magas és legnagyobb szezonális értékekkel. A vízhasznosítás tekintetében őszi maximum volt kimutatható a cseres-tölgyesben, nyári és őszi maximum a gyertyános-tölgyesben, tavaszi maximum a mecseki bükkösben. Az utóbbi paraméter nyári depressziója ebben az erdőtípusban jelentkezett a legmarkánsabban. A szezonális működési értékek minimum és kompenzációs értékei az előbbieken leírtakat támasztották alá.

Értékelés – Discussion

Eredményeink összegzéseként megállapítható, hogy a földi szeder fényre adott, természetes környezetben mutatott válaszaiban széles fenotípusos plaszticitással, többféle erdőtípus lékjében is eredményes. Legoptimálisabb működését a síkvidéki gyertyános-tölgyesben mutatja tartósan magas, tavasztól-őszi folyamatosan emelkedő produktívási és vízhasznosítási értékekkel. A cseres-tölgyesben mérsékelt, szezonálisan kiegyenlített működést realizál, nyári transpirációs maximum és vízhasznosítási minimum mellett. A funkcionális paraméterek a mecseki bükkösben adták a legnagyobb szélsőségeket, tavaszi produkciós és vízhasznosítási maximummal, nyári minimummal és igen kismértékű visszatéréssel az őszi szezonban, a magas produktívási ráta ellenére. A működési paraméterek alakulása, ezek szezonális illetve termőhelyi heterogenitása az elsődleges fényhatás mellett a második legfontosabb mikroklíma-tényező, a páratartalom jelentős módosító hatásának tulajdonítható. Ez utóbbi – a transpiráció kettős szabályozásán keresztül – elsődlegesen fontosságú abiotikus tényezőnek mutatkozik a fotoszintetikus vízhasznosítás mint forráshasznosítási mutató kialakításában.

Az erdőtüpusokban kialakuló vegetációborítottság értékeivel összevetve megállapítható, hogy a legnagyobb tömegességgel jelen lévő gyertyános-tölgyesben tapasztalható kiemelkedően magas asszimilációs és vízhasznosítási értékek, a legkisebb átlagos tömegességgel bíró cseres-tölgyesben a legalacsonyabb asszimilációs ráták. Ez az összevetés ökofiziológiai szempontból alátámasztja a lékdinamikai vizsgálatokban korábban kimutatott tömegességi és elterjedési jellegeket (Gálhidy 2008, Tobisch 2010). A fényre adott válaszok heterogenitását tekintve mi is megállapíthattuk, hogy a taxon fenotípusos plaszticitása széles: az asszimiláció 2.22-szeres, a transpiráció 3.4-szeres, a fotoszintetikus vízhasznosítás 5.31-szeres működési tartományokban mozgott (vö. Balandier et al. 2013). Az asszimiláció jól jellemezte az egyes erdőtüpusokat, a transpiráció önmagában nem bizonyult megfelelő indikátornak a forráshasznosítás jóságának becslésére. Ellenben a párologtatás asszimilációs rátához viszonyított mértéke, a vízhasznosítás egyértelműben eldöntheti a faj hosszú távú sikerességének kérdését a szélsőséges mikroklímával rendelkező lombkorona-lékekben. Ez utóbbi megállapítások összhangban állnak a földi szeder más rokon taxonokhoz képest tapasztalt ökofiziológiai karakterével (McDowell 2002).

Köszönetnyilvánítás – Acknowledgement: 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), Csernavölgyi András erdész (Mecseki Erdészeti Zrt.) és Pyber Attila kerületvezető erdész (Mecseki Erdészeti Zrt.) segítségét a helyszínek biztosításáért. A terepi adatfelvételezésben Mintál Kitti egyetemi hallgató (PTE-BI), Sándor Judit tanszéki munkatárs és Károlyi Beatrix egyetemi hallgató (NyME-NTT) nyújtottak értékes segítséget.

Irodalom – References

- Balandier P., Marquier A., Casella E., Kiewitt A., Coll L., Wehrlen L. & Harmer R. 2013: Architecture, cover and light interception by bramble (*Rubus fruticosus*): a common under-storey weed in temperate forests. *Forestry* 86: 39–46.
- Borhidi A., Kevey B. & Lendvai G. 2012: Plant communities of Hungary. – Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Field R. P. & Bruzese E. 1985: Biological control of blackberries: resolving a conflict in Australia. Proceedings VIth International Symposium on Biological Control of Weeds, 19–25 August 1984, Canada. Vancouver: Agriculture Canada, pp. 341–349.
- Fotelli M. N., Gebler A., Peuke A. D. & Rennenberg H. 2001: Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and $\delta^{13}C$ composition. – *New Phytologist* 151: 427–435.
- Gálhidy L. 2008: Az aljnövényzet fajösszetételének és tömegességének változásai közephegységi bükkösök mesterséges és széldöntés nyomán létrejövő lékjeiben. – Doktori értekezés. ELTE, Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest, 79 p.
- Harmer R., Kiewitt A., Morgan G. & Gill R. 2010: Does the development of bramble (*Rubus fruticosus* L. agg.) facilitate the growth and establishment of tree seedlings in woodlands by reducing deer browsing damage? – *Forestry* 83: 93–102.
- Kevey B. 2008: Magyarország erdőtársulásai. p. 342–344 – In: Bartha D. (szerk.): *Tilia XIV.* 1–489. Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Növénytan Tanszék, Sopron.
- Kevey B. 2012: A Kelet-Mecsek bükkösei. Beech woods in the eastern Mecsek Mountains [Helleboro odori-Fagetum (A. O. Horvát 1958) Soó & Borhidi in Soó 1960]. – *e-Acta Naturalia Pannonica* 3: 27–48.
- 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., Gálhidy L., Kelemen K. & Standovár T. 2005: Study of gap-phase regeneration in a managed beech forest: relations between tree regeneration and light, substrate features and cover of ground vegetation. – *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 1: 25–38.
- Mihók B. 2007: Lékek fénymintázata és növényzeti regenerációja bükkös állományokban. – Doktori értekezés. ELTE TTK, Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Biológia Doktori Iskola, Budapest.

- Novák R. 2005: A *Rubus* fajok morfológiája, rendszerezése és irtásuk lehetőségei erdészeti kultúrákban. – Doktori (PhD) értekezés. Keszthely, 121 p.
- Ritter E., Dalsgaard L. & Eirhorn K. S. 2005: Light, temperature and soil moisture regimes following gap formation in a semi-natural beech-dominated forest in Denmark. – *Forest Ecology and Management* 206: 15–33.
- Schütz J. P. 2002: Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. – *Forestry* 75: 329–337.
- Siffer S. 2012. Szálasítás száraz tölgyesekben. - In: Gyöngyössi P. szerk.: Múlt és jövő IV. Tartamosság, természetszerűség, társadalmi kontroll. – Nyugat-magyarországi Egyetem, Sopron, pp. 121–133.
- Tobisch T. 2010: Gap-phase regeneration of a Central-European sessile oak-hornbeam forest. – *South-East European Forestry*, 1: 28–40.
- Willoughby I., Balandier P., Bentsen N. S., McCarthy N. & Claridge, J. (eds) 2009: Forest vegetation management in Europe. Current practice and future requirements. – Cost Office, Brussels, 162 p.