

**A NYUGAT-MAGYARORSZÁGI EGYETEM, ERDŐMÉRNÖKI KAR,
ROTH GYULA ERDÉSZETI- ÉS VADGAZDÁLKODÁSI TUDOMÁNYOK DOKTORI
ISKOLÁJA**

Az erdőgazdálkodás biológiai alapjai (E2) program

Hofmann Tamás

**A KÉMIAI PARAMÉTEREK SZEREPE A BÜKK (*FAGUS SYLVATICA* L.)
ÁLGESZTESEDÉSÉBEN**

**Témavezető
Dr. Albert Levente
egyetemi tanár**

**Sopron
2006**

A kémiai paraméterek szerepe a bükk (*Fagus sylvatica* L.) álgesztesedésében

Értekezés doktori (Ph.D.) fokozat elnyerése érdekében

Készült a Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Roth Gyula Erdészeti- és Vadgazdálkodási Tudományok Doktori Iskola, Az erdőgazdálkodás biológiai alapjai (E2) programjának keretében

Írta:
Hofmann Tamás

Témavezető: Dr. Albert Levente

Elfogadásra javaslom (igen / nem)

(aláírás)

A jelölt a doktori szigorlaton % -ot ért el,

Sopron,

a Szigorlati Bizottság elnöke

Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslom (igen /nem)

Első bíráló (Dr.) igen /nem

(aláírás)

Második bíráló (Dr.) igen /nem

(aláírás)

(Esetleg harmadik bíráló (Dr.) igen /nem

(aláírás)

A jelölt az értekezés nyilvános vitáján.....% - ot ért el

Sopron,

a Bírálóbizottság elnöke

A doktori (PhD) oklevél minősítése.....

Az EDT elnöke

Tartalomjegyzék

A KUTATÁSI TÉMA JELENTŐSÉGE.....	1
I. SZAKIRODALMI RÉSZ	3
1. A BÜKK (FAGUS SYLVATICA L.).....	3
2. A GESZTESEDÉS.....	4
2.1 Szijács és geszt.....	4
2.2 A fafajok osztályozása a gesztípus alapján	5
2.3 A gesztesedés kezdete	5
2.4 A határzóna	5
2.5 Faanatómiai változások	6
2.6 A kémiai anyagok és paraméterek szerepe a gesztesedésben	7
2.6.1 Víztartalom	7
2.6.2 A járulékos anyagok szerepe a gesztesedésben	8
2.6.2.1 pH, savtartalom, puffer kapacitás.....	8
2.6.2.2 A szervesetlen sók vándorlása.....	9
2.6.2.3 Szénhidrátok	9
2.6.2.4 Zsírok	9
2.6.2.5 Gyanták	9
2.6.2.6 Szabad- és kötött nitrogén tartalom.....	10
2.6.2.7 Fenoloidok	10
3. A KÖTELEZŐ SZÍNES GESZTESEDÉS.....	11
3.1 A színes gesztesedés típusai.....	11
3.2 A <i>Robinia</i> -típusú gesztesedés kémiai folyamatai	11
3.3 A <i>Juglans</i> -típusú gesztesedés kémiai folyamatai	13
4. AZ ÁLGESZTES BÜKK.....	17
4.1 A bükk álgeszt típusai	17
4.2 Az álgesztesedés kezdete	21
4.2.1 Az álgesztesedés okai	21
4.2.2 Az álgesztesedés kezdetét befolyásoló tényezők.....	22
4.3 A bükk álgeszt kimutatása. Roncsolásmentes vizsgálatok.....	24
4.4 Az álgesztes bükk faanyag fizikai tulajdonságai	25
4.4.1 Az álgeszt mechanikai tulajdonságai és főbb jellegzetességei	25
4.4.2 Az álgesztes bükk faanyag alkalmazhatósága és színtartóssága.....	27
4.5 A kémiai anyagok és paraméterek szerepe az álgesztesedésben.....	28
4.5.1 A járulékos anyagok szerepe az álgesztesedésben	29
4.5.1.1 pH, savtartalom, puffer kapacitás.....	29
4.5.1.2 Szénhidrátok	30
4.5.1.3 Szabad- és kötött nitrogén tartalom.....	31
4.5.1.4 Adenin nukleotidok.....	31
4.5.1.5 Fenoloidok	32
4.5.1.6 A kémiai anyagok és paraméterek egymással összefüggő vizsgálata	34
KUTATÁSI CÉLOK	37
II. KÍSÉRLETI RÉSZ	38
5. MINTA, ANYAG ÉS MÓDSZER.....	38
5.1 A vizsgált törzsek és mintakorongok.....	38
5.1.1 A mintavétel szempontjai.....	38
5.1.2 A fakorongok feldolgozása, mintavételi helyek a korongban	40
5.2 Extrakció, anyag, eszköz és vizsgálati módszer	41
5.2.1 A pH. Szabad-, kötött- és összesav-tartalom.....	42
5.2.2 A peroxidáz és a polifenol-oxidáz enzimek aktivitása	43
5.2.3 A totálfenol tartalom	45
5.2.4 Az egyes fenoloidok minőségi és mennyiségi meghatározása	46

5.2.4.1 A flavan-3-olok vizsgálata	46
5.2.4.2 A flavonoid glikozidok és aglikonjaik vizsgálata	47
5.2.5 A bükk fenoloidjainak és enzimjeinek <i>in vitro</i> reakciója	49
5.2.6 Összcukortartalom meghatározása	51
5.2.7 Az egyes cukrok minőségi és mennyiségi vizsgálata	52
5.2.8 Szárazanyag tartalom meghatározás.....	52
5.2.9 Elektronmikroszkópos vizsgálatok.....	53
III. KÍSÉRLETI EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE	54
6. A KÉMIAI KOMPONENSEK ÉS PARAMÉTEREK VIZSGÁLATA	54
6.1 A nedvességtartalom sugár irányú változásai	54
6.2 A pH, a szabad-, kötött- és őrsszav-tartalom	55
6.2.1 A pH sugárirányú változásai	55
6.2.2 Kötött-, szabad- és őrsszavtartalom.....	56
6.2.3 A pH és a savtartalom magasság szerinti változásai.....	58
6.3 A peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek aktivitása bükk szövetekben.....	59
6.3.1 A peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek aktivitásának pH függése	60
6.3.2 A fehérjetartalom sugár irányú és magasság szerinti változásai.....	61
6.3.3 A peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek aktivitása bükk szövetekben.....	63
6.3.3.1 A peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek aktivitásának sugár irányú változásai	63
6.3.3.2 A peroxidáz és polifenol-oxidáz aktivitásának magasság szerinti változásai.....	64
6.3.3.3 Korreláció a peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek aktivitásának sugárirányú változásai között	65
6.4 A fenoloidok vizsgálata	66
6.4.1 A totálfenol tartalom sugárirányú változásai	66
6.4.2 A totálfenol tartalom magasság szerinti változásai.....	67
6.4.3 A totálfenol tartalom változásai a faanyag száradása során.....	69
6.4.4 A fenoloidok elválasztása, minőségi és mennyiségi meghatározása	70
6.4.4.1 A flavan-3-olok vizsgálata	71
6.4.4.2 A flavonoid glikozidok és aglikonjaik vizsgálata	74
6.4.5 Az egyes fenoloidok sugárirányú mennyiségi változásai	79
6.5 A fenoloidok <i>in vitro</i> reakciói peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimekkel.....	80
6.5.1 A (+)-katechin és (-)-epikatechin <i>in vitro</i> reakciója peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimekkel	81
6.5.2 A taxifolin és a kvercetin <i>in vitro</i> reakciója peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimekkel	88
6.5.3 Az <i>in vitro</i> reakciókban keletkezett termékek és az álgeszt színanyagainak összehasonlítása.....	92
6.5.3.1 A (+)-katechin és a (-)-epikatechin <i>in vitro</i> reakcióiban keletkezett termékek összehasonlítása az álgeszt színanyagaival	92
6.5.3.2 A taxifolin és a kvercetin <i>in vitro</i> reakcióiban keletkezett termékek összehasonlítása az álgeszt színanyagaival	96
6.5.4 Az <i>in vitro</i> kísérletek összegzése.....	98
6.6 A kioldható szénhidrátok vizsgálata	99
6.6.1 A kioldható őrsszukur tartalom sugárirányú változásai	100
6.6.2 A kioldható őrsszukur tartalom magasság szerinti változásai	101
6.6.3 A kioldható szénhidrátok minőségi és mennyiségi vizsgálata.....	102
6.7 Elektronmikroszkópos vizsgálatok	104
6.8 A mérési eredmények feldolgozásának és kiértékelésének módja	105
IV. ÖSSZEFOGLALÁS	106
7. AZ ELVÉGZETT KÍSÉRLETES MUNKA ÖSSZEGRZÉSE	106
8. TÉZISEK.....	111
V. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	113
VI. IRODALOMJEGYZÉK.....	114
VII. MELLÉKLETEK	125

A KUTATÁSI TÉMA JELENTŐSÉGE

A bükk (*Fagus sylvatica* L.) hazánkban őshonos, egyik legértékesebb kemény lombos fafajunk, főleg a Göcsejben, a Bakonyban, a Pilisben, a Börzsönyben, a Mátrában és a Bükkben található. A legszebb bükkösök a Kárpátokban és az Alpokban találhatók, de megtalálható a Balkán hegységben, a Dinárokban, a Pireneusokban, és másutt is.

A bükk a színtelen gesztű, érettfával rendelkező fák közé tartozik, egész vágási felülete egyöntetűen világos színű. Az állomány jelentős százalékanak faanyagában színes geszt (álgeszt, fakultatív geszt) képződik. A színes gesztelkedés az élő bükk legfontosabb szerkezeti és szín anomáliája, amely a faállomány értékét jelentősen csökkenti és ezzel károsan hat a bükktermesztés gazdaságosságára. A jelenség évről-évre terjed, az álgesztes faegyedek aránya folyamatosan nő a bükkösökben. Az álgesztelkedés kutatása kiemelt téma az EU-ban.

Bár az álgesztes faanyag tulajdonságai, és ezek okán a felhasználhatósága alig különbözik az álgeszt mentes bükkétől - elsősorban esztétikai-vizuális hibát jelent - bútorigipari, belsőépítészeti, dekoratív területen csak korlátozottan alkalmazható. A vásárlók visszautasítják az álgesztes faanyagból készült termékeket. Számos próbálkozás történt az álgesztes bükk keresztmetszetén lévő, sötét sávokkal határolt zónák szíkontrasztjainak a kiegyenlítésére, a fakó barnától a barnán át a vöröses-barnáig változó színárnyalatok homogenizálására, a színtartósság növelésére. Az eredmények azonban nem igazolták a várakozásokat. Az utóbbi évek intenzív erőfeszítései és marketingpolitikája ellenére az álgesztes „design”-t mint különlegességet sem sikerült a vevőpiaccal elfogadtatni.

Fontos lenne felismerni a még álló bükk törzsek közül az álgeszteseket és az álgesztelkedés mértékét. Erre a legkézenfekvőbb megoldást a roncsolásmentes vizsgálati módszerek jelenthetnék, kifejlesztésükre az 1990-es évek kezdetétől számtalan próbálkozás történt. Ennek ellenére jelenleg nem ismert olyan készülék, mely megbízható, roncsolásmentes, gyors és olcsó módszert biztosítana az álgeszt kimutatására az élő fában. Matematikai modellezéssel olyan valószínűségi sűrűségfüggvények felírásán is fáradoznak, amelyek független változói a faegyed tulajdonságai (kor, mellmagassági átmérő, villásodás mértéke, kéregserülések száma, stb.), eredményként pedig a faegyed álgesztességének jövőbeni valószínűsége nyerhető. A konkrét eredmények váratnak magukra.

A megfelelő és jól alkalmazható roncsolásmentes módszerek hiánya a jelenség kémiai indikátorainak azonosítását és alkalmazását sürgeti.

Radikális megoldás az álgesztelkedés visszaszorítása lehetne és ebben az erdészeti tudományoknak van döntő szerepe. Az eredményes kutatások elsődleges feltétele az álgesztelkedés okainak, a folyamat élettanának, a színeképző anyagok szerkezetének ismerete. Bár az "álgesztes bükk" kérdéskör másfél évszázada az erdészeti- és faanyagtudomány egyik jelentős kutatási területe, amellyel kapcsolatban nagyon sok tudományos eredmény született, a bükk színes gesztelkedésének élettana, a kialakulásában szerepet játszó molekuláris hordozók és folyamatok, valamint a színes geszt kémiai összetétele csak részben ismertek. Legtöbbször más, ismert, és ugyancsak a faszövetek elszíneződésével járó folyamatok eredményeit próbálták - a hasonlóság okán - az álgesztelkedés magyarázataként feltüntetni. A lejátszódó kémiai folyamatokhoz pontosan leírt szerkezetű molekuláris hordozókat és kémiai egyenletekkel szimbolizált vegyi folyamatokat csak a kioldható szénhidrátok esetében sikerült társítani. A kioldható szénhidrátok szerepe azonban csak közvetett, csupán prekursorjai lehetnek a színeképző vegyületeknek.

A növényi kémia az álgesztesedés során lejátszódó élettani folyamatok tisztázásához azoknak a kémiai komponenseknek, paramétereknek és reakcióknak a felderítésével járulhat hozzá, amelyek az álgeszt színeképző anyagainak keletkezésében szerepet játszanak. A Nyugat-Magyarországi Egyetem Kémiai Intézetében több mint tíz éve folynak ebben a kérdéskörben kutatások. Ezekhez kapcsolódik a doktori értekezésem témaköre is.

Kutatásaim célja a bükk álgesztesedés kémiájának tanulmányozása volt, pontos, méréseken alapuló ismeretek szerzése a folyamat megértéséhez, a kémiai szereplők azonosításán keresztül. Vizsgálataimat mindvégig párhuzamosan végeztem az azonos termőhelyről származó és kb. azonos korú álgesztes és álgesztmentes bükkökkel, összehasonlítva azokat. Kiemelt figyelmet fordítottam a kötelezően színesen gesztesedő fafajok gesztesedése során lejátszódó kémiai folyamatokra is.

Ezek a kutatások megnyithatják az utat az álgesztesedés kémiai előrejelzése előtt is.

I. SZAKIRODALMI RÉSZ

1. A BÜKK (*FAGUS SYLVATICA* L.)

A bükk Magyarország erdőterületéből 6.1%-kal részesedik, élőfakészlete a magyar erdők élőfakészletének közel 11.8%-a (ÁLLAMI ERDÉSZETI SZOLGÁLAT, 2002). Az összes hazai erdők értékének 20%-át a bükkösök adják (BONDOR, 1986).

„A bükk hazánkban őshonos, egyik legértékesebb kemény lombos fafajunk. A magyar hegységek egyik legjobban ismert fafaja, ami elsősorban gyakori előfordulására utal.

A jelenlétével kialakult erdei társulások állat- és növényfajokban gazdagok, szilárdak és ellenállóak. A legfejlettebb ökoszisztémákban tenyészik, kiegyensúlyozott, atlantikus, humid klímájú termőhelyeken található, a számára kevésbé kedvező helyeken javítja a mikro- és mezoklimát. Hazája Európa. A legszebb bükkösök a Kárpátokban és az Alpokban találhatóak, de megtalálható a Balkán hegységben, a Dinárokban, a Pireneusokban, és másutt is. Hazánkban főleg a Göcsejben, a Bakonyban, a Pilisben, a Börzsönyben, a Mátrában és a Bükkben található.

Jellegzetesen hegyvidéki faj, amely a szélsőséges hőmérsékleti viszonyokat nem kedveli. Különösen érzékeny a kései fagyokra, a viharos szelekre és a hosszan tartó száraz melegre. Fiatal korában nagyon árnyéktűrő, még léces korban is elviseli a mérsékelt árnyalást. Felszabadítása után rohamos növekedésnek indul. Gazdag lombhullásával javítja a talajt, és mindig jó táperőben tartja azt. A talaj tápanyagtartalmával szemben meglehetősen igényes. Tápanyagban gazdag, közepesen kötött, üde talajt kíván. A legszebb állományok az agyagbemosódásos barna erdőtalajokon, lejtőhordalékon vagy pszeudogléjes talajokon találhatóak. Szép állományaink vannak mészalapkőzet felett is, ha a gyökerek a sziklák repedésein keresztül üde televényig hatolnak. A sekély, száraz, a nedves, áradásos talajokat, a laza homokot és a kötött agyagtalajt nem kedveli. Elsősorban a hűvösebb, nedvesebb északi oldalakon, a párás hajlatokban jelenik meg.

Alakja. Szabad állásban nagyméretű, terebélyes koronát növeszt, zárt állásban koronája feltolódik, törzse egyenes, szép, hengeres, de gyakran villás elágazású.

Növekedése. Az ősszel elvetett mag tavasszal két nagy, kövér, vese alakú sziklevéllal kel. A sziklevelek felül élénk vagy sötétzöldek, alul fehéresek, szélük kissé hullámos. Már az első lomblevél is bőrnemű, de fogazott. Természetes úton kitűnően újul. A fiatal csemeték azonban az idősebb fák árnyékában 10—15 évig nagyon lassan nőnek, felszabadítva azonban erőteljes növekedésnek indulnak. 80—100 éves korában a bükknek mind hosszúsági, mind vastagsági növekedése csökken, de jó termőhelyen ebben a korban is eléri a 10—12 m³/ha-os évinövedéket. Meghaladhatja a 30 m-es magasságot és a 80—100 cm-es mellmagassági átmérőt. Általában 80—100 évig tartják fenn. 200 évnél tovább ritkán él.

Fája. A szórt likacsú, színtelen gesztű, érettfával rendelkező bükk főleg idősebb korban színes gesztet képezhet (ld. álgeszt). Az évgyűrűhatárok jól látszanak, a bélsugarak szélesek és nagyszámúak, a sugármetszeten pirosbarna csíkokat képeznek, a húrmetszeten jellegzetes orsó alakúak. A fa színe sárgás, pirosas-fehér. Fája nem elég ellenálló, a bélből kiindulva gyorsan romlik. Sérüléseit nehezen heveri ki, sarjadzóképesége gyenge.

Felhasználása. A bükk értékes és szép küllemű faanyagát széles körben hasznosítják, így a fapiacon a nemes tölgyek és a fenyők választékához hasonló árbevételt biztosít. Elsőrendű fa, sokoldalúan hasznosítható a faiparban, a bútoriparban. Kiváló hámozási rönk, asztalosárúk, mezőgazdasági és háztartási eszközök készülnek belőle, jó bútorfa, kiváló bognárfa és tűzifa” (SZILÁGYI, 2001).

Megjegyzendő, hogy a bükk esetében a szíjács és a geszt fogalmak korántsem egységesen értelmezettek a szakirodalomban. Míg a fenti és egyéb források szerint (TORELLI, 1979, 1984;

BÍRÓ, 2005) a bükk „fehér” vagy „színtelen” gesztű, addig a legtöbb kutató a belsőbb, fehér faszövetekre az „érettfa” elnevezést használja (SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959; NEČESANY, 1960; DIETRICH, 1964b; MAGEL és HÖLL, 1993) és a bükköt az ún. szíjácsos fák közé sorolja. Az érettfa (ripewood, Reifholz) kifejezés alkalmazása a bükk belső faszöveire azért is indokolt, mivel a fa legbelsőbb rétegei –kis számban ugyan– de tartalmaznak élő fa- és hosszparenchima sejteket (NEČESANY, 1960), ezért nem sorolhatjuk ezeket a szöveteket a „geszt” kategóriájába (ld. 2.1 alfejezet).

Az előbbi megfontolások alapján a bükk belsőbb, nem elszíneződött szöveire alkalmasabbnak vélem az „érettfa” elnevezést.

2. A GESZTESEDÉS

A gesztképződés a fatörzs belső részében található sejtek programozott halálának eredménye, az élő sejtek életciklusának utolsó lépése, melyet belső tényezők váltanak ki (MAGEL és mtsai., 2001a). Szoros kapcsolatban áll a fa évente, periódikusan megismétlődő életciklusával, kezdete korfüggő, előrehaladását a fa kora és növekedési üteme befolyásolja.

A fás szövetek jellegzetessége, hogy növekedésük során képesek folyamatosan kicserélni a víz- és anyagszállító elemeiket, miközben a szállításban már részt nem vevő elemek folyamatosan nem-vezető szövetekké alakulnak, amelyek a gesztben találhatók. Ily módon a fák nagyra nőhetnek és nagy terheket képesek elbírní. A víz- és tápanyagszállító szövetek folyamatos cseréje olyan élettani mechanizmus, amelynek során a sejtek pótlása még azelőtt bekövetkezik, hogy azok az öregedésüknél fogva teljesen elvesztették volna az élettani funkcióikat (KWON és mtsai., 2001).

A gesztésedés kapcsolatba hozható a szíjácsszövet mennyiségének szabályozásával is. Az elhaló faparenchima és bélsugársejtek különböző gesztelő anyagokat választanak ki, amelyek berakódnak a sejtfaalba, a sejtüregekbe, néha a szomszédos sejtekbe is. A komplex, ún. „másodlagos metabolitok” lerakódása is kedvezően befolyásolja az élettartalmat, mivel bioaktív komponenseket tartalmaznak, így védelmet biztosítanak a patogének ellen.

2.1 Szíjács és geszt

A fatörzs, kívülről befelé haladva, a következő részekre osztható: kéreg, kambium, szíjács, geszt és bél. Ezek közül- az értekezés témájából fakadóan - célszerű a szíjács és a geszt fogalmakat definiálni. Az „International Association of Wood Anatomist” a szíjács és a geszt fogalmának egyértelmű tisztázása végett az alábbi módon határozta meg a két faszöveti egységet (SEELING, 1991):

Szíjács: „Az élő fatest külső része, mely a fa fiziológiás nedveinek vezetésében részt vesz, élő sejteket és tartalék tápanyagot tartalmaz.”

Geszt: „Az élő fa belsőbb részei, melyek már nem tartalmaznak élő sejteket, és melyekben a tartalék tápanyagok (pl. keményítő) már lebomlottak, vagy átalakultak gesztelő anyagokká. Általában sötétebb színű (színes geszt) mint a szíjács, annak ellenére, hogy a színbeli különbség nem mindig nyilvánul meg egyértelműen (intermedier fa).”

Az egészséges geszt színbeli különbség hiányában is könnyen megkülönböztethető a szíjácstól, mert nedvességtartalma alacsonyabb, és levegőtartalma magasabb attól (BOSSHARD, 1974). Megkülönböztetésére kidolgoztak kémiai és faanatómiai módszereket is.

2.2 A fafajok osztályozása a gesztípus alapján

A geszt megjelenése, formája és színe a fafajtól, valamint a fa korától erősen függ. A szíjács átalakulása gesztté (nekrobiózis) egy olyan öregedési folyamat eredménye, melynek időbeli lefutása, szín- és alakbeli kifejeződése minden fafaj sajátossága. BOSSHARD (1974) szerint a gesztképződés alapján a fafajok négy különböző típusba sorolhatók:

1. **világos gesztképzők:** a nekrobiózis nagyon gyorsan lezajlik, a képződött fa (geszt) egyáltalán nem tartalmaz pigmenteket. Pl. jegenyefenyő (*Abies alba* MILL.).
2. **késleltetett gesztképzők:** a nekrobiózis lassan zajlik, a képződött geszt legtöbbször világos színű, csak ritkán tapasztalható színesedés. Pl. gyertyán (*Carpinus betulus* L.).
3. **fakultatív színes gesztképzők:** a faanyagot elszínező pigmentek keletkezése nem kötelező, ha képződik színes geszt, annak előfordulása, kiterjedése, színe rendkívül nagy diverzitást mutat, akár egy fafajon belül is (pl. bükk). A kialakult színes geszt nem követi az évgyűrűk vonalát.
4. **kötelező színes gesztképzők:** A geszt képződése minden esetben pigmentációhoz vezet. A szíjács nagyon vékony, a geszt egységesen színes és követi az évgyűrűk határát. Pl. tölgyfajok.

2.3 A gesztesedés kezdete

A gesztesedés kezdete függ a fafajtól és az egyed életkorától. Valószínűsége az életkorral nő (ZIEGLER, 1968; BOSSHARD, 1974), kezdete legalább annyira eltérő, mint a folyamat vizuális kifejeződése. HIRAI (1951, 1952) a *Larix leptolepis* (japán vörösfenyő) esetében már 5-6 éves korban kimutatta a geszt megjelenését és bizonyította, hogy a gesztképződés ennél a fafajnál nem periódikus, nem valósul meg minden évben és nem egyenletes. Említésre méltó, hogy a *Larix leptolepis* Európában később gesztesedik. Az erdeifenyő (*Pinus silvestris* L.) geszt képződését Elzászban 20 éves korban, míg a Fekete Erdőben 30 éves korban mutatták ki. A bükk fakultatív színes gesztesedése általában a 80 éves kor körül kezdődik, de ezt szintén befolyásolják a termőhelyi és egyéb viszonyok.

A vegetációs időszakkal való összefüggést vizsgálva MAGEL (2000) enzimvizsgálatokkal megállapította, hogy az akác (*Robinia pseudoacacia* L.) és a dió (*Juglans regia* L. és *Juglans nigra* L.) esetében a gesztesedés élettani folyamatai júliustól januárig tartanak. Más fafajra ilyen jellegű vizsgálatot eddig még nem végeztek.

2.4 A határzóna

A „határzóna”, „átmeneti zóna”, vagy „tranzicionális zóna” vékony, néhány évgyűrű szélességű faszövet a szíjács-geszt határon. A legtöbb fafaj bütömszetén jól lokalizálható, nedvességtartalma lényegesen alacsonyabb, mint a szíjácsé és a geszté. A határzóna kitüntetett élettani szereppel rendelkezik, CRAIB már 1923-ban feltételezte, hogy valószínűleg ebben zajlik a szíjács-geszt átalakulás. Ennek ellenére az átmeneti zóna beható vizsgálatára számos fafaj esetén csak később került sor.

ZIEGLER (1968) több fafaj: símafenyő (*Pinus strobus* L.), európai vörösfenyő (*Larix decidua* L.), bükk (*Fagus sylvatica* L.), akác (*Robinia pseudoacacia* L.) esetében kimutatta számos vitamin (tiamin, riboflavin, nikotinsavamid, piridoxin és biotin) koncentrációjának jelentős emelkedését a szíjács-színes geszt határon. Ugyancsak fokozott fiziológiai aktivitásra utal számos enzim, pl. peroxidázok (LAJRAND, 1963), polifenol-oxidázok (HILLIS, 1965), invertázok (KONDO, 1964; HAUCH és MAGEL, 1998), aktivitásának megemelkedése is. *Robinia pseudoacacia* esetében HÖLL (1967) az aldoláz enzim-aktivitás és a fehérjekoncentráció emelkedéséről is beszámolt a határzónában. Az enzimek szerepét a gesztesedésben későbbi

mérések is megerősítették (HÖLL és LENDZIAN, 1973; MAGEL és mtsai., 1997; MAGEL és mtsai., 2001a).

ZIEGLER (1968) szerint számos fafaj esetében (*Pinus strobus* L., *Fagus sylvatica* L.) a határzónában ugrásszerűen megnő a fehérjetartalom, de ez a vegetációs időszak nem mindenik részében tapasztalható és mértéke is igen változó.

LAJRAND (1963) valamint HIGUCHI és mtsai. (1964) szerint a határzónában a sejtmagok DNS tartalma is jellegzetesen megváltozik a megelőző szövetekhez képest.

ZIEGLER (1968) szerint a kémiai és élettani paraméterek ugrásszerű változása a határzónában egyértelműen arra utal, hogy a fa ezen része fiziológiásan különösen aktív.

A szakirodalomban találtunk néhány, a fenteknek ellentmondó megállapítást is. Így NEČESANY (1958) bükk esetében, FREY-WYSSLING és BOSSHARD (1964) számos más faj esetében is azt mutatta ki, hogy a határzónában a sejtek vitalitása, légzése és ozmózisnyomása ugrásszerűen lecsökken.

A határzónában fellépő jelentős koncentráció változások a szíjács és a geszt között koncentráció gradienst alakítanak ki. A kémiai összetételben tapasztalható különbségek - mind a minőség, mind a mennyiség tekintetében - nagymértékben függenek a fafajtól, a kortól, a gesztípustól és a vegetációs időszak periódusaitól. A különbségek érintik a víz-, a szervetlen só-, és szerves anyag tartalmakat is.

Saját mérési eredményeim és az újabb szakirodalmi hivatkozások alapján a határzóna aktív élettani szerepét bizonyítottam látom.

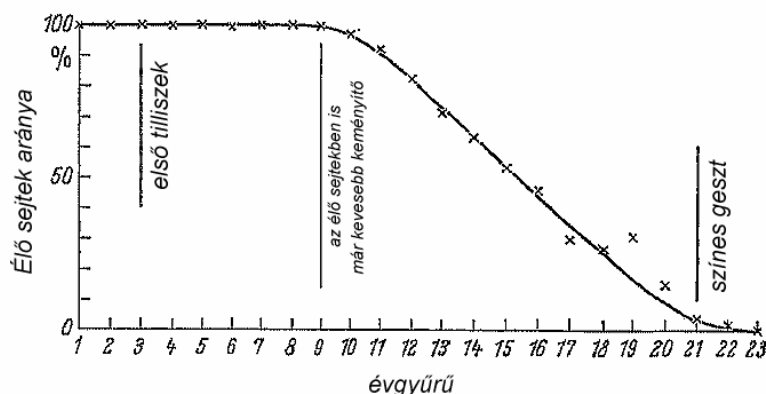
2.5 Faanatómiai változások

A gesztisedés kapcsolatba hozható a szíjácsban található parenchima sejtek, rostok és a vízszállító rendszer sejtjeinek természetes öregedésével, valamint a xilemszövetek osztódóképességének csökkenésével. Míg a szilárdító és a vízvezető rendszer sejtjei akár hetek alatt is elpusztulhatnak, a parenchimasejtek időskori elhalása évekig vagy évtizedekig is elhúzódhat (BOSSHARD, 1974).

NEČESANY (1965) a gesztképződést az élő sejtek, ezen belül is elsősorban a parenchimasejtek elhalásával hozta kapcsolatba. Szerinte a sejtek elhalásának lehet *patológias* (külső tényezőkre visszavezethető) illetve *fiziológias* (belső tényezőkre visszavezethető) oka is. A sejtek elhalását az ozmózisnyomás, valamint a sejtlégzés csökkenésével és a sejtmitokondriumok reprodukciós képességének csökkenésével indokolták (NEČESANY, 1958, 1965; FREY-WYSSLING és BOSSHARD, 1964).

ZIEGLER (1968) mérte az élő faparenchima-sejtek arányának sugárirányú változását fűzlevelű tölgy (*Qercus phellos* L.) törzsben (kötelező színes gesztképző). Az életképességet a sejtben előforduló keményítő alapján minősítette. Megállapította, hogy nagyon korán megjelennek a tilliszek, kilenc év után csökkenni kezd a keményítő tartalom és élő faparenchima sejteket az átmeneti zóna után, a színes gesztben már nem lehet kimutatni (1. ábra). Az eredmények értelmezése kapcsán azonban megjegyezte, hogy a parenchimasejtek keményítő-tároló képességének elvesztése nem valószínű, hogy a sejtek végleges elhalását tükrözi, mivel ez ellentétben állna a határzónában tapasztalható magas fiziológias-, illetve enzimaktivitással.

Azt állapította meg, hogy: „a sejtek elhalása egy fiziológias öregedési folyamat eredménye kell hogy legyen”.



1. ábra Az élő faparenchima-sejtek arányának sugárirányú változása *Quercus phellos* L. törzsben. (ZIEGLER, 1968).

A gesztesedés során az edényeket (ritkán az áledényeket is) parenchimatikus töltősejtek, tilliszek tömítik el. A tilliszesedés csak egyes lombos fafajokra pl. akác jellemző, a hársak, nyírek és a juharok nem rendelkeznek tilliszekkel. A fenyőknél nagyon ritka a tilliszesedés (MOLNÁR, 2004).

2.6 A kémiai anyagok és paraméterek szerepe a gesztesedésben

A kémiai anyagok és paraméterek szerepének rövid összefoglalásában a következő közleményekre támaszkodtam: DAUBE, 1883; NEČESANY, 1960; HILLIS és mtsai., 1962; HILLIS, 1965, 1968, 1987; DIETRICH, 1964a,b; ZIEGLER 1968; HASEGAWA és SHIROYA, 1965; HIGUCHI és SHIMADA, 1967; BOSSHARD, 1974; MAGEL és mtsai., 1991, 1994, 1997, 2001a,b; MAGEL és HÖLL, 1993; MAGEL és HÜBNER, 1997; HAUCH és MAGEL, 1998; BURTIN és mtsai., 1998; ALBERT, 1999; ALBERT és mtsai., 1998a,b; 1999; MAGEL, 2000; BERITOGNOLO és mtsai., 2002; DEHON és mtsai., 2001, 2002.

2.6.1 Víztartalom

Az élő fák víztartalmának eloszlása a faji adottságokon túl függ a fa magasságától, a termőhelytől és a vegetációs időszaktól is. A víztartalombeli különbségeket a víznek a szíjács- és gesztbeli kémiai potenciál-különbsége határozza meg, ami a kapillaritástól, a hidratációs- és adszorpciós energiáktól, a szíjácsban pedig az ozmótikus erőktől is függ. A geszt általában szárazabb, mint a szíjács, az alacsonyabb víztartalom magasabb levegő tartalommal párosul (ZIEGLER, 1968), (1. Táblázat).

1. Táblázat Élő fák szíjácsának és gesztjének levegő és víztartalma téfogszázalékban (ZIEGLER, 1968).

Fafaj	Víztartalom		Levegőtartalom		Víz+levegő tartalom	
	szíjács	geszt	szíjács	geszt	szíjács	geszt
Lucfenyő	60	20	16	57	76	77
Jegenyefenyő	67	23	9	54	76	77
Símafenyő	68	28	11	52	79	80
Erdeifenyő	60	13	13	61	73	74
Vörösfenyő	60	21	13	48	73	69
Tölgy	46	45	21	18	67	63
Bükk	50	40	14	23	74	63

Több kutató szerint a gesztesedési folyamat első lépése a faanyag határzónában bekövetkező dehidratációja. A vízvesztés következtében a sejtek belsejét levegő tölti ki

(SACHSSE, 1967), ami aztán feltételezhetően oxidációs folyamatokat indít be (HILLIS, 1968; MAGEL és HÖLL, 1993). Számos fafaj gesztje azonban kifejezetten nedvesebb, mint a szíjácsa. Pl. kőris (*Fraxinus*), nyár (*Populus*), szil (*Ulmus*), nyír (*Betula*) és eper (*Morus*) fajok (HILLIS, 1968). ZYCHA (1948) szerint a víztartalom csökkenése csak szükséges, de nem elégséges feltétele a gesztelés megindulásának. Ugyanerre a következtetésre jutott HILLIS (1965) valamint HILLIS és INOUE (1966) akik a gesztelést az élő törzsből való vízelvonással próbálták előidézni *Rhus succedana* L. esetében, de gesztelő anyagok képződését nem tapasztalták.

2.6.2 A járulékos anyagok szerepe a gesztelésben

2.6.2.1 pH, savtartalom, pufferkapacitás

A faszövetek fontos kémiai jellemzője a savasság. A savasság különböző paraméterek (savtartalom, pH-érték, pufferkapacitás) meghatározásával számszerűen is kifejezhető és erősen fafaj specifikus. A faanyag savassága jelentősen befolyásolja, szabályozza az élő fában végbemenő biokémiai -elsősorban enzimatis- folyamatokat. Az élő fatestben előforduló savas karakterű járulékos anyagok nagyon sokfélék lehetnek és változatos élettani funkciókkal rendelkeznek (KRILOV és LASANDER, 1988). Az egyszerű szerves savak, pl. hangyasav, ecetsav, oxálsav stb. közvetlenül részt vesznek a sejtek anyagcseréjében, biokémiai körfolyamataiban és viszonylag nagy koncentrációban találhatók meg, elsősorban a sejtmedvekben. Az ún. fenolkarbonsavak (vanillinsav, szalicilsav, galluszsav, ellagsav stb.) és a különböző polifenolok (pl. flavonoidok) befolyásolják a pH értékét, de emellett jelentős védelmi funkcióval is ellátnak az abiotikus és biotikus stresszhatásokkal szemben. A gesztben felhalmozódva konzerválják a már elhalt szöveti részeket. Ezek az anyagok elsősorban a sejtüregekben illetve a sejtfalba beépülve fordulnak elő. A fenolok gesztelésben betöltött szerepére számos korai tanulmány rámutatott (HILLIS és mtsai., 1962).

Az élő faszövetek savasságát számos vegyület összessége alakítja ki, melyek mennyisége változhat a vegetációs időszak, és a törzsön belüli helyzet (magasság, sugár) függvényében. Általában a geszt pH-ja alacsonyabb, savtartalma pedig magasabb mint a szíjácsé (2. Táblázat). Ez a megállapítás vonatkozik mind a présmedvekre, mind a faanyag vizes extraktumára, de igazolták tüelektródával végzett vizsgálatok is (SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959).

2. Táblázat Különböző fafajok savasságának radiális és vertikális változása. (SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959).

<i>Fafaj</i>	Vörösfenyő		Douglas-fenyő		Jegenyefenyő		Bükk1		Bükk2	
<i>Magasság [m]</i>	2.2	10	2.2	10	2.2	10	2	15	2	15
Szíjács pH	5.42	5.56	5.83	5.76	5.48	6.13	5.4	5.4	5.8	5.8
Geszt pH	4.23	4.74	4.22	4.18	5.45	6.13	5.2	5.2	5.5	5.6

HILLIS (1965) szerint a geszt nagyobb savassága elsősorban magasabb ecetsav tartalmának tulajdonítható. Ebben a tekintetben fontos megemlíteni, hogy a keményfák puhafákénál nagyobb savasságát a cellulózhoz kapcsolódó acetyl-csoportok magasabb száma okozza (SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959).

A fa életkora, fiziológiai állapota és a termőhely (GÄUMANN, 1935; TRENDLENBURG és SCHNAILE, 1937; SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959) ugyancsak meghatározó paraméterek a savasság tekintetében. A fiziológiai állapot kapcsán FENGEL (1987) megemlíti, hogy a bükk-szíjács présmedvének pH-ja –melyet a termőhely is befolyásol, és amely viszonylag állandó érték– a fa jelentős károsodása esetén 4.9-5.0 körüli értékre csökken. Ez a változás azonban egyedenként jelentős szóródást mutathat.

A savasság tekintetében egy fazon belül is jelentős egyedi különbségek lehetnek.

2.6.2.2 A szervetlen sók vándorlása

Már DAUBE (1883) megállapította, hogy a gesztelés során a szervetlen sók esetében is jelentős koncentráció-eltolódások következnek be. A foszfor, kálium, kén és mindazok az elemek, melyekkel a fának „takarékoskodnia” kell, a sejtek elhalásakor a szíjácsba szállítódnak (ZIEGLER, 1968). Kivételt képez a kalcium, mely a gesztelés során nem a szíjácsba, hanem a gesztbe szállítódik, és ott kalcium-karbonát, illetve kalcium-oxalát formájában dúsul fel. ALBERT és mtsai. (1998a) a bükk álgesztben magasabb kalcium-ion tartalmat mutattak ki mint a szíjácsban. Tölgy esetében WAZNY és WAZNY (1964) nem talált jelentős különbségeket a szíjács és a geszt nyomelem tartalmában. ZIEGLER (1968) mérési eredményeik reprodukálhatóságát illetően kételyeit fejezte ki.

2.6.2.3 Szénhidrátok

A keményítő tekinthető a gesztelési folyamatok és az extraktanyag-képződés egyik energiaforrásának és alapanyagának. A különböző vízdoldható mono- és oligoszacharidok a másodlagos metabolizmus folyamataiban könnyen átalakulhatnak járulékos anyagokká, így a gesztelés folyamataiban aktívan résztvesznek.

A keményítőtartalom a szíjács belsőbb szöveteiben éri el maximumát, sugárirányban befelé és kifelé haladva csökken több fafajban is (DIETRICH, 1964a; HILLIS, 1968). DIETRICH (1964a) szerint a színhatáron a keményítő teljesen eltűnik. Ez megerősítik MAGEL és mtsai. (1997), akik szerint a határzónában a keményítő enzimatis hidrolízise figyelhető meg.

Fagus sylvatica L. (bükk), *Angophora costata*, *Picea abies* KARST. (jegenyefenyő), *Betula pendula* ROTH. (közönséges nyír) esetében a télen és kora tavasszal vizsgált törzsekben a cukortartalom a kambiumtól a geszt határáig folyamatosan csökken (DIETRICH, 1964a; HILLIS, 1968). Érdekes módon a kora nyáron vizsgált *Angophora costata* törzsek esetében a cukortartalom fordított tendenciát mutatott és a határzónában érte el maximumát, ami a szerzők szerint figyelemre méltó (HILLIS és mtsai., 1962). HILLIS és mtsai. (1962) a gesztből is kimutatott szabad cukrokat.

A *Larix* (vörösfenyő) fajok szíjácsa a többi tűlevelű fajkéhoz hasonlóan csak nyomokban tartalmaz vízdoldható poliszacharidokat. Ezzel ellentétben a gesztben nagy mennyiségben mutathatók ki arabinogalaktán típusú vegyületek, melyek forró vízzel kioldhatók és nem a sejtfalba épülve fordulnak elő (HILLIS, 1968). Az arabinogalaktánok nem tartalék tápanyagok, a gesztben való megjelenésüket a gesztelés folyamatai során megváltozott bioszintetikus útvonalnak tudják be (ZIEGLER, 1968).

2.6.2.4 Zsírok

A zsírok szerepéről a gesztelés folyamataiban kevés ismerettel rendelkezünk. A legtöbb fafajban sem szezonális, sem sugár irányú eloszlásuk nem ismert. A legújabb kutatások bizonyították, hogy a trigliceridek a gesztelési folyamat első lépésében a határzónában enzimatisan hidrolizálnak (MAGEL és mtsai., 1997). Mivel átalakulhatnak szénhidrátokká, szerepük a gesztelésben feltételezhető.

2.6.2.5 Gyanták

A fenyők gesztje nagyobb mennyiségben tartalmaz gyantasavakat és észtereket, mint a szíjács, de kevesebb zsírsav van benne. A lucfenyő (*Picea abies* KARST.) gesztje kevesebb gyantaszerű extraktanyagot és trigliceridet tartalmaz mint a szíjács (PENSAR, 1967). Ezek az eredmények, valamint a duglaszfenyő (*Pseudotsuga menziesii*, CARR.) esetében végzett kutatások (CAMPBELL és mtsai., 1965) alátámasztják azt a feltételezést, hogy a fenyők

gyantacsatornáiban és parenchimasejtjeiben más-más típusú extraktanyagok szintézise folyik (MUTTON, 1962).

2.6.2.6 Szabad- és kötött nitrogén tartalom

A *Pinus sylvestris* L. (erdeifenyő) szíjácsának kötött nitrogén tartalma nagyobb, mint a geszté és a nitrogén legnagyobbbrészt fehérjékben található. A szabad aminosavak mennyiségének sugárirányú változásaiban hasonló tendencia tapasztalható. A különböző fajokban található aminosavak összetétele hasonlóan mondható (HILLIS, 1968). Tölgy, jegenyefenyő és lucfenyő esetében a határzónában jelentős kötött nitrogéntartalom-csökkenés észlelhető, ugyanakkor a törzs közepében szignifikánsan magasabb a nitrogéntartalom, mint a környező gesztben. A gesztben alacsony, de jól mérhető nitrogéntartalom mutatható ki, a nitrogéntartalmú vegyületek a sejtfalban feltételezhetően kötött formában fordulnak elő, ezért semleges oldószerekkel nehezen oldhatók ki.

ZIEGLER (1968) kutatásai szerint a símafenyő (*Pinus strobus* L.), az európai vörösfenyő (*Larix decidua*), a bükk (*Fagus sylvatica*) és az akác (*Robinia pseudoacacia*) belső szíjácsában megnövekedett fehérje tartalom mérhető. A növekedés mértéke nagyon eltérő és csak egyes vegetációs időszakokban mérhető.

2.6.2.7 Fenoloidok

Számos, korai tanulmány rámutatott a polifenolok meghatározó szerepére a gesztképződésben. A szíjács és a geszt polifenol (flavonoid és fenolkarbonsav) tartalmában jelentős minőségi és mennyiségi különbségek figyelhetők meg (HILLIS, 1968).

A szíjácsban a polifenolok kötött, vízdoldékony flavonoid-glikozid formában találhatók meg, általában kis mennyiségben. A hidrolízisük nyomán keletkező nem oldható aglikonok (flavonoidok, fenolkarbonsavak) viszont nagy koncentrációban mutathatók ki a gesztből (HERGERT és GOLDSCHMID, 1958; HASEGAWA és SHIROYA, 1965; HILLIS, 1968; DELLUS és mtsai., 1997). A határzónában bekövetkező drámai változások a „normális” anyagcsere folyamatokat a gesztelő anyagok (polifenolok, fenolkarbonsavak) szintézisének irányába tolják el.

A gesztben a flavonoid-glikozidok szinte teljesen hiányoznak. A geszthatáron megfigyelhető enzimaktivitás növekedésből (HILLIS, 1965; MAGEL és mtsai., 1991; MAGEL, 2000; BERITOGNOLO és mtsai., 2002) arra következtettek, hogy ezek a vegyületek a geszthatáron átalakulnak. Feltételezték, hogy elsősorban oxidálódnak, majd az oxidációs termékek polimerizálódnak (DELLUS és mtsai., 1997; DEHON és mtsai., 2002). A flavonoid aglikonok, a fenolkarbonsavak, valamint oxidált és polimerizált termékeik adják a geszt színanyagait.

HILLIS és INOUE (1966) *Rhus succedana* fajon végzett kísérleteiben a citromsav-ciklus gátlásával a fajra jellemző geszt-polifenolok szintézisét tudta előidézni. HIGUCHI és SHIMADA (1967) kimutatták, hogy a belső szíjácsban a szénhidrátok oxidatív lebontását egyre inkább a pentóz-foszfát ciklus váltja fel. Hasonló eredményekre jutott PETINOV és ABRAROV (1966), a szárazságnak a fák respirációs folyamataira gyakorolt hatását vizsgálva.

ZIEGLER már 1968-ban felvázolta a polifenolok gesztelés során lejátszódó átalakulásait. Megállapításai az újabb szakirodalom (MAGEL és HÜBNER, 1997) alapján is helytállóak, mivel konkrét mérésekkel bizonyítást nyertek:

- A polifenolok koncentrációja megemelkedik a határzóna sejtjeiben. A koncentráció emelkedés oka fajtától függően vagy *in situ* szintézis (HILLIS és mtsai., 1962; ZIEGLER, 1968), vagy folyamatos akkumuláció (BURTON és mtsai., 1998) eredménye. A gesztelési folyamat azzal kezdődik, hogy a polifenolok, elsősorban flavonoid-

glikozidok, amelyek addig nagyrészt a sejtek vakuolájában tárolódtak, a sejtplazmába kerülnek és ott hidrolizálódnak. HASEGAWA és SHIROYA (1965) kimutatta, hogy a határzónában magas az aglikon- és a hidroláz enzim (invertáz, amiláz) koncentráció.

- Adott polifenol-koncentráció túllépése egymásra épülő reakciók egész sorozatát idézi elő a sejtben. A plazmába került polifenolok befolyásolják a mitokondriumok aktivitását, felelősek ezen sejtszervecskék széteséséért.
- A határzónában mérhető magas peroxidáz-enzim aktivitás következtében a polifenolok oxidálódnak, majd polimerizálódnak.
- Mivel az oxidatív polimerizáció éppen a gesztesedés kezdeti szakaszában játszódik le, a keletkező polimerek a mitokondriumok működését még jobban csökkentik.
- A mitokondriumok biokémiai aktivitásának megszűnésével párhuzamosan a bioszintetikus útvonalak a gesztesítő anyagok halmozott képződésének irányába tolódnak el.
- Végül a sejt teljes szétesésével, féligáteresztő képességének teljes megszűnésével megtörténhet a képződött termékek kiáramlása, illetve beépülése a sejtalba.

3. A KÖTELEZŐ SZÍNES GESZTESEDÉS

A bükk álgesztesedése során színes geszt képződik. Ennek a *fakultatív* folyamatnak a célirányos kutatásához követhető és követendő célok fogalmazhatók meg a *kötelezően* színes gesztet képező fák gesztesedésének ismeretében. Szükségesnek véltem a szakirodalmi adatok elemzését, hogy a saját kutatási eredményeim birtokában a bükk álgesztesedését a kötelező színes gesztesedés folyamataival összevethessem.

Figyelembe vettem azt is, hogy kémiai szempontból a gesztesedést elsősorban a (színes) gesztesítő anyagokhoz vezető kémiai és biokémiai reakciókkal, valamint a keletkező színesítő anyagok szerkezetével célszerű jellemezni.

3.1 A színes gesztesedés típusai

A szakirodalomban a színes gesztesedés két típusát különböztetik meg. Az egyik elmélet szerint (HILLIS, 1958; HERGERT és GOLDSCHMID, 1958) a gesztesítő anyagok prekursorai a levelekben és a kambiumban képződnek, majd a bioszintézis helyéről folyamatosan szállítódnak a geszthatárra, ott akumulálódnak, majd gesztesítő anyagokká alakulnak át.

A másik elmélet szerint mind a prekursorok, mind a gesztesítő anyagok *in situ* a szíjács-geszt határon képződnek, elsősorban az oda szállított kioldható szénhidrátokból (HILLIS és mtsai., 1962; HIGUCHI és FUKAZAWA, 1966; ZIEGLER, 1968).

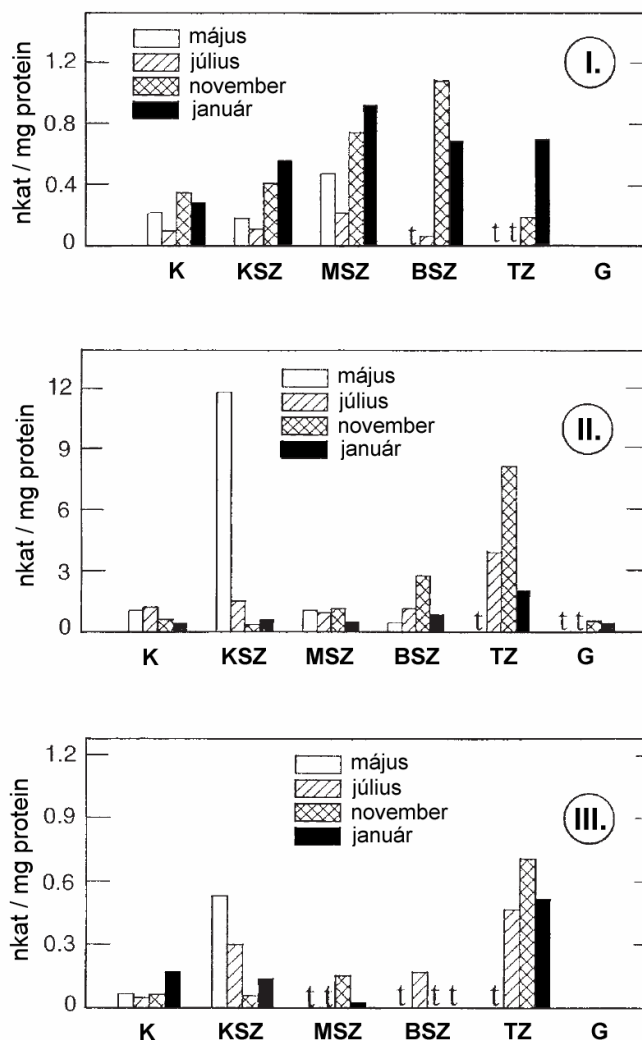
A hipotézisek bizonyítása -a keletkezésük idején még nehezen kivitelezhető enzimvizsgálatok hiányában- elmaradt (HILLIS, 1987; MAGEL és HÜBNER, 1997).

3.2 A *Robinia*-típusú gesztesedés kémiai folyamatai

A *Robinia*-típusú gesztesedés fontosabb szakaszait logikai sorrendben mutatom be, nem követem a kutatási eredmények időrendiségét.

A kötelező színes gesztet képző *akácon* végzett vizsgálatok azt bizonyították (MAGEL, 2000), hogy a sejtek elhalása az átmeneti zónában júliusban kezdődik és januárig tart. Első lépésben a tartalék tápanyagok (keményítő, trigliceridek) enzimatis hidrolízise következik be (MAGEL és mtsai., 1997). Ezzel párhuzamosan szacharóz szállítódik a „száradó” határzónába, ami ott szintén enzimatisan (pl. szacharóz-szintáz enzim hatására) felbomlik, és termékei, a glükóz és a fruktóz kezdetben a sejtlegzésben, majd a gesztesedésben hasznosulnak (HÖLL és

LENDZIAN, 1973). A szacharóz hidrolíziséért felelős enzimek aktivitása az akác átmeneti zónájában igen magas, a legmagasabb aktivitás értékek a geszttesedés aktív szakaszában mérhetők (2. ábra).



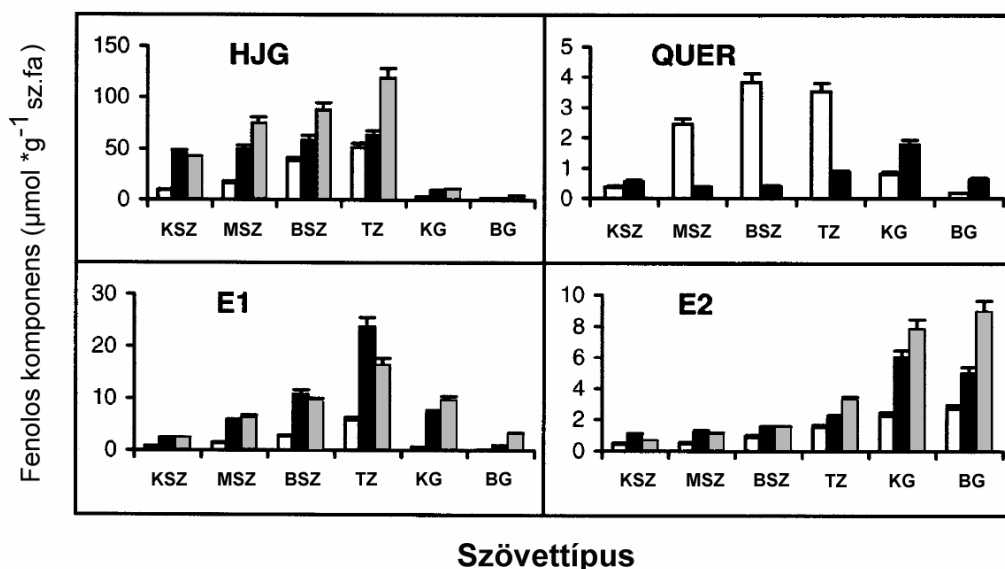
2. ábra Az **I.**: szacharóz-foszfát szintáz (EC 2.4.1.14), **II.**: szacharóz-szintáz (EC 2.4.1.13), **III.**: semleges-invertáz (NI) enzimek aktivitásának sugár irányú eloszlása az akác (*Robinia pseudoacacia*) különböző szöveti egységeiben a vegetációs időszak különböző részeiben. **K**: kéreg, **KSZ**: külső szíjács, **MSZ**: középső szíjács, **BSZ**: belső szíjács, **TZ**: átmeneti zóna (színes), **G**: geszt. Az ábrán a „t” az enzim nyomokban való jelenlétére utal (HAUCH és MAGEL, 1998).

Ezután a folyamatok a szíjács-geszt határon zajlanak és a fenoloidok-szintézise irányába tolódnak el (MAGEL és mtsai., 2001a). A fenoloidok szintézise az oxidatív pentóz-foszfát útvonalon, a sikimisav-útvonalon és a fenilpropanoid-metabolizmuson keresztül valósul meg (MAGEL és mtsai., 1991, 1994; MAGEL és HÜBNER, 1997; HAUCH és MAGEL, 1998). A fenoloidok képződését elősegítő fenilalanin-ammónia-liáz (PAL: EC 4.3.1.5) és kalkon-szintáz (CHS: EC 2.3.1.74) enzimek aktivitásának növekedése korrelációban van a gesztben mérhető fenoloidok mennyiségével (MAGEL és mtsai., 1991). Az intenzív szacharóz hidrolízis, valamint a CHS és PAL enzimek aktív működése a színhatáron fenoloidok *in situ* szintézisét bizonyítja.

A szíjács-geszt határon főleg flavonoid típusú vegyületek találhatók.

3.3 A *Juglans*-típusú gesztessedés kémiai folyamatai

A kötelező színes gesztet képző dió- (*Juglans*) fajokon végzett kísérletek azt bizonyították, hogy a flavan- és juglon- típusú vegyületek (prekursorok) akkumulációja a színhatáron a szíjácstól történő *transzport* következménye (BURTON és mtsai., 1998), ezek a vegyületek nem az átmeneti zónában szintetizálódnak. Az akkumulálódott anyagok, elsősorban peroxidáz enzimek hatására, színes gesztessítő anyagokká alakulnak át (DEHON és mtsai., 2002). A *Juglans*-fajok gesztessedési folyamataiban a polifenol-oxidáz enzimek nem vesznek részt (DEHON és mtsai., 2002). A transzport folyamatok mellett a határzónában a flavonoidok kis mennyiségű *de novo* szintézise is bekövetkezik (BERITOGNOLO és mtsai., 2002).



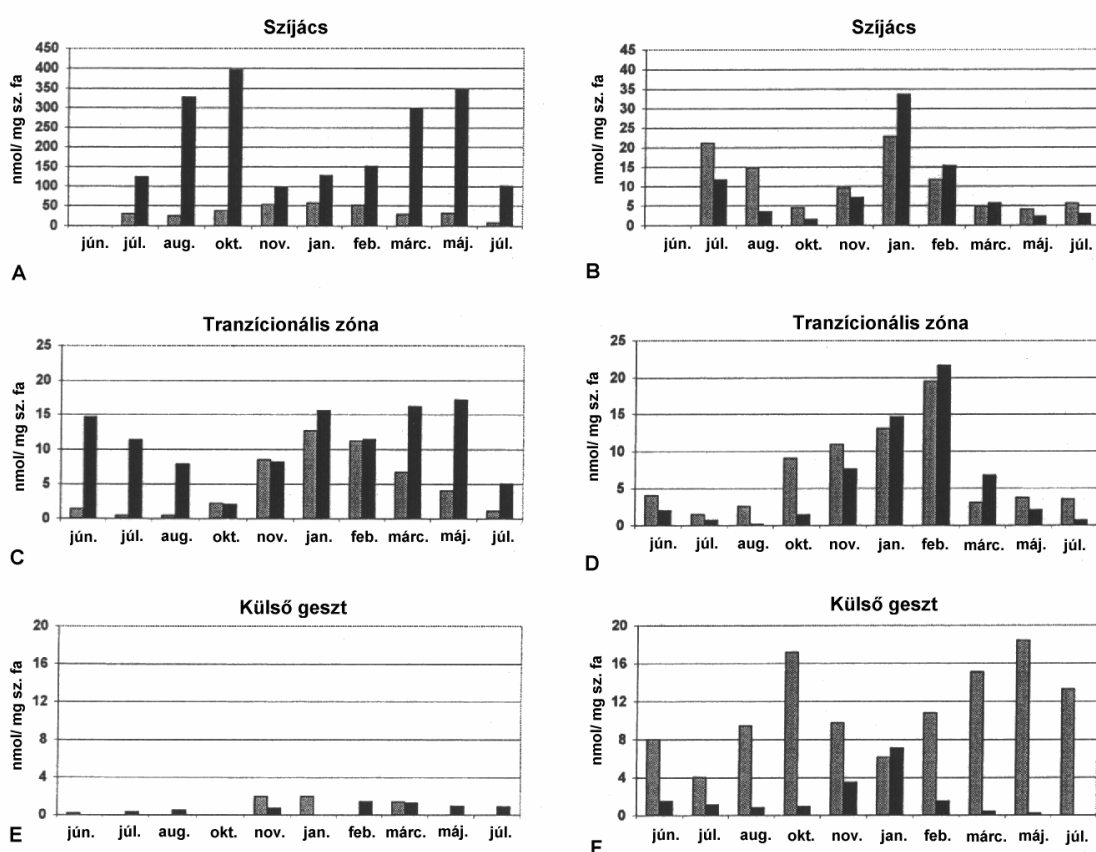
3. ábra A négy fő fenolos komponens sugár irányú eloszlása a külső szíjácstól a belső gesztig. □: *J. regia*, ■: *J. regia* x *J. nigra* hibrid, ▒: *J. nigra*. (HJG: hidrojuglon-glikozid, QUER: quercitrin, E1, E2: azonosítatlan ellagsav-származékok). Mintavételi magasság 0.15 méterről a tő felett. KSZ: külső szíjács, MSZ: középső szíjács, BS: belső szíjács, TZ: átmeneti zóna, KG: külső geszt, BG: belső geszt (n=3, +SD). (BURTON és mtsai., 1998).

A 3.ábrán látható, hogy a három különböző *Juglans*-fajban összesen négyféle fő *fenolos komponens* található meg: hidrojuglon-glikozid (HJG), quercitrin (QUER) és két azonosítatlan ellagsav-származék (E1, E2). A HJG, E1 és a QUER a szíjács meghatározó fenolos komponensei (kivéve a quercitrin, mely nem jellemző a *J. nigra* fajra). Sugárirányú koncentráció változásaik alapján megállapítható, hogy kéregtől a színhatár felé haladva folyamatosan akkumulálódnak. A legnagyobb mennyiségben jelen lévő komponens mindhárom faj esetében a hidrojuglon-glikozid. Az E2 tipikusan a gesztre jellemző fenol. A színhatáron tapasztalható drasztikus HJG, E1 és a QUER koncentráció csökkenés, és E2 emelkedés szoros korrelációban van az itt bekövetkező színváltozással. A geszt színét feltehetőleg a HJG, E1 és QUER oxidatív-polimerizációs termékei adják (BURTON és mtsai., 1998).

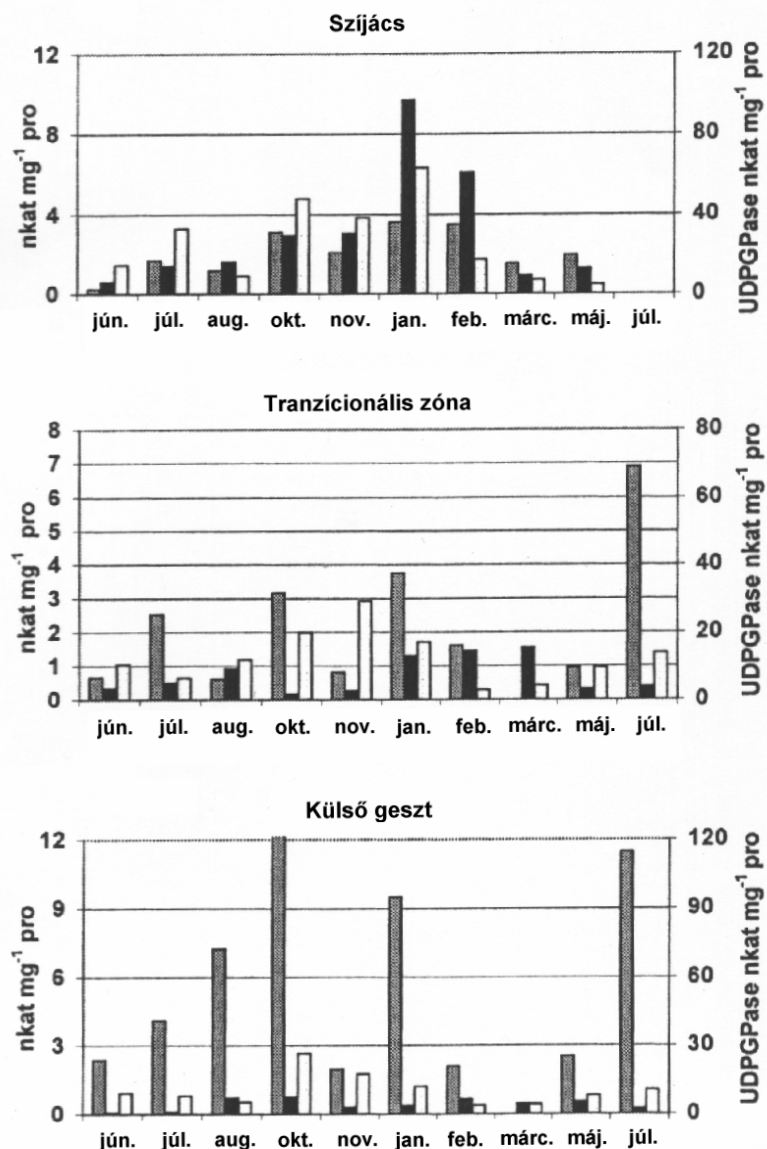
A fekete dión (*Juglans nigra* L.) végzett enzim-, valamint kioldható cukrotartalom vizsgálatok kimutatták, hogy a gesztessedés során a színhatáron az akác (*Robinia pseudoacacia*)-tól eltérő folyamatok mennek végbe. Pl. a szacharóz lebontás túlnyomórészt a szíjácsban valósul meg (4-5. ábrák). A savas invertáz enzimek aktivitása a belső faszövetekben (átmeneti zóna, külső geszt) magasabb, a belső gesztben viszont alig mérhető. A nyári hónapok folyamán keményítő akkumulálódik az érett szíjács szövetek parenchima sejtjeiben és ezzel egyidejűleg a szacharóz-szintáz (SuSy: EC 2.4.1.13) és az UDP-glükóz pirofoszforiláz (UDPGPase: EC 2.7.7.9) enzimek aktivitása is megemelkedik. A téli hónapok során minden szöveti egységben magasabb szacharóz-foszfát szintáz (SPS: EC 2.4.1.14) aktivitás és szacharóz tartalom mérhető, mint nyáron, ami intenzív szacharóz-szintézisre utal ebben az időszakban.

Az őszi- és a kora téli időszak során a szacharóz bomlás fokozódik az átmeneti zónában és a külső gesztben. A savas invertázok által katalizált hidrolízis nagyobb mértékű, mint a SuSy által katalizált szukrolízis. Ez arra utal, hogy azokban a szövetekben, amelyek gesztté alakulnak, fokozott szacharóz átalakulás megy végbe. Az UDPGPase enzim –melynek aktivitása ugyanebben az időszakban megemelkedik ezekben a szövetekben– úgy tűnik domináns szereppel bír a szacharóz bontási termékeinek további metabolizmusában.

A szacharózt hasító enzimek aktivitása a külső geszt első évgyűrűiben ugyancsak magasabb, mint a közvetlenül előttük lévő, nem színes átmeneti zóna szöveteiben (MAGEL és mtsai., 2001b). Az akácnál tapasztaltakhoz hasonlóan ez a tény arra enged következtetni, hogy a már elszíneződött faszövetekben is zajlik a gesztesítő anyagok fokozott szintézise (MAGEL és mtsai., 1991).



4. ábra A keményítő és a szacharóz (A, C, E), valamint a glükóz és a fruktóz (B, D, F) szezonális változása a feketedió (*Juglans nigra* L.) faj szíjácsban, tranzicionális zónájában és színes gesztjének külső rétegeiben. Mintavétel 1997-1998 júliusa között. ■:keményítő és a fruktóz, □:szacharóz és glükóz (MAGEL és mtsai., 2001b).



5. ábra Az SPS, a SuSy és az UDPGPase enzimek aktivitásának szezonális változása feketedió (*Juglans nigra* L.) faj szíjácsban, átmeneti zónájában, és színes gesztjének külső rétegeiben. Mintavétel 1997-1998 júliusa között. ■:SPS és invertázok; ■:SuSy; □:UDPGPase (MAGEL és mtsai., 2001b).

Összefoglalás

A kémiai anyagok és paraméterek szintézisének, lebontásának és akkumulációjának, valamint a folyamatokban résztvevő enzimek aktivitásának vizsgálata alapján kétféle kötelező színes gesztképződés különböztethető meg.

- *Robinia*-típusú, amelyre a fenolos komponensek színhatáron történő *in situ* szintézise és gesztelő anyagokká történő átalakulása jellemző. A biokémiai folyamatok kiindulási anyaga a szacharóz, mely nagy mennyiségben szállítódik a színhatárra.
- *Juglans*-típusú, amelyre az jellemző, hogy a fenoloid-glikozidok legnagyobb része a szíjácsban szintetizálódik, fokozatosan akkumulálódik a belső szíjácsban, majd a

geszthatáron hidrolizál. Ezt követően az aglikonok (fenoloidok) oxidálódnak, majd polimerizálódnak. A prekursorok kis része ebben az esetben is *in situ* szintetizálódik a színhatáron.

Mindkét típusra jellemző, hogy a folyamat júliusban kezdődik és december végéig tart.

Megjegyzés:

1. A szakirodalomban a világos- és késleltetett gesztképző fajok gesztesedésének kémiai-biokémiai- és enzimfolyamatairól nem találtam kutatási eredményt.
2. A fakultatív gesztképződés terén egyedül a bükkre vonatkozóan találtam a gesztesedés élettani- és kémiai folyamatait tárgyaló közleményeket (DIETRICH, 1964a; MAGEL és HÖLL, 1993; ALBERT és mtsai., 1998a, b).

4. AZ ÁLGESZTES BÜKK

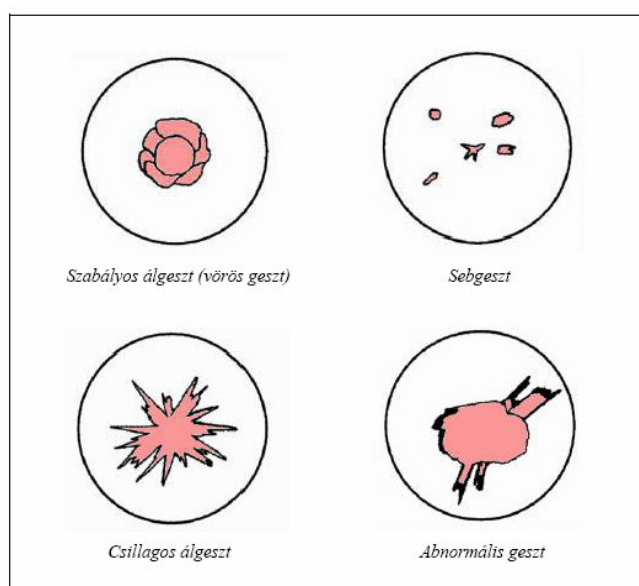
A bükk az ún. színfával rendelkező szíjácsos fák közé tartozik, egész vágási felülete egyöntetűen világos színű. Az állomány jelentős százalékának faanyagában azonban fakultatív színes geszt képződhet, amit "álgeszt"-nek is neveznek. A fakultatív színes gesztelkedés az élő bükk legfontosabb szerkezeti és szín anomáliája, amely a faállomány értékét jelentősen (fatermési osztályonként 23-27 %-kal) csökkenti és ezzel jelentősen befolyásolja a bükk termesztés gazdaságosságát (ALBERT, 1999). Az álgeszt alakja szabálytalan, és a kötelező színes gesztképző fajoktól eltérően nem követi az évgűrűk határait. Megjelenése, színe, formája alapján többféle típusa létezhet.

4.1 A bükk álgeszt típusai

A több mint egy évszázada folyó álgeszt kutatás során számos kutató tett kísérletet a rendkívül sokféle megjelenési formát (színt és alakot) mutató álgeszt osztályozására (WALTER és KUCERA, 1991; SACHSSE, 1991; MAHLER és HÖWECKE, 1991, KLEMMT, 1996).

WALTER és KUCERA (1991) valamint MAHLER és HÖWECKE (1991) elsősorban megjelenési formája alapján, míg SACHSSE (1991) és KLEMMT (1996) a kiváltó okok alapján osztályozta az álgesztet.

Mivel a lehetséges kiváltó okok és a végbemenő molekuláris folyamatok között lényeges összefüggés van, ezért munkámban a vizsgált törzsek álgesztjeinek besorolását a SACHSSE-féle tipizálás szerint végeztem el. A bükk álgeszt típusait SACHSSE (1991) a feltételezhető *kiváltó okok alapján* négy típusba sorolta: vörösgeszt, csillagos álgeszt, sebgeszt, abnormális geszt. A négy álgeszt típus alakjában is különbözik (6. ábra).



6. ábra A geszt típusok SACHSSE (1991) szerint. (Forrás: BÍRÓ, 2005).

Vörös geszt. A vörös geszt elnevezés a geszt színéből adódik. A törzs közepéből kezd kifejlődni és a határvonalai nem esnek egybe a törzs bütü metszetén megfigyelhető évgűrűk vonalával. A vörös geszt gyakran felhőszerű, sötét színű határvonalakkal tagolt részekből tevődik össze (7. ábra). Ezek a határvonalak KREMPL és MARK (1962) szerint a különböző időkben képződött gesztrészeket jelölik, a szíjács-geszt határt mutatják.

A vörösgesztnek nemcsak a törzskeresztmetszeten megfigyelhető formája, hanem a hosszirányú kiterjedése is karakterisztikus formákat mutat. RACZ és mtsai. (1961) három

jellegzetes típust különböztettek meg: az *orsó*, a *kúp* és a ritkán megfigyelhető *szabálytalan* formát. Az orsó alakú forma maximális átmérőjét 3-6 méter magasságban éri el. Ettől lefelé átmérője gyorsan csökken a törzs aljáig, felfelé a korona felé pedig egy kisebb mértékű csökkenés jellemzi. Az orsóformát számos kutató a leggyakrabban előforduló kiterjedési formának tekinti (MAHLER és HÖWECKE, 1991; SEELING és SACHSSE, 1991 RUMPF és mtsai., 1994; BÍRÓ, 2005).

A bükk vörös gesztje más, ún. kötelező színes geszttel rendelkező fák gesztjéhez képest morfológiájában jelentősen eltér. Már számos korai tanulmányban megfogalmazták azt a véleményt (ALTEN, 1895; MAYER-WEGELIN, 1944; ZYCHA, 1948), hogy a bükk vörös gesztjének képződése fiziológiás és nem patológiás folyamatok eredménye. Ez a megállapítás ma már általánosan elfogadott, bár sok kutató patológiás eredetűnek véli a bükk „álgesztet” (HERRMANN, 1902; TUZSON, 1904). RUMPF és mtsai. (1994) szerint az „egyszerű, ún. szabályos vörös geszt egyetlen elhalt ág csonkján a fa középső részébe behatoló gombák ellen védő képződmény, míg az összetett (felhős) vörös geszt több, különböző magasságokban és eltérő időben kiinduló gombafertőzés ellen védő, egymásra halmozódó gesztegyüttes.”

A vörös geszt képződése egy hosszantartó, összetett folyamat eredménye, mely 90-140 éves kor között következik be (SEELING, 1991).

ZIEGLER (1968) szerint egy, az életkor által meghatározott, élettanilag normális folyamatról van szó, mely során levegő jut a törzsbe, majd a következő folyamatok zajlanak le: (a) az edényrendszer eltilliszesedik, (b) a fa víztartalma csökken, (c) a parenchimasejtek sejtmagja és mitokondriuma degenerálódik, (d) a keményítő hidrolízál, és (e) gesztesítő anyagok képződnek. A gesztesítő anyagok beépülése következtében a fa színe vörös lesz.

Az 1928/29-es év kemény tele után számos kutató a vörös gesztesedést a fagykárosodással is összefüggésbe hozta (ILLE, 1930; ROHDE, 1933). A szürke- vagy fagygeszt a vörös geszt különleges formája, mely a fatörzs belsejébe behatoló farontó gombák következtében piszkos-, fehéres- vagy vörösszürke is lehet, részben pigmentált. A fagygeszt gyakran normál vörös gesztre tevődik rá, és mind színben, mind alakban nagy változatosságot mutathat (BOSSHARD, 1974). A szürke geszt kialakulásának fő oka a hosszan tartó kemény fagy. A fagygeszt Németországban is számos kutatás tárgyát képezte (LIESE, 1930b; MÜNCH, 1931; PODHORSKY, 1932; ROHDE, 1933). Megállapították, hogy a nagyon gyorsan kifejlődő fagygesztben szintén megfigyelhető a tilliszesedés, de ez nem olyan mértékű, mint a vörös gesztben. LIESE (1930b) csak a határzónában figyelt meg tilliszeket és berakódott gesztesítő anyagokat.



7. ábra A bükk vörös gesztje.

A vörös gesztesedés az állomány jelentős részét érintheti, éppen ezért nagy gazdasági veszteséget okoz.

Csillagos álgeszt. Nevét a törzskeresztmetszeten megfigyelhető bizarr, cikkcakkos határvonaláról kapta. Barna, illetve barnásszürke színű (8. ábra). Más geszt típusokkal összehasonlítva keresztmetszeti nézetben a csillagos álgeszt részaránya a legnagyobb. A vörös geszttel ellentétben –mely a törzs hosszmetézetében nézve legtöbbször orsó alakú, és a maximális átmérőjét a törzsmagasság 30-50%-ánál éri el– a csillagos álgeszt a törésznél mutatja

a legnagyobb átmérőt és hosszirányú kiterjedése inkább kúpformájú (WALTER és mtsai. 1991). A csillagos álgesztre szintén jellemző az erős tilliszesedés és a gesztesítő anyagok felhalmozódása, különösképpen a külső határzónában.



8. ábra A bükk csillagos álgesztje (KOCH és mtsai., 2002).

NEČESANY (1958) a gombákat teszi felelőssé a csillagos álgeszt kialakulásáért, CONRAD (1963) szerint egy olyan patológiás jelenségről van szó, melyet a bükk nyálkafolyás vált ki, de kialakulásában szerepe lehet az időjárási szélsőségeknek is.

BOSSHARD (1974) kísérletekkel bizonyította, hogy a bükk a kéregsérülésekre ugyanúgy reagál, mint a levegőinjekciókra, nevezetesen ún. „mozaikos álgesztet” képez (9. ábra). Ennek ellentmond SACHSSE és SIMONSEN (1981). Kutatásaik szerint a bükk a sérülések hatására sebgesztet, nem pedig csillagos álgesztet képez.

Számos csillagos álgesztet tartalmazó törzsből sikerült gazdag baktériumflórát kimutatni. Ezen baktériumok legtöbbje a frissen vágott bükk szíjácsmintákon és fanedveken *in vitro* barna színeződést idézett elő (SCHMIDT és MEHRINGER, 1989). A csillagos és mozaikszerű álgesztből gyakran gombákat is sikerült izolálni, mint pl. a fehérgyökrothadó *Pholiota Adiposa*-t és a *Ustulina Deusta*-t (KARADZIC, 1981). Ezek a kutatások alátámasztják a csillagos és az ún. mozaikos álgeszt patológiás voltát.



9. ábra A mozaikos álgeszt.

Sebgeszt. A vörös- és a csillagos geszttel ellentétben a sebgeszt nem a törzs közepéből indul ki. A törzs külső részét ért kéreg- és kambiumsérülések (döntési, illetve közelítési károk) következményeként (MÜNCH, 1910) a sérülés helyén alakul ki. Színe világos-vörösszürke, alakja szabálytalan (10. ábra). Védelmi funkciókat tölt be, elsősorban az edényrendszerbe kerülő gázembóliákkal szemben véd. Képződésénél hasonló folyamatok zajlanak le, mint a kötelező

színes gesztesedésnél a szíjács-geszt határon (SEELING, 1991). SACHSSE és SIMONSEN (1981) a sebgeszt kialakulását mesterséges, mélyre ható sebesítések létrehozásával váltotta ki, és eredményként nagyon erősen tilliszesedett edényszövetet talált. A fának ezek reakciója a sebesülés szűk környezetére korlátozódik, így a törzs vízszállító rendszere összességében nem módosul jelentősen. A sebgeszt átalakulását csillagos álgesztté még a sebesítés utáni negyedik évben sem lehetett megfigyelni.



10. ábra A sebgeszt.

Abnormális geszt. Alak és szín alapján az abnormális geszt a csillagos álgesztre hasonlít, azzal a különbséggel, hogy az abnormális geszt kellemetlen vajsav illatot áraszt, és röviddel a döntés után a határzónája szemmel is láthatólag megfeketedik (SEELING, 1991; SEELING és SACHSSE, 1992). Ez az abnormálisnak nevezett geszt típus gyakran –ha nem is minden esetben– vörös gesztre épül rá (10. ábra). Az abnormális geszt nagyon gyorsan terjed a törzs belsejében. A sötét határzónában jelentősen megnövekedett nedvességtartalom figyelhető meg (AUFSESS és mtsai., 1985; SACHSSE és FERCHLAND, 1988; MEHRINGER, 1989; WALTER és mtsai., 1991), valamint az edények figyelemremélően magas eltilliszesedése (SACHSSE, 1991). A kellemetlen vajsav-illat szintén a sötét határzónából származik, és baktériumok jelenlétére utal, melyek gyakran fordulnak elő ebben a zónában (MEHRINGER 1989; SCHMIDT és MEHRINGER, 1989). Az abnormális gesztesedés kiváltó okai ismeretlenek. Az immissziós hatások és a gesztgyakoriság között közvetlen kapcsolatot nem bizonyítottak (FRÜHWALD és mtsai., 1988; MEHRINGER és mtsai., 1988; MEHRINGER, 1989). MAHLER és HÖWECKE (1991) feltételezik, hogy a szárazság kedvez az abnormális geszt kialakulásának, de a bükk számára kedvezőtlen termőhelyet, mint kiváltó okot már különféleképpen ítélik meg a kutatók (GADOW, 1989). MEHRINGER és mtsai. (1988) feltételezik, hogy a bükk általános fizikai leromlása a fő oka a bükk abnormális gesztképződésének. Magyarországon az abnormális álgesztet eddig csak elvétve mutatták ki (BÍRÓ, 2005).

A SACHSSE-féle tipizálást véve alapul megállapítható, hogy az erdőállományokban a négyféle bükk álgeszt típus közül a *vörös geszt* (szabályos, felhős, pillangós alakú) fordul elő a leggyakrabban. Ezt mind a magyarországi (BÍRÓ, 1999; RUMPF és mtsai., 1994; BÍRÓ, 2005) mind a németországi (KNOKE, 2003) felmérések igazolták (3. táblázat).

Ezért kutatásaim tárgyául a vörös álgesztet választottam és ezt az álgeszt típust az értekezés további részében „álgeszt” néven említem.

3. Táblázat Álgesztípusok megoszlása a Somogyi Erdészeti és Faipari Rt. Erdőállományaiból vett 3176 bükk törzs esetében (BÍRÓ, 2005). Az álgeszt típusok besorolása a MAHLER és HÖWECKE (1991) által javasolt csoportosítást követi.

Álgesztípusok	Fehér	Szabályos, körös	Felhős	Aszimmetrikus	Pillangós	Csillagos	Összesen
<i>Előfordulások száma (db)</i>	945	855	715	173	176	312	3176
<i>Részarány (%)</i>	29.8	26.9	22.4	5.4	5.5	9.8	100

4.2 Az álgesztesedés kezdete

A bükk vörös álgesztje főleg idősebb korban alakul ki, megjelenésének ideje, formája, mérete, színe és terjedése igen sok paraméter függvénye, kiváltó okait is széles körben vizsgálták már.

4.2.1 Az álgesztesedés okai

Már a múlt század végén is különböző, egymással részben ellentmondó elméletek születtek, melyekben az álgesztet gyakran patológiás jelenségnek tekintették. Számos kutató (MÜNCH, 1910; LIESE, 1930a; MÖRATH, 1931; NOWAK, 1936; VORREITER, 1949; GÄUMANN, 1951) az álgesztesedést a bükk *gombák* elleni védekező reakciójának vélte. Mások szerint az oxigénben gazdag *levegőnek a törzs belsejébe* jutása váltja ki azokat a feltételezhetően oxidációs reakciókat, melyek az álgeszt képződéséhez vezetnek, tehát pusztán fiziológiás jelenségről van szó (HARTIG és WEBER, 1884; ZYCHA, 1948). A jelenség fiziológiás volta ma már általánosan elfogadott, annak ellenére, hogy ennek a nagy gazdasági veszteséget okozó fahibának az okait, kiváltó tényezőit és a végbemenő biokémiai folyamatait pontosan még mindig nem ismerjük (ALBERT és mtsai., 1998a).

Az álgesztesedés kiváltó legáltalánosabb okok között a gyökér-, törzs-, és koronasebzéseket tartják számon a kutatók. A sérülési kapuk utat nyitnak a törzs belsejébe a levegő oxigénjének és a kórokozónak is. A behatoló levegő a szövetekben embóliát okozhat. A *gyökérsérüléseket* talajlakó rágcsálók, a taposási kár, illetve a terepegyenetlenség is kiválthatja (RAUNECKER, 1956; NEČESANY, 1969; BÜREN, 2002). A *törzssérülések* legtöbbször döntési-, közelítési károkból és fagyrepedésekből származnak (LARSEN, 1943; RAUNECKER, 1956; NEČESANY, 1960; KELLER, 1961; KREMPL és MARK, 1962; BOSSHARD, 1965, 1967, 1974; KARADZIC, 1981; KUCERA, 1991; LAMPSON, 1992; BÖRNER, 1997). Ezzel kapcsolatban azonban SACHSSE és SIMONSEN (1981) bebizonyította, hogy a törzsön ejtett mélyreható sebzés önmagában nem elegendő az álgeszt kialakulásához.

Koronasebzéseket (göcsök, ágcsapok) hatását HERRMANN (1902), JAROSCHENKO (1935), GÄUMANN (1946), ZYCHA (1948), RAUNECKER (1956), KREMPL és MARK (1962), BRINAR (1966), GADOW (1989) és KUCERA (1991) vizsgálták. A koronázónában létrejövő sérülések okaként az egyes szerzők a döntési károkat, a jég-, hó- és széltöréseket jelölik meg. NEČESANY (1969) szerint az ellaposodó koronaalak nagyobb veszélyt jelent a különféle sérülésekre. REDDE (1998) azonban semmiféle összefüggést nem tudott kimutatni az álgesztesedés kialakulása és az ágcsonkok megléte között.

PACLT (1953) a sebzési kapuk tekintetében megjegyzi, hogy az abnormális levegőbehatolás szempontjából egyenértékűnek minősülnek a gyökér- és koronasebzések.

A szíjács és az álgeszt között a legfeltűnőbb fiziológiás különbségeket a *víztartalom* értékeiben tapasztalták. SACHSSE 1967-ban még azt állította, hogy a fa vízháztartásának nincs jelentős szerepe az álgesztesedésben, de 1992-ben már maga is ettől eltérő következtetésre jutott. ZIEGLER (1968) kihangsúlyozta, hogy a parenchimasejtek anyagcseréjében bekövetkező változás lényegesen meghatározóbb. Különösen fontos a törzs belsejében mérhető, az atmoszférikusnál

magasabb CO₂ és alacsonyabb O₂ nyomás, melyet BOSSHARD (1974) számos korábbi tanulmánnyal egybehangzóan megállapított.

4.2.2 Az álgesztesedés kezdetét befolyásoló tényezők

Az utóbbi évtizedek kutatómunkája feltárta, hogy az álgesztesedést rendkívül sok paraméter segíti elő, illetve befolyásolja. Ezeket a tényezőket SCHWARZ (1998) három csoportba sorolta:

- *A faegyed jellegzetességei*
- *Erdészeti beavatkozások*
- *Környezeti paraméterek*

A faegyed jellegzetességei. Több kutató mutatott ki egyértelmű összefüggést *a fa életkora* és az álgeszt gyakorisága között (HERMANN, 1902; MAYER-WEGELIN, 1944; FRÖHLICH, 1951; ZYCHA, 1948; MOLL, 1949; RENNERFELT és THUNNEL, 1954; KARADZIC, 1981; KOTAR, 1995; HUPFELD és mtsai., 1997; REDDE, 1998; BÍRÓ, 1999; PRIBILLA, 2003).

Még ennél is jobb korrelációt mutattak ki RACZ és mtsai. (1961), RUMPF és mtsai. (1994), HUPFELD és mtsai. (1997) és BÜREN (1997) *az átmérő* és az álgeszt gyakorisága között. KLEMMT (1996) valamint BECKER és mtsai. (1989) szintén azt igazolták, hogy az átmérőnek van a döntő hatása. Ezeket az eredményeket azóta mind a hazai mind a külföldi kutatások folyamatosan megerősítik (BÍRÓ, 2005; PRIBILLA, 2003). SCHWARZ (1998) és KNOKE (2003) szerint az álgeszt képződése az állományban már 80 éves korban megindul, 100 és 120 éves életkor között ugrásszerűen elterjed, de az álgesztesedésben a döntő paraméter szerintük sem az életkor, hanem az átmérő.

SCHWARZ (1998) a szakirodalom részletes feldolgozása után arra a következtetésre jutott, hogy az átmérő és az életkor mellett a faegyed bizonyos morfológiai tényezői is döntően befolyásolják az álgeszt kialakulását. Minden kutató beszámol arról, hogy az álgeszt átmérője a csúcscsodali keresztmetszeten jobban kiterjedt (hangsúlyosabb) mint a töréssnél. A *villásodást* HERRMANN (1902), RAUNECKER (1956), KELLER (1961), KREMPL és MARK (1962), KLEMMT (1996), REDDE (1998) és BÜREN (2002) egyértelműen álgeszt előidéző hatásúnak véli. A *holt-, valamint a korhadt ágakat, göcsöket* szinte mindegyik kutató az álgesztesedést elősegítő paraméterek közé sorolja (GÄUMANN, 1951; NEČESANY, 1960; KELLER, 1961; KREMPL és MARK 1962; GADOW, 1989; KUCERA, 1991; RUMPF és mtsai., 1994; BÍRÓ, 1999), bár léteznek ezzel ellenzök vélemények is (HUPFELD és mtsai., 1997).

Számos kutató szerint a *koronaszerkezetnek* is döntő szerepe van az álgeszt kialakulásában. VASILJEVIC (1979), TORELLI (1979, 1984), KOTAR (1995) és BÜREN (1997) szerint a kis méretű korona az álgesztesedést serkentő paraméternek tekinthető, azonban REDDE (1998) ellentmond ezeknek a tapasztalatoknak. A seprűszerűen szétterülő korona KRAHL-URBAN (1954), KELLER (1961), BRINAR (1966), NEČESANY (1969) és TORELLI (1979, 1984) szerint álgeszt előidéző hatású. A koronaszerkezetre vonatkozó előbbi megállapítást REDDE (1998) a saját kutatási eredményei alapján azonban nem erősítette meg. KLEMMT (1996) a durvaágúságot tartja álgeszt elősegítőnek. RAUNECKER (1956) valamint SEELING és SACHSSE (1992) szerint a nagy koronaméret miatt kialakuló, fölfelé irányuló víztartalom-eltolódás a törzsben elősegíti az álgeszt képződést. Az egyéb morfológiai jeleket, mint például a sudarlósságot (RAUNECKER, 1956; BÜREN, 2002), durvakérgűséget (NEČESANY 1969; REDDE, 1998), a csavarodott és íves növést (REDDE, 1998; LAMPSON, 1992) több kutató vizsgálta, de következtetéseik az álgesztesedésre sokszor ellentmondanak egymásnak.

BEIMGRABEN (2003) összefoglaló munkája szerint a kutatók véleménye nem egybehangzó abban sem, hogy a *faegyed állásából* és a *többi fához viszonyított helyzetéből* lehet-e egyértelmű

következtetéseket levonni az álgesztesedésre, TORELLI (1979, 1984), KOTAR (1995), BÜREN (2002) és REDDE (1998) szerint a kimagasló egyedek között gyakoribb az álgesztes. GADOW (1989) és REDDE (1998) szerint az állomány belsejében növekvő bükk törzsek fokozottabban hajlamosak az álgesztesedésre mint az erdő szegélyén élő fajtársaik. BÖRNER (1997) szerint a vastagsági növekedés az, amely befolyásolja az álgeszt megjelenését.

NEČESANY (1969) és VASILJEVIC (1979) a koránfakadó bükk egyedek esetében gyakoribban előforduló álgesztességet tapasztalt. KELLER (1961) és BÜREN (2002) kutatásai szerint a „kínai bajusz”-ok is utalhatnak a törzs álgesztességére.

Erdészeti beavatkozások. A kutatók szerint az erdőművelési beavatkozások jelentősen befolyásolják az álgesztesedést (BEIMGRABEN, 2003). BECKER és mtsai. (1989) szerint az áttérés a középerdő-üzemmódról a szálerdő-felújítás módra elsősegíti az álgesztesség kialakulását. Ezzel összefüggésben RAUNECKER (1956), RAUSCH (1960) és GADOW (1989) olyan intakt középerdőkről számolnak be, amelyekben az alacsony magasságban oldalággal rendelkező bükkök álgeszt mentesek. TORELLI (1979, 1984) megerősítette ezeket a megfigyeléseket 180 éves, rossz termőhelyen növő, mélyen oldalágas bükkök esetében is. A tuskósarjról történő állománynevelés esetén az állomány fokozottabban ki vannak téve az álgesztesedésnek (KELLER, 1961; NEČESANY, 1969). Sokszor a fiatalokú állomány túl sűrűn tartását is felelőssé teszik a később fokozottan előforduló álgesztesedésért (TORELLI, 1979, 1984; BÜREN, 1997; SCHÜTZ, 1998). GADOW (1989) és RIEDER (1997) álgeszt serkentőnek tartja a túl hosszú ideig fenntartott 100%-os koronazáródást és a csak alsó szintet érintő gyérítés jellegű beavatkozásokat.

FRITZSCHE (1995) feltételezése szerint a túlzott mértékű ritkítóvágás elősegíti az álgesztesedést. REDDE (1998) tapasztalata szerint az álgeszt gyakorisága a növekvő állományritkítással emelkedik. Ezzel szemben RACZ és mtsai. (1961), KREMPL és MARK (1962) semmilyen összefüggést nem találtak az állománynevelési módok és az álgesztesedés gyakorisága között.

RAUNECKER (1956), ARNSWALD (1961), RACZ és mtsai. (1961) és GADOW (1989) szerint az elegyetlen bükkösökben magasabb az álgesztes törzsek aránya, míg KREMPL és MARK (1962), BRINAR (1966) és BÜREN (2002) szerint nincs szignifikáns különbség az elegyes és az elegyetlen állományok között az álgesztes törzsek arányát tekintve.

Környezeti paraméterek. Az álgeszt kialakulását számos környezeti faktor befolyásolhatja: a termőhely, a szélsőséges negatív vagy pozitív hőmérsékletek, a száraz nyár vagy az immisszió által előidézett koronakárosodások (BEIMGRABEN, 2003).

A szakirodalmi adatok ellentmondásosak arra vonatkozólag is, hogy a *termőhelynek* milyen szerepe és jelentősége van az álgeszt kialakulásában (SACHSSE, 1991). Éppen ezért ez a kérdés mind a mai napig számos kutatás tárgyát képezi. RAUNECKER (1956), RACZ és mtsai. (1961), WALTER és KUCERA (1991), KOTAR (1995) és BÜREN (2002) a *rossz termőhelyeket* kedvezőtlen víz- és tápanyagellátottságuk miatt álgeszt serkentő faktornak tekintik. KREMPL és MARK (1962), TORELLI (1979, 1984) valamint MAHLER és HÖWECKE (1991) szerint viszont a bükk számára *kedvező termőhely* típusok és a sűrű állománynevelés vezetnek inkább álgesztesedéshez. BEIMGRABEN (2003) szerint a *különösen jó termőhelyek* is hátrányosak, mert optimális növekedés esetén az „álgesztnek kedvező famorfológia” hangsúlyosabban fordul elő az állományban. Mindezeknek ellentmondva KELLER (1961), JANOTA (1971) valamint BECKER és mtsai. (1989) azt állapítják meg, hogy a termőhely nem játszik szerepet az álgesztesedésben. A termőhely tekintetében az egyik sokat kutatott paraméter a talaj és az alapkőzet minőségének szerepe.

Összességében elmondható, hogy a kutatási eredmények nem támasztják alá egyértelműen a termőhely hatásával kapcsolatos megállapításokat, pl. meszes és dolomitos alapkőzetű termőhelyeken gyakoribb, szilikátos területeken pedig ritkább az álgesztes törzsek részaránya

(BEIMGRABEN, 2003). Agyagos termőhelyeken DOBLER és mtsai. (1988) megfigyelték, hogy az álgeszt képződés stagnáló korona növekedés mellett felgyorsul. Ez a korántsem egységes kép vonatkozik olyan más paraméterekre is mint a talaj pH-ja (RAUNECKER, 1956; BÜREN, 2002), humuszformája (BÜREN, 2002), és a pangó víz mértéke (BÜREN, 2002; RACZ és mtsai., 1961).

BUCHER és KUCERA (1991) valamint KOTAR (1995) szerint az immissziós hatások következtében fellépő koronaelhalás befolyásolja az álgeszttesedést, de ennek a megállapításnak FRÜHWALD és mtsai. (1988), MEHRINGER és mtsai., (1988), KOLTZENBURG és KNIGGE (1987), FRÜHWALD és mtsai. (1988), MEHRINGER és mtsai. (1988), MAHLER és HÖWECKE (1991), valamint SEELING és SACHSSE (1992) saját kutatásaik alapján ellentmondanak.

Az álgeszt kialakulás okaként számos kutató említi a szélsőséges időjárási körülményeket. A rendkívül gyorsan kifejlődő szürke- vagy fagygeszt a vörös geszt különleges formájának tekinthető, mely a fatörzs belsejébe behatoló farontó gombák következtében piszkos-fehér vagy vörössesszürke is lehet, bizonyos esetekben másképpen pigmentált.

4.3 A bükk álgeszt kimutatása. Roncsolásmentes vizsgálatok

Az álgeszt élő törzsön belüli kimutatása, méreteinek, geometriájának meghatározása fontos kutatási terület napjainkban is (SEELING, 1991; KNOKE, 2002). Az álgeszt méretének meghatározásával, a jövőbeni növekmény becslésével, előrejelzésével a gazdasági károk csökkenthetők (KNOKE, 2002), kiküszöbölhetők is lehetnének.

Az álgeszt azonosítása külső jegyek alapján. Számos próbálkozás történt az élő bükk külső, könnyen felismerhető sajátos jellegzetességei és az álgeszt jelenléte közötti összefüggések egyértelmű bizonyítására. Az álgeszt *kéregjellegzetességei* alapján történő kimutatásának lehetőségét a kutatók ellentmondásosan ítélik meg. Többségben vannak azok a vélemények, melyek szerint ez nem lehetséges (REDDE 1998). KELLER (1961) és BÜREN (2002) kutatásai szerint azonban a nagyméretű „kínai bajusz”-ok utalhatnak a törzs álgesztességére. Más jellegzetességek, mint a nyálkafolyás, a csavarodott és íves növény, illetve a mohásodás intenzitása (LAMPSON, 1992) sem engednek egyértelműen következtetni az álgeszt jelenlétére a törzsben.

Roncsolásmentes vizsgálatok. Mind tudományos, mind technológiai és gazdasági megfontolásokból fontos lenne felismerni a még álló bükk törzsek közül az álgesztteseket és az álgeszttesedés mértékét. Erre a legkézenfekvőbb megoldást a roncsolásmentes vizsgálati módszerek jelenthetik, kifejlesztésükre az 1990-es évek kezdetétől számtalan próbálkozás történt.

Az utóbbi évek fejlesztései jelentős előrelépést hoztak ezen a területen, elsősorban a CT (computer tomográfia) és a MRI (mágneses rezonanciás képalkotás) eljárások területén. Mobil CT-vel először SCHWARTZ-SPORENBERG (1990) végzett vizsgálatokat és sikerült egyértelműen körülhatárolnia vele a törzs belsejében egy nagyobb méretű álgesztet. Véleménye szerint a fa évszakosan változó víztartalma befolyásolta a mérési eredményeket. KÖLBE (1994) kevésbé kielégítő eredményekről számol be, melyeket „a CT mérések során nyert adatok nehezen értelmezhető voltára” vezetett vissza. BÍRÓ 2005-ben nem mobil CT-vel végzett vizsgálataiban már olyan keresztmetszeti felvételeket készített, melyek „jól tükrözik a látható mintázatot”. A CT technológia terepi alkalmazásának fő hátránya a készülék költséges voltán túl az erős ionizáló sugárzás, mely adott esetben az élő törzsek rákosodását is előidézhetheti (BÍRÓ, szóbeli közlés). MRI eljárással először BUCUR (2002) alkotott éles határvonalú képet a bükk álgesztről. BÍRÓ 2005-ben az ezirányú kutatások újabb sikereiről számol be, habár megemlíti, hogy a módszer fő hátránya a költségeken túl a nehéz terepi alkalmazhatóság. A jelentős technikai előrelépés ellenére ezeknek a készülékeknek a gyakorlati hasznosítása a közeljövőben

sem várható az erdőben, inkább üzemi, vagy kutatási szinten lehet nagyobb jelentőségük (BÍRÓ, 2005).

A két fenti technikán kívül más eljárásokkal is próbálkoztak a kutatók. Ezek egy része a fatörzs *elektromos ellenállásának*, illetve *vezetőképességének* mérésével próbál képet alkotni az élő bükk belsejéről. Ilyenek a TOMOPLEX és a VITAMAT készülékek. Az ezekkel elért „kedvező kezdeti eredményekről” BÜREN (1997, 2002) számol be. A *mechanikai (fúrási) ellenállás* mérésén alapuló eszközök a RESISTOGRAPH (BÜREN 1997, 2002) illetve a TEREDO (SEELING és mtsai., 1999). Ezek a készülékek egyrészt a törzset mechanikailag megsértik és ezzel utat nyitnak a fertőzéseknek, másrészt a szolgáltatott eredmények nem egyértelműek, illetve nehezen értelmezhetőek. Az eljárások további csoportját képezik az *akusztikus eljárások*. Az ultrahang fatesten belüli terjedési sebességének mérésén alapuló SYLVATEST készülék BÜREN (2002) tapasztalatai szerint nem alkalmas az álgesztedés kimutatására. A Nyugat-Magyarországi Egyetem kutatói (DIVÓS FERENC és MÉSZÁROS KÁROLY) által kifejlesztett FAKOPP akusztikus tomográf a hangsebesség mérésén alapszik. A készülékkel valamint a FAKOPP-2D változatával kiválóan fel lehet tární élő fák belső állapotát, roncsolásmentesen ki lehet mutatni a bennük előforduló korhadást, az üregeket. Sajnos a készülék az álgeszt kimutatására nem alkalmas. A *termikus módszerek* tekintetében a legjelentősebb próbálkozás NIEMZ és mtsai. (1997) nevéhez köthető: az „FLIR 6200” és a „CLASS II THERMAL IMAGING SYSTEM” műszerek a törzsek felületén a hőszugárzás (infravörös sugárzás) mérésével próbálnak képet alkotni a törzs belsejéről. Egyik sem tudta azonban kimutatni az álgesztet.

A roncsolásmentes módszerek kapcsán BÜREN (1997, 2002) összefoglalóan megállapítja: „jelenleg nem ismert olyan készülék, mely megbízható, roncsolásmentes, gyors és olcsó módszert biztosít az álgeszt kimutatásához az élő fában”. Hasonló következtetésre jutottottak SEELING és mtsai. (1999) is.

Az álgeszt-kimutatás kapcsán KNOKE (2002) szerint gazdasági és gyakorlati szempontból kizárólag annak lenne jelentősége, ha meg tudnánk állapítani, hogy mennyi lesz a jövőbeni álgesztessedés mértéke egy pillanatnyilag még teljesen „fehér” bükk törzsben. Véleménye szerint: „...a bükk álgeszt kutatás jövőbeni menetét olyan irányba kell folytatni, hogy ez az információ rendelkezésre álljon.”. Munkáiban a matematikai modellezés eszközeit is felhasználva bízottató eredményeket ért el olyan valószínűségi sűrűségfüggvények felírásával, melyek független változói a faegyed tulajdonságai (kor, mellmagassági átmérő, villásodás mértéke, kéregsrülések száma, stb.), eredmény képpen pedig a faegyed álgesztességének jövőbeni valószínűségét adják (KNOKE, 2003).

4.4 Az álgesztes bükk faanyag fizikai tulajdonságai

4.4.1 Az álgeszt mechanikai tulajdonságai és főbb jellegzetességei

Az álgesztes faanyag felhasználása szempontjából fontos, hogy a bükk vörös álgesztje nem patológiás eredetű (ZYCHA, 1948). Azt a tényt, hogy az elszíneződést nem gombafertőzés okozza, igazolja az az általános tapasztalat, hogy a vörösgesztű faanyag sejtstruktúrája a fizikai és mechanikai paraméterek tekintetében nem gyengébb, mint a fehér faanyagé (KREML és MARK, 1962; KUCERA, 1991). GRÖSSLER (1943), MAYER-WEGELIN (1944) és FRIEDRICHS (1963) kutatásai szerint az álgesztes faanyag még valamivel jobb szilárdsági mutatókkal is rendelkezik, mint a fehér faanyag. MAYER-WEGELIN (1944) mérései szerint az álgesztes faanyag könnyebben is hasad, törik, illetve reped. KUCERA (1991) szerint az álgeszt képződése nem módosítja a bükk faanyag duzzadási és zsugorodási tulajdonságait. A legújabb eredmények tekintetében részletes statisztikailag is kiértékelt összehasonlítást MOLNÁR és mtsai. (2001) adnak, kihangsúlyozva az álgesztes faanyag „kiváló” tulajdonságait.

4. Táblázat Az álgesztes és a fehér faanyag mechanikai tulajdonságai (MOLNÁR és mtsai., 2001). A pirossal jelzett mennyiségek esetében az eltérés szignifikáns.

<i>Tulajdonság</i>	<i>Fehér bükk</i>	<i>Álgesztes bükk</i>	<i>Átlagok eltérése (%)</i>	<i>Szignifikancia (p = 0.05)</i>
Sűrűség (g/cm ³)	0.712	0.723	+1.54	0.214
Zsugorodás				
<i>Húr irány (%)</i>	12.27	11.08	-9.70	0.000
<i>Sugár irány (%)</i>	6.04	5.85	-3.15	0.178
<i>Rost irány (%)</i>	0.47	0.51	+8.51	0.108
<i>Térfogati (%)</i>	18.05	16.78	-7.04	0.000
Brinell-Mörath keménység				
<i>Bütü felület (MPa)</i>	57.59	57.55	-0.07	0.966
<i>Húr felület (MPa)</i>	25.07	27.72	+10.57	0.000
<i>Sugár felület (MPa)</i>	22.13	24.58	+11.07	0.000
Nyomószilárdság (Mpa)	65.38	62.54	-4.34	0.036
Nyírószilárdság (MPa)	11.81	13.33	+12.87	0.004
Hajlítószilárdság (MPa)				
<i>szabványos vizsgálat</i>	120.10	115.83	-3.56	0.164
<i>termékszintű vizsgálat</i>	103.62	97.73	-5.68	0.052
Hajlító rugalmassági mod. (MPa)				
<i>szabványos vizsgálat</i>	13927.8	13345.5	-4.18	0.016
<i>termékszintű vizsgálat</i>	9837.2	10249.7	+4.19	0.098
Ütő-hajlító szilárdság (J/mm ²)	0.093	0.066	-29.03	0.000

MOLNÁR és mtsai. (2001) azt állapították meg, hogy az álgesztes és a fehér bükk faanyag tulajdonságaiban 95%-os megbízhatósági szinten a következő paraméterekben van szignifikáns különbség: húr irányú- és térfogati zsugorodás, a húr- és sugár felületek Brinell-Mörath keménysége, nyomó- és nyírószilárdság, hajlító rugalmassági modulusz (szabványos vizsgálat), és az ütő-hajlító szilárdság. A többi paraméter tekintetében nincs szignifikáns különbség (4. Táblázat).

Impregnálhatóság, telíthetőség. A talpfarönkkénti, illetve számos más alkalmazás esetén jelentős szerepe van a fa *impregnálhatóságának*, *telíthetőségének*, mely a faanyag egyébként alacsonynak mondható tartósságát szignifikánsan javítja. MAYER-WEGELIN (1944), KREMPL és MARK (1962) és KUCERA (1991) szerint az álgesztes faanyag lényegesen rosszabbul telíthető, mint a nem álgesztes. Ezt az edények eltilliszesezésével magyarázzák. Az álgeszt könnyebben itatható át vizes oldatokkal, mint olajos (lipofil) jellegű anyagokkal. HÖSLI és BOSSHARD (1975) a „Doppel-Rüpping” eljárást alkalmazva kielégítő eredményeket ért el az álgesztes faanyag köszénkátrány-olajjal való telítésében. Egyedül az álgeszt határzónáját nem sikerült telíteniük ezzel a módszerrel. Ezt ugyancsak a határzóna fokozott tilliszesezésével magyarázták.

Tartósság. Az álgesztes faanyag *tartóssága*, a nem álgesztes fához hasonlóan alacsonynak mondható. A tölgy közismerten ellenállóképes gesztjével szemben a bükk álgesztjében a gesztelő anyagok nem a sejtfalazatba épülnek be, hanem a parenchima sejtek sejtluminájában tárolódnak (BOSSHARD, 1974; BEIMGRABEN 2003). BAUCH és mtsai. (2001) szerint a bükk gesztelő anyagainak eltérő molekuláris (ie. „kevésbé reakcióképes”) szerkezete csökkenti az álgeszt tartósságát. MAYER-WEGELIN (1944) szerint a gombákkal szembeni ellenálló képessége enyhén magasabb a nem álgesztes bükkhöz képest.

MOLNÁR és mtsai. (2001) három gombafajjal végzett tartóssági vizsgálatokban megállapították, hogy az álgesztes bükk faanyag egyes gombafajokkal szemben ellenállóbb, mint az álgesztmentes, de nem lehet egyértelműen besorolni a gombákkal szembeni ellenállóság tekintetében. Szerintük a bélmentes, egészséges álgesztű faanyag kedvező klímaállóságot is mutat.

Repedezés, kártyásodás. A rönkfa *repedezése* SCHULZ (1961) és BEIMGRABEN (2002) szerint ugyanúgy előfordul a nem álgesztes faanyagnál, mint az álgesztesnél. A száradás során ARMBRUSTER (1961), WOBST (1969) és KUCERA (1991) ezzel szemben nagyobb mértékben tapasztaltak kártyásodást az álgesztes bükknél. Az álgeszt repedezésének gőzölés során mutatott viselkedésére kapott adatok távolról sem egységesek. BECKER és BEIMGRABEN (2001) rámutattak, hogy a repedezés a gőzölés során csökkenhető alacsonyabb felfűtési sebesség és alacsonyabb maximális hőmérséklet alkalmazásával. WOBST (1969) szerint az álgesztes faanyag hajlamosabb a repedezésre és a gőzölés ezt csak jobban megerősíti. Ezzel ellentétes következtetéshez jutott FRIEDRICHS (1963), aki szerint a gőzölt álgesztes faanyag kevésbé repedezik, mint a „fehér” bükk.

Ragaszthatóság. Az álgesztes fa hasonló technológiákkal ragasztható mint a nem álgesztes (MOLNÁR és mtsai., 2001).

4.4.2 Az álgesztes bükk faanyag alkalmazhatósága és színtartóssága

Alkalmazhatóság. A bükk faanyagának mintegy 250 különféle felhasználási körét tartják számon (WAGENFÜHR, 2000), bár alacsony tartóssága miatt a szabad ég alatti alkalmazhatósága korlátozott. Az álgeszt az alapanyag esztétikai-vizuális hibáját jelenti, ezért felhasználhatósága a nem látható termékek esetén szinte azonos a nem álgesztes bükkével. Forgácsolatok készítésére például kifejezetten jól alkalmazható, de csak a technológia paraméterek (edző, ragasztó) megfelelő megválasztásával (RÉTFALVI és mtsai., 2004).

A látható faipari termékek szempontjából külön nehézséget jelent az álgeszt formájának sokfélesége és változatossága.

A színkontrasztok kiegyenlítése. Az álgesztes faanyag feldolgozásánál és bútorigipari, belsőépítészeti, tehát dekoratív területen való alkalmazásánál jelentős szempont annak vizuális-esztétikai megjelenése. Az álgesztes bükk keresztmetszetén több, sötét sávokkal határolt zóna különböztethető meg, melyek színe a fakó barnától a barnán át a vöröses-barnáig változhat. Ezek a színkontrasztok gőzöléssel kiegyenlíthetők (FRIEDRICHS, 1963; OTTEN, 1996). Számos próbálkozás történt a színkontrasztok kiegyenlítésére, a színtartósság növelésére.

A Nyugat-Magyarországi Egyetem Faanyagtudományi Intézete szintén jelentős kutatásokat végzett ezen a területen (MOLNÁR, 2001; MOLNÁR-POSCH és TOLVAJ, 2001). A felületkezelés módszerei közül a fehérítést, a pácolást, ezek kombinációját, valamint a színezett lazúrok használatát alkalmazták kutatásukban. A vizsgált eljárások azonban nem vezettek a színkontrasztok egyenletes, illetve igényes kiegyenlítéséhez, vagy csak részben adtak kielégítő eredményt.

A szín konzerválása. További problémát jelent az álgesztes „design” esetében, hogy a kezeletlen álgesztes faanyag ultraibolya fény hatására elveszti a színét, megsűrűkül. A piac ezért is nagyon kritikus az álgesztes faanyaggal szemben (BEIMGRABEN, 2003). Gyakorlati szempontból fontos az álgesztes faanyag kifakulásának megakadályozása. Ennek a kutatására a Freiburgi Egyetemen tettek először kísérletet. A felületi minőség megtartása érdekében azt vizsgálták, hogy milyen adalékokkal és lakkokkal lehet a szín fakulását elkerülni (SCHLEIER,

1999). Az álgesztes fafelületet három különböző lakkal kezelték („Strato 320” vízbázisú lakk, „PU550” kétkomponensű poliuretán lakk, „Euko-Öl 2plus” olajbázisú lakk) és a lakkokat egy szerves (benztiazol-származék) illetve egy szervetlen (titándioxid) UV-abszorber adalékkal keverve is felvitték az álgesztes próbatestekre. A próbafelületeket 100 órán keresztül mesterséges UV-fénynek tették ki. A legjelentősebb színváltozást az első 8 óra során tapasztalták. A hozzáadagolt UV abszorberek minden esetben tompították a lakk színváltozásának mértékét, kivéve az olajbázisú lakk esetében. A PU550-nel illetve az olajbázisú lakkal kezelt fafelületek a besugárzás hatására nemhogy fakultak, hanem lényegesen mélyebb tónusúak lettek. Feltételezhető, hogy fény hatására a lakkoknak is változik a színe, de ezt a szerzők külön nem vizsgálták. Szintén kérdéses, hogy a természetes UV fény hasonló hatást vált-e ki a fafelületeken, mint az alkalmazott mesterséges fényforrás. A szerzők különösen biztatónak vélik az olajbázisú termék esetében kapott eredményeket.

A kutatásokat megnehezíti az, hogy nem ismertek azok a vegyületek (pigmentek) amelyek a faanyag vörös színét okozzák, az álgeszt kromofórait felépítik. A gesztesítő anyagok kémiai összetételének ismerete, és a keletkezésük molekuláris folyamatainak feltérképezése nagymértékben megkönnyítené azon vegyületek kutatását, amelyek az álgesztes faanyag színváltozását meggátolhatják (KOCH és mtsai., 2002; BEIMGRABEN, 2003). Az álgeszt szintartóssága BEIMGRABEN (2002, 2003) szerint konzerválószer, illetve antioxidánsok alkalmazásával is növelhető lenne.

Az álgesztes faanyag változatlan formában való felhasználása. Az utóbbi évek intenzív erőfeszítései és marketingpolitikája ellenére az álgesztes „design”-t mint különlegességet eddig nem sikerült pl. a német vevőpiaccal elfogadtatni (ZELL és mtsai., 2004). Hasonló eredményekről számol be BÍRÓ (2003) is, aki a közvéleménykutatás eszközeivel felmérte a magyarországi gyártók, forgalmazók és a vásárlók preferenciáit és arra a következtetésre jutott, hogy: „a jelenlegi feltételezés egyértelműen az, hogy a vevők visszautasítják, vagy visszautasítanak az álgesztes termékeket.” Ezen túl az álgesztes mintájú termékek sorozatgyártása RATHKE (1996) kutatásai szerint az alábbi indokok miatt nem lenne megoldható:

- Az álgeszt horizontális és vertikális kiterjedése a törzsben nem jósolható meg, törzsről-törzsre változik.
- Az álgeszt formáján túl színében is nagy változatosságot mutat, ezért a bútorgyártásban lehetetlen egyöntetű, illetve reprodukálható mintájú termékeket létrehozni.
- Az extrém színekombinációk miatt a bükk faanyagot mindenképp gőzölni kell felhasználás előtt, ez viszont növeli a költségeket.
- Az előbbi indokok miatt mindenképp tapasztalt szakember szükséges a gyártási folyamathoz, ez szintén a költségeket növeli.

Reális megfontolások alapján az álgesztes „design” csak elvétve, egyedi készítésű bútorok esetén nyerhet létjogosultságot. Az álgesztből készült termékeket a mai napig olyan bútortipari megoldásokban alkalmazzák elsősorban, ahol nem a vizuális-esztétikai paraméterek a legfontosabbak, illetve a termék nem látható (ZELL és mtsai., 2004).

4.5 A kémiai anyagok és paraméterek szerepe az álgesztesedésben

A bükk vörös gesztjének kémiai összetételét nem vizsgálták szisztematikusan és a színező anyagokat sem azonosították. Nem ismertek azok a biokémiai folyamatok sem, amelyek a faszövetek elszíneződését eredményezik. Legtöbbször más, ismert, és ugyancsak a faszövetek elszíneződésével járó folyamatok eredményeit (ld. kötelező színes gesztesedés) próbálják - a hasonlóság okán - az álgesztesedés magyarázataként feltüntetni (ALBERT és mtsai., 1998a).

Az *egészséges bükk* egyes anatómiai részeinek kémiai összetételéről GÄUMANN (1935) adott először átfogó elemzést. Vizsgálta az élő fa anyagcseréjét és szezonálisan mérte a fatörzs, az ágak, a gyökerek, a levelek és a hajtások kémiai összetételét: szénhidrát-, zsír-, zsírsav-, víz-, hemicellulóz-, csersav-tartalmát és savasságát. Az álgesztre vonatkozóan nem közölt adatokat.

A későbbi tudományos közleményekben már a bükk színes gesztképződésének kémiai vonatkozásaival is foglalkoztak. A jelenség magyarázataként kémiai folyamatokat jelző szakkifejezések is megjelentek, pl. „gumiképződés”, „csersav-, vagy keményítő lebomlás”, „fenolos anyagok oxidációja és polimerizációja” (PACLT, 1953; JURASEK, 1959) de ezekhez pontos kémiai szerkezetek és kémiai egyenletekkel szimbolizált, felderített vegyi folyamatok csak ritkán társultak (ALBERT, 1999).

Az 1960-as évektől számos kutató és kutatócsoport végzett vizsgálatokat a bükk kémiai összetételével kapcsolatban, melyeknek azonban csak egy töredéke foglalkozott magával az álgesztesedéssel, illetve annak élettanával (DIETRICH, 1964a,b; ZIEGLER, 1968; RADEMACH, 1986; MAGEL és mtsai., 1991; SEELING, 1991; MAGEL és mtsai., 1993; ALBERT és mtsai., 1998a,b, 1999; BAUCH és KOCH 2001; KOCH és mtsai., 2002).

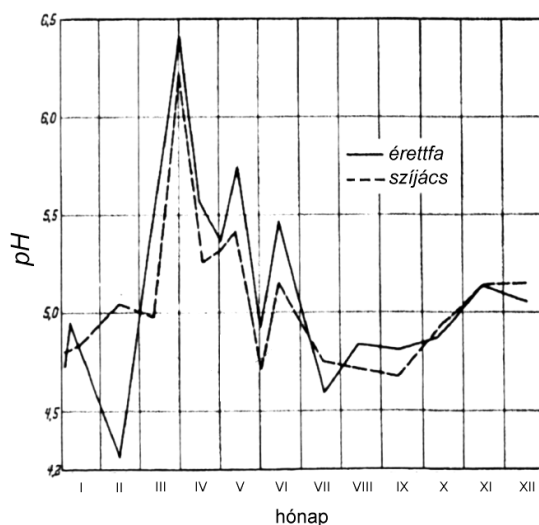
A szakirodalomban fellelhető kutatási eredmények alapján a járulékos anyagok, jelesül a faszövetek pH-ját meghatározó savak, a kioldható szénhidrátok, a nitrogén tartalmú anyagok és a fenoloidok szerepe tekinthető meghatározónak az álgesztesedésben.

4.5.1 A járulékos anyagok szerepe az álgesztesedésben

4.5.1.1 pH, savtartalom, puffer kapacitás

SEELING (1991) mérései szerint az álgesztes faanyag présnedveinek pH-ja szignifikánsan magasabb (pH= 6 fölötti) mint a fehér faanyagé. Erre a jelenségre azonban nem ad pontos magyarázatot. A fehér és vörös faanyag pH-értékeinek szignifikáns különbségét ALBERT és mtsai. (1998a,b; 1999), valamint BAUCH és KOCH (2001) száraz faanyag vizes extraktumából mért pH és savtartalom-mérésekkel által is megerősítette.

SANDERMANN és ROTHKAMM (1959) mérései szerint a bükk szíjácsának és érett fájának pH-ja szezonálisan is jelentősen változik (11. ábra). A vörösgesztű bükk esetében SEELING (1991) a szíjácsra 5,8 és a vörös gesztre 6,1-es pH-t mért, ami a hagyományos színes gesztesedésnél tapasztaltakkal. A vörös geszt nedveinek hangyasav tartalma tízszerese, ecetsav tartalma mintegy ötszöröse a szíjácsnak. Az ennek ellenére mért pH emelkedés feltételezhetőleg más savas komponensek koncentráció csökkenésének tulajdonítható (5. Táblázat).



11. ábra A pH szezonális változása a bükk szíjácsában és érett fájában (SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959).

5. Táblázat Az álgesztes bükk szíjácsának és vörös gesztjének pH-ja, pufferkapacitása, valamint hangya- és ecetsav tartalma (SEELING, 1991).

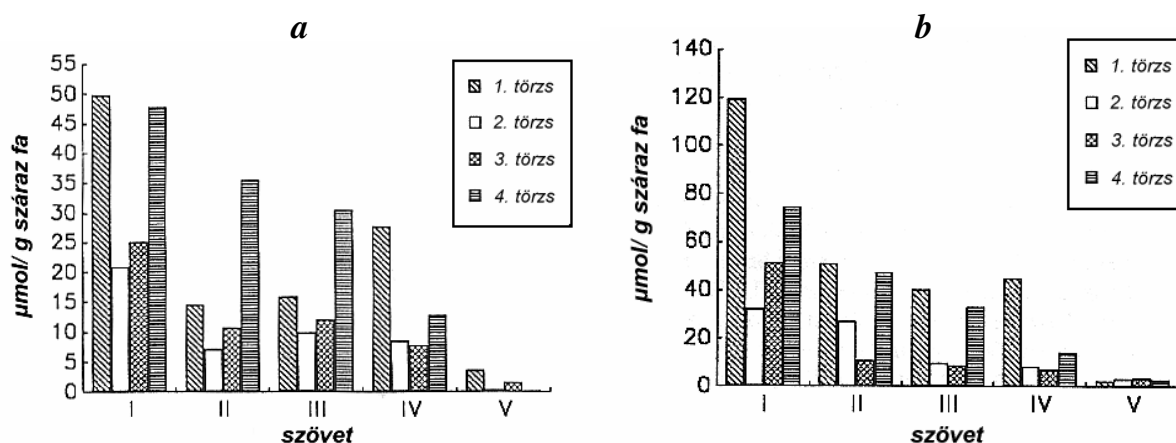
Minta	pH	Pufferkapacitás (ml 0,01M-os NaOH oldat/10 ml présnedv 7,00-es pH-ig)	Hangyasav (ppm)	Ecetsav (ppm)
Szíjács	5,78	0,800	17,4	11,4
Álgeszt	6,09	1,037	160	70

A szíjács és vörös geszt présnedvének puffer kapacitása nagyságrendileg hasonló.

4.5.1.2 Szénhidrátok

A szénhidrátoknak szerepét az álgesztesedés folyamataiban több kutató tanulmányozta (DIETRICH, 1964b; RADEMACHER, 1986; MAGEL és mtsai., 1993; KOCH és mtsai., 2002). A bükk álgesztje –hasonlóan a kötelező színes gesztesedést mutató fafajok gesztjéhez– szinte teljesen mentes a kioldható szénhidrátoktól (MAGEL és mtsai., 1993; DIETRICH, 1964b). Ezzel ellentétben, az álgeszttel nem rendelkező bükk törzsek legidősebb szöveti részeiből (érettfa) jelentős mennyiségű kioldható szénhidrát-tartalom mutatható ki (DIETRICH, 1964b; RADEMACHER, 1986). A bükk álgeszt-határán mérhető alacsony kioldható cukor és keményítő tartalom feltételezhetően aktív hidrolízis eredménye, a hidrolizátumok az álgeszt extraktanyagainak prekursorai (MAGEL és HÖLL, 1993). Ezek szintézise -a *Robinia*-típusú kötelező színes gesztesedéshez hasonlóan– feltételezhetően a színhatáron megy végbe (DIETRICH, 1964a). Ennek bizonyítása (pl. enzimvizsgálatokkal) nem történt meg.

DIETRICH (1964b) szárado bükk szöveteket jelzett szénatomokat tartalmazó szacharózzal itatott át. 100 óra után a jelzett szénatomok egy részét az érett fa parenchima sejtjeiből izolált sikimisav és glükóz molekulákba épülve mutatta ki. Ezzel bizonyította, hogy a szacharóz ezekben a szöveti részekben enzimatikusan hidrolizál és szerepe van a sikimisav szintézisben. Az eredményekből következtetni lehetett arra, hogy a fenoloidok a sikimisav úton szacharózból keletkeznek.

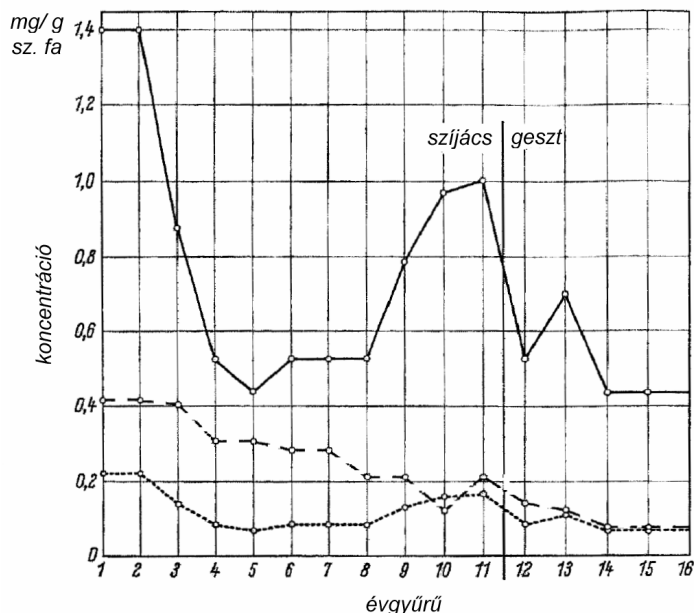


12. ábra A szacharóz (a) és a keményítő (b) tartalom sugár irányú változása az álgesztes bükkben. I: külső szíjács, II: középső szíjács, III: belső szíjács, IV: átmeneti zóna, V: álgeszt (MAGEL és HÖLL, 1993).

MAGEL és HÖLL (1993) vizsgálta számos kioldható cukor (szacharóz, glükóz, fruktóz, raffinóz, keményítő) sugár irányú koncentráció eloszlását az álgesztes bükkben. A kéregtől a színhatárig csökkenést tapasztaltak, és megállapították, hogy az álgeszt belsejében szinte teljesen eltűnnek a cukrok. A színhatár előtt nem tapasztaltak egyértelmű koncentráció-növekedést egyik cukor esetében sem (12. ábra). Hasonló eredményeket kapott álgesztes bükkre DIETRICH (1964a) is.

4.5.1.3 Szabad- és kötött nitrogén tartalom

ZIEGLER (1968) számos fafaj, köztük az álgesztes bükk fehérje-, fehérje-nitrogén-, és szabad nitrogéntartalmának sugár irányú eloszlását vizsgálta. A 13. ábrán megfigyelhető a fehérjekoncentráció emelkedése a színhatár előtt, amely feltételezhetően az enzimfehérjék felszaporodására utal.

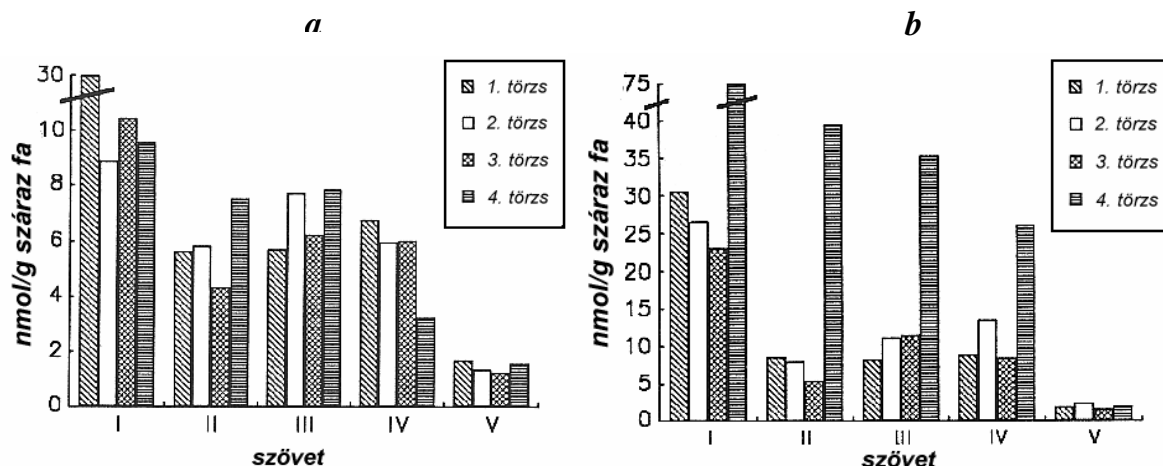


13.ábra A szabad nitrogén- (- -), fehérjenitrogén- (....) és a fehérjetartalom (—) évgyűrű szerinti eloszlása az álgesztes bükkben (ZIEGLER, 1968).

4.5.1.4 Adenin nukleotidok

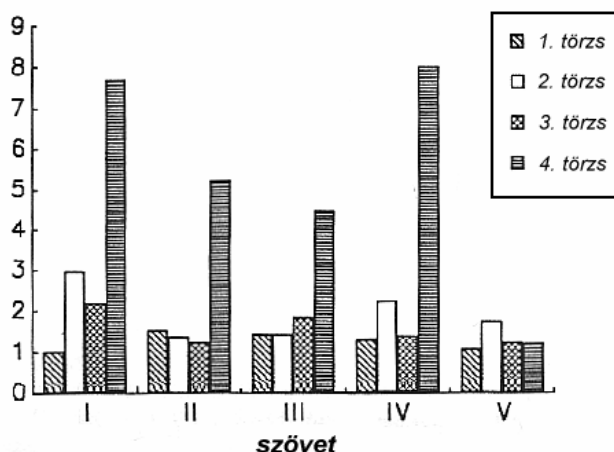
Fontos következtetések vonhatók le az adenin-nukleotidok (ATP és ADP) koncentrációjának sugár irányú változásaiból az álgesztes bükkben. Ismert, hogy ha a sejtservecskék megsérülnek, ezt az adenin-nukleotidok mennyiségének csökkenése követi. Ezzel párhuzamosan az adenilát-rendszer egyensúlya is megbomlik. Pl. az ATP/ADP arány megemelkedik sebzés után és az öregedés folyamatában.

Az álgesztes bükk faszövetek adenin-nukleotid tartalmának sugárirányú változásait mérve azt tapasztalták, hogy az nem csökken az idősebb bükk faszövetekben sem (14. ábra, II-IV zónák). Az eredmények azt bizonyítják, hogy a belső, de még nem elszíneződött, faszövetek (IV) sejtjei is életképesek. Közvetlenül az álgeszt határ után (V) már csak nyomokban mutathatók ki adenin nukleotidok, ami az álgesztes sejtekben a biomembránok szétesését jelzi. Ugyanezt tapasztalták a kötelező színes gesztetést mutató fafajoknál is (MAGEL és mtsai., 1991; MAGEL és HÖLL, 1993).



14. ábra Az ADP (a) és ATP (b) koncentráció sugár irányú eloszlása álgesztes bükkben. I: külső szíjács, II: középső szíjács, III: belső szíjács, IV: átmeneti zóna, V: külső álgeszt (MAGEL és HÖLL, 1993).

Az ATP/ADP arány sugár irányú változásai (15. ábra) azt bizonyítják, hogy a külső álgesztben maradnak életképes, aktív sejtek. MAGEL és HÖLL (1993) a gesztelési folyamatban résztvevő szíjács sejtek aktivitásának „fellángolását” tételezik fel ezekben a szövetekben.



15. ábra Az ATP/ADP arány sugár irányú eloszlása álgesztes bükkben. I: külső szíjács, II: középső szíjács, III: belső szíjács, IV: átmeneti zóna, V: álgeszt (MAGEL és HÖLL, 1993).

4.5.1.5 Fenoloidok

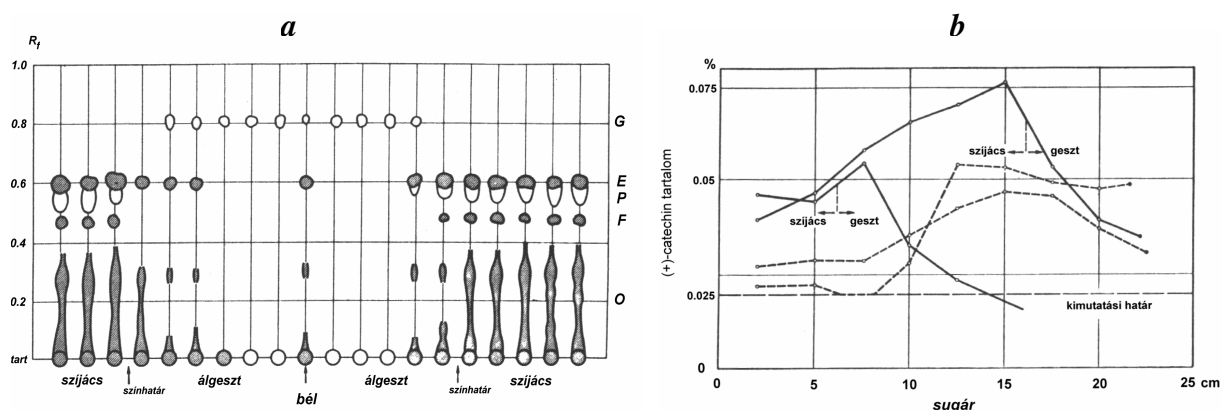
Ezidáig csak kisszámú fenolos anyagot sikerült elkülöníteni és azonosítani a bükkből, ezeket is többnyire a levelekből vagy kéregből (DIETRICH, 1964a.; TISSUT, 1967; DÜBLER és mtsai., 1997; BEHRENS és mtsai., 2003). Ezekről feltételezték, hogy szerepük lehet a színes gesztelés folyamatában is.

DIETRICH (1964a) álgesztes bükk faanyagból (+)-katechint, a (-)-epikatechint mutatott ki és említést tesz „taxifolin-származékok-ról” és bizonyos leukocianidin-típusú vegyületekről (16/a ábra). A következőket állapította meg:

- Az álgesztes bükk szíjácsában a (+)-katechin mennyisége sugár irányban nő, a színhatáron maximumot ér el, de (a többi azonosított fenollal együtt) nem tűnik el teljesen a színhatáron, csak az álgeszt belsejében.
- Az álgesztmentes bükkben a (+)-katechin koncentráció a belső szíjács szövetekig nő, majd enyhén csökkenni kezd (16/b. ábra).

DIETRICH (1964a) kutatásaival kapcsolatosan megjegyzendő:

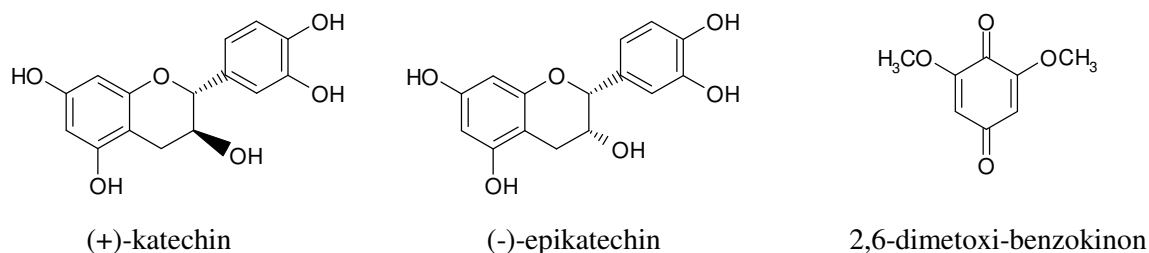
- Csak egy fehér és egy álgesztes törzset vizsgált.
- Nem bizonyította, hogy az „eltűnt” fenolok átalakulnak, nem vizsgálta a lejátszódó reakciókat és termékeket. Így megválaszolatlan maradt az is, hogy a termékeknek van-e szerepük az álgeszt színanyagainak kialakításában.
- A sugár irányú koncentráció változásokat csak a vegetáció egy időszakában mérte
- Nem azonosította a taxifolin-származékokat, nem vizsgálta az átalakulásait és az álgesztesedésben betöltött szerepüket.



16. ábra Álgesztes bükk fenoloidjainak papirkromatográfiás elválasztása és azonosítása egy 200 éves törzsből (a): O: procianidinek, F: (-)-epikatechin, P: taxifolin-származék, E: (+)-katechin, G: ismeretlen gesztelő anyag. (b): a (+)-katechin és (-)-epikatechin mennyiségi meghatározása egy álgesztes és egy fehér törzsből.

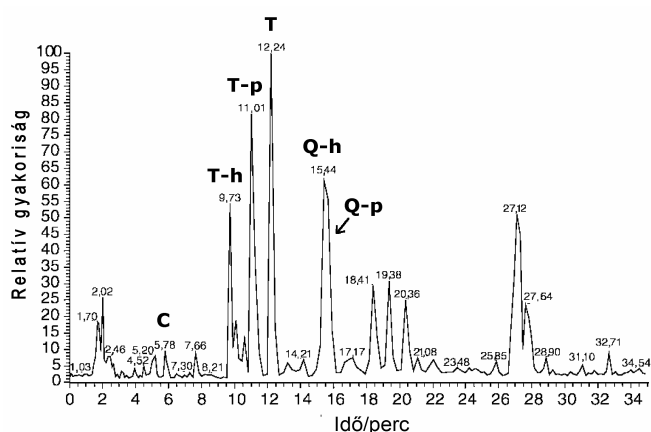
KOCH és mtsai. (2002) megállapították hogy a bükk faanyagában a katechin-epimerék mellett sziringarezinol is kimutatható, de nem tárgyalták ezeknek a vegyületeknek a szerepét az álgesztesedésben. Ugyancsak KOCH és mtsai. (2003) a mesterséges szárítás és gőzölés során elszíneződött bükk szíjácsból kimutatták a 2,6-dimetoxi-benzokinont, de arra vonatkozóan nem közöltek adatokat, hogy ennek a vegyületnek van-e szerepe a bükk álgeszt színanyagainak kialakulásában is.

A bükk színesedésében (feltételezeten) szerepet játszó néhány fenoloid képletét a 17. ábrán mutatom be.

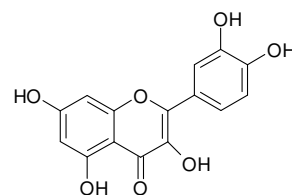


17. ábra A bükk színesedésében (feltételezeten) szerepet játszó fenoloidok

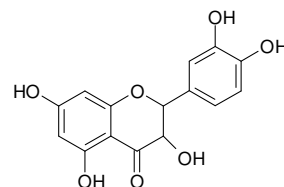
MÄMMELÄ (2002) HPLC-ESI-MS vizsgálatokkal bükk fűrészporból a (+)-katechint, valamint két-két -ezidáig azonosítatlan szerkezetű- taxifolin- és kvercetin-glikozidot mutatott ki (18. ábra). A flavonoid-glikozidok szerkezetére csak a molekulatömeg alapján következtetett, azokat nem az élő fában mutatta ki, és az elszíneződött farészeket sem vizsgálta külön. Következésképp ez a kutatás sem tisztázta a glikozidok szerepét az álgesztesedés molekuláris folyamataiban.



Kvercetin:



Taxifolin:



18. ábra A bükk fűrészpor-extraktumból elválasztott fenolos komponensek: **C:** (+)-katechin; **T-h:** Taxifolin-O-hexozid; **T-p:** Taxifolin-O-pentozid; **Q-h:** Kvercetin-O-hexozid; **Q-p:** Kvercetin-O-pentozid. HPLC-ESI-MS, negatív ion üzemmód (MÄMMELÄ, 2002).

4.5.1.6 A kémiai anyagok és paraméterek egymással összefüggő vizsgálata

ALBERT és mtsai. nagyszámú, különböző magyarországi származású (Eger, Kaposvár, Keszthely, Miskolc, Nagykanizsa, Pécs, Veszprém) minta feldolgozása alapján vizsgálta az álgesztessedéssel összefüggésbe hozható kémiai paraméterek átlagértékeit (ALBERT és mtsai., 1998a). Az eredményeket az "egészséges" bükkre jellemző értékekkel összevetve, a különbségekből következtetéseket próbáltak levonni a színes gesztessedést kiváltó (vagy azt kísérő) kémiai folyamatok szereplőire. A következő paramétereket vizsgálták: lignin- (Klason) és cellulóztartalom (Kürschner-Hoffer), hamu- és extraktanyag tartalom, pH, savtartalom és a totálfenol tartalom (6. táblázat). Mérték a makro- és mikroelemek mennyiségét (Ca, N, S, K, Mg, P, Mn, Al, Fe, Mo, Zn, Cu) is (7. táblázat).

Szignifikáns különbségeket határoztak meg a vörös és fehér színű geszt savtartalma, pH-ja (ALBERT és mtsai., 1998b; 1999) és totálfenol tartalma között. Megállapították, hogy az álgeszt kalcium tartalma magasabb, foszfor tartalma alacsonyabb, és a szabad savtartalma alacsonyabb (pH-ja magasabb) mint a szíjácsé. A vörösgeszt cellulóztartalma némileg alacsonyabb mint a szíjácsé, de szerintük a „vörös gesztképződés a makromolekuláris komponensek szintjén nem módosítja a kémiai összetételt”. Az álgeszt totálfenol tartalma lényegesen alacsonyabb mint a szíjácsé. Információ értékűek azok a kémiai paraméterek is, amelyek mennyisége nem változik, ezeknek nincs közvetlen szerepük a színes anyagok képződésében.

6. Táblázat A vörös geszt és a szíjács összetételének nagyszámú minta alapján elvégzett analízise.

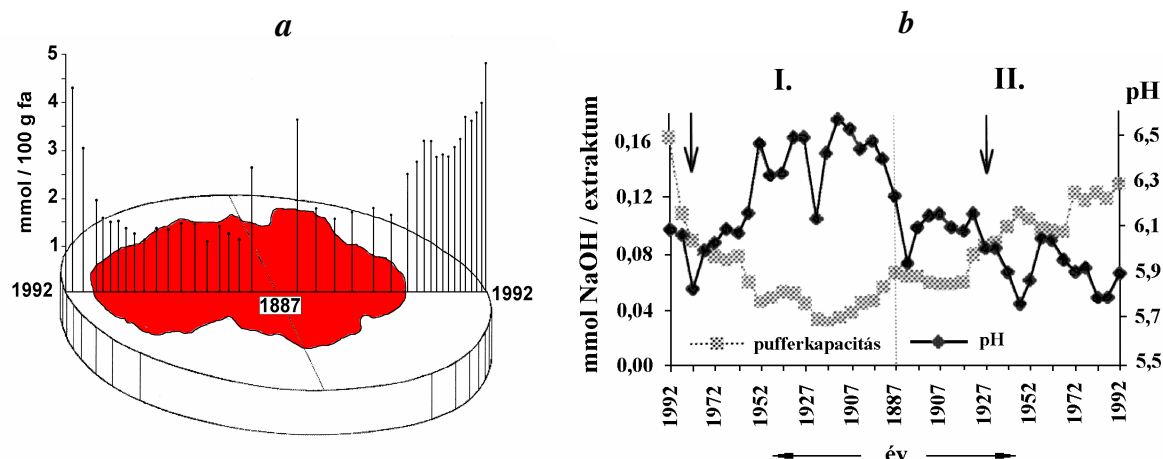
Faanyag	Cellulóz m/m%	Lignin m/m%	Extraktanyag m/m%	Hamutartalom m/m%	Totálfenol mmol/100 g	pH
Szíjács	49,32±1,09	21,9±0,61	1,27±0,29	0,15±0,11	4,84±0,50	5,48±0,16
Álgeszt	47,54±0,92	23,06±0,45	0,95±0,28	0,09±0,04	2,1±0,15	5,86±0,18

7. Táblázat A vörös gesztben és szíjácsban mért makro- és mikroelemek mennyiségének átlagértékei.

	Ca	Cu	Fe	Mg	Mn	Mo	P	S	Zn	K	N	Al
	mg/g	mg/kg	mg/kg	mg/g	mg/kg	mg/kg	mg/g	mg/g	mg/kg	mg/g	mg/g	mg/kg
Szíjács	1,38	1,22	26,05	0,55	62,47	5,05	0,08	0,60	4,62	0,57	0,96	26,23
Álgeszt	1,69	1,27	35,63	0,58	56,50	4,68	0,05	0,63	4,94	0,66	0,86	27,56

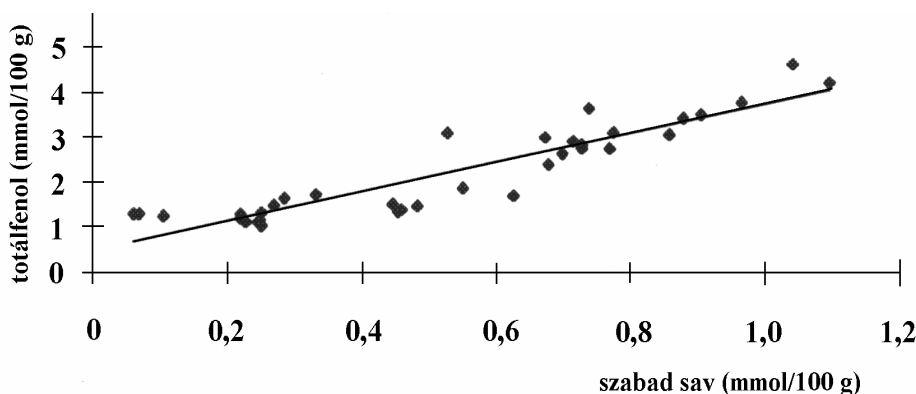
ALBERT és mtsai. (1998b, 1999). a változást mutató kémiai paraméterek (pH, pufferkapacitás, totálfenol-tartalom) sugár irányú változását is mérték a kéregtől a bélíg. A vizsgálat egy 146 éves egyszerű vörös geszttel rendelkező bükk 60,5 cm átmérőjű

mintakorongján történt, melyet mellmagasságból vágtek ki. Megállapították, hogy a kioldható fenolos vegyületek teljes mennyisége a színhatár után drámaian csökken, miáltal igazolni vélték ezen vegyületek részvételét az álgesztesedés élettani folyamataiban (19/a ábra). A színhatár után a pH 6 fölé emelkedett, a pufferkapacitás pedig enyhén lecsökkent (19/b ábra).



19. ábra A totálfenol tartalom (a) valamint a pH és a pufferkapacitás (b) sugár irányú változása álgesztes bükkben (ALBERT 1998b, 1999). A nyilak a színhatárt jelzik.

ALBERT (1999) jó korrelációt mutatott ki az álgesztes bükk totálfenol tartalma és szabad savtartalma között (20. ábra). A korreláció arra utal, hogy a fenolos anyagok egy része kétfunkciós vegyület (fenolkarbonsav), azonos molekulavázon tartalmazza a karboxil ill. a hidroxil csoportokat. Valójában ugyanazokat az anyagokról van szó, az egyik módszerrel savként, a másikkal fenolként határozták meg őket.



20. ábra Korreláció a szabad savtartalom és a totálfenol tartalom között.

A fenti kutatási eredmények hozzájárultak az álgesztesedés kémiájának megismeréséhez, de csak részben tárták fel azt. Figyelemre méltóak azok a próbálkozások is, amelyek az álgesztesedést a kötelező színes gesztesedés két típusához hasonlítják (MAGEL és mtsai. 1993), megállapítva, hogy jelentős különbségek is vannak (pl. az álgeszt pH-ja magasabb, mint a szíjácsé).

Az álgesztesedés során lejátszódó pontos kémiai-, élettani-, és enzimfolyamatok feltárása és azonosítása, valamint a vörös színanyag kémiai jellemzése azonban még nem történt meg teljesen, ezért nem ismert a színes gesztesedés élettana sem. A kísérleti eredmények azt igazolják, hogy a bükk álgesztesedésének folyamata a faanyag kémiai összetételének változásain keresztül

nyomon követhető. A kémiai paraméterek egy része közvetlenül tükrözi a változásokat, egy másik része közvetve hozható kapcsolatba az elszíneződéssel.

Különösen jelentős azoknak a kémiai paramétereknek a szerepe, amelyek a vörös/világos faanyag határon nagymértékű mennyiségi változást szenvednek. Így a pH emelkedése, a kb. 6-os pH érték mint a színesedési folyamat egyik feltétele, jelzés értékű. A totálfenol tartalom, valamint az egyes komponensek koncentráció csökkenése arra utal, hogy a színeképző anyagok keletkezésének kémiai folyamataiban fenolos anyagok vesznek részt (DIETRICH, 1964a; ALBERT és mtsai., 1998a), ezek mennyiségének meredek csökkenése kémiai úton jelzi a színhatárt. A fenolos anyagok színeképzésben való általános szerepét megerősíti a szabad sav- és a totálfenol tartalom közti megállapított korelláció is. A szakirodalom kioldható szénhidrátok szerepét is kihangsúlyozza, noha konkrét kémiai folyamatokat és enzimreakciókat nem javasol (MAGEL és mtsai., 1991, 1993).

A vizsgált kémiai paraméterek egy részének egymással összhangban lévő mennyiségi változásai indokolják azt a feltételezést, hogy a bükk színes gesztesedésének folyamatában aromás jellegű, hidroxil- és karboxil-csoportokat tartalmazó vegyületek (polifenolok, fenolkarbonsavak) enzimatisz folyamatokban oxidálódnak és polimerizálódnak, ill. kondenzálódnak. Az álgeszt színét az így keletkező nagymolekulatömegű anyagok kölcsönzik.

Összefoglalás

A bükk fakultatív színes gesztesedésének okait hasonlóság és analógia alapján a kötelező színes gesztesedés, vagy más, faanyagok elszíneződésével járó folyamatokkal próbálták magyarázni. A bükk fafaj nekrobiózisában tapasztalható kettősség (ie. fakultatív pigmentáció, vörösgesztűség) a kémiai és élettani folyamatok kétirányúságát sugallja. A folyamatok feltárásához egzakt kémiai analitikai mérésekre van szükség. Ennek jelentősége nemcsak élettani szempontokból indokolt.

Az álgesztesedés a faállományok értékét jelentősen (fatermési osztályonként 23-27 %-kal) csökkenti, és ezzel jelentősen befolyásolja a bükktermesztés gazdaságosságát (NEČESANY, 1969; MAHLER és HÖWECKE, 1991; SEELING, 1998; RICHTER, 2001; ALBERT és mtsai., 1998a). Az utóbbi évek tendenciái pedig szintén afelé mutatnak, hogy a fakereskedelem- és feldolgozás egyre jobban részesíti majd előnyben a teljesen fehér faanyagot (BÍRÓ, 2005). A megfelelő és jól alkalmazható roncsolásmentes módszerek hiánya (KNOKE, 2002), valamint a hibás faanyag alkalmazhatóságának gyakorlati nehézségei (BÍRÓ, 2003; ZELL és mtsai., 2004) a jelenség folyamatainak megértését, kémiai indikátorainak azonosítását sürgeti. Mind biológiai-élettani, mind erdészeti és faipari szempontból egyaránt fontos tehát az álgeszt képződés molekuláris folyamatainak, részvetőinek tárgyalása és az álgeszt kromofórijainak pontos megismerése és tisztázása.

KUTATÁSI CÉLOK

Az álgesztesedés során lejátszódó kémiai folyamatok csak részben ismertek. A szakirodalom sok analógián alapuló feltételezést tartalmaz, de a hipotézisek bizonyítása hiányzik. Kutatásaim céljaként széleskörű, célirányos és átfogó vizsgálatokat jelöltem meg, pontos, méréseken alapuló ismeretek szerzését a folyamat megértéséhez a kémiai szereplők nyomon követésén keresztül.

Célul tűztem ki a résztvevő kémiai anyagok, enzimek, a lejátszódó reakciók, valamint az azokat befolyásoló kémiai paraméterek vizsgálatát. Az álgesztes bükk vizsgálatánál nyert eredményeket azonos számú és azonos termőhelyről származó egészséges törzsre mért adatokkal kívántam összevetni, hogy a különbségek - és ezen keresztül az álgesztesedés kémiai jellegzetességei - egyértelműen láthatóak legyenek. Az eredmények kiértékelésénél figyelembe kívántam venni a kötelezően színesen gesztesedő erdei fák gesztesedésével kapcsolatos szakirodalmi adatokat is. Konkrét céljaim a következők voltak:

1. Annak a kémiai környezetnek a tanulmányozása, amelyben a szöveti matrixban az álgesztesedés folyamatai zajlanak. Ennek érdekében vizsgáltam a nedvességtartalom, a pH, a kötött-, a szabad- és az összes savtartalom, valamint a pufferkapacitás változásait sugár irányban (a kéregtől a bélíg) és magasság szerint.
2. Az oxidoreduktáz enzimek, elsősorban a peroxidáz (POD) és polifenol-oxidáz (PPO) szerepének vizsgálata az álgesztesedés élettani folyamataiban. A szakirodalomban nem írták le a POD és PPO enzimek szerepét a bükk élettani folyamataiban, de POD szerepe ismert a kötelezően színesen gesztesedő fafajok gesztesedésében és a növényi szövetek színesedésében.
3. Bizonyítani, hogy a vörös álgeszt kialakulása nem gombákra vezethető vissza.
4. Tanulmányozni az összfenol tartalom sugárirányú és magasság szerinti változásait, a fenoloidok szerepét az álgesztesedésben. Elválasztani és azonosítani, majd konkrét fenoloidok esetében is vizsgálni a koncentrációik sugár- és magasságszerinti változásait. Azonosítani az álgeszt színeképző anyagainak képzésében résztvevő fenoloidokat.
5. *In vitro* kísérletekben modellezni az álgeszt színanyagainak képződését párhuzamosan vizsgálva az enzim katalizált és enzim nélkül megvalósuló reakciókat.
6. Összehasonlítani az álgesztes bükkből izolált és az *in vitro* kísérletekben előállított színes termékeket.
7. Összevetni a bükk álgesztesedését a *Robinia*- és *Juglans*-típusú kötelező színes gesztesedéssel.

II. KÍSÉRLETI RÉSZ

5. MINTA, ANYAG ÉS MÓDSZER

5.1 A vizsgált törzsek és mintakorongok

5.1.1 A mintavétel szempontjai

A méréseimhez nagyszámú törzsből vett mintakorongokat használtam fel. A mintavétel kapcsán a következő szempontokat tartottam szem előtt:

- Mintavétel során egy adott állományból 3 álgesztes és 3 nem álgesztes törzset választottam ki. A törzsek egyedi sajátágának kiküszöbölése végett vettem mindkét populációból 3-3 mintát. Hogy az álgesztesedés során végbemenő folyamatokat mindig össze tudjam vetni a „fehér” bükk megfelelő szöveteiben végbemenőkkel, ugyanolyan számban álgesztet nem tartalmazó törzsekből származó korongokat is vettem.
- A kiválasztott törzsekből 3 méter magasságból vágunk ki a mintakorongokat, mivel a leggyakrabban előforduló, hosszirányban orsó alakú álgeszt átmérője 3-6 m között a legnagyobb.
- Vizsgálataim során a kémiai paraméterek sugár irányú változását vizsgáltam a mintakorongokban a lentebb ismertetett mintakijelölést- és feldolgozást alkalmazva.
- A kémiai paraméterek magasság szerinti eloszlását is vizsgáltam egy-egy, azonos állományból származó fehér és álgesztes törzsben (ld. 2001. februári mérés), mindkét vizsgált törzsből méterenként véve mintakorongokat egészen az első villa magasságáig.
- A mérések során a vegetációs időszak különböző időpontjaiban vettem mintát (január, február, március, október). A mintavételek időpontjait úgy választottam meg, hogy többnyire a kötelező színes gesztesedés időszakába (július-január) essenek (MAGEL, 2000). Az ettől eltérő mintavételek (február, március) annak vizsgálatára is szolgáltak, hogy az álgesztesedés molekuláris folyamatai a július-januári időszakon kívül is zajlanak-e. A mintavételek 2000 – 2004 között történtek.
- A bükk faanyag tulajdonságainak száradás során történő vizsgálatához egy-egy, azonos állományból származó törzsből származó mintakorongot használtam fel (ld. 2001. január).

A különböző időpontokban történt mintavételek paramétereit, a törzsek életkorát, az álgeszt paramétereit valamint a mintákból végzett méréseket a 8. Táblázat összegzi. A kutatási eredményeim részletes bemutatásánál a mért adatok mellett feltüntetett mintavételi időpont a 8. Táblázat alapján egyértelműen azonosítja a vizsgált korongokat, valamint a vizsgálati körülményeket.

8. Táblázat A mintavételi időpontok, a vizsgált törzsek paraméterei és az elvégzett mérések.

Mintavétel ideje	Mintavétel helye	Törzsek kora (üzemterv szerint)	Korong száma/ jele	Álgeszt típusa	Korong Átmérő/álgeszt átmérő 3 méter magasságban	Elvégzett vizsgálatok
2001. január	TAEG Rt., Sopron 171a-b határa	100-110 év		felhős	45 cm / 16 cm (15%)	Totálfenol tartalom időbeni változása száradás során.
		100-110 év		-	36	
2001. február	TAEG Rt., Sopron 171	100-110 év		felhős	42 cm / 13 cm	Totálfenol-, sav-, összcukor-, POD-, fehérje- és szárazanyagtartalom magasság szerinti változása egy álgeszt és egy álgesztmentes törzsben.
		100-110 év		-	42 cm	
2002. január	TAEG Rt., Sopron 153c	91-101 év (99 év üt. szerint)	1.	felhős	32 cm / 12 cm	A pH, sav-, totálfenol-, összcukor- és szárazanyagtartalom, a POD és PPO-aktivitás, aktivitások pH függésének sugár irányú vizsgálata. Elektronmikroszkópos vizsgálatok.
			2.	felhős	30 cm / 16 cm	
			3.	felhős	49 cm / 8 cm	
			4.	-	30 cm	
			5.	-	39 cm	
			6.	-	43 cm	
2002. március	TAEG Rt., Sopron 188a	91-101 év (99 év üt. szerint)	I.	felhős	34 cm / 11 cm álgeszt (14%)	A sav-, szárazanyag- és totálfenoltartalom, a POD és PPO aktivitás, a fehérje-, összcukor-, mono- és oligoszacharidtartalom és a pH sugár irányú változása.
			II.	pillangós	31 cm / 7 cm (10%) (10m-ről vett korong)	
			III.	aszimmetrikus	35 cm / 7 cm (9%)	
			IV.	-	30 cm	
			V.	-	28 cm	
			VI.	-	37 cm	
2003. január	TAEG Rt., Sopron 200 b2	(105 év üt. szerint)		felhős	56 cm / 20 cm	Fenolok elválasztása és azonosítása. A szárazanyag- totálfenol-, (+)-katechin-, (-)-epikatechin-, glikozid- és aglikontartalom sugár irányú eloszlása.
				-	53 cm	
2003. október	SEFAG Rt., Kaposvár	100 éves üt. szerint	I.	Felhős	45 cm / 15 cm	A szárazanyag-, totálfenol-, (+)-katechin-, (-)-epikatechin-, glikozid- és aglikon-tartalom sugár irányú eloszlása. Sav-, fehérje-, összcukor-, mono- és oligoszacharid-tartalom vizsgálata. A POD és PPO aktivitások és az aktivitások pH függésének mérése.
			II.	Felhős	49 cm / 22 cm	
			III.	Felhős	41 cm / 12 cm	
			IV.	-	47 cm	
			V.	-	41 cm	
			VI.	-	43 cm	
2004. január	TAEG Rt., Sopron 151 c	100 éves üt. szerint	11	Felhős	40 / 16	A totálfenol-, (+)-katechin-, (-)-epikatechin-tartalom mérése.
			12	Felhős	37 / 15	
			13	Felhős	48 / 20	
	TAEG Rt., Sopron 152 c	100 éves üt. szerint	14	-	44	
			15	-	41	
			16	-	47	
2005. március	TAEG Rt., Sopron	100 éves üt. szerint	-	Felhős	44 cm/15 cm	Enzimek és fenolok <i>in vitro</i> reakciója, színanyag vizsgálata

5.1.2 A fakorongok feldolgozása, mintavételi helyek a korongban

A kiválasztott törzsekből kivágott mintakorongokat azonnal hazaszállítottuk és feldolgoztuk. Az enzinvizsgálatokhoz felhasznált fakorongokat a feldolgozásig szárazjégben tároltuk (2003. október). A korongokon kijelöltem a mintavételi helyeket (21. ábra, 9-10. Táblázatok), majd a kérget eltávolítottam és a korongokat feldaraboltam.

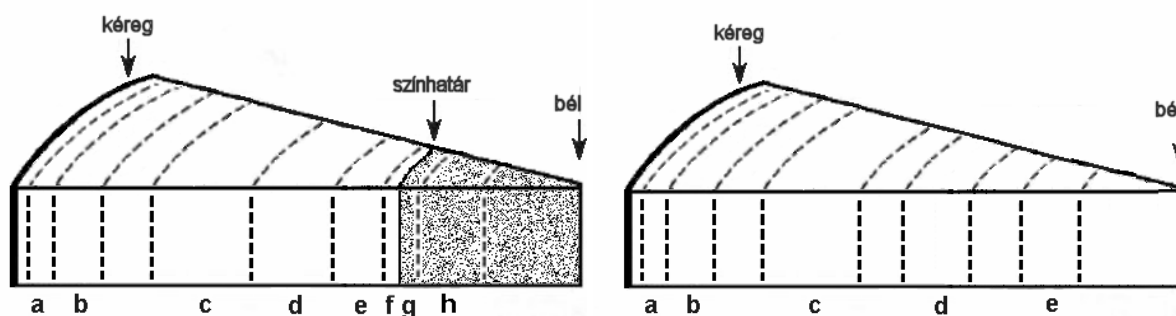
A korongok kijelölésénél problémát okozott, hogy a különböző törzsekből származó korongok valamint az álgesztek más-más átmérőjűek voltak. A mintavételnél igyekeztem azonos átmérővel, illetve álgeszt mérettel és alakkal (egyszerű, illetve felhős) rendelkező korongokat begyűjteni. A mintavétel egységesítésére és a korongok összehasonlíthatósága céljából a mintákat a különböző átmérőjű korongokból a *sugárnak megfelelő arányban* jelöltem és vágtam ki, így az azonos betűjelű minták azonos anatómiai jellegű faszöveteket reprezentálnak az azonos *típusú* korongokban. Az álgeszt határáról vett minták (**f** és **g** minták) a hagyományos színes gesztelésnél megismert ún. „határzóna”-nak felelnek meg. A mintavételek relatív helyzetét az álgesztes és a fehér fakorongokban, valamint a hozzájuk rendelt betűjeleket a 9. és a 10. Táblázatok foglalják össze, illetve a 21. ábra szemlélteti.

9. Táblázat Mintavételi helyek az álgesztes korongokban

<i>Minta jele</i>	<i>Minta neve</i>	<i>Minta vastagsága (cm)</i>	<i>Mintavétel helye a sugár %-ában (kívülről számítva)</i>
a	Külső szíjács	2 – 3	0 – 12 %
b	Belső szíjács	2 – 3	12 – 22 %
c	Átmeneti zóna	2 – 3	30 – 40 %
d	Külső érett fa	2 – 3	40 – 50 %
e	Belső érett fa	2 – 3	50 – 62 %
f	Határzóna (fehér)	0.5	
g	Határzóna (vörös)	0.5	
h	Álgeszt belseje	3	– 85 %

10. Táblázat Mintavételi helyek az álgesztmentes korongokban

<i>Minta jele</i>	<i>Minta neve</i>	<i>Minta vastagsága (cm)</i>	<i>Mintavétel helye a sugár %-ában (kívülről számítva)</i>
a	Külső szíjács	2 – 3	0 – 12 %
b	Belső szíjács	2 – 3	12 – 22 %
c	Átmeneti zóna	2 – 3	30 – 40 %
d	Külső érett fa	3 – 4	50 – 65 %
e	Belső érett fa	3	72 – 85 %



21. ábra Mintavételi helyek az álgesztes és a fehér korongokban

A kísérleti eredményeket bemutató ábrákon (III. fejezet) a színhatárt függőleges, pontozott vonallal jelöltem.

A magasság szerinti vizsgálatoknál (ld. 2001. február) mindkét vizsgált törzsből méterenként vettem mintakorongokat az első villáig és ezeket a fenti módon jelöltem ki és dolgoztam fel. A mintavételi magasságokat a 11-12. Táblázatok foglalják össze.

11. Táblázat Az álgesztes törzs magasság szerinti vizsgálata – a törzs és az álgeszt átmérői különböző mintavételi magasságokban. A magasság a döntőfűrészvágás lapjától számítva. Különböző színnel az egyes rönköket (ld. 1. sz. melléklet) jelöltem.

H(m)	0.04	1	2.05	2.96	4	5	6	7	8	9	10	11	12	12.5	13.5	14.5	15
Rönk	I.				II.			III.			IV.			V.			
Törzs átmérő (cm)	54	46	44	42	42	43	43	38	36	38	34	28	32	32	30	32	30
Álgeszt átmérő (cm)	0	7	10	13	12.5	13.1	12.8	10	8	9.3	2	6	8.5	6	1	5.6	0

12. Táblázat Az álgesztmentes törzs magasság szerinti vizsgálata – a törzs és az álgeszt átmérői különböző mintavételi magasságokban. A magasság a döntőfűrészvágás lapjától számítva. Különböző színnel az egyes rönköket jelöltem.

H(m)	0.05	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11.4
Rönk	I.				II.			III.			IV.	
Törzs átmérő (cm)	48	40	40	42	42	42	39	32	32	30	30	28

A korongból kivágott famintákból reszelővel 25 grammot lereszeltem, mindegyik lereszelt mintát homogenizáltam és a mérési módszernek megfelelően extraháltam. A reszelékek szemcsefrakciójának méreteloszlását mindegyik mintára azonosnak feltételeztem, de a pontos méreteloszlást frakcionálással nem vizsgáltam.

5.2 Extrakció, anyag, eszköz és vizsgálati módszer

Az álgesztesedés élettani folyamatait a faanyagból mért kémiai paraméterek segítségével követtem nyomon. Mértém az egyes paraméterek sugár irányú, illetve magasság szerinti változásait az álgesztes és a fehér bükkben. A meghatározások során az alábbi, élettani szempontból szignifikáns és irányadó kémiai paramétereket mértem, illetve vizsgálatokat hajtottam végre a vizsgált korongok faszövetein:

- Savtartalom (szabad-, kötött- és összesav-tartalom)
- Enzimaktivitások (peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek)

- Totálfenol tartalom
- Egyes fenoloidok minőségi és mennyiségi meghatározása
- A bükk fenoloidjainak és enzimjeinek *in vitro* reakciója
- Az álgeszt színanyagainak vizsgálata
- Összcukortartalom
- Cukrok minőségi és mennyiségi meghatározása
- Elektronmikroszkópos vizsgálatok

5.2.1 A pH. Szabad-, kötött- és összsav-tartalom

A savtartalmak meghatározása PACKMAN (1960) és SUBRAMANIAN és mtsai. (1983) elvén alapulnak. Az ebből továbbfejlesztett és általam is használt módszert NÉMETH dolgozta ki 1987-ben.

Extrakció

Vizes extrakció

5 gramm élőnedves fareszeléket 30 ml desztillált vízzel leöntünk és 24 óráig szobahőmérsékleten állni hagyjuk. Az ezt követő szűrés során négyszer 17.5 ml desztillált vízzel átmoszuk a mintát, majd hagyjuk lecsepegni. A szűrletet 100.0 ml-es mérőlombikba öntjük és jelre töltjük desztillált vízzel.

Nátrium-acetátos extrakció

5 gramm élőnedves fareszeléket 30 ml 0.1M-os nátrium-acetát oldattal leöntünk és 24 óráig szobahőmérsékleten állni hagyjuk. Az ezt követő szűrés során egyszer 17.5 ml nátrium-acetát oldattal, majd háromszor 17.5 ml desztillált vízzel mossuk a mintát, majd hagyjuk lecsepegni. A szűrletet 100 ml-es mérőlombikba öntjük és jelre töltjük desztillált vízzel.

Mérési módszer

Faanyag pH-jának mérése:

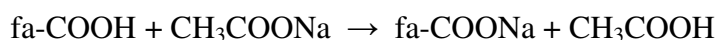
A vizes szűrlet pH-ját vettem a faanyag pH-jának.

Szabadsav-tartalom meghatározás

Az extraktumból 50 ml-t kipipettázunk egy 100 ml-es főzőpohárba, majd a pH-elektrodát belehelyezve folyamatos kevergetés mellett 0.005M NaOH oldattal megtitráljuk. A titrálás végpontját a titrálás görbéből, illetve annak első és második deriváltjából határozzuk meg az inflexiós pont megállapításával. A kapott eredményt mmol NaOH/100g száraz fa egységben adjuk meg (NÉMETH, 1987).

Összessav-tartalom meghatározása

A nátrium-acetátos áztatás során -feltételezve, hogy a fában kötött formában jelen lévő savas karakterű molekulák (dikarbonsavak, fenolkarbonsavak stb.) az ecetsavnál erősebb savak- a következő reakció játszódik le:



Ahol a fa-COOH a fában lévő karboxilcsoportokat jelöli.

A titrálást 0.0075M-os NaOH mérőoldattal hajtjuk végre. A kapott eredményt az előbb ismertetett mértékegységben adjuk meg. Ezen értékből kivonva a szabad savtartalmat megkapjuk a kötött savtartalmat (NÉMETH, 1987).

Eszközök

Radelkis OP-274 digitális pH mérő (Radelkis, Budapest),

Vegyszerek

A felhasznált vegyszerek (nátrium-hidroxid, nátrium-acetát) analitikai tisztaságúak voltak.

5.2.2 A peroxidáz és a polifenol-oxidáz enzimek aktivitása

A két enzim szerepéről

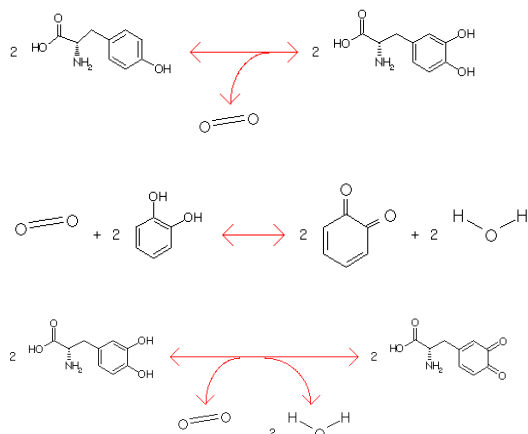
A kötelező színes gesztisedés analógiájára (DEHON és mtsai., 2001, 2002) feltételezhető, hogy az álgesztisedés folyamataiban is növényi fenolok (flavonoidok) oxidálódnak enzimatikusan és oligomerizálódnak. A növényi szövetek színesedésében, a fenoloidok enzimatis oxidációjában két enzimrendszernek, a peroxidáz (POD) és a polifenol-oxidáz (PPO) enzimeknek van kitüntetett szerepe. Az álgesztisedés enzimfolyamatainak szisztematikus vizsgálata nem történt meg ezért is aktuális ennek két enzimnek a vizsgálata.

A POD (EC 1.11.1.7) több különböző funkcióval is rendelkezik a növényekben: részt vesz a sejtdifferenciálódásban, az IAA oxidációjában, lignifikációban, a gesztképződésben (ZIEGLER, 1968; SALMA BAQUI és SHAH, 1985; STICH és EBERMANN, 1987, 1988; DEHON és mtsai., 2001, 2002). A sejten belüli hidrogén-peroxid bontása során felszabaduló oxigént használja fel oxidációs reakciókban. GASPÁR és mtsai. (1982) szerint egyes esetekben a POD a H₂O₂ bontása nélkül, közvetlenül a molekuláris oxigén felhasználásával is képes oxidálni. Szubsztrátumként felhasználhat többek között különböző fenolokat, indolecetsavat, aszkorbinsavat. Fontos szerepe van a növények oxidatív stresszre adott válaszreakcióiban (CHANDRU és mtsai., 2003). Az enzim által katalizált reakciók általános egyenlete a 22. ábrán látható.

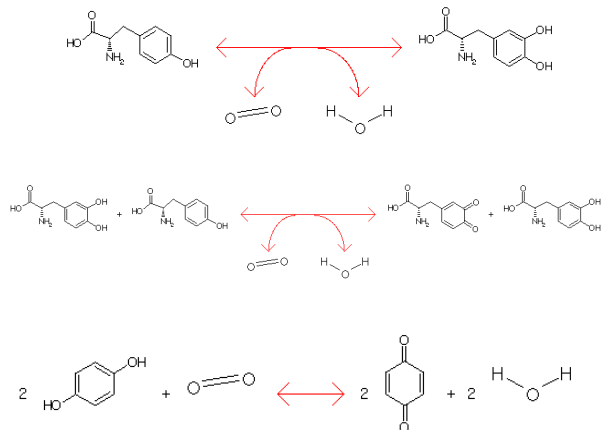


22. ábra A peroxidáz enzim (E.C. 1.11.1.7) által katalizált reakció

A PPO o-difenolok oxidációját katalizálja o-kinonokká (EC 1.10.3.1), illetve a fenolok orto hidroxilálását o-difenolokká (EC 1.14.18.1) molekuláris oxigén segítségével (ZIEGLER 1968; LAVER és MUSBAH, 1997). A keletkező vegyületek és oxidatív polimerizációjukkal képződő termékeknek aktív szerepe van a növényi szervezet védekezési reakciójában biotikus és abiotikus hatásokkal szemben (HESS 1958; FELTON és mtsai., 1992; STOUT és mtsai., 1998; BALDWIN és PRESTON, 1999). A PPO enzim által katalizált reakciók általános egyenlete a 23. és a 24. ábrákon látható.



23. ábra A polifenol-oxidáz (E.C. 1.10.3.1) által katalizált reakciók.



24. ábra A polifenol-oxidáz (E.C. 1.14.18.1) által katalizált

Extrakció

Az enzimaktivitás méréséhez felhasznált korongot, illetve korong-darabokat a döntés után azonnal szárazjégbe tettük és a mérésig abban tároltuk, hogy elkerüljük az enzimfehérjék degradációját. Közvetlenül a mérés előtt, a mintákat feldaraboltam és felaprítottam.

Az extrakció menete a következő volt: 0.6 g felaprított faanyag homogenizálása 15 ml pufferrel. Az elegy kevertetése mágneses keverővel 10 percig, majd tárolás egy napig 4°C-on. Ezután kevertetés újabb 10 percig, majd centrifugálás 15 percig 6000/perc fordulatszámon. A POD és PPO aktivitások pH függésének méréséhez az álgesztes korongok fehér (összesen 18 minta) és vörös (összesen 6 minta) lereszelt faszöveteiből egy-egy homogén átlagmintát készítettem és ezt mindig a mérési pH-nak megfelelő pufferrel extraháltam (0.6 g-ot mindegyik frakcióból 15 ml pufferrel). Ugyanígy egy átlagmintát készítettünk a három fehér korong lereszelt faszöveteiből (15 mintából összesen) és ezt szintén az előbbi eljárásnak megfelelően mindig a mérési pH-nak megfelelő pufferrel extraháltam. A mérési pH tartomány 4.9-9.0 volt. Az aktivitási értékeket U/ml -ben adtuk meg az enzimaktivitások pH függésére, illetve U/μg fehérjében az egyes korongokra.

Mérési módszer

Mindkét enzim aktivitásának sugár irányú változását és az aktivitások pH függésének meghatározását az extrakcióval azonos pH-n mértem. Minden meghatározásánál három párhuzamos mérést végeztem.

POD aktivitás meghatározása

Szubsztrátum: 0.01g/ml koncentrációjú 3,3'-diaminobenzidin metanolban (20 μl), 0.3%-os H₂O₂ (20 μl); puffer: KH₂PO₄-Na₂HPO₄*2H₂O puffer (1700 μl); minta: (20 μl). Abszorbancia mérés 480 nm-en (SHANNON és mtsai., 1966). 0.01 ΔA/perc -et vettünk 1 Unit-nak.

PPO aktivitás meghatározása

A PPO enzim kétféle aktivitása közül (katekoláz-, illetve krezoláz-aktivitás) a kísérleteinkben a katekoláz aktivitást vizsgáltam (o-difenolok oxidációja o-kinonná). Szubsztrátum: 0.2M-os pirokatechin a megfelelő pH-jú pufferben oldva (1000 μl); puffer: KH₂PO₄-Na₂HPO₄*2H₂O puffer (1000 μl); minta: (500 μl). Abszorbancia mérése 420 nm-en. 0.001 ΔA/perc -et vettem 1 Unit-nak.

Fehérjetartalom meghatározása

A protein meghatározáshoz a BRADFORD-módszert használtam (BRADFORD, 1976). 0.05g Coomassie Brilliant Blue G-250 reagenst 25 ml 95%-os etanolban és 50 ml 85%-os H_3PO_4 -ban feloldottunk. Az elegyet desztillált vízzel 500 ml-re töltöttem fel. Az elkészített reagenst Whatman GF/A üvegszálás szűrőpapíron szűrtem, amíg a szűrlet színe barnás zöld nem lett és a szűrőpapíron már nem maradt fenn kék színű maradék. 2.4 ml reagenst elegyítettünk 0.6 ml extrahált mintával a mérési üveg küvettában, majd erőteljesen összeráztam az oldatot és a fotométerbe helyeztem. A mért értéket 595 nm-en 4 perc után olvastuk le, amikor az abszorbancia érték stabilizálódott. Standardnek 92%-os BSA-t (szérum albumin) használtam. A fehérjetartalmat száraz faanyagra vonatkoztatva adtam meg.

Eszközök

Variomag Poly15 mágneses keverő, Hettich EBA 21 centrifuga. Az enzimaktivitások és a fehérjetartalmak méréséhez Hitachi U-1500 spektrofotométert használtam. A fotometriás enzimaktivitás-méréshez saját fejlesztésű adatgyűjtő és kiértékelő szoftvert használtam (ThreeKey 1.0, Sopron, Magyarország). A vegyszerek analitikai tisztaságúak voltak és a Merck, Sigma Aldrich és Reanal cégektől szereztük be őket.

Vegyszerek és fogyóeszközök

Pirokatechin, kálium-dihidrogén-foszfát, dinátrium-hidrogén-foszfát, Coomassie Brilliant Blue G-250, absz. etanol, metanol, foszforsav (Reanal, Budapest), 92%-os BSA, 3,3'-diaminobenzidin, Whatman GF/A üvegszálás szűrőpapír (Sigma, Budapest). A felhasznált vegyszerek analitikai tisztaságúak voltak.

5.2.3 A totálfenol tartalom

A fenoloidok szerepéről

A növényi fenolok (elsősorban flavonoidok és fenolkarbonsavak) jelentős szerepet töltenek be a növények életében, a szövetek élettani funkcióiban. A mechanikailag, vagy fertőzés által megsértett szövetben az addig külön kompartmentekben elhelyezkedő fenolok és az oxidoreduktáz enzimek egymással érintkezésbe kerülnek. A reakcióban keletkező kinonok igen reakcióképes vegyületek, elektronmegkötő képességgel rendelkeznek. Az elektronok különböző vegyületekből, csoportokból, illetve szabad gyököktől származhatnak (DENISOV és KHUDYAKOV, 1987; YAO-CHING és mtsai., 2002).

A fenoloidok enzimkatalizált oxidációjában keletkezett kinonok és polimerjeik kémiai gátat emelnek a sérülés nyomán bekövetkező fertőzésnek, illetve a már megtörtént fertőzés továbbterjedésének (GOODMANN és mtsai., 1991). HESS (1958) kiemeli, hogy néhány oxidált fenolvegyület aminosavakkal, peptidekkel és egyszerű fehérjékkel komplexeket képez. Ezek a komplexek az aminosavak oxidatív dezaminálásának katalizátorai. Rovartámadás esetén a PPO által katalizált enzimreakciókban keletkező kinonok a növény fehérjéivel reagálva csökkentik azok hozzáférhetőségét, emészthetőségét (FELTON és mtsai., 1992; STOUT és mtsai., 1998; BALDWIN és PRESTON 1999). Ez a reakció bekövetkezhet a fertőzést okozó vírus burkolófehérjéivel is, és így a vírus inaktíválódik. A kinonok és származékaik tehetők felelőssé a növényi szövetek sérülését követő színváltozásokért is.

A kötelező színes gesztésedés során a fenolok akkumulációja és oxidációja figyelhető meg a színhatáron (DELLUS és mtsai., 1997; BURTIN és mtsai., 1998; DEHON és mtsai., 2002). A gesztben akkumulálódott fenolok és származékaik felelősek a színes geszt savasságáért, annak

sötétebb színéért, biotikus és abiotikus hatásokkal szembeni jobb ellenálló képességéért, a faanyag jobb tartósságáért.

Extrakció

A totálfenol tartalom meghatározásához 0.5 g fareszeléket 50 ml 80%-os vizes metanollal extraháltam 6 óráig folyamatos extrakcióval mágneses keverővel. Az extraktumot Whatman GF/A üvegszálás szűrőpapíron szűrtem.

Mérési módszer

A totálfenol tartalmat Folin-Ciocalteu módszerével határoztam meg (SINGLETON és ROSSI, 1965), standardként kvercetint használtam. A mérési eredményeket súlyállandóságig szárított faanyagra vonatkoztattam.

Eszközök

Shimadzu UV-3101-PC spektrofotométer, Varimag Poly15 típusú mágneses keverő.

Vegyszerek és fogyóeszközök

Whatman GF/A üvegszálás szűrőpapír (Sigma, Budapest), metanol (Reanal, Budapest), kvercetidin-dihidrát (Carl Roth GmbH, Karlsruhe, Németország), desztillált víz (Millipore Elix 10 készülék). A felhasznált vegyszerek analitikai tisztaságúak voltak.

5.2.4 Az egyes fenoloidok minőségi és mennyiségi meghatározása

Extrakció

A fenoloidok rétegekromatográfiás azonosításánál és mennyiségi meghatározásánál ugyanabból az extraktumból indultam ki (ld. eredeti kivonat) melyből a totálfenol tartalom meghatározást végeztem. Az egyes fenoloidok alacsony koncentrációja miatt az eredeti kivonatot töményíteni kellett. A töményítéshez 15 ml eredeti kivonatot szárazra pároltam rotációs bepárlóval (40 °C gőztérhőmérséklet) és a maradékot 1.5 ml metanolba oldottam vissza. Ezt az oldatot használtam az egyes *fenoloidok* és *cukrok* rétegekromatográfiás analíziséhez.

5.2.4.1 A flavan-3-olok vizsgálata

Mérési módszer

A flavan-3-ol vegyületek közül a (+)-katechin-t és a (–)-epikatechin-t azonosítottam és mennyiségüket meghatároztam a bükk szöveiteiben. Ehhez hagyományos rétegekromatográfiás módszert alkalmaztam. Az analízis paraméterei a következők voltak:

Állófázis: TLC szilikagél réteg, 20 cm × 10 cm-es. A rétegeket analízis előtt nem mostam.

Mozgófázis: 9:1 diizopropil éter : hangyasav (FECKA és mtsai., 2001).

Mintafelvétel: a réteg aljától 6 mm-re, bal szélétől 22 mm-re. Sávszerű mintafelvétel automatizált mintafelvívővel. Sávszélesség: 4 mm, sávok közötti távolság: 8 mm. Egy lemezre összesen 20 sáv felvitele volt lehetséges, ebből 5 standard volt. Mindegyik mintából 3 párhuzamos mérés, így egy réteglapon 5 mintát lehetett analízálni.

Felvitt mintamennyiség: álgesztes faszövegek esetén 30 µl, egyébként 20 µl. A felvitt standard-ek mennyisége 0.1 mg/ml -es törzsoldatból: 1-7 µl (100-700 ng).

Kifejlesztés: 20 cm × 20 cm-es „twin trough chamber” kamrában, mindegyik vájúba 8-8 ml mozgófázis. A kifejlesztésnél telítetlen gőztérű kamrát alkalmaztam. Mindegyik kifejlesztéshez friss mozgófázis. Kifejlesztési távolság 10 cm.

Előhívás: kifejlesztett réteglapok szárítása meleg levegőáramban. Lefújás vanillin-kénsav reagenssel (STAHL, 1962) és melegítés szárítószekrényben 5 percig 120°C-on.

Minőségi azonosítás: R_f érték alapján, illetve spektrummal való összehasonlítás alapján. A flavan-3-olok vörös foltként jelennek meg.

Mennyiségi kiértékelés: denzitométerrel abszorpciós módban, mindkét komponensre 513 nm-en 5 pontos kalibrációt és polinomiális regressziót alkalmazva a csúcsterület alapján.

Eszközök

Varimag Poly15 mágneses keverő, Büchi Rotavapor rotációs bepárló (Büchi, Flawil, Svájc), Camag TLC Scanner 3 denzitométer (WinCATS 1.2.3 szoftver), Camag Linomat 5 automaikus mintafelvívő, Camag Twin Trough Chamber kromatográfiás kád (Camag, Muttensz, Svájc), MERCK TLC Sprayer előhívó egység (Merck, Budapest).

Vegyszerek és fogyóeszközök

Hangysav (98%), kénsav (96%), abs. etanol (Reanal, Budapest), diizopropil-éter, vanillin, (+)-katechin, (-)-epikatechin (Sigma, Budapest). A felhasznált vegyszerek analitikai tisztaságúak voltak. TLC szilikagél 60 F₂₅₄ állófázis (Merck 1.05554) (Merck, Darmstadt, Németország).

5.2.4.2 A flavonoid glikozidok és aglikonjaik vizsgálata

Flavonoid aglikonok vizsgálata

A szakirodalom szerint a bükkből jelen lévő egyéb flavonoidok (aglikonok és glikozidok) azonosítása végett az eredeti extraktumokon savas hidrolízist hajtottam végre. A hidrolízis után szabaddá váló és már az eredetileg is az extraktumban megtalálható aglikonok szétválasztását és azonosítására OPLC (túlnyomásos rétegekromatográfia) technikát alkalmaztam. A módszer előnye a hagyományos TLC-vel szemben a nagyobb kifejlesztési távolság és a magasabb elméleti tányérszám.

Mérési módszer

Hidrolízis

Az eredeti extraktumokból (ld. totálfenol vizsgálat, 5.2.3 fejezet) 20 ml-t szárazra pároltam rotációs bepárlóval (40 °C gőztér hőmérséklet) és a maradékot 4 ml metanolba oldottam vissza. Ebből 2.0 ml-t elegyítettünk 3.0 ml 2.0 M-os HCl oldattal és hozzáadtunk 4.0 mg aszkorbinsavat. Az elegyet 2 órán át 80 °C-on refluxáltattam. Az elegyet rotációs bepárlóval szárazra pároltam és újra 2 ml-re töltöttem fel metanollal. A kapott törzsoldatból 0.5 ml-t 0.7 M-os Na₂CO₃ oldattal semlegesítettem. Ezt a semlegesített törzsoldatot használtam a rétegekromatográfiás analízishez.

Az aglikonok elválasztása és azonosítása

Állófázis: 20 cm × 20 cm-es szélezett HPTLC réteg.

Mozgófázis: 6:3:1 toluol:etil-acetát:hangyasav.

Mintafelvétel: a réteg aljától 25 mm-re, bal szélétől 20 mm-re. Sávyszerű mintafelvétel automatizált mintafelvívővel. Sáv szélesség: 5 mm, sávok közötti távolság: 9 mm. Egy lemezre összesen 18 sáv felvitele volt lehetséges, ebből 5 standard volt. Mindegyik mintából 3 párhuzamos mérés, így egy réteglapon 5 mintát lehetett analízálni.

Felvitt mintamennyiség: 30 µL. Standardként kvercetint és taxifolint alkalmaztunk. A felvitt standard-ek mennyisége 0.5 mg/ml-es törzsoldatból: 0.1-0.7 µl (50-350 ng) mindkét komponens esetében.

Kifejlesztés: OPLC 50 túlnyomásos rétegekromatográfiás készülékben. Párnanyomás: 50 bar. Rapid szakasz: 260 μ l. Adagolt mozgófázis mennyisége: 5000 μ l. Áramlási sebesség: 320 μ l perc⁻¹.

Előhívás: kifejlesztett réteglapok szárítása szárítószekrényben 105 °C-on 2 percig. Lefújás 1%-os difenilbórsav- β -aminoetilészterrel, melegítés újra mint előbb, utána lefújás 5%-os Polietilén-glikol-4000 oldattal (STAHL, 1962).

Minőségi azonosítás: R_f érték alapján, illetve spektrummal való összehasonlítás alapján.

Mennyiségi kiértékelés: Scannelés 4 nap múlva 436 nm-en fluoreszcenciás módban, K540-es felülatéresztő optikai szűrő alkalmazásával.

Eszközök

Büchi Rotavapor rotációs bepárló (Büchi, Flawil, Svájc), Camag TLC Scanner 3 denzitométer, Camag Linomat 5 automaikus mintafelvívő (Camag, Muttenz, Svájc). MERCK TLC Sprayer előhívó egység (Merck, Budapest). OPLC BS-50 túlnyomásos rétegekromatográfiás készülék (Bionisis SA, Le Plessis Robinson, Franciaország).

Vegyszerek és fogyóeszközök

Kvercetin, taxifolin (Carl Roth GmbH, Karlsruhe, Németország), sósav, metanol, aszkorbinsav, toluol, etil-acetát, hangyasav, nátrium-karbonát (Reanal, Budapest), víz (Millipore Elix 10 készülék), polietilén-glikol-4000 (Merck, Darmstadt, Németország), difenilbórsav- β -aminoetilészter (Sigma, Budapest). A felhasznált vegyszerek analitikai tisztaságúak voltak. Állófázis: szélezett HPTLC szilikagél 60 F₂₅₄ réteg (Merck 1.05548), gyártó: Bionisis SA, Le Plessis Robinson, Franciaország.

Flavonoid glikozidok vizsgálata

A bükken található flavonoid glikozidok elválasztására és mennyiségi meghatározásához szintén túlnyomásos rétegekromatográfiás eljárást alkalmaztam. Ezeknek a mennyiségét egységesen a rutin (kvercetin-3-O-rhamnoglikozid) standardra vonatkoztatva adtam meg.

Extrakció

Ld. 5.2.4 fejezet!

Mérési módszer

Állófázis: 20 cm $\times$ 20 cm-es szélezett HPTLC réteg.

Mozgófázis: I.: 5:3:1:1 etil-acetát:metil-etil-ke-ton:hangyasav:víz (STAHL, 1962) és

II.: 6:3:1 toluol:etil-acetát:hangyasav.

Mintafelvitel: a réteg aljától 25 mm-re, bal szélétől 15 mm-re. Sáv-szerű mintafelvétel automatizált mintafelvívővel. Sáv-szélesség: 4 mm, sávok közötti távolság: 9 mm. Egy lemezre összesen 20 sáv felvitele volt lehetséges, ebből 5 standard volt. Mindegyik mintából 3 párhuzamos mérés, így egy réteglapon 5 mintát lehet analizálni.

Felvitt mintamennyiség: álgesztes faszövetek esetén 30 μ l, egyébként 25 μ l. Standardként rutint alkalmaztunk. A felvitt standard-ek mennyisége 0.05 mg/ml törzsoldatból: 1-7 μ l (50-350 ng).

Egymást követő kifejlesztés:

I. mozgófázissal: OPLC 50 túlnyomásos rétegekromatográfiás készülékben. Párnanyomás: 50 bar. Rapid szakasz: 260 μ l. Adagolt mozgófázis mennyisége: 5000 μ l. Áramlási sebesség: 320 μ l perc⁻¹. Kifejlesztés után a réteg szárítása. **II. mozgófázissal:** OPLC 50 túlnyomásos

rétegekromatográfiás készülékben. Párnanyomás: 50 bar. Rapid szakasz: 280 μ l. Adagolt mozgófázis mennyisége: 4234 μ l. Áramlási sebesség: 320 μ l perc⁻¹.

Előhívás: kifejlesztett réteglapok szárítása szárítószekrényben 105 °C-on 2 percig. Lefújás 1%-os difenilbórsav- β -aminoetilészterrel, melegítés újra mint előbb, utána lefújás 5%-os Polietilén-glikol-4000 oldattal (STAHL, 1962).

Mennyiségi kiértékelés: Scannelés 4 nap múlva, 436 nm-en fluoreszcenciás módban, K540-es felülatéresztő optikai szűrő alkalmazásával.

Eszközök

Büchi Rotavapor rotációs bepárló (Büchi, Flawil, Svájc), Camag TLC Scanner 3 denzitométer, Camag Linomat 5 automaikus mintafelvívő (Camag, Muttenz, Svájc). MERCK TLC Sprayer előhívó egység (Merck, Budapest). OPLC BS-50 túlnyomásos rétegekromatográfiás készülék (Bionisis SA, Le Plessis Robinson, Franciaország).

Vegyszerek és fogyóeszközök

Kvercetin, taxifolin (Carl Roth GmbH, Karlsruhe, Németország), metanol, etil-acetát, metil-etil-ke-ton, hangyasav (Reanal, Budapest), polietilén-glikol-4000 (Merck, Darmstadt, Németország), difenilbórsav- β -aminoetilészter, rutin (Sigma, Budapest), víz (Millipore Elix 10 készülék). A felhasznált vegyszerek analitikai tisztaságúak voltak. Állófázis: szélezett HPTLC szilikagél 60 F₂₅₄ réteg (Merck 1.05548), gyártó: Bionisis SA, Le Plessis Robinson, Franciaország.

5.2.5 A bükk fenoloidjainak és enzimjeinek *in vitro* reakciója

A bükk fenoloidjainak *in vitro* reagáltatásával bizonyítható, hogy a bükkben található fenolok közül melyek alakulnak át a színhatáron, alakítják ki az álgeszt színanyagait. A vizsgálat során bükk szíjácsából pufferált enzimkivonatot készítettem, melynek pH-ja az álgesztre jellemző (6.0-6.5) értékű volt. Az enzimkivonat adott térfogatú mennyiségéhez az élő fára jellemző koncentrációhoz képest mintegy 2 nagyságrendnyi (kb. százszoros) feleslegben adtam hozzá a megfelelő fenolt, a reakciósebesség növelése érdekében. A vizsgált fenolok a következők voltak: (+)-katechin, (-)-epikatechin, taxifolin, kvercetin. Az *in vitro* reakciót enzimkivonat nélkül, csak pufferes közegben is elvégeztem. Ezáltal meg lehet állapítani, hogy a fenolok átalakulásához elegendő-e a megfelelő pH elérése, vagy kizárólag enzimes átalakulás okozza az álgeszt színanyagainak képződését. A kísérletben képződött reakciótermékeknek kromatográfiás elválasztás után felvettem az UV-VIS spektrumait és összehasonlítottam az álgesztes faanyagból hasonló körülmények között elválasztott színanyagok spektrumaival.

Extrakció

1.0 g felaprított élőnedves faanyag homogenizálása 25 ml pH=6.18-as pufferrel. Az elegy kevertetése mágneses keverővel 10 percig, majd tárolás egy napig 4°C-on. Ezután kevertetés újabb 10 percig, majd centrifugálás 15 percig 6000 min⁻¹ fordulatszámon.

A centrifugált oldatból 1.5-1.5 ml mennyiségeket Eppendorf-csőbe vittem át és mindegyikhez kb. 1000 μ g-ot adtam a vizsgált fenolból. Az Eppendorf-csövek (minták) számát és az oldat összetételét a 13. Táblázat foglalja össze.

Az álgesztes faanyag extrakciója: 2.5 g élőnedves faanyag + 4:1 metil-alkohol:víz elegy kevertetése mágneses keverővel 1 óráig, majd az extraktum szűrése (Whatman GF/A üvegszál-as szűrőn).

13. Táblázat A fenolok és az enzimek *in vitro* reakciójában vizsgált minták

<i>Minta száma</i>	<i>Oldat összetétele</i>	<i>Megjegyzés</i>
1	Pufferált enzimkivonat + 1050 µg (+)-katechin	színtelen oldat
2	Puffer + 1100 µg (+)-katechin	színtelen oldat
3	Pufferált enzimkivonat	színtelen oldat
4	Pufferált enzimkivonat + 1010 µg (-)-epikatechin	színtelen oldat
5	Puffer + 1080 µg (-)-epikatechin	színtelen oldat
6	Pufferált enzimkivonat + 1250 µg kvercetin	sárga oldat, rosszul oldódik
7	Pufferált enzimkivonat + 1120 µg taxifolin	színtelen oldat
8	Puffer + 1130 µg kvercetin	sárga oldat, rosszul oldódik
9	Puffer + 1050 µg taxifolin	színtelen oldat
10	2.5 g álgesztes faanyag + 25 ml 4:1 MeOH:víz	világosbarna oldat

Mérési módszerek

Az enzimreakció lassúsága miatt a készített oldatokból naponta-kétnaponta vettem mintát és vizsgáltam a fenolok átalakulásának mértékét, illetve a keletkezett termékek mennyiségét és minőségét.

Katechinek és termékeik elválasztása és azonosítása

Az előzőekben említett 1-5 sz. minták összetételének meghatározásához vékonyréteg kromatográfiás módszert alkalmaztam.

Állófázis: TLC szilikagél réteg, 10 cm × 10 cm-es. A rétegeket analízis előtt nem mostam.

Mozgófázis: 9:1 diizopropil éter : hangyasav (FECKA és mtsai. 2001).

Mintafelvétel: a réteg aljától 6 mm-re, bal szélétől 10 mm-re. Sávyszerű mintafelvétel manuális mintafelvívővel. Sáv szélesség: 14 mm, sávok közötti távolság: 2 mm. Egy lemezre összesen 5 sáv felvitele volt lehetséges. A mintafelvételi sorrend: 1, 2, 3, 4, 5 sz. minta.

Felvitt mintamennyiség: egységesen 6 µl mindegyik mintából.

Kifejlesztés: 10 cm × 10 cm-es „twin trough chamber” kamrában, mindegyik vajúba 3-3 ml mozgófázis. A kifejlesztésnél telítetlen gőzterű kamrát alkalmaztam. Mindegyik kifejlesztéshez friss mozgófázis. Kifejlesztési távolság 10 cm.

Előhívás: kifejlesztett réteglapok szárítása meleg levegőáramban, majd 2 percig 105°C-os szárítószekrényben (kiértékelés). Lefújás vanillin-kénsav reagenssel (STAHL, 1962) és melegítés szárítószekrényben 5 percig 120°C-on (kiértékelés).

Minőségi azonosítás: R_f érték alapján, illetve spektrummal való összehasonlítás alapján. A flavan-3-olok vörös foltként jelennek meg előhívás után.

Mennyiségi kiértékelés: denzitométerrel abszorpciós módban. Előhívás előtt 400 nm-en a csúcsterület alapján, előhívás után 490 nm-n a csúcsterület alapján mindkét komponensre

Kvercetin, taxifolin valamint termékeik elválasztása és azonosítása

Az előzőekben említett 6,8,3,7,9 sz. minták összetételének meghatározásához vékonyréteg kromatográfiás módszert alkalmaztam.

Állófázis: TLC szilikagél réteg, 10 cm × 10 cm-es. A rétegeket analízis előtt nem mostam.

Mozgófázis: 6:3:1 toluol:etil-acetát:hangyasav (STAHL, 1962).

Mintafelvétel: a réteg aljától 6 mm-re, bal szélétől 10 mm-re. Sávyszerű mintafelvétel manuális mintafelvívővel. Sáv szélesség: 14 mm, sávok közötti távolság: 2 mm. Egy lemezre összesen 5 sáv felvitele volt lehetséges. A mintafelvételi sorrend: 6, 8, 3, 7, 9 sz. minta.

Felvitt mintamennyiség: egységesen 4 µl mindegyik mintából.

Kifejlesztés: 10 cm × 10 cm-es „twin trough chamber” kamrában, mindegyik vájába 3-3 ml mozgófázis. A kifejlesztésnél telítetlen gőzterű kamrát alkalmaztam. Mindegyik kifejlesztéshez friss mozgófázis. Kifejlesztési távolság 10 cm.

Előhívás: kifejlesztett réteglapok szárítása szárítószekrényben 105 °C-on 2 percig (kiértékelés). Lefújás 1%-os difenilbórsav-β-aminoetilészterrel, majd 5%-os polietilén-glikol-4000 oldattal (STAHL, 1962) (kiértékelés).

Minőségi azonosítás: R_f érték alapján, illetve spektrummal való összehasonlítás alapján. A kvercetin és a taxifolin narancssárga fluoreszkáló foltként jelenik meg előhívás után. Előhívás után a minőségi kiértékelést az előhívás utáni harmadik nap kiviteleztem, amikor a legintenzívebben a foltok 366 nm-en 400 nm-es optikai szűrővel.

Mennyiségi kiértékelés: denzitométerrel. Előhívás előtt 254 nm-en abszorpciós módban a csúcsterület alapján mindkét komponensre.

A minták színének vizsgálata

A megfelelő körülmények között reagáltatott fenolok átalakulása szemmel is jól nyomon követhető, mivel az oldatok színe jelentősen megbarnul. Ennek időbeli változását digitális fényképezőgéppel rögzítettem.

Eszközök

Fuji Finepix 3500 digitális fényképezőgép (FujiFilm Inc., Japán), Camag TLC Scanner 3 denzitométer (WinCATS 1.2.3 szoftver), MERCK TLC Sprayer előhívó egység (Merck, Budapest), Variomag Poly15 mágneses keverő, Hettich EBA 21 centrifuga.

Vegyszerek és fogyóeszközök

Kvercetin, taxifolin (Carl Roth GmbH, Karlsruhe, Németország), toluol, etil-acetát, hangyasav, kálium-dihidrogén-foszfát, dinátrium-hidrogén-foszfát, hangysav (98%) (Reanal, Budapest), víz (Millipore Elix 10 készülék), polietilén-glikol-4000 (Merck, Darmstadt, Németország), diizopropil-éter, vanillin, (+)-katechin, (-)-epikatechin, difenilbórsav-β-aminoetilészter (Sigma, Budapest). A felhasznált vegyszerek analitikai tisztaságúak voltak. TLC szilikagél 60 F₂₅₄ állófázis (Merck 1.05554) (Merck, Darmstadt, Németország).

5.2.6 Összcukortartalom meghatározása

Extrakció

Az analízisben felhasznált extraktum ugyan az volt, melyekből a totálfenol méréseket végeztük (ld. 5.2.3 fejezet).

Mérési módszerek

A kioldható összecsukor tartalmát a vizsgált extraktumokból DUBOIS (1956) módszerével határoztuk meg.

Eszközök

Shimadzu UV 3101 PC spektrofotométer.

Vegyszerek

Glükóz (Merck, Darmstadt, Németország), metil-alkohol, kénsav (72%) (Reanal, Budapest). A felhasznált vegyszerek analitikai tisztaságúak voltak.

5.2.7 Az egyes cukrok minőségi és mennyiségi vizsgálata

Extrakció

Az egyes cukrok rétegekromatográfiás azonosításánál és mennyiségi meghatározásánál ugyanabból a töményített extraktumból indultam ki, mint amelyből az egyes fenoloidok minőségi és mennyiségi meghatározását végeztem el (részletes eljárást ld. 5.2.4 fejezet). Az analízishez túlnyomásos rétegekromatográfiát (OPLC) alkalmaztam.

Mérési módszerek

Egyes cukrok minőségi és mennyiségi vizsgálata túlnyomásos rétegekromatográfiával (OPLC)

Állófázis: 20 cm x 20 cm-es szélezett HPTLC réteg.

Mozgófázis: 85:15 acetonitril:víz (SÁRDI és mtsai., 1996).

Mintafelvétel: a réteg aljától 30 mm-re, bal szélétől 18 mm-re. Sávyszerű mintafelvétel automatizált mintafelvívővel. Sáv szélesség: 4 mm, sávok közötti távolság: 9 mm. Egy lemezre összesen 20 sáv felvitele volt lehetséges, ebből 5 standard volt. Mindegyik mintából 3 párhuzamos mérés, így egy réteglapon 5 mintát lehet analizálni.

Felvitt mintamennyiség: álgesztes faszövetek esetén 50 µl, egyébként 10 µl. Standardként raffinózt, sztachiózt, szacharózt, xilózt, glükózt, fruktózt és maltózt használtunk. A felvitt standard-ek mennyisége 0.5 mg/ml-es törzsoldatból: 0.4-4 µl (200-2000 ng).

Kifejlesztés: OPLC 50 túlnyomásos rétegekromatográfiás készülékben. Párnanyomás: 50 bar. Rapid szakasz: 250 µl. Áramlási sebesség: 350 µl perc⁻¹. Kétszeres kifejlesztés túlfuttatás alkalmazásával. Az egy kifejlesztésre felhasznált mozgófázis mennyisége 6000 µL. A két kifejlesztés között a réteget meleg levegőáramban szárítottuk.

Előhívás: kifejlesztett réteglapok szárítása meleg levegőáramban. Lefújás előhívó reagenssel (4 g difenil-amin + 4 ml anilin + 20 ml 86% H₃PO₄ + 200 ml aceton) melegítés 118 °C-on 5 percig.

Mennyiségi kiértékelés: Scannelés 540 nm-en abszorpciók módjában.

Eszközök

Büchi Rotavapor rotációs bepárló (Büchi, Flawil, Svájc), Camag TLC Scanner 3 denzitométer, Camag Linomat 5 automaikus mintafelvívő (Camag, Muttenz, Svájc). MERCK TLC Sprayer előhívó egység (Merck, Budapest). OPLC BS-50 túlnyomásos rétegekromatográfiás készülék (Bionisis SA, Le Plessis Robinson, Franciaország).

Vegyszerek

Raffinóz, sztachióz, szacharóz, D-xilóz, D-glükóz, D-fruktóz, maltóz, acetonitril (Merck, Darmstadt, Németország), metil-alkohol, foszforsav (86%), difenilamin, aceton (Reanal, Budapest), anilin (Sigma, Budapest), víz (Millipore Elix 10). A felhasznált vegyszerek analitikai tisztaságúak voltak.

5.2.8 Szárazanyag tartalom meghatározás

A vizsgálat célja

A szövetek nedvességtartalmának meghatározása két célt szolgál. Egyrészt a különböző extraktanyag-tartalmakat és kémiai paramétereket száraz fatömegre szokás megadni, másrészt a faszövetek nedvességtartalma az elő sejtek hányadával, a fiziológiai aktivitással is kapcsolatban van. A kötelező színes gesztelésnél a geszt szárazabb mint a szíjács és a határzóna szöveteinek nedvességtartalma lényegesen eltér a szíjács és a geszt nedvességtartalmától is (CRAIB, 1923; HILLIS 1987).

Mintaelőkészítés és mérés

Bemérőedényt súlyállandóságig szárítottunk 105 °C-on, aztán exikátorban, majd lehűlés után megmértük a tömegét. Famintánként 2-5 gramm fareszeléket a bemérő edénybe mértük és 105°C-on súlyállandóságig szárítottuk szárítószekrényben. Utána exikátorban lehűtöttük és mértük a tömeget.

Eszközök

Szárítószekrény, bemérőedény, analitikai mérleg.

5.2.9 Elektronmikroszkópos vizsgálatok

A vizsgálat célja

A vizsgált faszövetek anatómiai vizsgálatára, a sejt- és sejtfalstruktúra tanulmányozására pásztázó elektronmikroszkópot alkalmaztunk. A módszerrel vizsgálható az edények tilliszesedésének mértéke, a sejtfalak épsége, a parenchima sejtekben akkumulálódó anyagok jelenléte és mennyisége.

Mintaelőkészítés

A vizsgált famintákból kb. 0.5 cm oldalhosszúságú kockákat vágtam ki. A kockákat etanolban áztattuk vízmentesítés céljából (egy napig 50%-os, egy napig 70%-os, egy napig 90%-os és egy napig absz. etanolban). Ezután glicerinben főztük, hogy a faanyag megfelelően felpuhuljon. Az így kapott mintakockák megfelelő oldalát mikrotómkéssel egyenesre vágtam. A minta bearanyozása után a vizsgálat kivitelezhető.

Mérési módszerek és eszközök

Mérőműszer: LEO 435 VPi pásztázó elektronmikroszkóp, EDX feltétellel (Euro-Consortium Zeiss/Leitz/Cambridge)

Kivitelezés helye: Eidgenössische Technische Hochschule Zürich, Svájc. Institut für Baustoffe.

Vegyszerek és fogyóeszközök

Absz. etanol, glicerín.

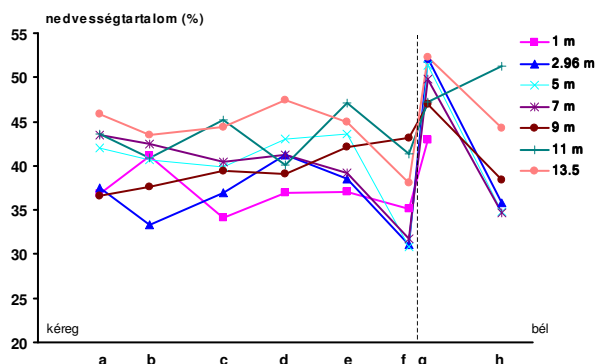
III. KÍSÉRLETI EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE

6. A kémiai komponensek és paraméterek vizsgálata

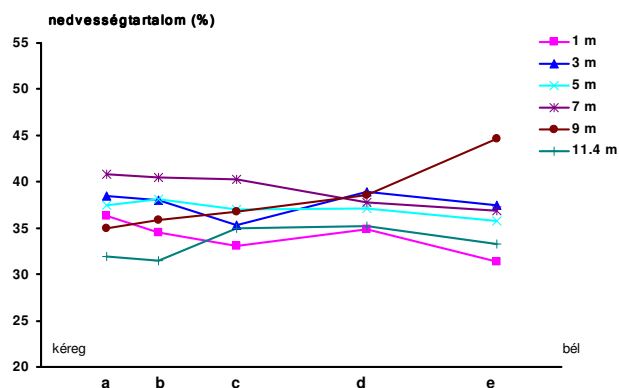
Kísérleteim célja a színanyag képződés kémiai és biokémiai folyamatainak vizsgálata, a résztvevő kémiai anyagok, enzimek, a lejátszódó reakciók, valamint az azokat befolyásoló kémiai paraméterek szerepének tisztázása volt. Nyomon követtem az álgesztesedésben szerepet játszó anyagok és kémiai paraméterek sugár- és magasság szerinti megoszlását a faszövetekben és ebből a lejátszódó folyamatokra vonatkozó célirányos következtetéseket vontam le. Az álgesztes bükk vizsgálatánál nyert eredményeket azonos számú és azonos termőhelyről származó egészséges törzsre mért adatokkal együtt mutatom be, hogy a különbségek - és ezen keresztül az álgesztesedés kémiai jellegzetességei - egyértelműen láthatóak legyenek. Az eredményeket összevettem a kötelezően színesen gesztesedő erdei fák gesztesedésével kapcsolatos szakirodalmi adatokkal is.

6.1 A nedvességtartalom sugár irányú változásai

A faszövetek nedvességtartalma élettani szempontból fontos paraméter. A víz jelenléte a kémiai-, biokémiai folyamatok végbemenetelének elengedhetetlen feltétele, a vizes közeg az élő szöveti részek sajátja. A kémiai komponensek koncentrációját szárazanyag-tömegre vonatkoztatják, ezért a nedvességtartalmat a kísérlettervezés során figyelembe kell venni. A 24. és 25. ábrán az élőnedves álgesztes- és álgesztmentes bükk jellegzetes sugarirányú nedvességtartalom-eloszlása látható a törzs különböző magasságokban (1-13,5m) elhelyezkedő szöveteiben.



25. ábra A nedvességtartalom sugár irányú változásai álgesztes bükk különböző magasságokban elhelyezkedő szöveteiben (a-h).
Mintavétel: 2001. február.



26. ábra A nedvességtartalom sugár irányú változásai álgesztmentes bükk különböző magasságokban elhelyezkedő szöveteiben (a-e).
Mintavétel: 2001. február.

Az egészséges bükkben a szíjács és az érettfá nedvességtartalma között nem tapasztalható jelentős eltérés, az érettfá nedvességtartalma enyhén alacsonyabb (GÄUMANN, 1935; ZIEGLER, 1968). Az álgesztes bükkben a színhatár előtti szövetekre - a határzónára- jellemző a jelentős víztartalom csökkenés, mely esetenként akár 10% is lehet. A színhatár után a nedvességtartalom meredeken emelkedik, azután csökken (25. ábra). A "száradó határzóna" jelenség ismert a kötelező színes gesztesedést mutató fajoknál is (CRAIB, 1923), az álgesztes bükk esetében is leírták (TRENDELENBURG és MAYER-WEGELIN, 1955). Ezekben a faszövetekben ZIEGLER (1968) az alacsony nedvességtartalom mellett jelentős fehérjetartalom emelkedést is tapasztalt

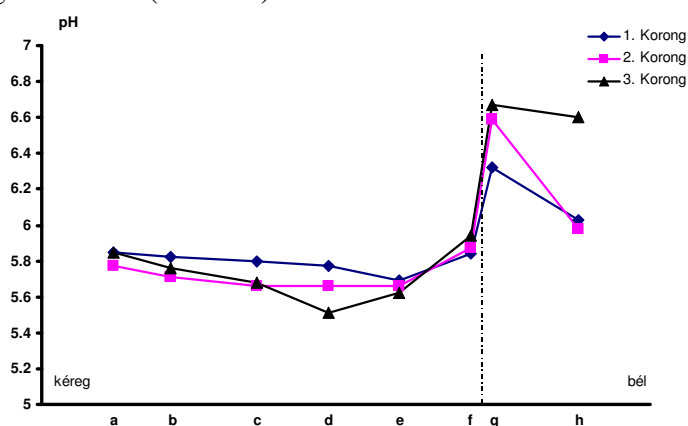
(ZIEGLER, 1968), ami szerint arra utal, hogy a fa ezen része "fiziológiásan különösen aktív". A lejátszódó biokémiai folyamatokat és azok szereplőit nem tanulmányozták.

A nedvességtartalomra vonatkozó általam mért adatok összhangban vannak a ZIEGLER (1968) által közölt értékekkel (ld. 1. Táblázat).

6.2 A pH, a szabad-, kötött- és összesav-tartalom

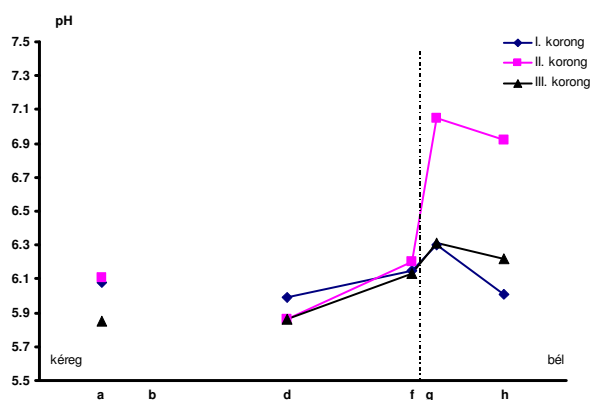
6.2.1 A pH sugárirányú változásai

Az álgesztes bükk faszöveiben a pH jellegzetes sugár irányú változásait a 27. ábra szemlélteti (HOFMANN és mtsai., 2002). A januárban vett mintakorongokból kimutatható, hogy a színhatáron a pH megemelkedik (27. ábra).

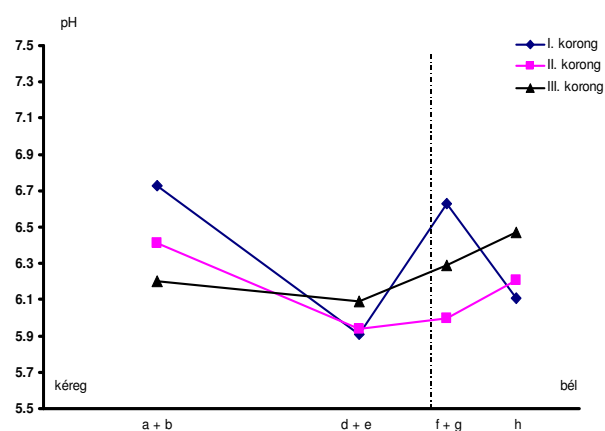


27. ábra A pH sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben. Mintavétel: 2002. január.

A pH sugár irányú változásainak hasonló tendenciáját tapasztaltam a vegetációs időszak más időpontjaiban (március, október) vett mintákban is (ALBERT és mtsai., 2002b; RÉTFALVI és mtsai., 2004). A pH mindegyik vizsgált korong esetében magasabb a színhatár mögötti szövetekben (g szövet). A növekedés mértéke 0.2-1.0 pH egység, így az álgesztes faanyag pH-ja 6-6.8 közötti. A fehér szövetek pH-ja alacsonyabb, általában 5.5-5.9 között változik (28-29. ábrák). Az álgesztes bükkben a pH emelkedés a határzónában kezdődik, ugrásszerű növekedés közvetlenül a színhatár mögött következik be, ami a megváltozott élettani körülményekre és a pH-t befolyásoló járulékos anyagok minőségének változására utal.



28. ábra A pH sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben. Mintavétel: 2002. március.

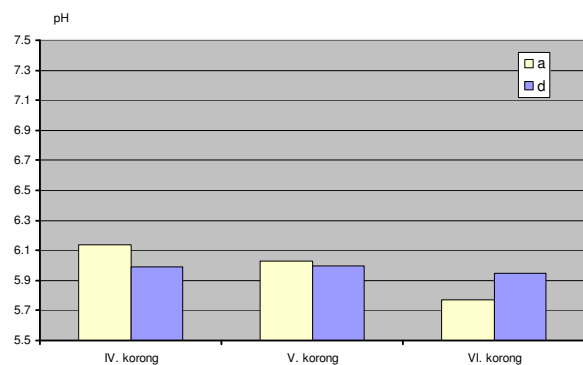


29. ábra A pH sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben. Mintavétel: 2003. október.

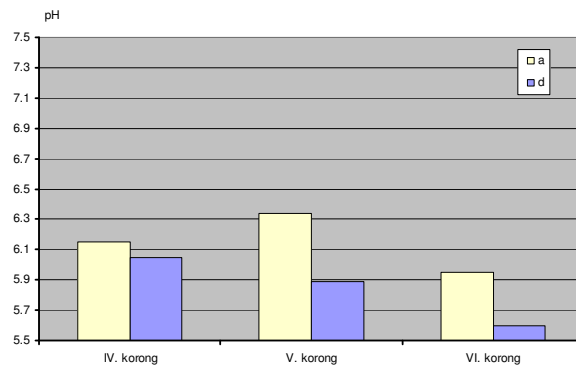
A mért pH emelkedés ellentétben áll a kötelezően színes gesztű fajoknál a színhatár után tapasztalt pH csökkenéssel (SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959).

- A pH leírt sugárirányú változását az álgesztés jellemző sajátosságának tekinthetjük, ami a színesedés molekuláris folyamataival közvetlen kapcsolatban áll; a megemelkedett pH az álgesztés faanyag jellegzetessége (ALBERT és mtsai., 2005a).

Álgesztmentes bükkben a vizsgált időpontokban (március, október) az érettfá pH-ja némileg alacsonyabb (0.05-0.4 pH-egységgel) a szíjács pH-jától (30-31. ábrák). Ezek az eredmények összhangban vannak a szakirodalmi adatokkal (SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959; ld. 2. Táblázat, 18. ábra).



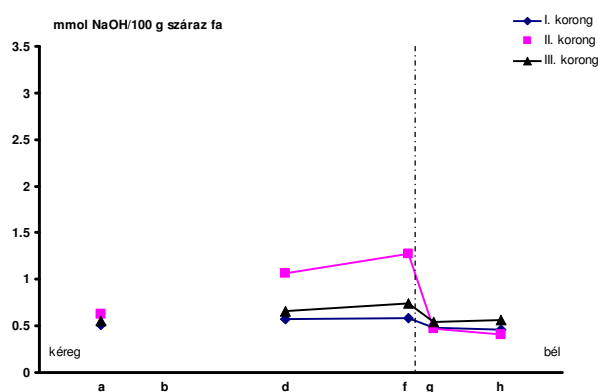
30. ábra A pH értékei álgesztmentes bükk külső szíjácsában (a); érett fájában (d). Mintavétel: 2002. március.



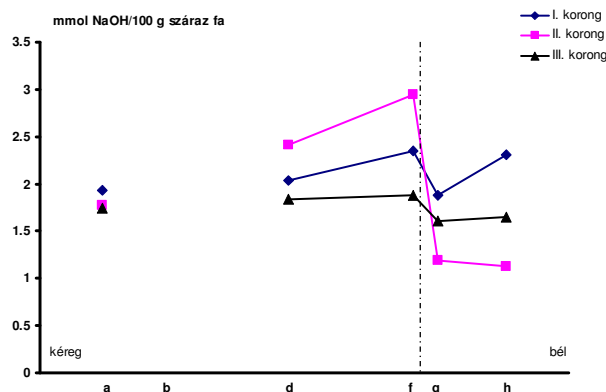
31. ábra A pH értékei álgesztmentes bükk külső szíjácsában (a); érett fájában (d). Mintavétel: 2003. október.

6.2.2 Kötött-, szabad- és összesavtartalom

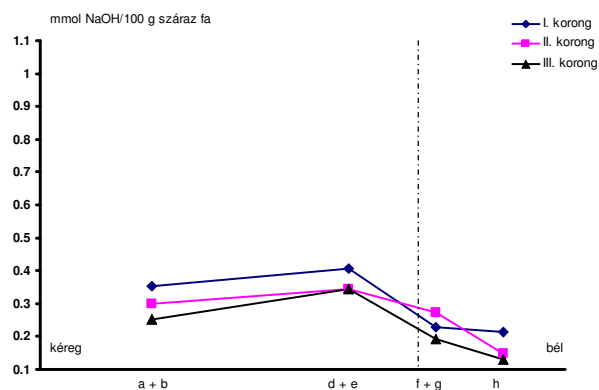
Az álgesztés bükkben a színhatár után tapasztalható pH emelkedés a savtartalom csökkenésére utal ezekben a szöveti részekben. Ezt a feltételezést a márciusi (32-33. ábrák) és az októberi (34-35. ábrák) minták mérési eredményei egyaránt igazolták. A külső szíjácstól a színhatárig enyhe emelkedés figyelhető meg, a színhatár után (g szövet) mind a szabad- mind az összes savtartalmak ugrásszerűen csökkennek (ALBERT és mtsai., 2002b; RÉTFALVI és mtsai., 2004). Adott szövetből mért összes savtartalomból a szabad savtartalmat kivonva minden szöveti részre és mindhárom mintakorongra vonatkozóan megállapítható, hogy a bükk szöveteiben a savtartalom túlnyomó része kötött.



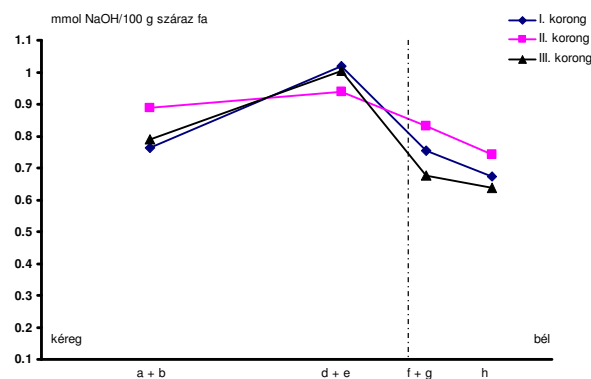
32. ábra A szabad savtartalom sugár irányú változásai álgesztmentes bükk szövetekben. Mintavétel: 2002. március.



33. ábra Az összes savtartalom sugár irányú változásai álgesztmentes bükk szövetekben. Mintavétel: 2002. március.

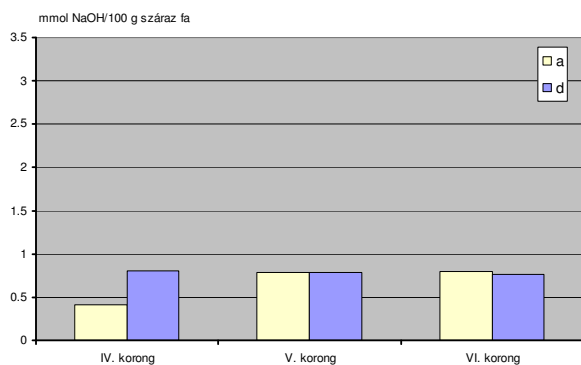


34. ábra A szabad savtartalom sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben. Mintavétel: 2003. október.

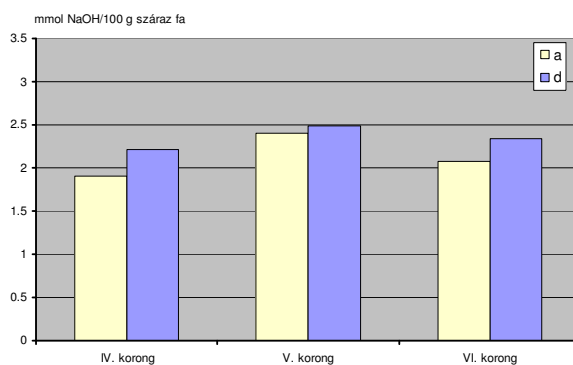


35. ábra Az összes savtartalom sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben. Mintavétel: 2003. október.

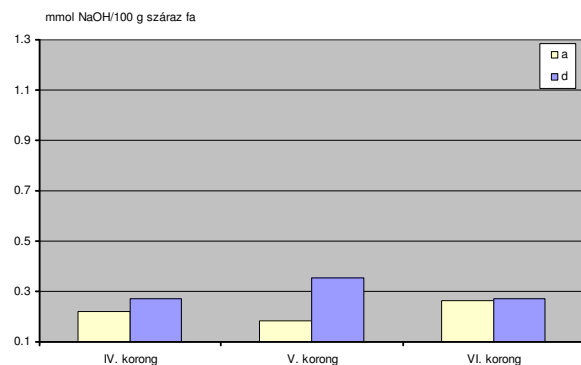
Álgesztmentes bükkben az érett fa összes savtartalma magasabb mint a szíjácsé, mind az októberi (38-39. ábrák) mind a márciusi (36-37. ábrák) mintákban. A szabad savtartalomra is igaz ez a megállapítása, de a tendencia nem annyira kifejezett. A savtartalom túlnyomó része (több mint 2/3-a) az álgesztmentes bükk szöveteiben is kötött formában fordul elő.



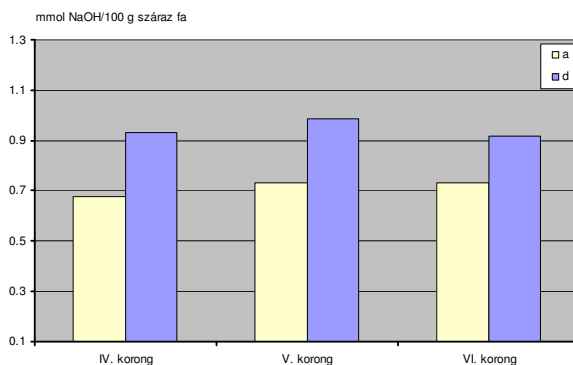
36. ábra A szabad savtartalom álgesztmentes bükk külső szíjácsában (a); érett fájában (d). Mintavétel: 2002. március.



37. ábra Az összes savtartalom álgesztmentes bükk külső szíjácsában (a); érett fájában (d). Mintavétel: 2002. március.



38. ábra A szabad savtartalom álgesztmentes bükk külső szíjácsában (a); érett fájában (d). Mintavétel: 2003. október.



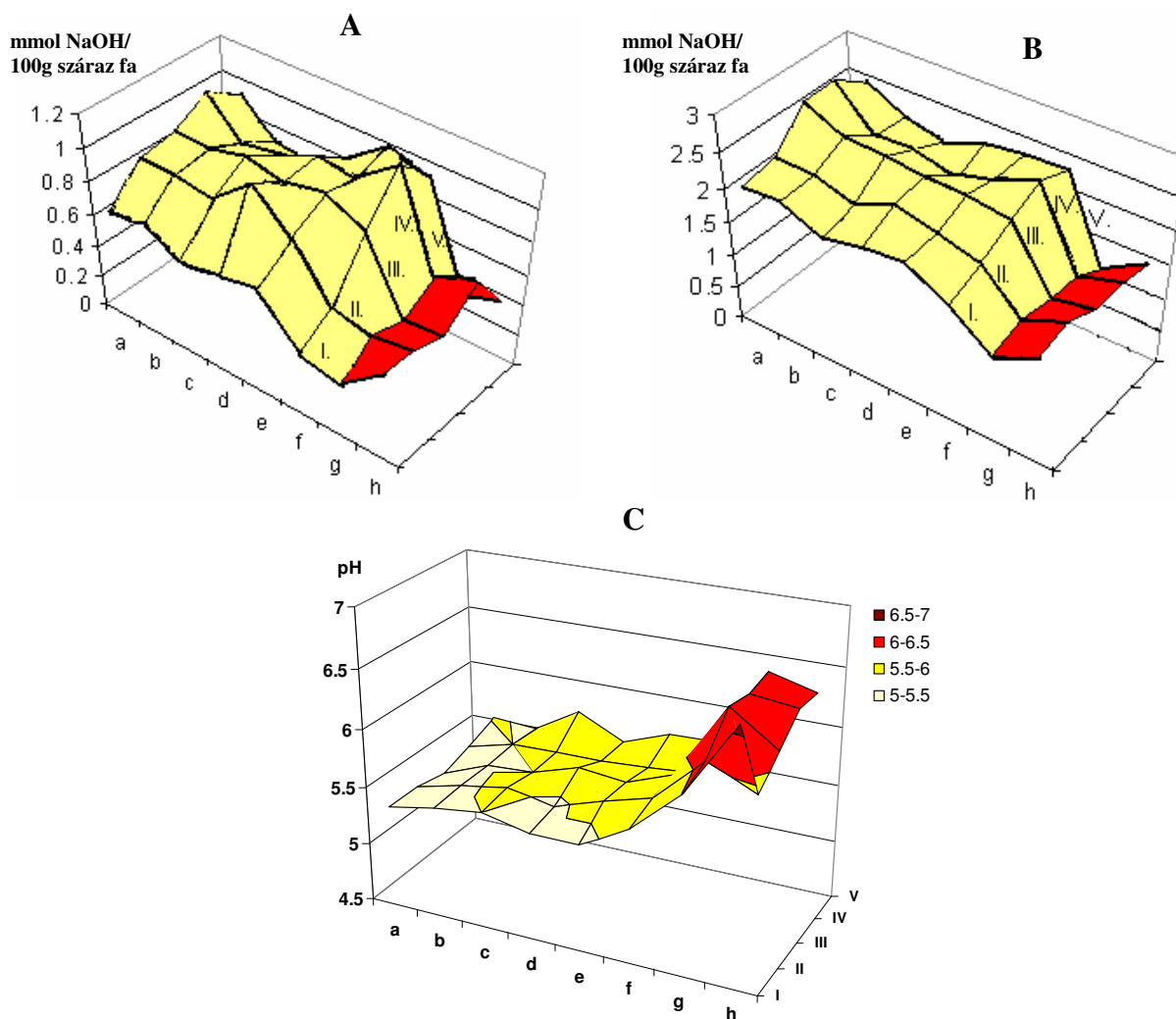
39. ábra Az összes savtartalom álgesztmentes bükk külső szíjácsában (a); érett fájában (d). Mintavétel: 2003. október.

6.2.3 A pH és a savtartalom magasság szerinti változásai

Az általánosnak tekinthető mintavételi magasságban (3 méter) elvégzett vizsgálatokat megismétltem egy álgesztes és egy álgesztmentes törzsön is, méterenként véve mintakorongokat (ld. 11-12. Táblázatok). A vizsgált mintakorongokat a statisztikai feldolgozás és kiértékelés érdekében csoportosítottam, a vizsgálati eredmények egymás fölött elhelyezkedő 3-4 mintakorong átlagára vonatkoznak. Mind a savtartalmakra, mind a pH értékekre kapott eredmények egybevágnak az előző fejezetben ismertetett adatokkal (ALBERT és mtsai., 2002b). Általános érvénnyel kijelenthető, hogy

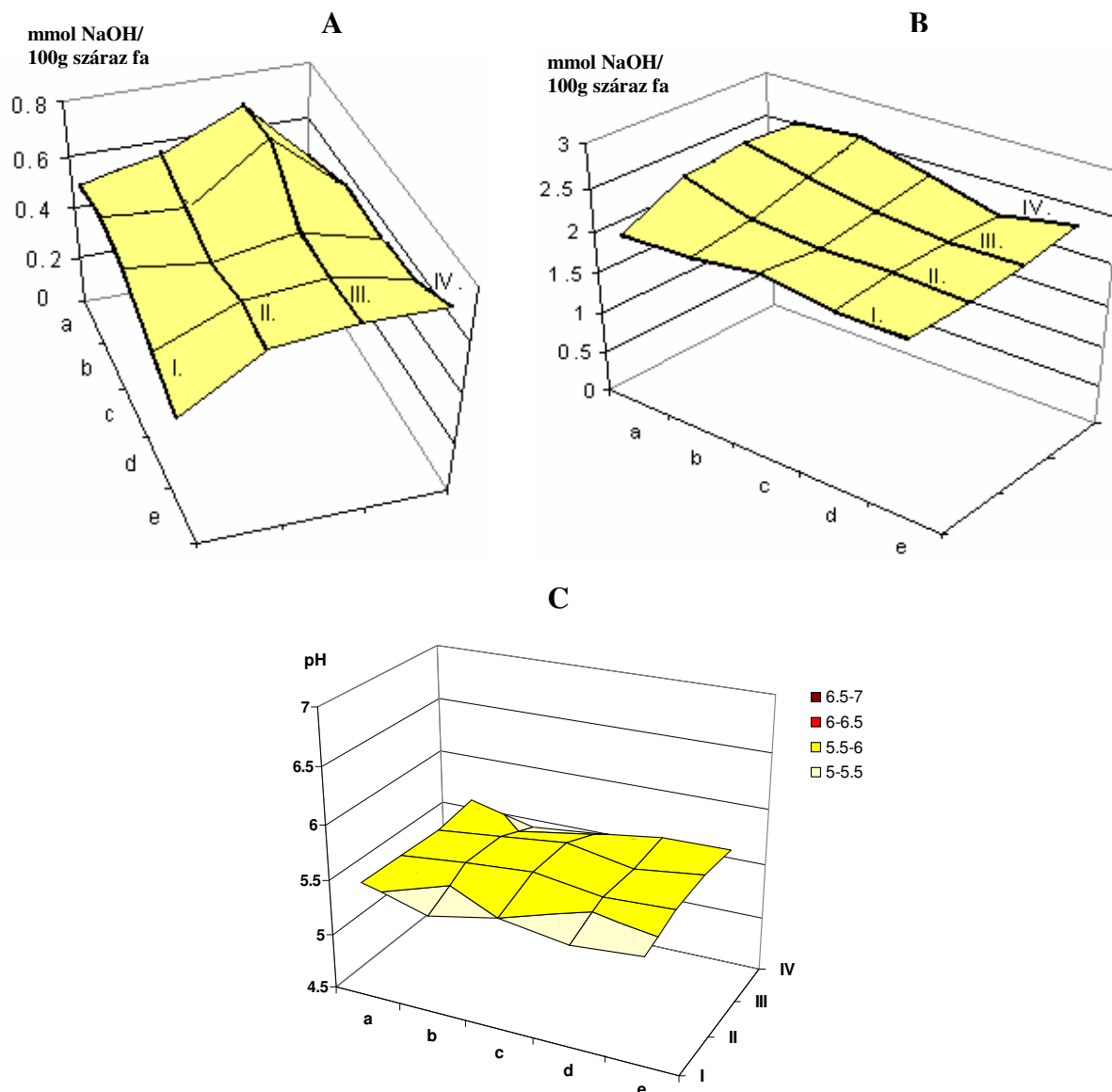
- *álgesztes bükkben a pH a színhatár után szignifikánsan megemelkedik, a szabad-, kötött-, és összes savtartalom pedig szignifikánsan csökken.*
- *minden vizsgálati magasságban az összes- és a kötött savtartalmak sugárirányban, a szíjácstól a határzónáig szignifikánsan emelkednek, utána a szabad savval együtt csökkennek.*

A savtartalmak álgesztes rönkökre vonatkozó sugár- és magasság szerinti változásait a 40/A-B. ábrák mutatják. A pH sugár- és magasság szerinti változásait a 40/C. ábra szemlélteti. A pH és a savtartalmak magasságszerinti változásai tekintetében egyértelműen értelmezhető tendencia nem figyelhető meg.



40. ábra A szabadsav tartalom (A) az összesav tartalom (B) és a pH (C) sugárirányú- és magasság szerinti változásai álgesztes törzsben. Mintavétel: 2001.február. (ALBERT és mtsai., 2002b).

Az álgesztmentes törzs esetében a faszövetek vizes extraktumainak pH-változásaira sem állapítottam meg egyértelmű tendenciát (41/C. ábra). Ez a megállapítás érvényes a savtartalmakra is, a II-es rönköt kivéve (41/A-B. ábrák). A kísérleti eredmények statisztikai kiértékelését a 2-4. sz. mellékletek táblázatai tartalmazzák.



41. ábra A szabadsav tartalom (A) az összesav tartalom (B) és a pH (C) sugárirányú- és magasság szerinti változásai álgesztmentes törzsben. Mintavétel: 2001.február. (ALBERT és mtsai., 2002b).

A pH számos kémiai és biokémiai folyamatot befolyásol és szabályoz, többek között a növényi szövetekben lejátszódó és színanyag képzéshez vezető enzimyfolyamatokat is.

Kísérleti eredményeim egyértelműen igazolták a pH szerepét az álgeszttesedés folyamataiban.

6.3 A peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek aktivitása bükk szövetekben

Bükkben zajló enzimikus folyamatok tanulmányozására és leírására vonatkozó adatokat a szakirodalomban nem találtam. Bíztaó jelként értékeltem az előző kutatási eredményeinket, amelyek a bükk álgesztjének határán jelentős kataláz enzim (EC 1.11.1.6)

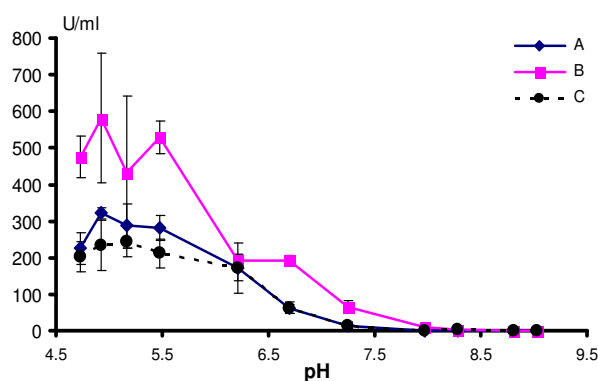
aktivitásra utaltak (ALBERT és mtsai., 2000). Megállapítottuk, hogy az álgeszt belsejében is mérhető kataláz enzimaktivitás. A bükkálgeszt meglepően magas kataláz aktivitása arra enged következtetni, hogy az biokémiai folyamatokat tekintve nagyon aktív (ALBERT és mtsai., 2000). Az oxidoreduktázok közé tartozó kataláz enzim magas aktivitása jelentős oxidációs-redukciós folyamatokat sejtet az álgeszt határán és az álgeszt belsejében egyaránt, ezért bővítettem a vizsgált oxidoreduktáz enzimek körét.

Fontos megjegyezni, hogy a kötelező színes gesztű fajok gesztjében nem mértek enzimaktivitást (SALMA BAQUI és SHAH, 1985; MAGEL és mtsai., 2001b).

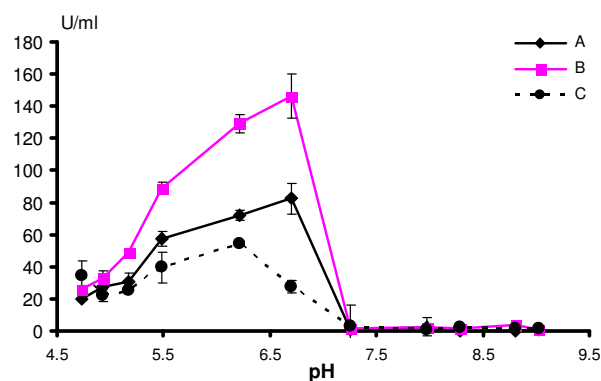
6.3.1 A peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek aktivitásának pH függése

A peroxidáz (POD) és polifenol-oxidáz (PPO) két, az élő világban széles körben előforduló és számos funkcióval rendelkező oxidoreduktáz enzim. Bizonyítottan szerepet játszanak a növényi szövetek színesedésében és a kötelezően színesen gesztedő fajok gesztedésében is (ZIEGLER 1968; LAVER és MUSBAH, 1997; DEHON 2001, 2002).

Összehasonlítottam álgesztes és álgeszt mentes bükk szövetek POD és PPO aktivitását azonos magasságból vett álgesztes korongok fehér és vörös, valamint álgesztmentes korongok szöveiből vett átlagmintákra a 4.7-9 pH tartományon az 5.2.5 fejezetben leírt módszer szerint. A minták POD aktivitását a 42. ábra, a PPO aktivitását a 43. ábra szemlélteti.



42. ábra A POD enzim aktivitás pH függése. A: álgesztes korongok fehér szöve; B: álgesztes korongok vörös szöve; C: álgesztmentes korongok szöve. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. október.



43. ábra A PPO enzim aktivitás pH függése. A: álgesztes korongok fehér szöve; B: álgesztes korongok vörös szöve; C: álgesztmentes korongok szöve. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. október.

Mindkét enzim esetében jelentős aktivitás mutatható ki mindhárom szöveti részből. Figyelemre méltó, hogy mindkét enzim esetében a legmagasabb értékek az álgesztes korongok vörös szöveiből mutathatók ki.

- Az álgesztes faanyagból nem sikerült gombákat kitenyészteni (SZABÓ, 2003), tehát az álgesztben mérhető magas enzimaktivitás az álgesztes faszövetek sajátossága.

A mért két enzim aktivitásának pH függése mindhárom szöveti egységre hasonló tendenciát mutat. A POD aktivitási platóval rendelkezik 5.0-5.8 pH között. Ez a pH a „fehér” bükk szövetek fiziológiás pH-ja, magasabb pH értékeken az aktivitás meredeken csökken. A PPO szintén aktivitási platóval rendelkezik, de magasabb, 5.5-6.9 pH értékek között (ALBERT és mtsai., 2005b).

A POD és a PPO enzimaktivitások pH függésének hasonló tendenciáit lehetett kimutatni januárban vett és az előbbiekhöz hasonlóan feldolgozott (HOFMANN és mtsai., 2002) mintakorongok esetében is (ld. 5. sz. melléklet, M-5.1 és M-5.2 ábrák).

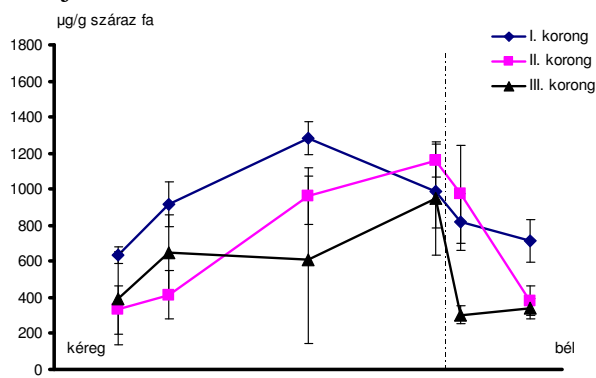
- *Megállapítható, hogy mindkét enzimnek nagyobb az aktivitása álgesztes szövetekben mint a fehér szövetekben. Az álgeszt pH értékein (6.1-6.8) a PPO enzim fajlagosan aktívabb, mint a POD. A magas enzimaktivitások miatt az álgesztben magas fehérjetartalom feltételezhető.*

6.3.2 A fehérjetartalom sugár irányú és magasság szerinti változásai

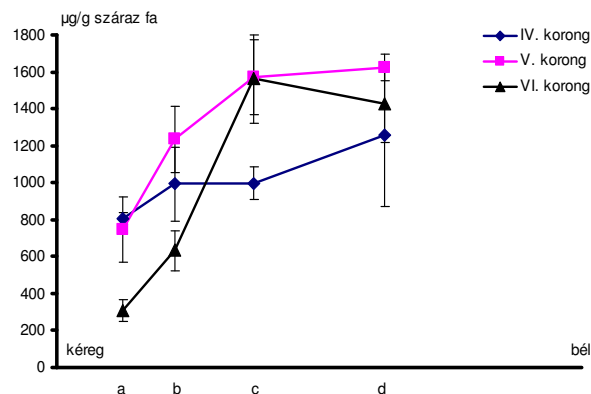
A fehérjetartalom meghatározása szükséges az enzimaktivitások kiszámításához (U/ μ g fehérje), másrészt utal az enzimek koncentrációjára is, mivel a szöveti fehérjetartalom az enzimek mennyiségével arányos.

Az általam alkalmazott ún. Bradford-módszer a fehérjéket felépítő aminosavak színes komplexképzésén alapszik. A reagens a különböző aminosavakhoz eltérő erősséggel kötődik, így a fehérje primér szerkezetének függvényében eltérő intenzitású színt ad. Standardként nem bükkuszövetekből készített enzimkivonatot, hanem BSA fehérjét használtam, ezért az eredmények relatív fehérjetartalmakat jelölnek. Mivel az enzimaktivitások változásainak tendenciáit kívántam meghatározni -nem az abszolút aktivitásokat- alkalmazhatónak véltem a módszert.

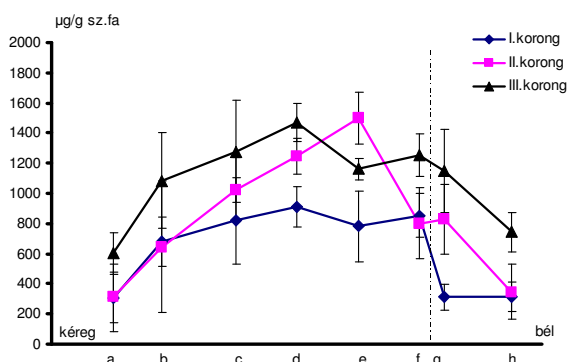
A 44-47. ábrákon különböző időpontokban vett bükk mintakorongok sugár irányú fehérjetartalom eloszlása látható.



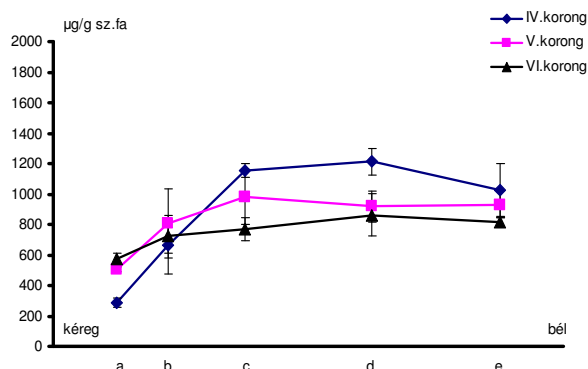
44. ábra A fehérjetartalom sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben. A hibásávok a konfidencia intervallumot jelölik. Mintavétel: 2002. március.



45. ábra A fehérjetartalom sugár irányú változásai nem álgesztes bükk szövetekben. A hibásávok a konfidencia intervallumot jelölik. Mintavétel: 2002. március.



46. ábra A fehérjetartalom sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben. A hibásávok a konfidencia intervallumot jelölik. Mintavétel: 2003. október.



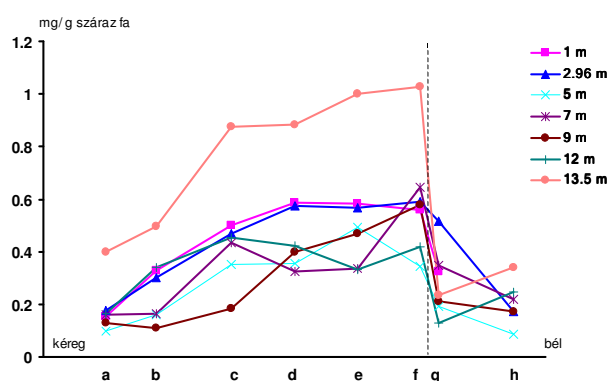
47. ábra A fehérjetartalom sugár irányú változásai nem álgesztes bükk szövetekben. A hibásávok a konfidencia intervallumot jelölik. Mintavétel: 2003. október.

Megállapítottam, hogy a fehérjetartalom 3 méter magasságból vett álgesztes korongokban a szíjácstól a színhatárig növekszik, az álgeszt belsejében csökken (44. és 46. ábrák). Az álgeszt fehérjetartalma alacsonynak mondható a külső szövetekhez képest, de jól mérhető, a külső szíjácséhoz hasonló értékeket mutat. Az eredmények hasonlóak ZIEGLER (1968) mérési eredményeihez (ld. 13. ábra).

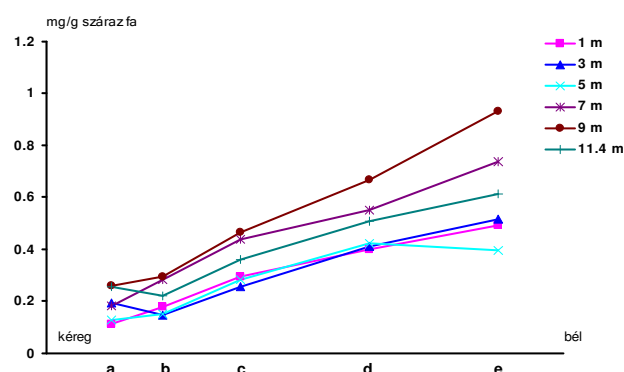
A faszövetekből ebben az esetben sem sikerült gombák jelenlétét kimutatni.

Az álgesztmentes bükkben a fehérjetartalom a kéregtől a bél irányába monoton növekszik, a csökkenés nem jellemző az érett fában sem (45. és 47. ábrák).

Mértem a fehérjetartalmak magasság szerinti változásait álgesztes és álgesztmentes bükk szövetekben. Különböző magasságokból vett mintákat vizsgálva meghatároztam a fehérjetartalmak sugárirányú változásait. Álgesztes bükkben minden magassági tartományban nő a fehérjetartalom a kéregtől a bél irányába, egészen a színhatárig, majd a színhatáron meredeken csökken (48. ábra). A sugárirányú fehérjetartalom növekedés álgesztmentes bükkre is jellemző, de az érett fában a fehérjetartalom nem csökken, hanem ellenkezőleg, tovább nő (49. ábra).



48. ábra A fehérjetartalom sugár irányú változásai álgesztes bükk különböző magasságokból vett szöveiben (a-h). Mintavétel: 2001. február.



49. ábra A fehérjetartalom sugár irányú változásai álgesztmentes bükk különböző magasságokból vett szöveiben (a-e). Mintavétel: 2001. február.

A különböző magasságokból, de azonos anatómiai helyekről származó minták fehérjetartalmát a magasság függvényében is ábrázoltam. Álgesztes törzsben a minták fehérjetartalmában tendenciaszerű változás nem mutatható ki egészen a színhatárig. A színhatár előtt a fehérjetartalom minden magassági szinten emelkedik, a színhatár után csökken (5. sz. melléklet, M-5.3 ábra). Álgesztmentes törzsben a fehérjetartalom minden mért magassági szinten a kéregtől a bél felé (a-e) monoton növekedést mutat, csökkenés nem tapasztalható (5. sz. melléklet, M-5.4 ábra).

Az álgesztmentes előtti fehérjetartalom emelkedést már ZIEGLER (1968) is tapasztalta, szerinte ez feltételezhetően enzimfehérjék felszaporodására utal.

A mérési eredmények statisztikai kiértékelését az 18. sz. melléklet tartalmazza.

A kötelezően színesen gesztződő fafajok esetében is mértek fehérjetartalom emelkedést a színhatár előtt (HÖLL, 1967; ZIEGLER, 1968). *Robinia pseudoacacia* L. esetében ez együtt járt az aldoláz-enzim aktivitásának növekedésével.

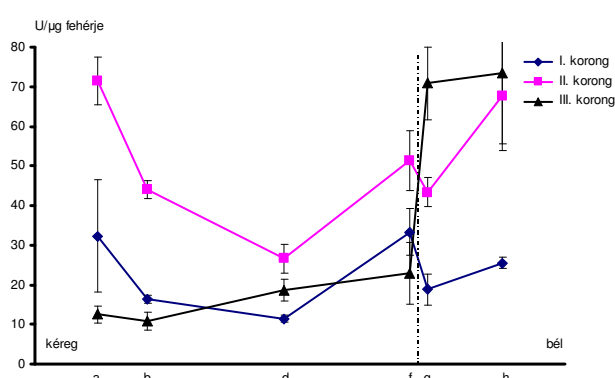
- A bükk álgesztben kimutatható fehérjetartalom van és enzimaktivitás mérhető.

6.3.3 A peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek aktivitása bükk szövetekben

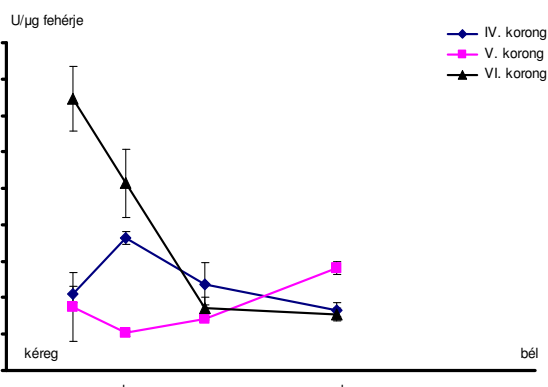
6.3.3.1 A peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek aktivitásának sugár irányú változásai

A POD enzim aktivitása a márciusban vett álgesztes (50. ábra) és álgesztmentes bükkök (51. ábra) szíjács-szöveteiben (a, b) egyaránt magas. Sugár irányban haladva az álgesztes és álgesztmentes korongokban egyaránt csökken az aktivitás. A különbség abban áll, hogy az álgesztmentes szövetekben a csökkenési tendencia a bélíg folytatódik, míg az álgesztes korongokban a színhatár előtt újra emelkedni kezd, a színhatár után és az álgeszt belsejében ugrásszerűen növekedik. Az álgesztes bükk g és h szöveteiben a szíjácsával összevethető, esetenként még magasabb POD aktivitást mértem (ALBERT és mtsai., 2002a; HOFMANN és mtsai., 2002).

Az előbbieken vázolt tendenciák a januári (6. sz. melléklet, M-6.1 ábra) és az októberi (M-6.3 ábra) mintakorongokban is egyaránt kimutathatók voltak (ALBERT és mtsai., 2005a).

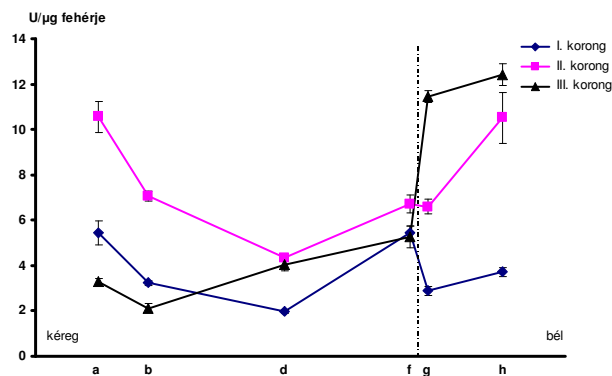


50. ábra A POD enzimaktivitás sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben (a-h). Mérési pH=5.55. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. március.

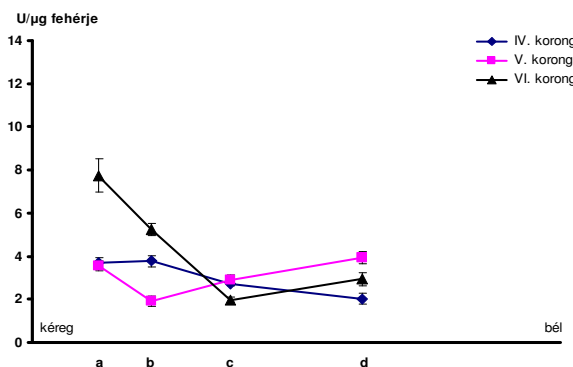


51. ábra A POD enzimaktivitás sugár irányú változásai álgesztmentes bükk szövetekben (a-e). Mérési pH=5.55. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. március.

Az azonos mintákból mért PPO enzim aktivitások a POD-éhoz nagyon hasonló sugár irányú változásokat mutatnak mind az álgesztes (52. ábra) mind az álgesztmentes (53. ábra) bükkben. A PPO aktivitása ugyanúgy megemelkedik az álgeszt határán (f, g szövetek) és az álgeszt belsejében esetenként tovább nő (ld. még 6. sz. melléklet, M-6.2 és M-6.5 ábrák).



52. ábra A PPO enzimaktivitás sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben (a-h). Mérési pH=5.55. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. március.



53. ábra A PPO enzimaktivitás sugár irányú változásai álgesztmentes bükk szövetekben (a-e). Mérési pH=5.55. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. március.

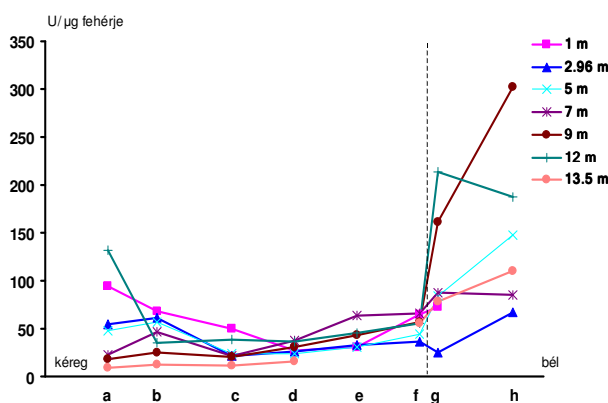
A POD és PPO enzim aktivitásának sugár irányú változásai nem csak a márciusban, hanem az októberben vett mintakorongok esetében is meglepő hasonlóságot mutatnak (6. sz. melléklet, M-6.3 és M-6.5; M-6.4 és M-6.6 ábrák).

- A kísérleti eredmények igazolják az oxidoreduktáz-enzimeknek, általam bizonyítottan a kataláznak, POD-nak, a PPO-nak az álgesztesedés biokémiai folyamataiban betöltött szerepét.
- Az enzimaktivitások ugrásszerű emelkedése a színhatáron és magas értéke az álgeszt belső szöveteiben arra utal, hogy ezekben a szövetekben oxidációs folyamatok mennek végbe, melyeknek szubsztrátjai feltehetőleg a bükk faanyagának fenolos komponensei.
- A szakirodalomban nem írták le a POD és PPO enzimek szerepét a bükk élettani folyamataiban, így a bükk-álgesztesedésében sem.
- A két enzim feltűnően hasonló, szinte identikus sugár irányú változásainak tendenciái feltételezik a két enzim/enzimfunkció közötti kapcsolatot.

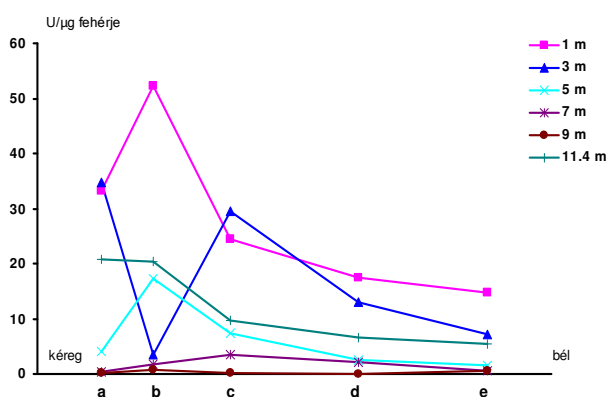
6.3.3.2 A peroxidáz és polifenol-oxidáz aktivitásának magasság szerinti változásai

Mivel a két enzim sugár irányú változásai szinte azonosak mind az álgesztes, mind az álgesztmentes bükkben, az aktivitások magasság szerinti változásait csak a POD enzimre vizsgáltam meg.

A különböző magasságokban mért sugár irányú aktivitás eloszlások kivétel nélkül tükrözik az előző fejezetben ismertetett képet. Az álgesztes bükkben a szíjács szövetekben magas az enzimaktivitás, a belső faszövetek irányában csökken, majd az álgeszthatár mindkét oldalán megemelkedik. Az álgeszt belsejében - esetenként feltűnően magas - aktivitás mérhető (54. ábra). Az álgesztmentes törzsben lényegesen kisebb a POD aktivitás. A szíjácsban mért magas aktivitás a belsőbb faszövetek felé lecseng, az érett fában növekedés nem tapasztalható (55. ábra).



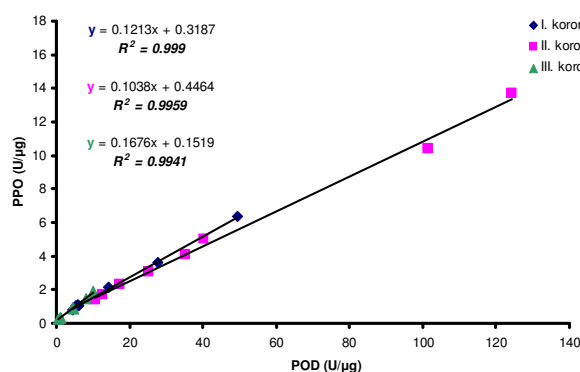
54. ábra A POD enzim aktivitásának sugár irányú változásai álgesztes bükk különböző magasságokból vett szöveteiben (a-h). Mérési pH=5.15. Mintavétel: 2001. február.



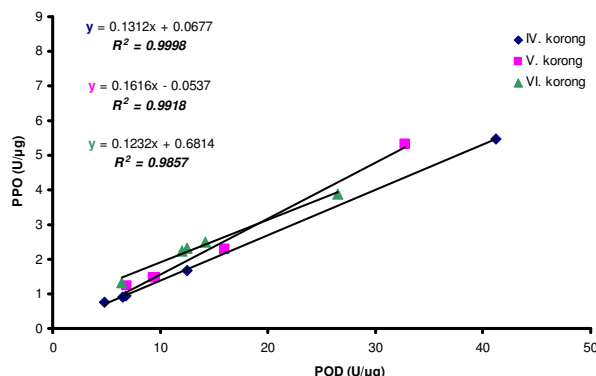
55. ábra A POD enzim aktivitásának sugár irányú változásai álgesztmentes bükk különböző magasságokból vett szöveteiben (a-e). Mérési pH=5.15. Mintavétel: 2001. február.

6.3.3.3 Korreláció a peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek aktivitásának sugárirányú változásai között

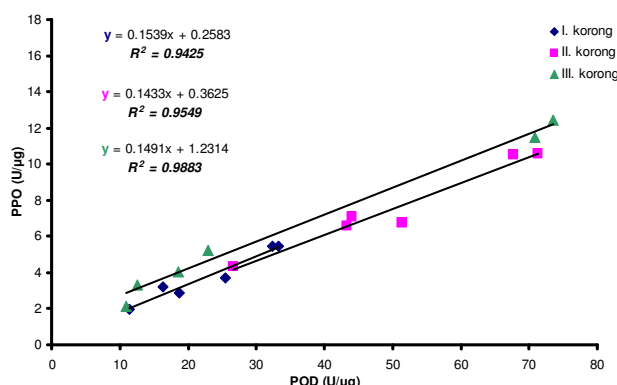
A két enzim aktivitásának változásaiban tapasztalt feltűnően hasonló, szinte azonos sugár irányú tendenciák a két enzim/enzimfunkció közötti kapcsolatot sejtetik. Ennek igazolása végett a márciusban és októberben vett 6 álgesztes és 6 álgesztmentes korong mintáiból mért adatok felhasználásával korrelációt kerestem a két enzim aktivitása között, mely matematikailag is alátámasztaná a feltételezést. Az októberi mintákra az 56. és 57. ábrákon, a márciusi mintákra pedig az 58. és 59. ábrák szemléltetik a korrelációs vizsgálat eredményeit.



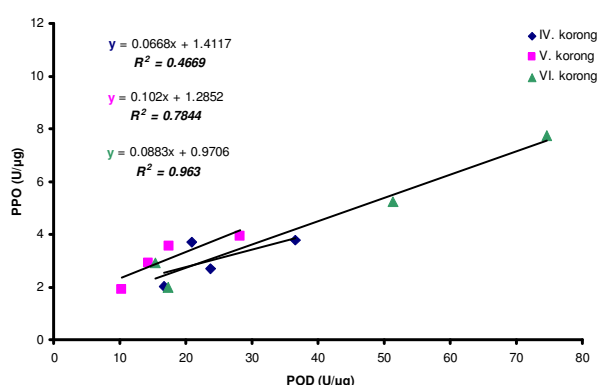
56. ábra Korreláció a POD és a PPO enzimek aktivitásának sugárirányú változásai között álgesztes bükk szövetekben (a-h). Mintavétel: 2003. október.



57. ábra Korreláció a POD és a PPO enzimek aktivitásának sugárirányú változásai között álgesztmentes bükk szövetekben (a-e). Mintavétel: 2003. október.



58. ábra Korreláció a POD és a PPO enzimek aktivitásának sugárirányú változásai között álgesztes bükk szövetekben (a-h). Mintavétel: 2002. március.



59. ábra Korreláció a POD és a PPO enzimek aktivitásának sugárirányú változásai között álgesztmentes bükk szövetekben (a-e). Mintavétel: 2002. március.

Megállapítható, hogy mind az álgesztes mind az álgesztmentes korongok esetében rendkívül jó a korreláció. Az egyenesek meredekségének statisztikai összehasonlítása a 14. Táblázatban található.

A vizsgált 6-6 korongra vonatkozó 14. Táblázati adatok alapján megállapítható, hogy az álgesztes és az álgesztmentes mintakorongra vonatkozó meredekségek átlaga között nincs szignifikáns különbség. Az álgeszttesedés nem módosítja szignifikánsan a bükkből mért POD és PPO enzimaktivitások arányát.

14. Táblázat Korreláció a POD és PPO aktivitások között álgesztes és álgesztmentes bükk szövetekben. Az átlagszámításnál figyelembe vett mintakorongok számát jobb alsó indexben tüntettem fel. A számértékek felső indexben szereplő különböző betűi szignifikáns különbséget jeleznek $p=0.05$ valószínűségi szinten.

Mintavételi idő	Merekség			
	Álgesztes			Átlag
2002 március	0.1539	0.1433	0.1491	0.1488_3^A
2003 október	0.1213	0.1038	0.1676	0.1309_3^{AB} } 0.1398_6^X
	Álgesztmentes			
2002 március	0.0668	0.1020	0.0883	0.0857_3^B
2003 október	0.1312	0.1616	0.1232	0.1387_3^{AB} } 0.1122_6^X

- Az eredmények arra engednek következtetni, hogy a bükk fás szöveiben a kétfajta enzimműködést ugyanazon izoenzimok látják el, ugyanúgy, mint a tölgyfajoknál (STICH és mtsai., 1987). Annak eldöntéséhez, hogy a két funkciót azonos katalitikus centrumok végzik a bükk izoenzimjeiben, vagy két különböző katalitikus centrum létezik (külön a POD és külön a PPO funkcióhoz), izoenzim vizsgálatok szükségesek.
- A bükk faanyagában lévő enzimek aktivitása közötti korrelációt a szakirodalomban nem írtak le. Csak elvétve találhatók ilyen kutatásokról beszámoló közlemények más növényfajokra vonatkozóan is (pl. STICH és EBERMANN, 1987; GÁLOS, 2005).

6.4 A fenoloidok vizsgálata

6.4.1 A totálfenol tartalom sugárirányú változásai

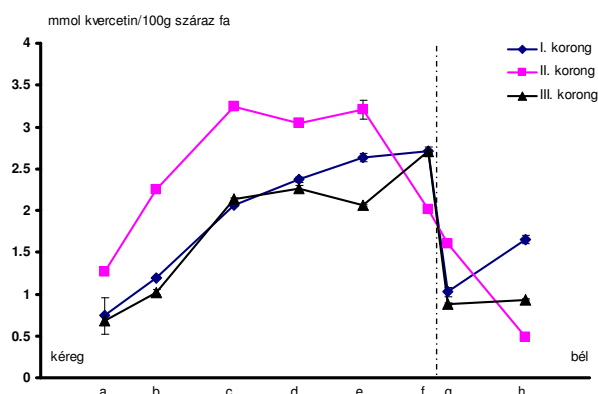
A totálfenol tartalom a faszövetekben fellelhető összes fenolos komponens mennyiségét fejezi ki. Meghatározása az adott faszövetből kioldható komponensek fenolos OH-csoportjainak mérésén alapszik (SINGLETON és ROSSI, 1965).

Álgesztes bükk faszöveiben a totálfenol tartalom a szíjácstól a színhatárig növekszik az októberi (60. ábra), a januári (7. sz. melléklet, M-7.1 ábra) és a márciusi (7. sz. melléklet, M-7.3 ábra) mintakorongokban egyaránt. Egyes korongokban megfigyelhető a színhatár előtti szövetekben (f szövet) a koncentráció ugrásszerű, szignifikáns megemelkedése is (pl. 60. ábra, III. korong). Ez a fenolkoncentráció-emelkedés arra utal, hogy kis mennyiségben *in situ* fenolszintézis is előfordulhat ezekben a szövetekben, de a jellemző folyamat a fenoloid akkumuláció. A színhatár után a totálfenol tartalom drámaian csökken (ALBERT és mtsai., 2002a; 2003; 2005a,b).

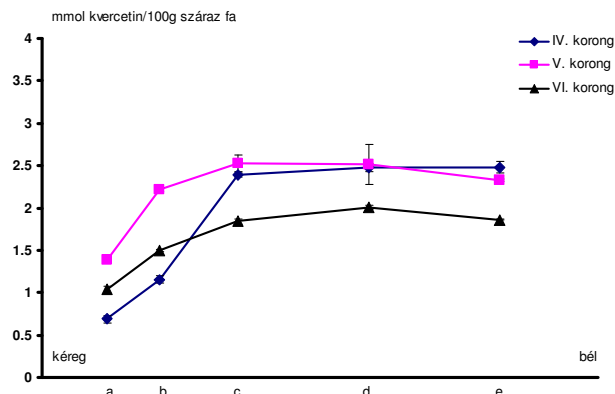
Hasonló tendenciát leírtak az ún. *Juglans*-típusú kötelező színes gesztelés esetében is (ld. 3. ábra), amelynek során a fenolok a szíjácstól a színhatárig folytonosan akkumulálódnak a faszövetekben (BURTON és mtsai., 1998), majd a határzónában enzimatikusan átalakulnak (DEHON és mtsai., 2001, 2002). A szíjácsból a gesztelhető felé irányuló fenoltranszport mellett a határzónában bizonyították a flavonoidok kis mennyiségű *de novo* szintézisét is (BERITOGNOLO és mtsai., 2002).

Álgesztmentes korongokban a totálfenol tartalom a külső szíjácstól a belső érettfá szövetekig monoton növekvő, „telítődésszerű” koncentrációváltozást mutat. Az eredmények a fenolos komponensek akkumulációját igazolják a fehér törzsekben is (61. ábra). A belsőbb faszövetekben nem tapasztalható ugrásszerű csökkenés. Ezek a tendenciák a januárban (7. sz.

melléklet, M-7.2 ábra) és márciusban vizsgált (7. sz. melléklet, M-7.4 ábra) törzsekre ugyanúgy érvényesek.



60. ábra A totálfenol tartalom sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben (a-h). Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. október.

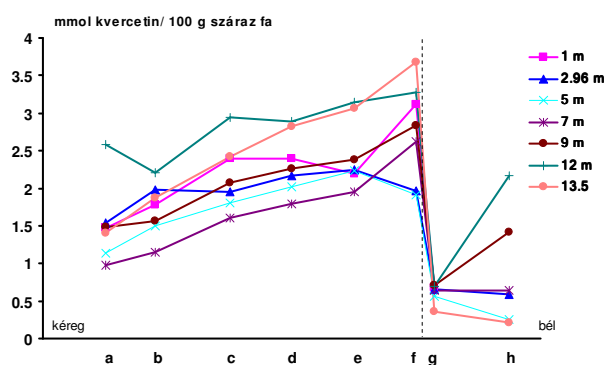


61. ábra A totálfenol tartalom sugár irányú változásai álgesztmentes bükk szövetekben (a-e). Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. október.

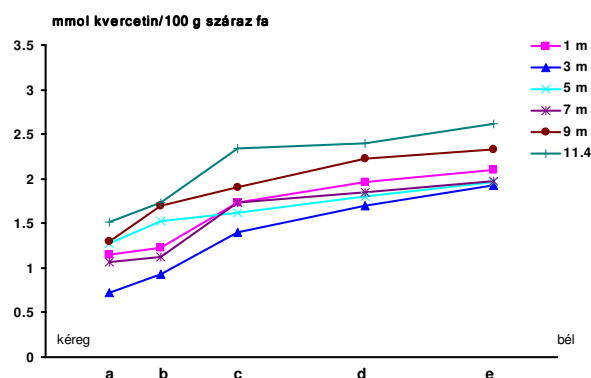
Az álgesztes és az álgesztmentes korongok szöveteinek totálfenol tartalma nagyságrendileg azonos tartományban mozog a vegetációs időszak mindegyik vizsgált időpontjában.

6.4.2 A totálfenol tartalom magasság szerinti változásai

A 62. ábrán az álgesztes törzs különböző magasságból vett mintakorongjaiból mért totálfenol adatok láthatók. Minden magassági szinten jól megfigyelhető a fenolos komponenseknek a kéregtől a színhatár felé irányuló folyamatos akkumulációja. A színhatár előtt (f) a totálfenol tartalom szinte mindig maximumot ér el (kivéve a kb. 3 és 5 méteres magasságoknál) és a maximum többször „ugrásszerű”-en jelentkezik, ami szintén az előzőekben feltételezett *in situ* szintézis lehetőségét erősíti meg az f szövetekben. Az álgeszt határa után egyértelmű csökkenés tapasztalható, amit esetenként -a bél közelsége miatt -enyhe koncentráció emelkedés is követhet az álgeszt belsejében (h szövet, 9 és 12 m-es magasság).



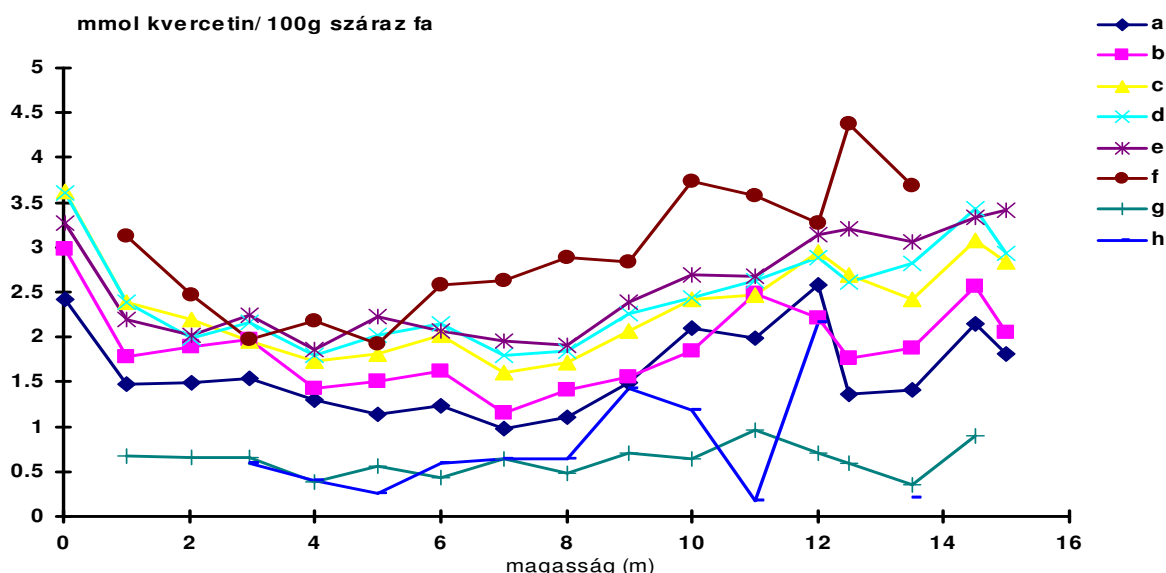
62. ábra A totálfenol tartalom sugár irányú változásai álgesztes bükk különböző mintavételi magasságokban elhelyezkedő szöveiben (a-h). Mintavétel: 2001. február.



63. ábra A totálfenol tartalom sugár irányú változásai álgesztmentes bükk különböző magasságokban elhelyezkedő szöveiben (a-e). Mintavétel: 2001. február.

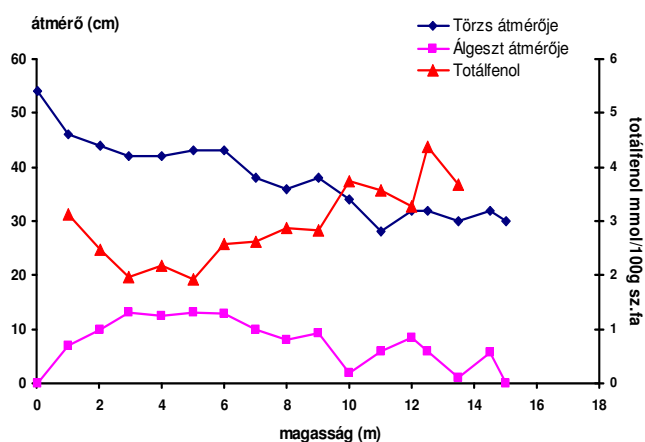
Az álgesztmentes törzs szöveteiben egyértelmű monoton növekedés figyelhető meg a szíjácstól a belső geszt irányába mindegyik mintavételi magasságban (63. ábra), ugrásszerű koncentrációváltozás nem tapasztalható.

Megvizsgáltam azt is, hogy a fenoloidok össz mennyisége hogyan változik a magassággal. A 62. és a 64. ábrán megfigyelhető, hogy a legmagasabb fenolkoncentrációk az álgesztes törzsben a határzónában (f), a legalacsonyabbak a színhatár után (g, h) mérhetők. Az álgesztelés szempontjából az f szövetek magasságszerinti totálfenol koncentráció változásai a legfontosabbak. Megállapítható, hogy értékük a 3-5 méteres magasság között a legalacsonyabb, ez alatt, illetve felett a határzóna fenol-tartalma emelkedik (64. ábra).

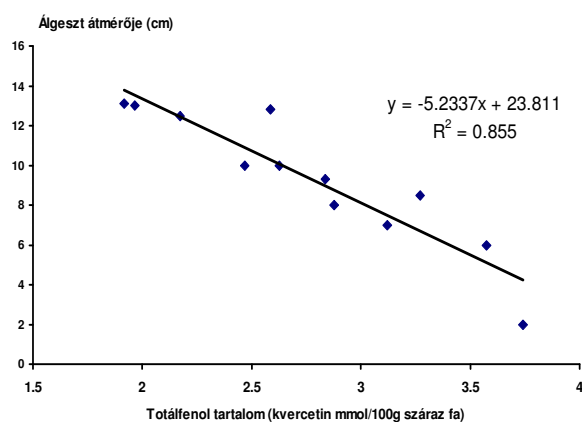


64. ábra A totálfenol tartalom magasság szerinti változásai álgesztes bükk szövetekben (a-h).
Mintavétel: 2001. február.

Tapasztalatok szerint a törzs hosszirányában az orsó alakú álgeszt átmérője maximumát a 3-6 méteres magasságban éri el. A vizsgált törzsben az álgeszt átmérője és az f szövet fenoltartalma közötti szoros kapcsolat állapítható meg: ahol az álgeszt átmérője a legnagyobb, ott a legalacsonyabb a színhatár előtti szövetek (f) totálfenol tartalma (65. ábra). A két mennyiség között jó korreláció állapítható meg (66. ábra).



65. ábra Az álgesztes bükk törzsátmérőjének, az álgeszt átmérőjének és a mintakorongok színhatár előtti szöveteiben (f) mért totálfenol tartalmának a magasság szerinti változásai. Mintavétel: 2001. február.

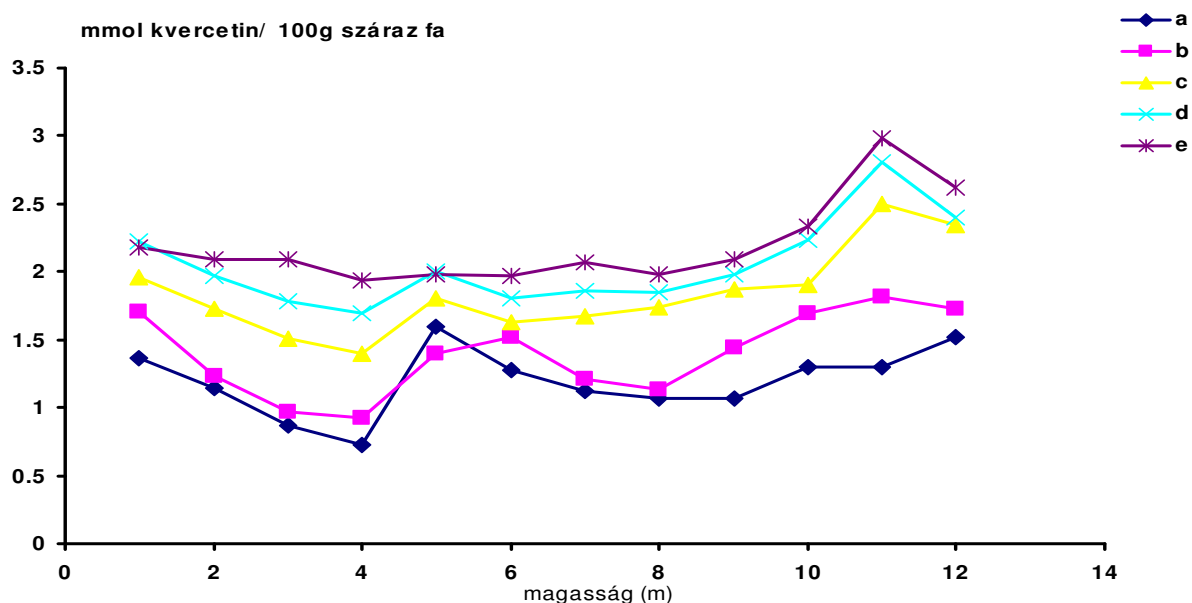


66. ábra Korreláció különböző magasságokból vett álgesztes bükk mintakorongok színhatár előtti szöveteinek (f) totálfenol tartalma és az álgeszt átmérője között. Mintavétel: 2001. február.

Az eredmények arra engednek következtetni, hogy az álgesztesedés folyamata, annak megindulása nem köthető a totálfenol koncentráció egy jellemző küszöbértékéhez.

RUMPF és mtsai. (1994) szerint az álgesztes törzs nedvességtartalma ugyancsak a 3-6 méteres magassági tartományban a legalacsonyabb, ami szerintük közvetlen kapcsolatban van az álgeszt kialakulásával, és jól összeegyeztethető az ún. „száradó határzóna” elméletével (CRAIB, 1923; ZIEGLER, 1968) (ld. 2.4 fejezet).

Az álgesztmentes korongok azonos anatómiai helyekről származó szöveteinek (a-e) magasság szerinti totálfenol tartalom változásai szintén azt a tendenciát mutatják, hogy a belső faszövetek összfenol-koncentrációja 3-6 méteres magasságok között a legalacsonyabb (67. ábra).



67. ábra A totálfenol tartalom magasság szerinti változásai álgesztmentes bükk szövetekben (a-e).
Mintavétel: 2001. február.

A két törzsre vonatkozó kísérleti adatok részletes statisztikai elemzése a 16. sz. melléklet táblázataiban található.

- *A fenoloidok mennyiségének sugár-, és magasság szerinti megoszlásai bizonyítják, hogy a színesedés során a fenolos OH-csoportokat tartalmazó vegyületek a határzónában átalakulnak, és ez az átalakulás a totálfenol meghatározás alapjául szolgáló fenolos –OH csoportok számát csökkenti.*

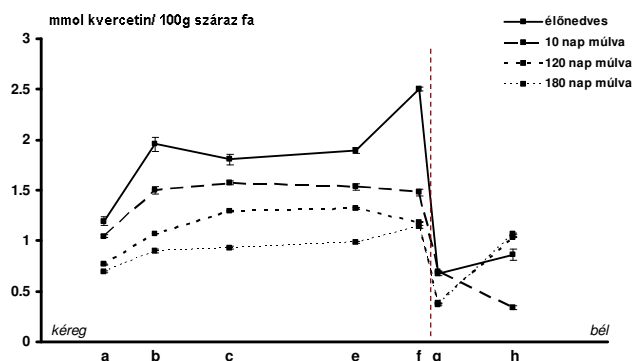
6.4.3 A totálfenol tartalom változásai a faanyag száradása során

ZYCHA (1948) szerint a bükk álgeszt kialakulásának szükséges feltétele a különböző sérüléseken keresztül a törzsbe jutó oxigén jelenléte, ami oxidálja a színhatár szöveteiben lévő fenoloidokat. Ez a feltételezés a szakirodalomban más szerzőknél is gyakran megjelenik, de mérésekkel nem igazolták.

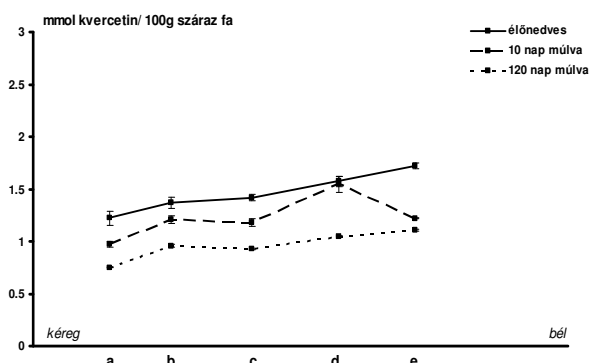
Oxidáció oxigén jelenlétében a faanyag száradása során is lejátszódik. *In vitro* körülmények között megvizsgáltam, hogy az álgesztes és álgesztmentes bükkök különböző anatómiai helyeiről származó faszövetekben (a-h, ill. a-e) lévő fenoloidok természetes száradás során hogyan

viselkednek. A mintákat fénytől elzárva, papírzacskókban szárítottam és mértem a totálfenol tartalom sugár irányú változásait a száradási folyamat különböző fázisaiban.

Az eredmények a 68. és a 69. ábrákon láthatók.



68. ábra A totálfenol tartalom sugár irányú változásai az álgesztes bükk szövetek (a-h) száradása során. Hibaszávok: tapasztalati szórás. Mintavétel: 2001. január.



69. ábra A totálfenol tartalom sugár irányú változásai az álgesztmentes bükk szövetek (a-e) száradása során. Hibaszávok: tapasztalati szórás. Mintavétel: 2001. január.

A 68. és a 69. ábrákon szembevetjük, hogy álgesztes bükkben a száradási folyamat első szakaszában (élőnedves => 10 nap) a színhatár előtti, kiugróan magas totálfenol tartalommal rendelkező szövetekben (f) lényegesen gyorsabban csökken a totálfenol tartalom, mint az álgesztes korong többi fehér szövetében. A fenolok oxidatív átalakulása sokkal gyorsabban megy végbe a színhatáron, mint a többi fehér szövetben. 10. nap után mindegyik fehér szövet totálfenol tartalma hasonló tendenciával csökken a 180. napig.

Az álgesztmentes korongban a teljes vizsgált időtartományon (0-120 nap) a totálfenol tartalom időbeli csökkenése minden vizsgált faszövetben (a-e) egyenletesnek mondható, a tendencia a 120. nap után is azonos marad, a csökkenés üteme lassul.

A fenti mérési eredményekből az alábbiak állapíthatók meg (ALBERT és mtsai., 2003):

- Száradás során, oxigén jelenlétében az álgesztes bükk határvonalánál található fenolos komponensek gyors oxidatív átalakulást szenvednek, amit a fenolos –OH csoportok számának csökkenése bizonyít. Ennek magyarázata lehet a magasabb fenoloid koncentráció, a viszonylag magas enzimaktivitás, vagy a többi faszövetétől eltérő fenoloid minőségi spektrum.
- Az álgesztre jellemző vörös szín azonban nem jelenik meg.

Az eltérő fenoloid minőségi spektrum igazolása végett kromatográfiás módszerekkel megvizsgáltam a fenolos komponensek sugár irányú minőségi és mennyiségi eloszlását álgesztes és álgesztmentes bükk törzsekben, különös tekintettel a közvetlenül a színhatár előtt és után elhelyezkedő szövetekre.

6.4.4 A fenoloidok elválasztása, minőségi és mennyiségi meghatározása

A bükk faanyagában bizonyítottan a következő fenoloidok fordulhatnak elő:

- **(+)-Katechin** [2H-1-Benzopiran-3,5,7-triol, 2- (3, 4-dihidroxifenil)-3,4-dihidro-, (2R-trans)]. A flavonoid típusú vegyületeken belül a flavan-3-olok családjába tartozik. Szerkezeti képletét lásd a 17. ábrán! Szerkezeti képletét lásd a .. ábrán! A flavan-3-olok könnyen oxidálódnak. DIETRICH (1964a), DÜBLER és mtsai. (1997) és MÄMMELÄ (2002) szerint a vegyület és származékai (procianidinek) a bükk faanyagának jellegzetes fenolos összetevői. Fás szárú növények esetében FEUCHT és mtsai. (1996, 1997) valamint FEUCHT és TREUTTER (1999) bizonyították felszaporodásukat és szerepüket a sebzési, biotikus- és kémiai stresszre adott védekező reakciókban is.
- **(-)-Epikatechin** [2H-1-Benzopiran-3,5,7-triol, 2- (3, 4-dihidroxifenil)-3,4-dihidro-, (2R-cis)]. Szintén a flavan-3-olok csoportjába tartozik, az előbbi vegyület optikai izomerje. Szerkezeti képletét lásd a 17. ábrán! Jelenléte jellemző a bükk faanyagra (DIETRICH, 1964a).
- **Taxifolin** [2-(3,4-dihidroxifenil)-3,5,7-trihidroxikromán-4-on]. A bükk faanyagában és kérgében elsősorban glikozidjai formájában fordul elő (DÜBLER és mtsai., 1997; MÄMMELÄ, 2002). Szerkezeti képletét lásd a 18. ábrán!
- **Kvercetin** [2-(3,4-dihidroxifenil)-3,5,7-trihidroxikromén-4-on]. Jelenlétét bükk fűrészporból sikerült kimutatni, ahol *feltételezhetően* glikozidjai formájában fordul elő (molekulatömeg alapján történt becslés, ld. MÄMMELÄ, 2002). A glikozidok pontos szerkezeti képletét eddig nem közölték. A kvercetin szerkezeti képletét lásd a 18. ábrán!

A fenti vegyületeket különböző bükkfa szöveti részekből *rétegekromatográfiás módszerrel* választottam el, majd azonosítottam. Az alkalmazott analitikai technika előnyei:

- Gyors és hatékony. Párhuzamosan több minta minőségi és mennyiségi analízise kivitelezhető.
- A mintákból szétválasztott komponensek minőségi analízise (azonosítása) a rétegen megjelenő foltokról felvett UV-VIS spektrum alapján egyértelműen lehetséges.
- A rétegről készült színes fényképfelvétel jól dokumentálja a kísérleti eredményeket és az egyes szövetek közötti különbségek szembetűnően és egyértelműen megjeleníthetők.

Mivel a fent említett négy fenoloidot, illetve származékaikat nem lehet egyetlen fázisrendszerrel szétválasztani, illetve a komponensek szelektív előhívását nem lehet *egyszerre* megvalósítani, a vegyületek vizsgálatához két eljárásit protokollt alkalmaztam. Az egyik módszerrel a flavan-3-olok (ld. (+)-katechin és (-)-epikatechin és származékaik), a másikkal a taxifolin, kvercetin és származékaik elválasztását, azonosítását, minőségi és mennyiségi kiértékelését végeztem. A módszerek részletes leírását lásd az 5.2.4 fejezetben.

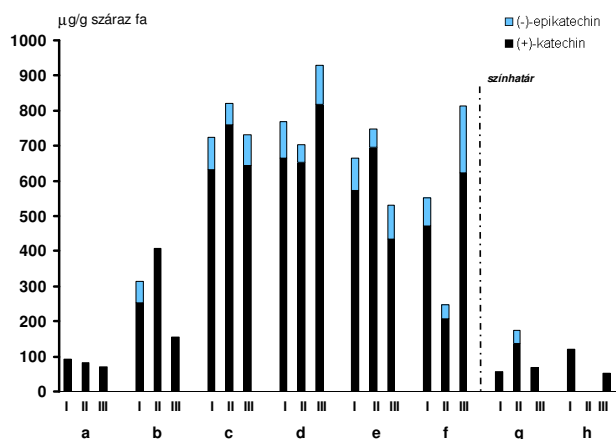
6.4.4.1 A flavan-3-olok vizsgálata

A flavan-3-olok álgesztes és álgesztmentes bükk szövetekben előforduló jelentős mennyiségét már előzetes kísérleteinkben (7. sz. melléklet, M-7.5 és M-7.6 ábrák) is sikerült kimutatnunk (BROLLY, 2003). Ezután elvégeztem az egyes komponensek megfelelő felbontással történő elválasztását és a pontos mennyiségi kiértékelést.

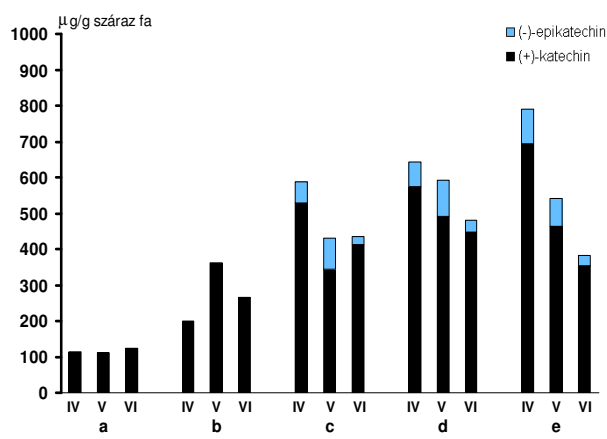
Mindkét katechin-epimer kimutatható mind az álgesztes, mind az álgesztmentes bükk faanyagából. A (+)-katechin és a (-)-epikatechin koncentrációjának sugár irányú eloszlását az októberben vett álgesztes és álgesztmentes bükk korongokban a 70. és 71. ábrák szemléltetik. A következtetések mind az októberi, mind a januári mérésekre vonatkoznak (ld. 8. sz. melléklet, M-8.1 és M-8.2 ábrákat is).

A (-)-epikatechin lényegesen kisebb mennyiségben van jelen mind az álgesztes, mind az álgesztmentes bükkből. Jelenléte a belső faszövetekre (c-f) jellemző. Az álgesztes bükkben a

színhatár után a mennyisége csökken. Az álgesztmentes bükkben koncentráció csökkenés az érett fában sem tapasztalható. A (+)-katechin mennyisége az álgesztes bükkben a kéregtől a színhatár irányába növekszik, nagy mennyiségben van jelen a belső fehér szövetekben is. Mennyisége a színhatár után drasztikusan lecsökken. A (+)-katechin mennyisége az álgesztmentes bükkben is nő a kéregtől a bél irányába, a belső szövetekben azonban nem mutatható ki jelentős, az álgesztes korongoknál tapasztalt koncentráció csökkenés (HOFMANN és mtsai., 2004).



70. ábra A (+)-katechin és a (-)-epikatechin koncentráció sugár irányú változásai három álgesztes bükk (I.-III.) szöveteiben (a-h). Mintavétel: 2003. október.

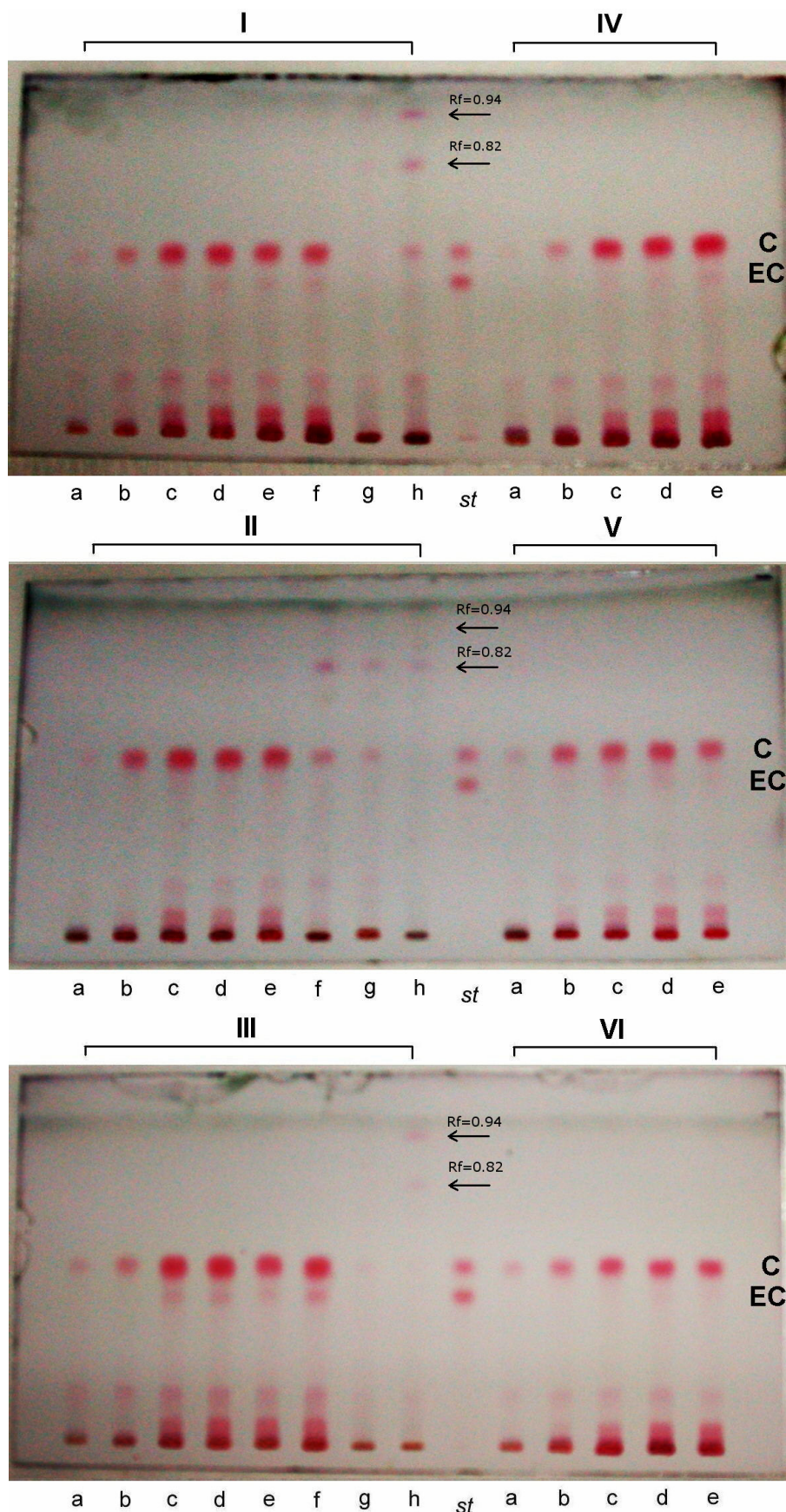


71. ábra A (+)-katechin és a (-)-epikatechin koncentráció sugár irányú változásai három álgesztmentes bükk (IV.-VI.) szöveteiben (a-e). Mintavétel: 2003. október.

A két epimer mennyiségének csökkenése a színhatáron arra utal, hogy részt vesznek az álgeszttesedés molekuláris folyamataiban. A fenti kutatási eredmények (HOFMANN és mtsai., 2004) összhangban vannak DIETRICH (1964a) adataival, aki hasonló tendenciát állapított meg a katechin-epimerok sugár irányú változásaira álgesztes és álgesztmentes bükkben (ld. 16. ábra).

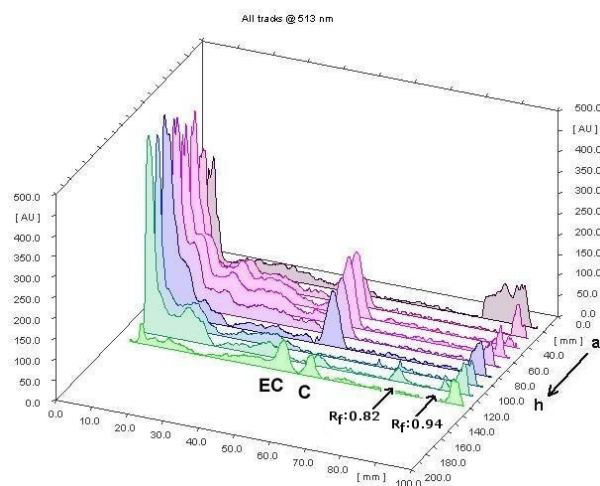
Kromatogram. A flavan-3-olok sugár irányú minőségi és mennyiségi változásait álgesztes és álgesztmentes bükk törzsek szöveteiben a 72. ábrán bemutatott kromatogramok is szemléltetik. Az előhívott kromatogramokon a vörös színű folt a flavan-3-olokat jellemzi, de az előhívószer nem szelektív, más vegyületekkel is (főleg alkoholokkal és ketonokkal) színes terméket képezhet (STAHL, 1962). Standardok alkalmazásával a (+)-katechint és a (-)-epikatechint sikerült azonosítani, a többi folthoz nem rendeltünk standard vegyületeket, ezekről csak a színük alapján lehet feltételezni, hogy flavan-3-típusúak. Sugár irányú mennyiségi változásaik hasonlóak a két kimutatott epimeréhez.

A kromatogramokon megfigyelhető, hogy a színhatár után a színes fában (g, h) megjelenik két új komponens ($R_f=0.82$ és $R_f=0.94$), melyek polaritása lényegesen kisebb a (+)-katechinénél. Előhívás után színük a katechinekhez hasonlóan vörös volt. Ezek a komponensek a II-es korongban már az f mintában is megjelennek (71. ábra, II. sz. korong). Ennek a két új komponensnek a jelenlétét a fehér törzsek egyikéből sem sikerült kimutatni.

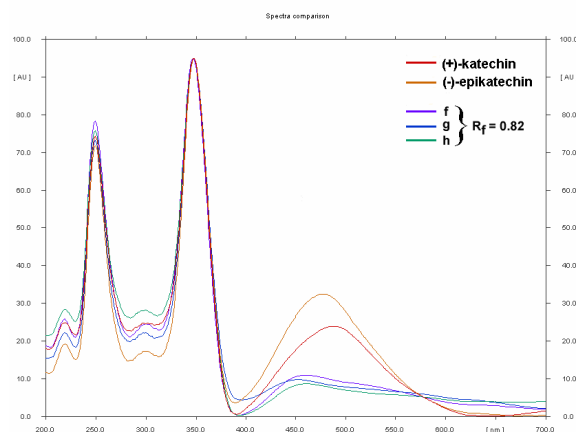


72. ábra A flavan-3-olok sugár irányú minőségi és mennyiségi változásai álgesztes (I-III) és álgesztmentes (IV-VI) bükk törzsek szövetekben (a-h és a-e). (Mintafelvétel: 25 µl; C: (+)-katechin ; EC: (-)-epikatechin; Standard: 200 ng mindkét komponensre. Előhívott kromatogram.). HOFMANN és mtsai. (2004).

Fontos észrevétel, hogy a két elválasztott, de nem azonosított komponens azokban a szöveti részekben jelenik meg (**g**, **h** szövetek, illetve **f**), ahol a két katechin-epimer, illetve a többi, a színreakció alapján vélhetően flavan-3-ol komponens „eltűnik”. Ugyanezen szövetekben volt tapasztalható a POD és PPO aktivitások ugrásszerű megemelkedése is (ld. 6. sz. melléklet, M-6.3 és M-6.5 ábrák). A kísérleti eredmények egyik értelmezése az lehet, hogy a katechin izomerek enzimatis oxidációjának termékeit sikerült elválasztani, de a bizonyításhoz a két új komponens azonosítására és szerkezetük felderítésére van szükség.



73. ábra Denzitogram: a flavan-3-olok sugár irányú minőségi és mennyiségi változásai álgesztes bükk (I) szövetekben (**a-h**). A nyilak a színhatáron megjelenő két új komponens jelölik.



74. ábra Álgesztes bükk (II) szöveteiből (**f-h**) elválasztott, $R_f = 0.82$ -nél detektált komponens, valamint az azonos lemezre felvitt (+)-katechin és (-)-epikatechin standard-ek előhívás után mért UV-VIS spektruma. Mind az öt komponens vörös foltként jelent meg. Mintavétel: 2003. október.

Denzitogram. Az I. korong szövetei esetén az előhívott kromatogramból kapott denzitogram a 73. ábrán látható.

UV- VIS spektrumok. A 74. ábra a II. korong kromatografált és előhívott mintái esetében a (+)-katechin, a (-)-epikatechin, és az **f**, **g** és a **h** szövetek $R_f=0.82$ -nél detektált vörös foltjainak spektrumait mutatja.

Az 2003. októberi minták vizsgálatánál tapasztaltakhoz hasonló radiális tendenciákat igazoltak a 2004. januárban vett 3 álgesztes és 2 álgesztmentes mintakoronggal végzett mérések is (8. sz. melléklet, M-8.1 és M-8.2 ábrák).

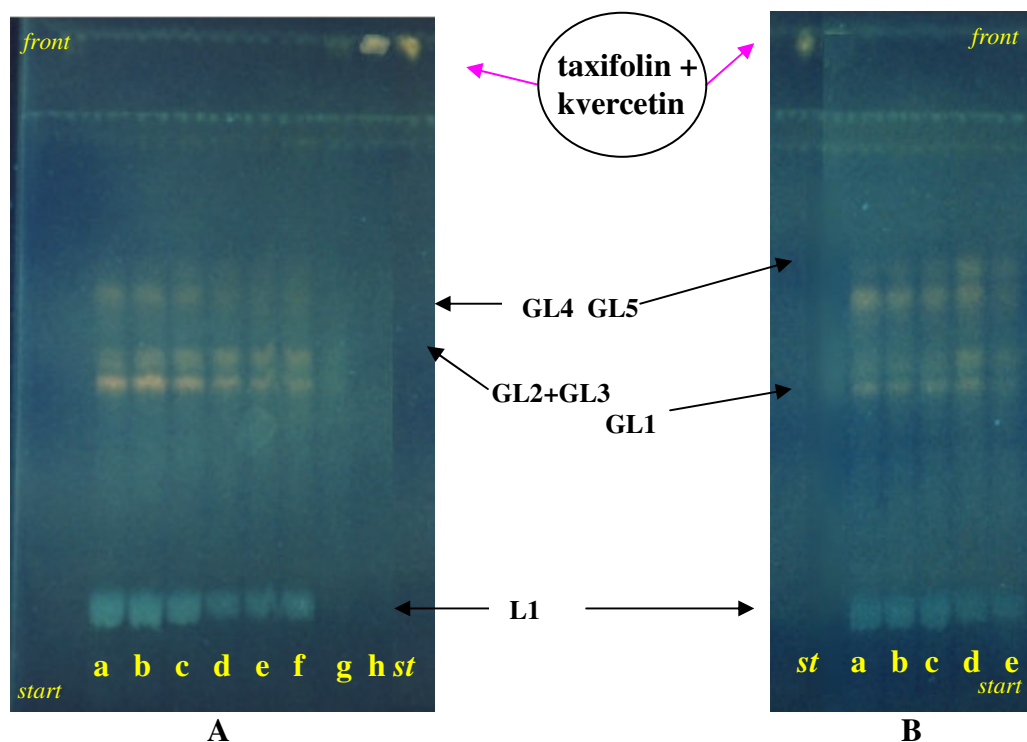
Az októberi minták adatainak statisztikai kiértékelése a 9. és 10. sz. mellékletekben található.

6.4.4.2 A flavonoid glikozidok és aglikonjaik vizsgálata

A szakirodalom szerint a bükk faanyagában a katechin- epimerek és származékaik (procianidinek) mellett jellemzően taxifolin, kvercetin és azok glikozidjai találhatók meg (DÜBLER és mtsai., 1997; MÄMMELÄ, 2002). Az értekezésben a taxifolin- és kvercetin glikozidokat „flavonoid glikozidok” néven tüntettem fel. A taxifolint, kvercetint és glikozidjaikat túlnyomásos rétegekromatográfiás (OPLC) eljárással választottam szét egy erre alkalmas fázisrendszert használva, majd a flavonoidokkal és glikozidjaikkal jellemző színt adó előhívószerrel kezeltem a kifejlesztett réteglapokat. Ily módon az egyes fenolok és glikozidjaik jellegzetes, UV-fény hatására színesen fluoreszkáló foltként váltak láthatóvá. A szín alapján az egyes fenolok és fenolkarbonsavak - vagyis a glikozidokban található aglikon rész- minősége

egyértelműen azonosítható volt. A kísérleti eredményeket egy álgesztes és egy álgesztmentes korongra a 75. ábra mutatja. A narancssárga foltok jellemzően a taxifolinra és a kvercetinre, valamint azok glikozidjaira jellemzőek. A világoskék folt a fenolkarbonsav típusú vegyületekre jellemző, ezek is feltételezhetően glikozid formában vannak jelen.

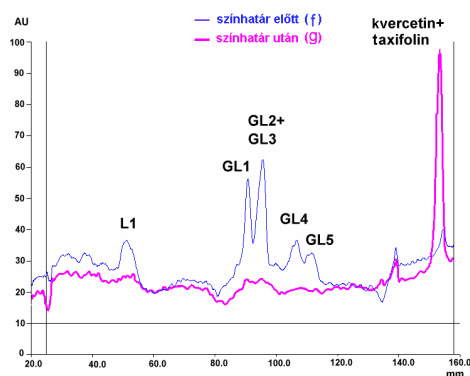
Megfigyelhető, hogy mindkét fajta korongban ugyanolyan típusú fenolok vannak jelen, de más-más sugár irányú eloszlásban. Az alkalmazott kísérleti körülmények között az álgesztes bükk külső szöveteiből (a-f) négy glikozidot sikerült szétválasztani, míg a belső, vörös szövetekből (g-h) csak a szabad flavonoidokat.



75. ábra Szabad kvercetin, taxifolin és néhány glikozid (GL1-GL5) sugár irányú minőségi és mennyiségi változásai álgesztes (A) és álgesztmentes (B) bükk szövetekben (a-h és a-e). Előhívott OPLC – kromatogram: a fronton szabad kvercetin és taxifolin helyezkedik el; L1: nem azonosított fenolkarbonsav(ak) ; st: kvercetin és taxifolin standard-ek.

A 75/A. ábrán és a denzitogramon (76. ábra) egyértelműen látszik, hogy az álgeszt határa (f) után a glikozid típusú vegyületek teljesen eltűnnek és a g valamint a h vörös szövetekből csak a szabad aglikonok mutathatók ki (BROLLY, 2003).

Megjegyzés: a későbbi kísérletekben bebizonyosodott, hogy nem négy, hanem öt glikozid van jelen a bükk szövetekben. Ezért jelenik meg a 76. ábrán egyetlen csúcs fölött két, GL2+GL3 jelzés.



76. ábra Szabad kvercetin, taxifolin és néhány glikozid (GL1-GL5) minőségi és mennyiségi változásai álgesztes bükk színhatár előtti (f) és színhatár mögötti (g) szövetekben. OPLC denzitogram előhívás után. Mintavétel: 2003. január.

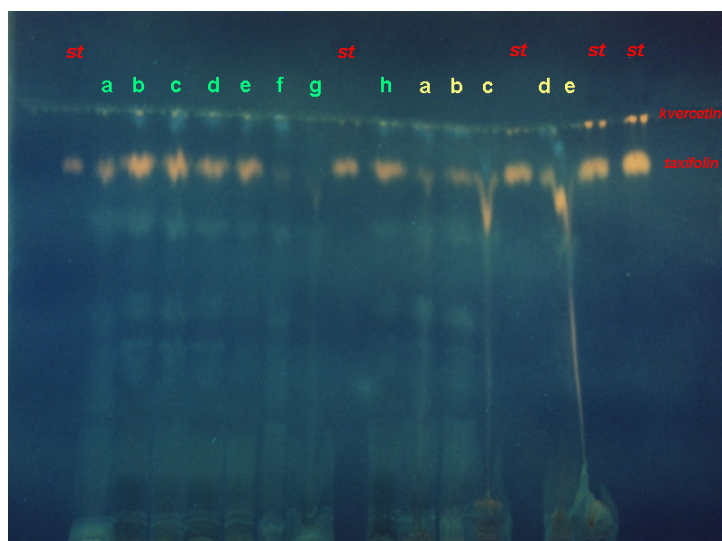
Az alkalmazott fázisrendszer nem választja szét megfelelő csúcsfelbontással a kvercetin és a taxifolin, azok egyetlen foltként jelennek meg az előhívott kromatogramon, ezért nem dönthető el teljes bizonyossággal, hogy a színhatár után a megjelenő folt mindkét flavonoidtól, vagy csak az egyiktől származik. A színreakció intenzitásából (mely az anyagmennyiséggel arányos) mennyiségi következtetések vonhatók le.

Az öt glikozid jelenléte elsősorban az *álgesztes* bükk faanyagának külső, fehér szöveteire jellemző és mennyisége befelé haladva csökken. Ezt a megállapítást nagy számú korongon végzett kísérletekkel megerősítettem (82. ábra). Az ismeretlen fenolkarbonsav származék(ok) - szintén a külső szövetekben fordulnak elő nagy mennyiségben és koncentrációjuk a színhatár felé haladva monoton csökken.

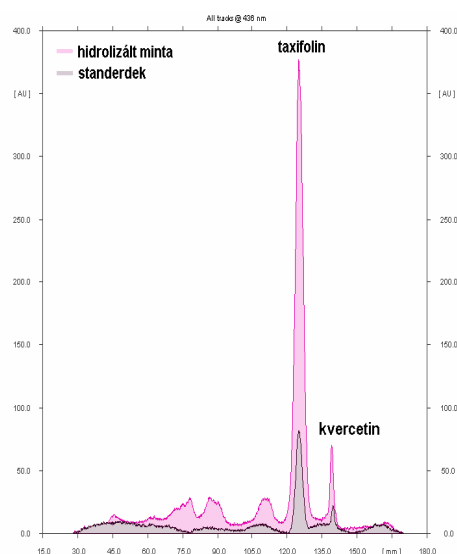
Az *álgesztmentes* korong mindegyik szöveti egységéből az előzőekben ismertetett típusú glikozidok mutathatók ki, hidrolízisnek nincs nyoma, szabad aglikon nem található (75/B. ábra).

Az aglikonok azonosítása a glikozidok hidrolízisével. A glikozidok színazonossága miatt nem dönthető el, hogy a kimutatott *glikozidok mindkét aglikontól*, vagy csak az egyiktől származnak. Az aglikonok minőségének megállapítása érdekében a fenti két korong mintáinak extraktumain sósavas hidrolízist hajtottam végre (a pontos eljárást ld. az 5.2.4.2 fejezetben). A hidrolizált mintákból az aglikonok szétválasztásával és a standard-el való összevetésével az azonosítás elvégezhetővé vált.

A vizsgálat eredményét szemléltető kromatogram a 77. ábrán látható. Mindkét komponens hasonló narancssárga színt ad, de más R_f értékkel. A mintákból a taxifolin jelenléte egyértelműen azonosítható. Ehhez az is hozzájárult, hogy ugyanolyan mennyiségben sokkal intenzívebb színt ad mint a kvercetin. A kvercetin foltja a mozgófázis frontjával együtt halad és az egyébként is gyengébb színe miatt azonosítása nehézkes, utólagos vizsgálatot igényelt.



77. ábra Aglikonok elválasztása és azonosítása álgesztes (a-h) és álgesztmentes (a-e) bükk szövetekből hidrolízis után. A hidrolizált extraktumok kromatogramja. St: standard sávok; kalibrációs tartomány: 90-620 ng mindkét komponensre egyenként. Mintavétel: 2003. január



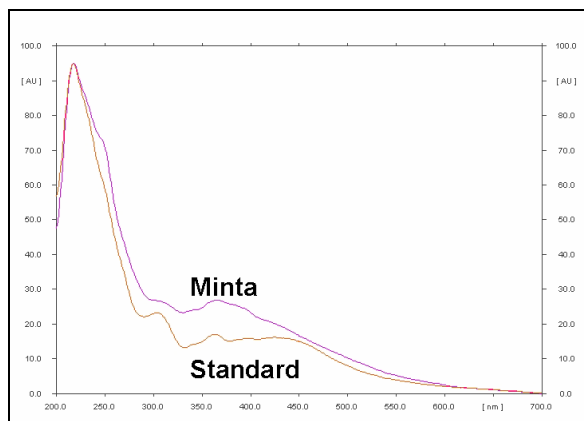
78. ábra A hidrolizált minta és a standerdek denzitogramja. Mintavétel: 2003. január.

A két narancssárga folton kívül három világoskék folt is azonosítható a kromatogramon (77. ábra). A színük alapján ezek feltételezhetően a 75. ábra kapcsán említett fenolkarbonsav-származékok aglikonjai, azonosításukkal nem végeztem el.

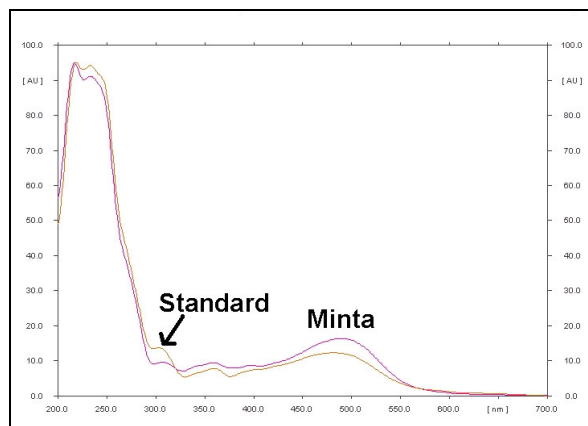
A 78. ábrán az egyik minta jellegzetes denzitogramja látható a standard sáv denzitogramjával együtt. A kvercetin és a taxifolin csúcsa a standard sávon és a minta sávjában is egybeesik. Mivel a kvercetin sávja a fronttal együtt haladt, ezért a komponensek egyértelmű azonosítása végett a rétegről felvett UV-VIS reflexiós spektrumaikat is megvizsgáltam.

A 79. és 80. ábrákon a standard vegyületek valamint a mintából izolált megfelelő aglikonok spektrumainak összehasonlítása látható. A mintákból izolált aglikonok azonosak a standard vegyületekkel.

Bizonyítottak tekinthető, hogy a bükk fehér szöveteiben mind a kvercetin- mint a taxifolin glikozidok megtalálhatók.



79. ábra A kvercetin spektruma előhívás után a mintából és a standardból. Mintavétel: 2003. január.



80. ábra A taxifolin spektruma előhívás után a mintából és a standardból. Mintavétel: 2003. január.

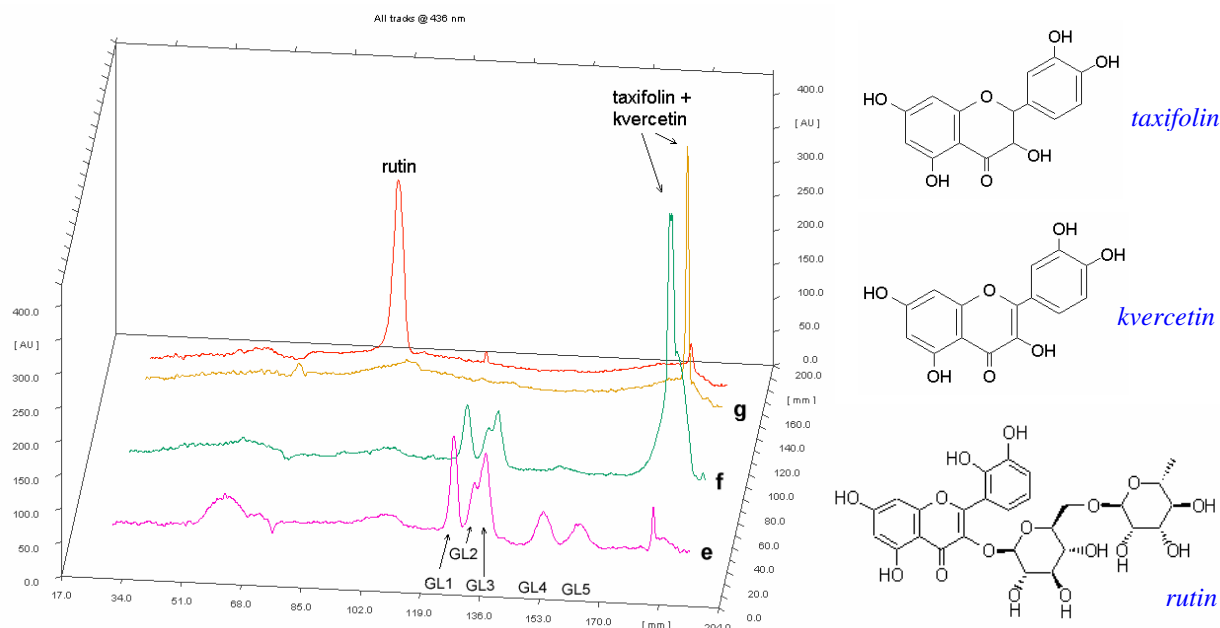
A 77. ábrán szemléltetett kromatogramról felvett denzitogram (8. sz. melléklet, M-8.3 ábra) alapján elvégzett mennyiségi kiértékelés után megállapítottuk, hogy a két aglikon glikozidjai az álgesztes bükk szöveteiben nagyságrendileg azonos koncentrációban találhatók meg (8. sz. melléklet, M-8.4 és M-8.5 ábrák). A taxifolin és kvercetin mennyisége a szíjács szöveteiben magas, sugár irányban haladva a színhatárig csökkenő tendenciát mutat. A színhatáron (**f**, **g**) ugrásszerű csökkenés következik be, majd az álgeszt belsejében (**h**) ismét hirtelen koncentráció-emelkedés tapasztalható. A színhatár előtt mindkét fenol kizárólag glikozid, a határ után pedig csak aglikon formájában fordul elő. Az eredmények teljes analógiát mutatnak számos kötelező színes gesztetést mutató fafajnál tapasztaltakkal (HERGERT és GOLDSCHMID, 1958; HASEGAWA és SHIROYA, 1965; HILLIS, 1968; DELLUS és mtsai., 1997).

Megjegyzés: Az aglikonok mennyiségi változásainak tendenciáit bemutató kísérleti eredmények korlátja, hogy csak egy álgesztes korongra vonatkoznak és csak egyetlen párhuzamos mérést végeztünk mindegyik minta esetében. Ugyanazon minták esetében azonban a glikozidokra hasonló sugár irányú változásokat találtunk, (ott három párhuzamos mérést végeztünk), ami alátámasztja az álgesztes bükk fehér szöveteire tett előző megállapításokat (BROLLY, 2003).

Az álgesztmentes korongok esetében az adatok a sávok elferdülése miatt nem voltak kiértékelhetők (ld. 77. ábra).

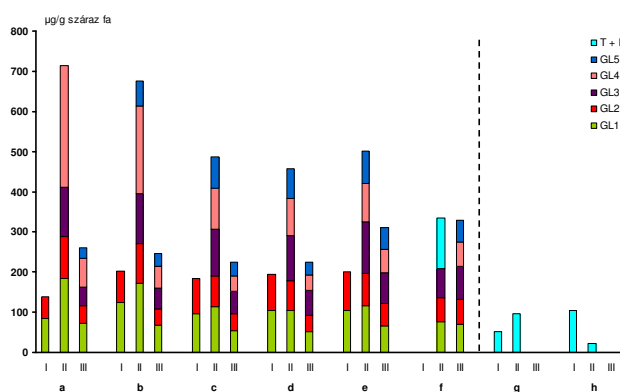
A taxifolin és kvercetin glikozidok mennyiségi meghatározása. Három álgesztes és három álgesztmentes korongot vizsgáltam. A kifejlesztés körülményeinek módosításával elérhetővé vált a GL2 és GL3 glikozidok megfelelő szétválasztása. A glikozidok, valamint a szabad taxifolin és

kvercetin mennyiségi meghatározását rutin (kvercetin-3-rutinozid) belső standard-re végeztem el. A jellegzetes denzitogram a 81. ábrán látható.

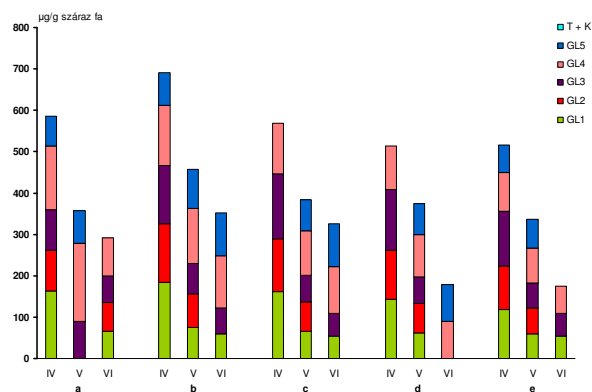


81. ábra A szabad kvercetin-, taxifolin- és glikozid- (GL1-GL5) tartalom mennyiségi változásai álgesztes bükk színhatár előtti és színhatár utáni szöveteiben (e-g). Denzitogram előhívás után. Belső standard: rutin. Mintavétel: 2003. október.

A szabad kvercetin és taxifolin- valamint glikozidjaik (GL1-GL5) mennyiségének sugárirányú változásai álgesztes bükk korongokban a 82. ábrán, álgesztmentes bükk korongokban a 83. ábrán láthatók. Az adatok statisztikai kiértékelése a 9. és a 10. sz. mellékletekben található.



82. ábra A szabad kvercetin és taxifolin- (T+K) valamint glikozidjaik (GL1-GL5) koncentrációi az álgesztes bükk szövetekben (a-h). Mintavétel: 2003. október.



83. ábra A szabad kvercetin és taxifolin- (T+K) valamint glikozidjaik (GL1-GL5) koncentrációi álgesztmentes bükk szövetekben (a-e). Mintavétel: 2003. október.

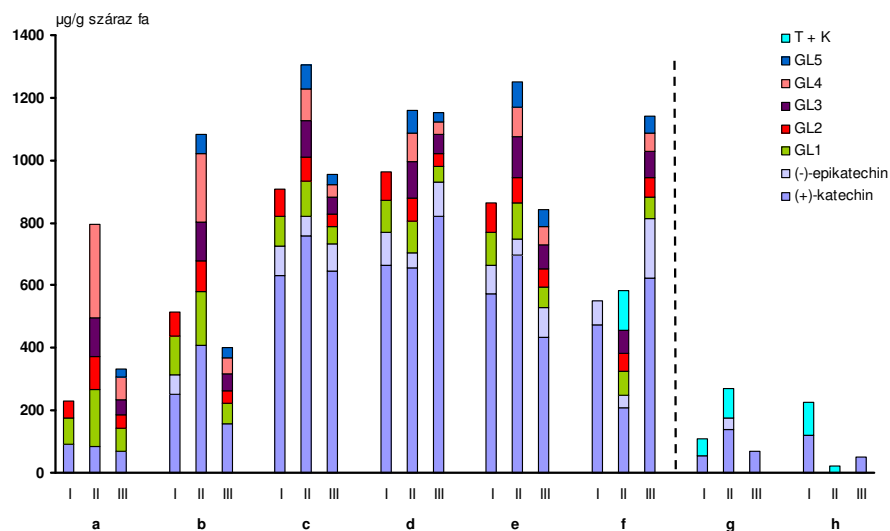
Az eredmények teljes mértékben alátámasztják az aglikonokra vonatkozó megállapításokat.

A kvercetinnek, a taxifolinnek, valamint glikozidjaiknak az álgeszttesedés molekuláris folyamataiban betöltött szerepéről a következő megállapítások tehetők:

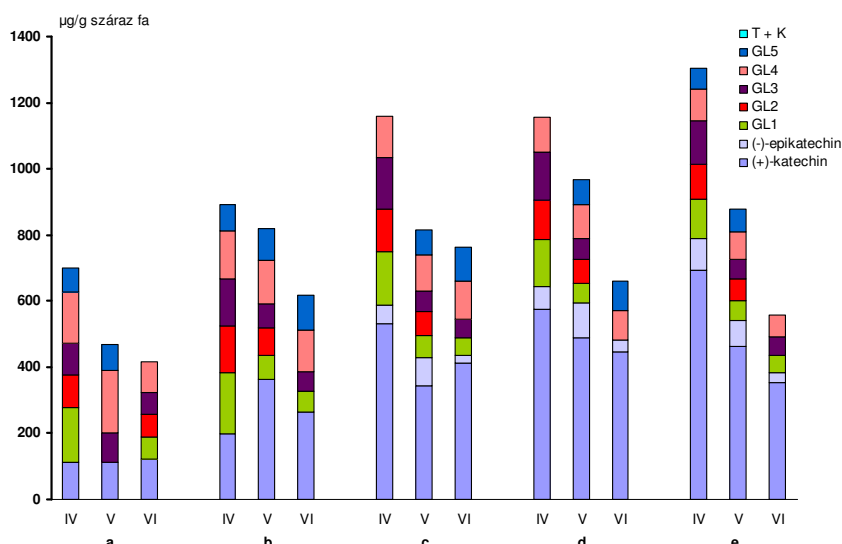
- Szabad taxifolin és kvercetin mérhető mennyiségben sem az álgesztes, sem az álgesztmentes bükk fehér szöveteiben nem található, glikozidjai azonban jelen vannak. Ez utóbbiak mennyisége a külső (szíjács) szövetekben magas, befelé haladva csökken. Szabad flavonoid-aglikonok –számos- kötelezően színesen gesztesedő fafaj szíjácsában sem mutathatók ki (HERGERT és GOLDSCHMID, 1958; HASEGAWA és SHIROYA, 1965; HILLIS, 1968; DELLUS és mtsai., 1997).
- Az álgesztes bükkben a színhatáron a flavonoid-glikozidok hidrolizálnak, az aglikonok jelenléte az álgeszt határ után kimutatható. A szakirodalomban a bükk flavonoid-glikozidok színhatáron bekövetkező hidrolízisét valószínűsítették, de a feltételezést pontos mérési adatokkal nem támasztották alá.
- Belső standard alapján megállapítottam, hogy az álgesztes bükkben a hidrolízis következtében felszabaduló aglikonok mennyisége az elszíneződött fa szövetekben lényegesen kisebb, mint a színhatár előtti fehér szövetek glikozidtartalma. Valószínűsíthető, hogy az álgeszt határa után a glikozidokból felszabaduló kvercetin és taxifolin átalakul, ez az átalakulás szerepet játszhat az álgeszt színanyagának képződésében.
- Az álgesztes és az álgesztmentes korongok fehér szöveteiben a flavonoid-glikozidok koncentrációja ugyanolyan nagyságrendben mozog.
- A flavonoid-glikozidok hidrolízise az álgesztmentes bükk belsőbb szöveteiben sem figyelhető meg.

6.4.5 Az egyes fenoloidok sugárirányú mennyiségi változásai

Összehasonlítottam az összes általam mért fenoloid (kvercetin, taxifolin, GL1, GL2, GL3, GL4, GL5, (+)-katechin, (-)-epikatechin) ugyanazon szövetekben mért együttes koncentrációinak sugár irányú változásait az októberben vett mintakorongokra (84. és 85. ábrák).



84. ábra A taxifolin (T), kvercetin (K), ezek glikozidjai, valamint a vizsgált flavan-3-olok koncentrációinak sugár irányú eloszlása az álgesztes korongokban. Mintavétel: 2003. október.



85. ábra A taxifolin (T), kvercetin (K), ezek glikozidjai, valamint a vizsgált flavan-3-olok koncentrációjának sugár irányú eloszlása álgesztmentes korongokban. Mintavétel: 2003. október.

Annak ellenére, hogy a taxifolin, kvercetin és azok glikozidjai esetén a koncentrációk belső standard-re vonatkoznak, a (+)-katechin és a (-)-epikatechin esetében pedig abszolút értékek, bizonyítottan tekinthető, hogy a bükk külső, világos színű faszöveget (a-c) a taxifolin- és kvercetin glikozidok, a belső, de még nem színes faszöveteket pedig a (+)-katechin és a (-)-epikatechin magas koncentrációja jellemzi. Ez a megállapítás az álgesztmentes bükk esetében a fehér szövetekre, az álgesztmentes bükk esetében az egész vágási felületre érvényes. Magas glikozid koncentráció mérhető a bükk kérgében is (DÜBLER és mtsai., 1997).

Megállapítható, hogy a „totálfenol” eljárással mért mennyiség mind álgesztmentes, mind álgesztmentes bükk esetén teljesen visszatükrözi a mért fenoloidok kumulatív koncentrációit (ld. a 11. és 12. sz. mellékleteket) Ez azt bizonyítja, hogy a bükk fenoloidok közül a legjelentősebb mennyiséget a katechinek és flavonoid-glikozidok képezik.

Az álgesztmentes bükk minták vizsgálata során a kilenc vizsgált fenol, ill. fenol-glikozid közül egyetlen esetben sem sikerült egyértelműen, minden vizsgált mintára vonatkoztatva bizonyítani koncentrációjának ugrásszerű növekedését a színhatár előtt és ezzel annak *in situ* szintézisét a színhatár előtti szövetekben. A III. korongból származó mintákban a (+)-katechin és a (-)-epikatechin színhatár előtti ugrásszerű, 1.5-2 -szeres szignifikáns koncentráció emelkedését mértem ugyan, de a többi mintakorong faszövegetekben nem találtam hasonló koncentráció emelkedést.

Ennek értelmében a színhatár előtti *in situ* fenolszintézis csak esetlegesen jellemző az álgesztmentesedésre, a fenoloidok koncentrációja akkumulációjuk következtében nő meg.

6.5 A fenoloidok *in vitro* reakciói peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimekkel

Kísérleteim következő szakaszában laboratóriumi körülmények között próbáltam reprodukálni az álgeszt határzónájában lévő szövetekre (f, g) jellemző és az álgesztmentesedés szempontjából bizonyítottan fontos kémiai körülményeket: pH, fenolok, oxidáló enzimek. Vizsgáltam, hogy a színhatáron mely fenolok szenvednek oxidatív átalakulást akár enzimatikusan, akár pusztán a levegő oxigénjének hatására, továbbá azt, hogy keletkeznek-e oligomerek az oxidáció után. Feltételeztem, hogy a mérések eredményeként megállapítható, mely fenol monomerek átalakulásából keletkeznek az álgeszt színanyagai és kikövetkeztethető a keletkezett termékek kémiai szerkezete is.

Az *in vitro* kísérletekben a következő feltételeket alkalmaztam:

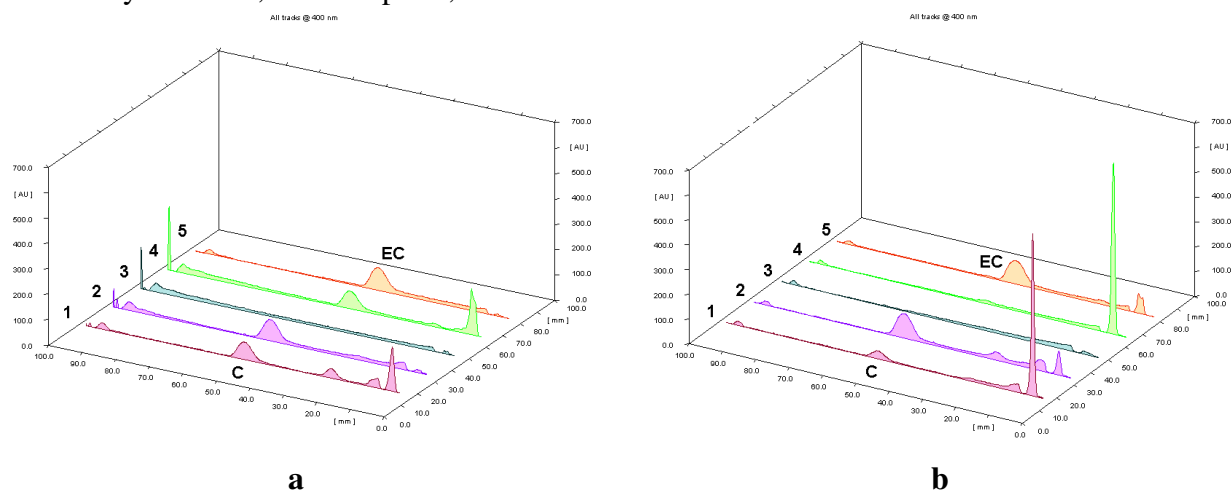
- A vizsgálati pH az álgeszt határa utáni pH értéknek felelt meg mindegyik minta esetében. A beállított pH 6.18 volt.
- A vizsgált mintatartó edényeket sötétben tároltam és gondoskodtam róla, hogy az oldatok oxigénnel érintkezhessenek mivel a szakirodalom szerint az álgesztesedés egyik feltétele az oxigén bejutása a törzsbe (ZYCHA, 1948).
- Az azonosított fenolok közül azokkal kísérleteztem, amelyek koncentrációja a színhatáron csökken. A négy vizsgált komponens: (+)-katechin, (-)-epikatechin, kvercetin, taxifolin.
- A négy komponensből azonos mennyiségeket adtam adott térfogatú pufferált enzimkivonathoz és ugyanolyan pH-jú tiszta pufferoldathoz. Ezáltal nyomon követhetővé vált, hogy milyen átalakulás megy végbe az álgeszt pH-ján a levegő oxigénje, illetve az oxigén és az enzimek együttes hatására.
- A fenol koncentrációt az átalakulás meggyorsítása érdekében a bükk szöveteknél tapasztalt értéknél több nagyságrenddel nagyobbra állítottam be (kb 1 mg/ml oldat).

A mérési módszer részletes leírását valamint a minták jelölését lásd a 5.2.5 fejezetben!

A rétegekromatográfiás elválasztáshoz és vegyületek kimutatásához szükséges eltérő módszerek miatt itt is külön vizsgáltam a (+)-katechint és a (-)-epikatechint, valamint a taxifolint és a kvercetint.

6.5.1 A (+)-katechin és (-)-epikatechin *in vitro* reakciója peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimekkel

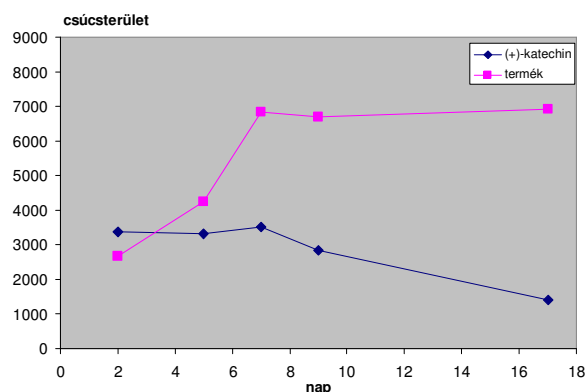
A 86. ábrán egyértelműen látszik, hogy a (+)-katechin és (-)-epikatechin a kísérleti körülmények között, 6.18-as pH-n, enzimkivonat hatására átalakul.



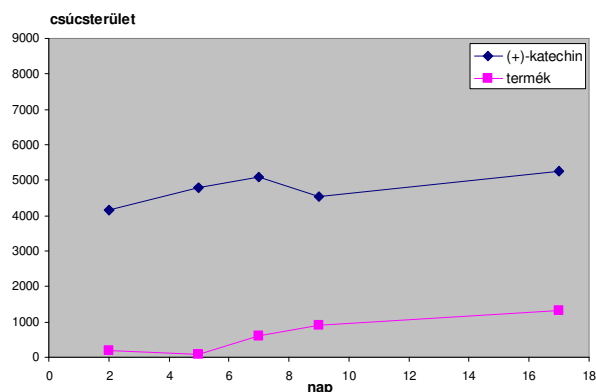
86. ábra A (+)-katechin (C) és a (-)-epikatechin (EC) mennyisége 2 nap (a) és 17 nap (b) után. Kiértékelési hullámhossz: 400 nm, előhívás nélkül. **1.minta:** (+)-katechin + pH=6.18-as pufferált enzimkivonat; **2.minta:** (+)-katechin + pH=6.18-as puffer; **3.minta:** pH=6.18-as pufferált enzimkivonat; **4.minta:** (-)-epikatechin + pH=6.18-as pufferált enzimkivonat; **5.minta:** (-)-epikatechin + pH=6.18-as puffer.

Ezt bizonyítja az 1. és a 4. minták esetében a két fenoloid csúcsterületének monoton csökkenése, valamint a mintafelvétel alapvonalán ezzel párhuzamosan megjelenő, időben növekvő területű csúcs is (87/a és 88/a ábrák). Az alapvonalon megjelenő csúcs nagy polaritású

vegyületekre utal, melyek ezzel a fázisrendszerrel már nem választhatók szét megfelelően, és az alapvonalon maradnak.

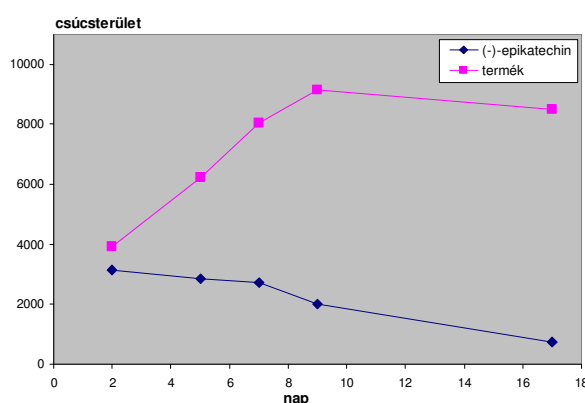


a

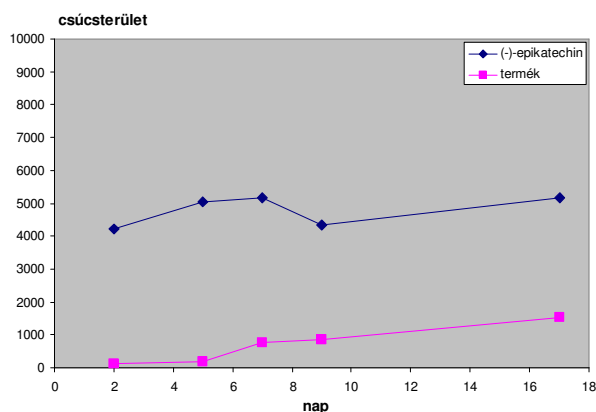


b

87. ábra A (+)-katechin és a kifejlesztés után a startvonalon maradt termék csúcsterületének időbeli változása **(a)** enzimmel kezelt és **(b)** enzimmel nem kezelt fenol esetében. Kiértékelési hullámhossz: 400 nm, előhívás nélkül.



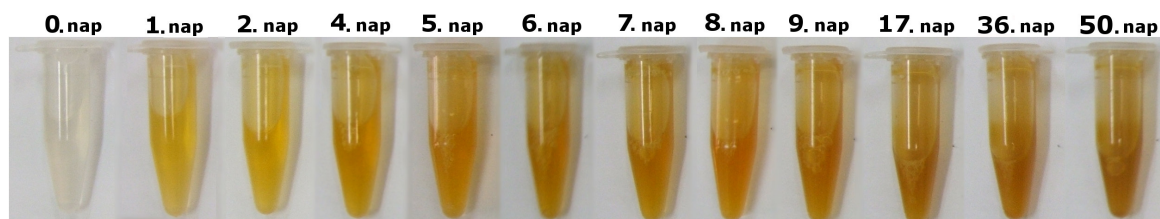
a



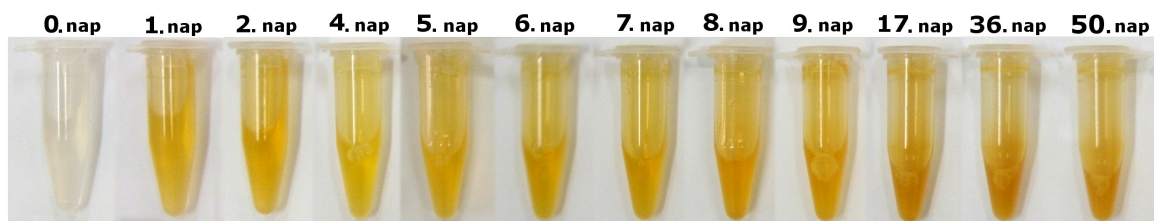
b

88. ábra A (-)-epikatechin és a kifejlesztés után a startvonalon maradt termék csúcsterületének időbeli változása **(a)** enzimmel kezelt és **(b)** enzimmel nem kezelt fenol esetében. Kiértékelési hullámhossz: 400 nm, előhívás nélkül.

Az időbeli vizsgálat során jól megfigyelhető a két minta színének látványos változása, barnulása is (89. és 90. ábrák), melyet a 3. nap után sötétbarna színű csapadék kiválása is jellemez. A csapadékkiválás az időben egyre intenzívebbé vált és a minta színe is egyre sötétebb lett. A termék színességét a konjugált π -elektronrendszert tartalmazó molekulastruktúra magyarázza. Minél több atomra terjednek ki a kötő MO-ok, (n.b. minél nagyobb a polimerizáció fok) annál jobban elmélyül a szín.

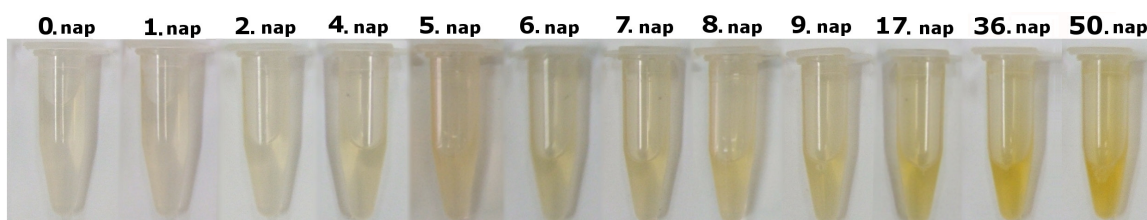


89. ábra Az 1.minta [(+)-katechin + pH=6.18-as pufferált enzimm kivonat] színének időbeli változása.

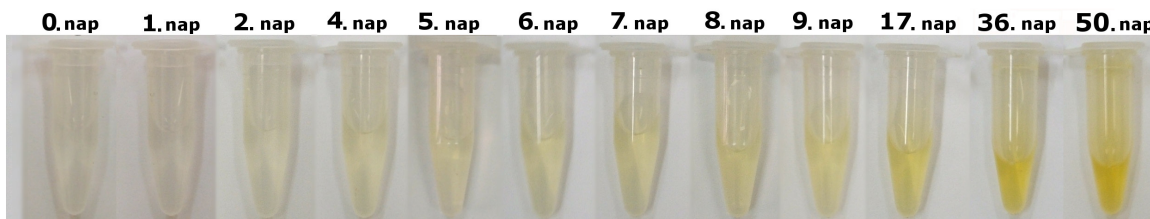


90. ábra A 4.minta [(-)-epikatechin + pH=6.18-as pufferált enzimkivonat] színének időbeli változása.

Az enzimmel nem kezelt minták esetében (2. és 5. minta) a fenolok csúcsterületében nem tapasztalható egyértelmű időbeli csökkenés (87/b és 88/b ábrák), ennek ellenére a 17 nap után az alapvonalon itt is tapasztalható a nagy polaritású termékeknek a megjelenése, ami a (+)-katechin és az (-)-epikatechin lassú átalakulását bizonyítja. A 2. és 5. minták színe az idővel lassan változik, sárgul, kismértékű barna csapadékkiválás az oldatból csak a 36. napon figyelhető meg, akkor is elenyésző mennyiségben (91. és 92. ábrák).

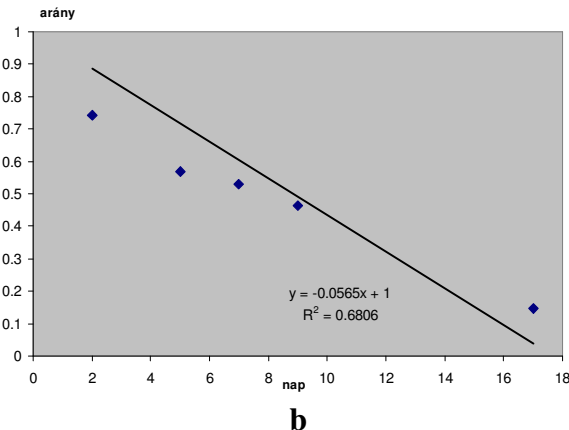
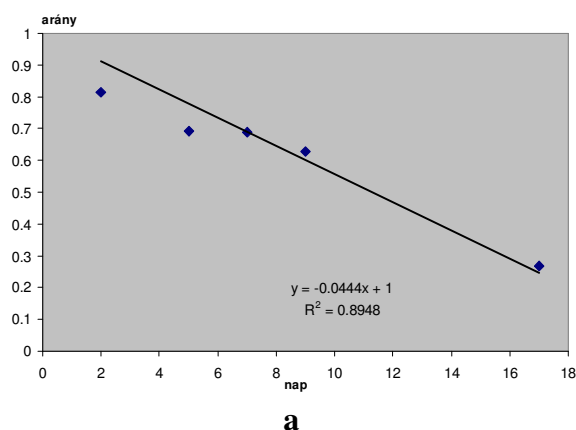


91. ábra A 2. minta [(+)-katechin + pH=6.18-as puffer] színének időbeli változása.



92. ábra Az 5.minta [(-)-epikatechin + pH=6.18-as puffer] színének időbeli változása.

Az enzimmel kezelt és kezeletlen katechinek csúcsterületeinek aránya az egyes mintavételi pontokban a 93. ábrán láthatók. A pontokra illesztett egyenes negatív meredeksége bizonyítja annak, hogy mind a (+)-katechin mind a (-)-epikatechin enzimkatalizált időbeli átalakulása lényegesen gyorsabban megy végbe, mint a csak a pH és a levegő oxigénjének hatására bekövetkező átalakulásuk.

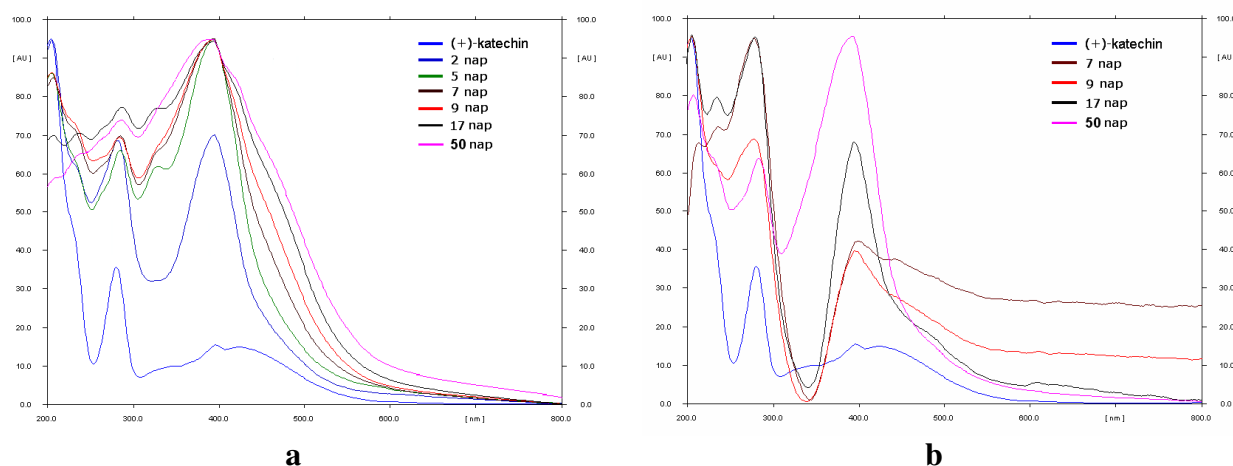


93. ábra Az enzimmel kezelt és kezeletlen fenolok csúcsterületeinek aránya az egyes mintavételi pontokban. a: (+)-katechin, b: (-)-epikatechin. Kiértékelési hullámhossz: 400 nm, előhívás nélkül.

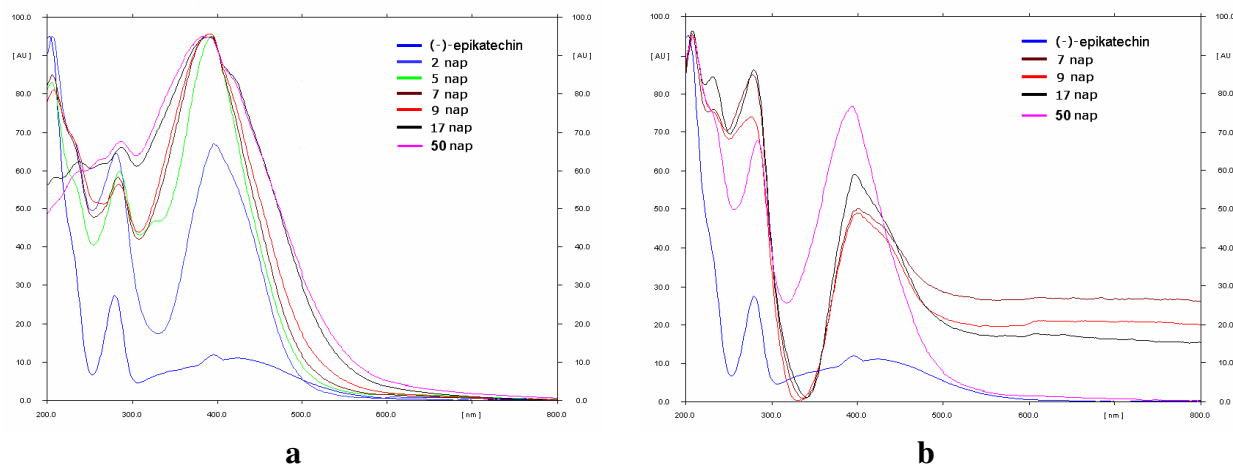
Az átalakulás következtében keletkező reakciótermékek legnagyobb része a kromatografálás után az alapvonalon maradt. A minták esetében a denzitogramon egyéb „köztes” komponensek is megfigyelhetők, de ezek mennyisége az idővel nem emelkedett számottevően, változásuk csak tendencia jellegű. *A termék színességét a konjugált π -elektronrendszert tartalmazó molekulastruktúra magyarázza. Minél több atomra terjednek ki a kötő MO-ok, (n.b. minél nagyobb a polimerizáció fok) annál jobban elmélyül a szín.*

- Célszerűnek tűnt ezeket az ún. „alapvonalai” termékeket úgy vizsgálni, mint a reakciók – az alkalmazott kísérleti körülmények között keletkező- termékeit.

Az alapvonalon maradt termék minőségét UV-VIS reflexiós színeképek segítségével vizsgáltam. A kifejlesztés után a startvonalon maradt termékek UV-VIS reflexiós spektrumai (+)-katechin esetében a 94. ábrán, (-)-epikatechin esetében a 95. ábrán láthatók.

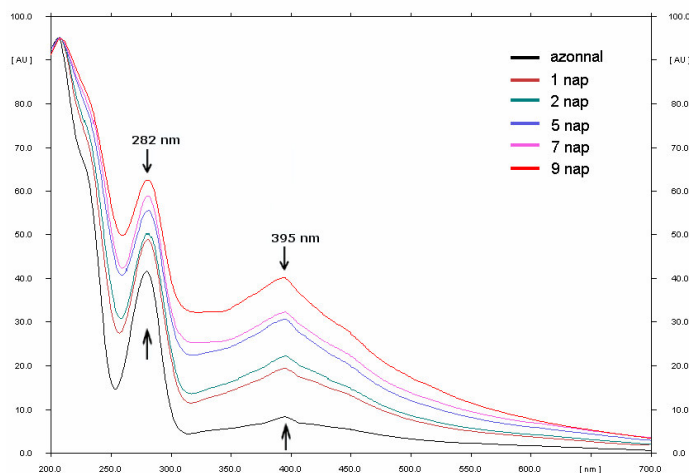


94. ábra A (+)-katechin és a kifejlesztés után a startvonalon maradt termék UV-VIS reflexiós spektruma az (a) enzimmel kezelt és (b) az enzimmel nem kezelt fenol esetében, előhívás nélkül.



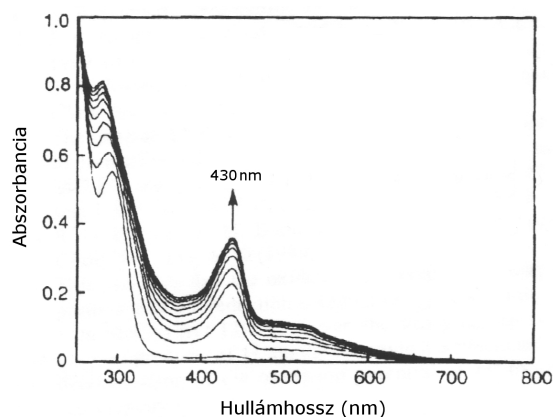
95. ábra A (-)-epikatechin és a kifejlesztés után a startvonalon maradt termék UV-VIS reflexiós spektruma az (a) enzimmel kezelt és (b) az enzimmel nem kezelt fenol esetében, előhívás nélkül.

Elvégeztem a (+)-katechin autooxidációját szilikagélén is (96. ábra), mivel a spektrumokat mindég szilikagél rétegről vettem fel.

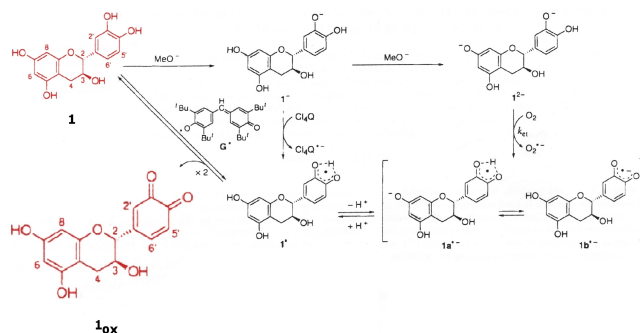


96. ábra A (+)-katechin oxidációja szilikagél rétegen atmoszférikus körülmények között.

A kísérleti eredmények értelmezéséhez felhasználtam a (+)-katechin oxidációjának mechanizmusát és termékét, valamint a reakció időbeli lefolyásának spektrális úton történő követését bemutató szakirodalmi adatok (NAKANISHI és mtsai., 2001). A 97. ábrán látható, hogy az oxidáció terméke a szemikinin. A reakció előrehaladásával az orto-kinon szerkezetű termékre jellemző második csúcs (430 nm) alatti terület folyamatosan nő.



a



b

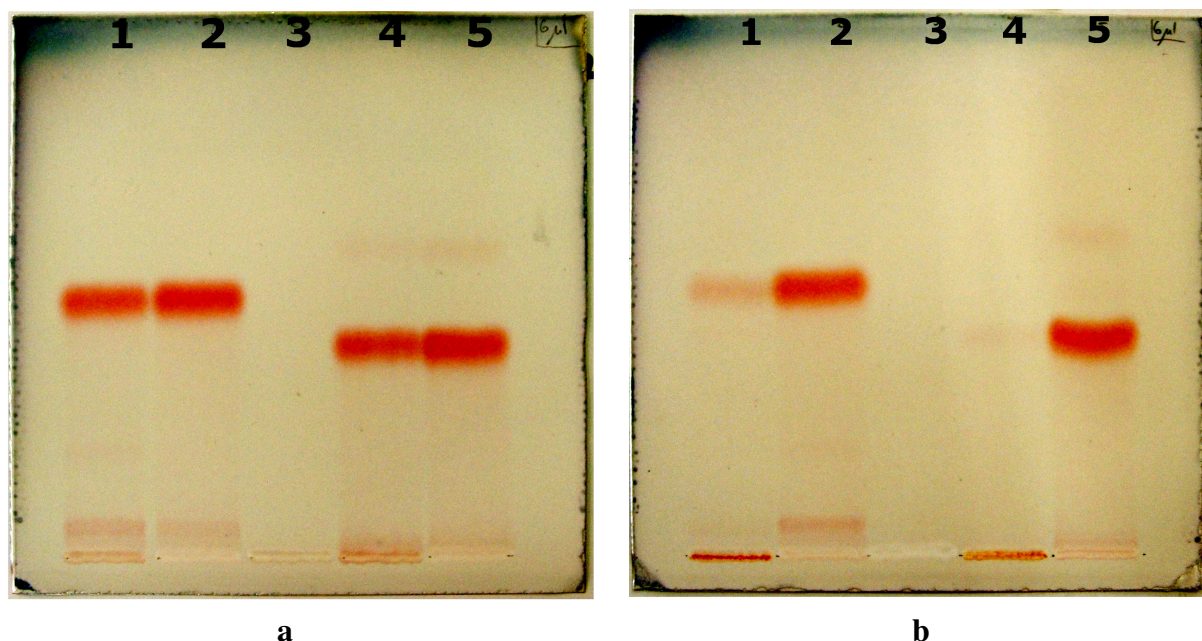
97. ábra A (+)-katechin reakciója O_2 -vel erősen bázikus közegben (acetonitril + tetra-*n*-butilammónium-hidroxid + metanol), 25 °C hőmérsékleten. **a:** a reakcióelegy 600 másodpercenként felvett UV-VIS spektruma; **b:** a végbemenő reakció mechanizmusa. Az **1** és **1_{ox}** jelű vegyületek a kiindulási- (fenol), illetve a végterméket (szemikinin) jelzik (NAKANISHI és mtsai., 2001).

A saját kísérleteim esetén hasonló változásokat rögzítettem, de a második csúcs más hullámhosszon (395 nm) jelent meg, mivel a spektrumokat eltérő körülmények között vettem fel. A szemikinin képződést 395 nm-nél megjelenő és növekvő csúcs jelzi.

Enzimmentes környezetben, a pH és a levegő oxigénjének hatására szintén megjelenik az alapvonalon reakciótermék (94/b és 95/b ábrák), azonban ennek mennyisége lényegesen kisebb az enzinkatalizált folyamatéhoz képest. A magyarázathoz figyelembe kell venni azt a tényt, hogy a fenolok oldatban gyenge savként viselkednek, a H^+ disszociációja következtében keletkező fenolat-ion reakcióképes és ez időben a vegyület lassú oxidációját majd, feltételezhetőleg oligomerizációját is megindíthatja. Ezt igazolja a 2. és 5. minták lassú de észrevehető időbeli sárgulása (91-92. ábrák), az alapvonal termékek mennyiségének lassú emelkedése, az eredeti fenol valamint az alapvonal termék közötti kisebb méretű kromatográfiás

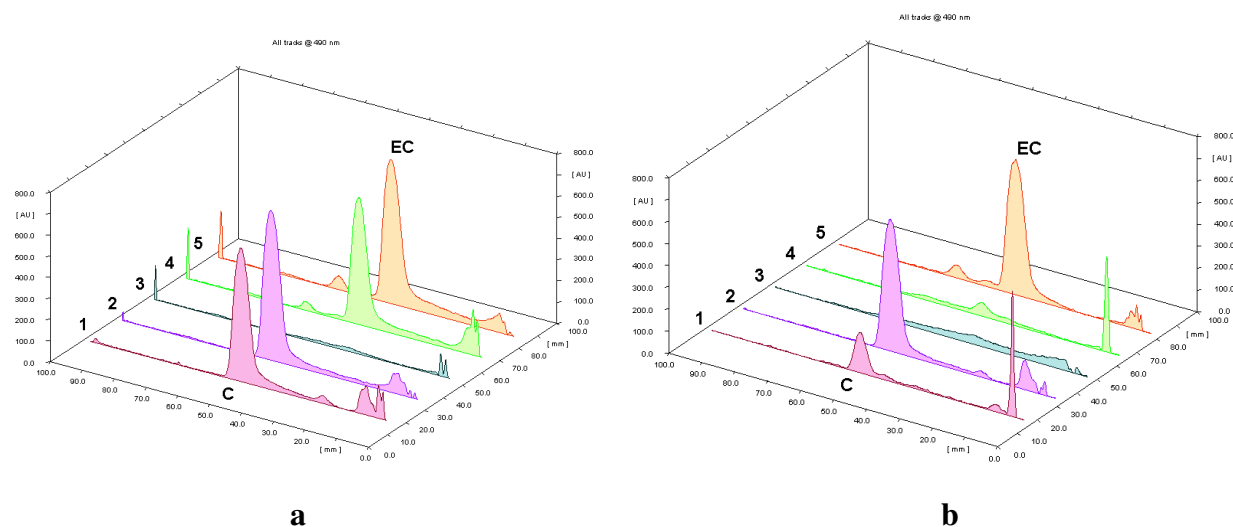
csúcsok átmeneti megjelenése (86/b ábra), valamint az alapvonal termékek spektrumának *lassú* eltolódása a látható tartomány irányába (94/b és 95/b ábrák).

A réteglapok kiértékelése előhívás után. A kifejlesztett és előhívott réteglapok –mely a flavan-3-olokat, tehát a katechineket és származékaikat vörös foltként teszi láthatóvá– az előbbi tapasztalatokat megerősítik. Az enzimmel kezelt fenolok esetében az eredeti csúcsok területe az idő függvényében csökken, az alapvonalon pedig megjelennek a fenolokból keletkező termékek. A 98. ábrán az előhívott kromatogramok láthatók.



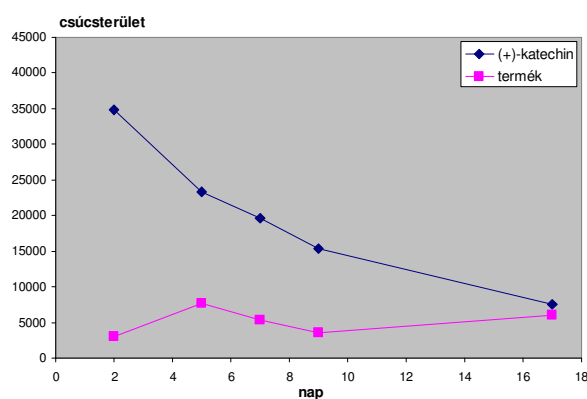
98. ábra A (+)-katechin és a (-)-epikatechin elválasztása a mintákból (a) 2 nap és (b) 17 nap után. A kromatogram az előhívás (vanillin-kénsavas reagens) után.

A keletkezett termékek kémiai szerkezetére a vörös szín utal. A 2. és 5. minták esetében az alapvonalon a vörös színű folt a 17. nap után is nagyon halvány, de kimutatható. Ezeket a megállapításokat a 99. ábrán látható denzitogramok is szemléltetik.

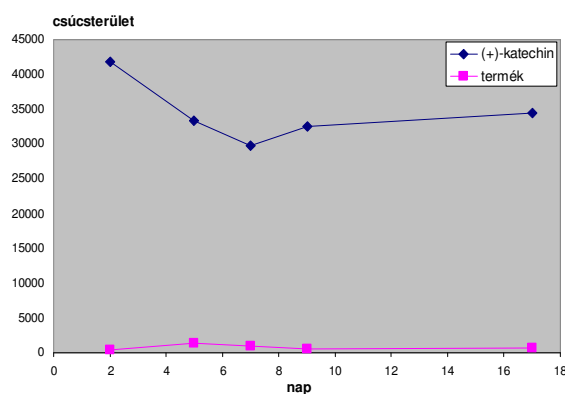


99. ábra A (+)-katechin és a (-)-epikatechin mennyisége (a) 2 nap és (b) 17 nap után. Kiértékelési hullámhossz: 490 nm, előhívás: vanillin-kénsav reagens.

A csúcsterületek időbeli változásait (+)-katechinre a 100. ábra, (-)-epikatechinre a 101. ábra mutatja be.

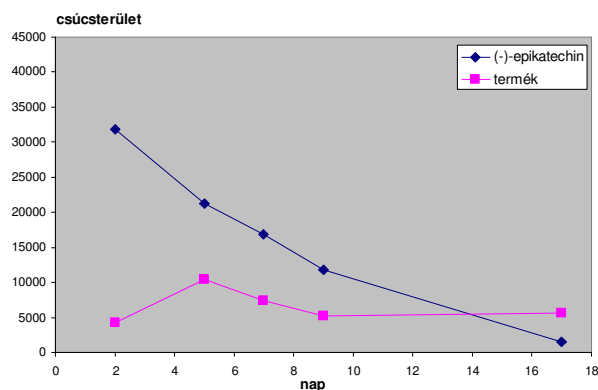


a

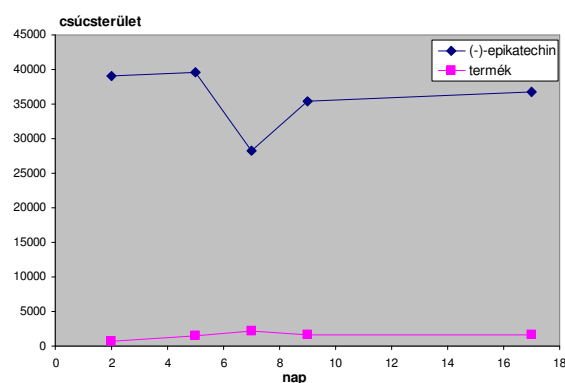


b

100. ábra A (+)-katechin és a kifejtés után a startvonalon maradt termék csúcsterületének időbeli változása **(a)** enzimmel kezelt és **(b)** enzimmel nem kezelt fenol esetében. Kiértékelési hullámhossz: 490 nm, előhívás: vanillin-kénsav reagens.



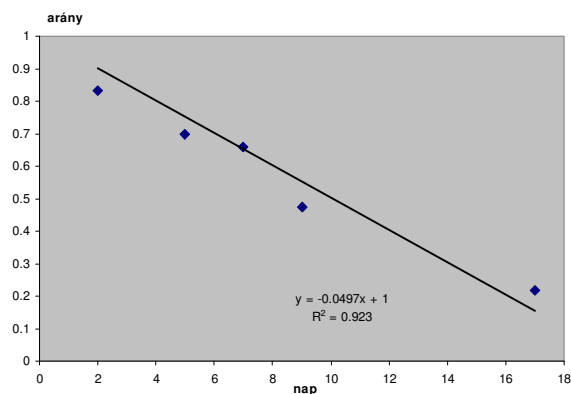
a



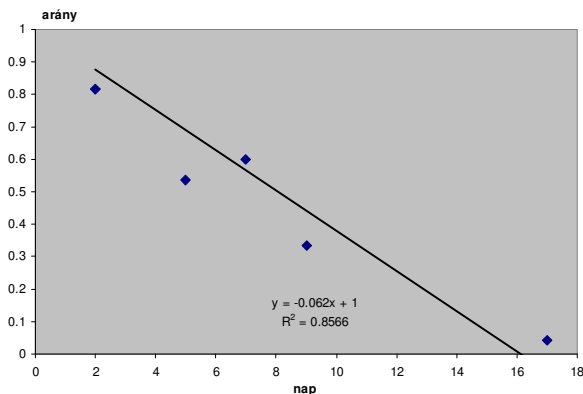
b

101. ábra A (-)-epikatechin és a kifejtés után a startvonalon maradt termék csúcsterületének időbeli változása **(a)** enzimmel kezelt és **(b)** enzimmel nem kezelt fenol esetében. Kiértékelési hullámhossz: 490 nm, előhívás: vanillin-kénsav reagens.

Az enzimmel kezelt és kezeletlen fenolok csúcsterületeinek arányát előhívás után az egyes mintavételi időpontokban a 102. ábra mutatja. Itt is az előhívás előtt kimutatott tendencia érvényes a csúcsterületek időbeli változásaira.



a



b

102. ábra Az enzimmel kezelt és kezeletlen fenolok csúcsterületeinek aránya az egyes mintavételi pontokban. **a:** (+)-katechin, **b:** (-)-epikatechin. Kiértékelési hullámhossz: 490 nm, előhívás: vanillin-kénsav reagens.

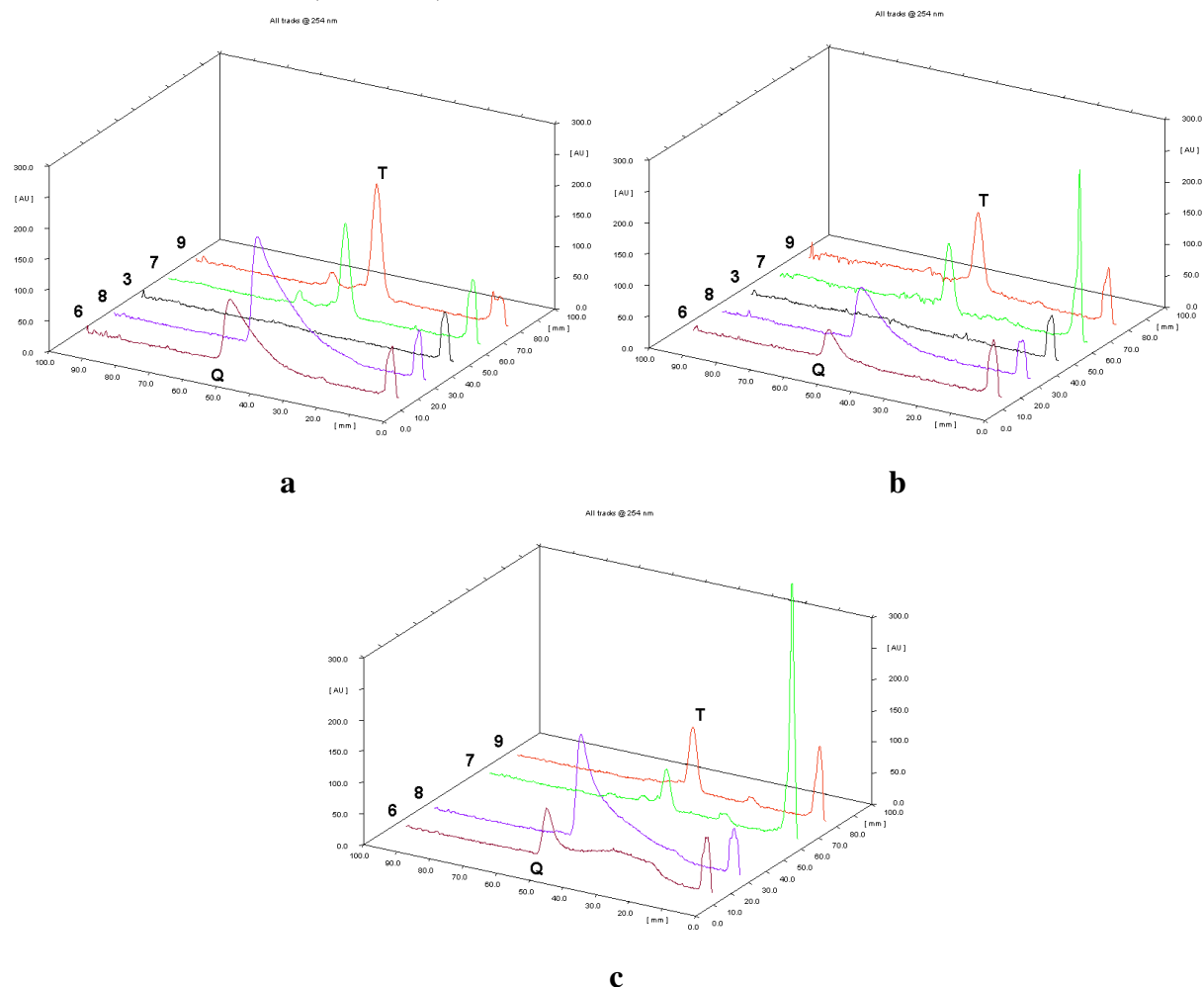
A kísérleti adatok bizonyítják a két fenol előzőekben tárgyalt, kizárólag a pH és levegő oxigénje hatására is bekövetkező, lassú átalakulását.

A kifejlesztés után a startvonalon maradt termék előhívás utáni UV-VIS reflexiós spektrumát az enzimmel kezelt és az enzimmel nem kezelt fenol esetében (+)-katechinre 13. sz. melléklet M-13.1 ábra, (-)-epikatechinre az M-13.2 ábra mutatja.

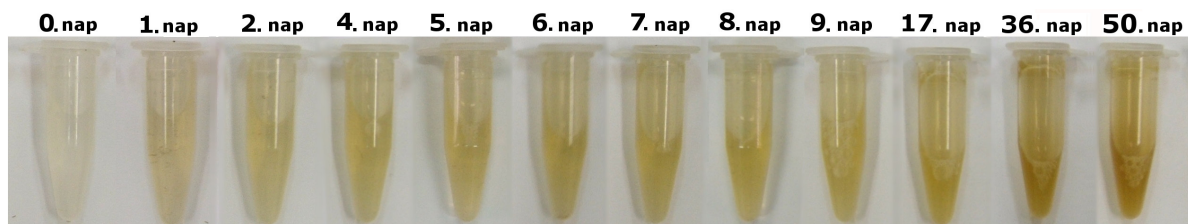
6.5.2 A taxifolin és a kvercetin *in vitro* reakciója peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimekkel

A reakciót 50 napon keresztül követtem. A taxifolin esetében a 17. napig nem tapasztaltam az eredeti fenolra jellemző csúcsterület jelentős csökkenését. A kvercetin estében nem tapasztalható az eredeti fenolok csúcsterületeinek látványos csökkenése a 17. vizsgálati napig. Az alapvonali termékek esetében egyedül az enzimmel kezelt taxifolin esetében (7. minta) figyelhető meg csúcsterület-növekedés eddig az időpontig (103. ábra).

Az 50. napon már szembetűnőbb a változás (103/c. ábra). Az enzimmel kezelt taxifolin mennyisége lecsökken, az alapvonalon nagy mennyiségű reakcióterméket kaptam. Az enzim nélküli minta esetében szintén megfigyelhető kis mennyiségű termék képződése. A 7. és 9. minták időbeli színváltozását követve látható, hogy valójában mind a két minta színesedik. A 7. mintában a 7. nap után figyelhető meg először zöldesbarna csapadék, melynek mennyisége idővel lassan növekszik (104. ábra).

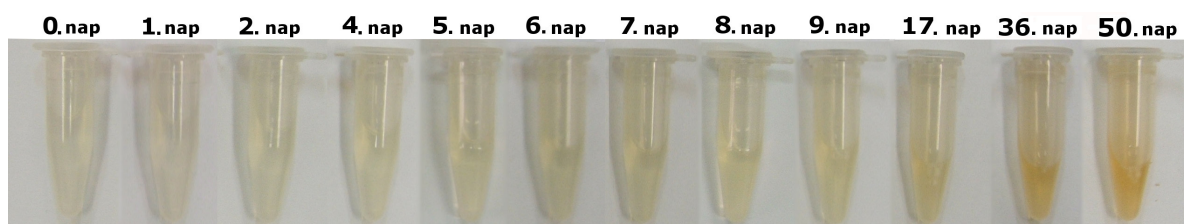


103. ábra Denzitogram: a taxifolin (T) és a kvercetin (Q) reakciói POD és PPO enzimekkel. A kiindulási anyagok és reakció termékek mennyisége (a) 2 nap, (b) 17 nap és (c) 50 nap után. Kiértékelési hullámhossz: 254 nm, előhívás nélkül. **6.minta:** kvercetin + pH=6.18-as pufferált enzimmikivonat; **8.minta:** kvercetin + pH=6.18-as puffer; **3.minta:** pH=6.18-as pufferált enzimmikivonat; **7.minta:** taxifolin + pH=6.18-as pufferált enzimmikivonat; **9.minta:** taxifolin + pH=6.18-as puffer).



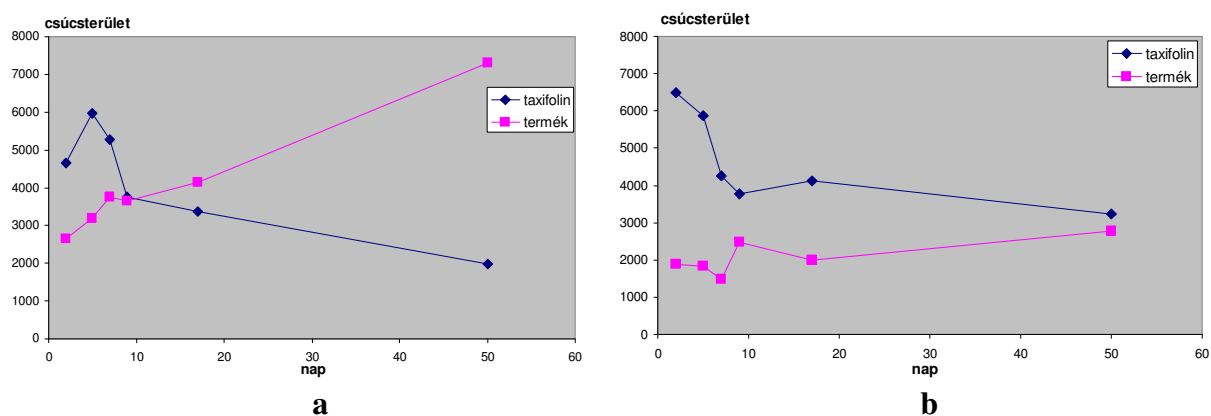
104. ábra A 7.minta (taxifolin + pH=6.18-as pufferált enzimm kivonat) színének időbeli változása.

A 9. minta esetében csak a 36. nap után tapasztalható az oldatban kevés piros színű csapadék megjelenése és a csúcsterületek látható változása (105. ábra). A taxifolin átalakulása tehát az álgeszt jellemző pH-ján, mind enzimatikusan, mind enzim nélkül végbemegy, de a katechinekhez képest meglehetősen lassan.



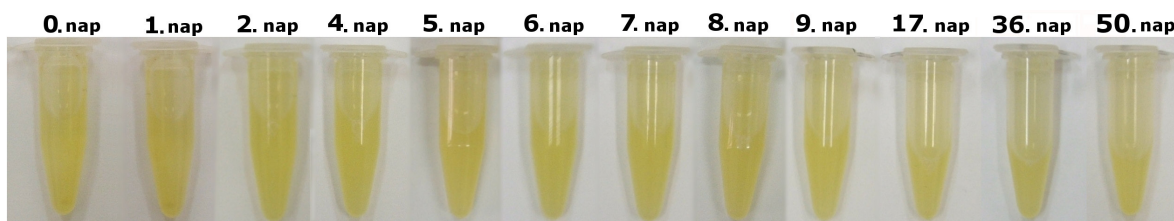
105. ábra A 9. minta (taxifolin + pH=6.18-as puffer) színének időbeli változása.

Az enzimkatalizált reakció a gyorsabb itt is, noha az enzimmenteshez viszonyítva nem túl nagy a különbség (106. ábra).

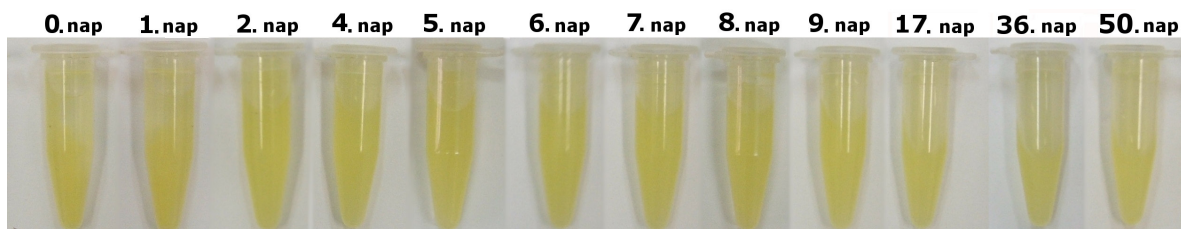


106. ábra A taxifolin és a kifejlesztés után a startvonalon maradt termék csúcsterületének időbeli változása (a) enzimmel kezelt és (b) enzimmel nem kezelt taxifolin esetében. Kiértékelési hullámhossz: 254 nm, előhívás nélkül.

A kvercetin esetében gondot okozott annak rossz vízoldhatósága, ezért az oldat a kísérletsorozat végéig gyakorlatilag inhomogén maradt. Az oldat eredetitől eltérő színesedése vagy sötét színű csapadék kiválása egyáltalán nem volt megfigyelhető *sem* az enzimmel kezelt *sem* a kezeletlen minta esetében (107. és 108. ábrák) még az 50. napon sem.

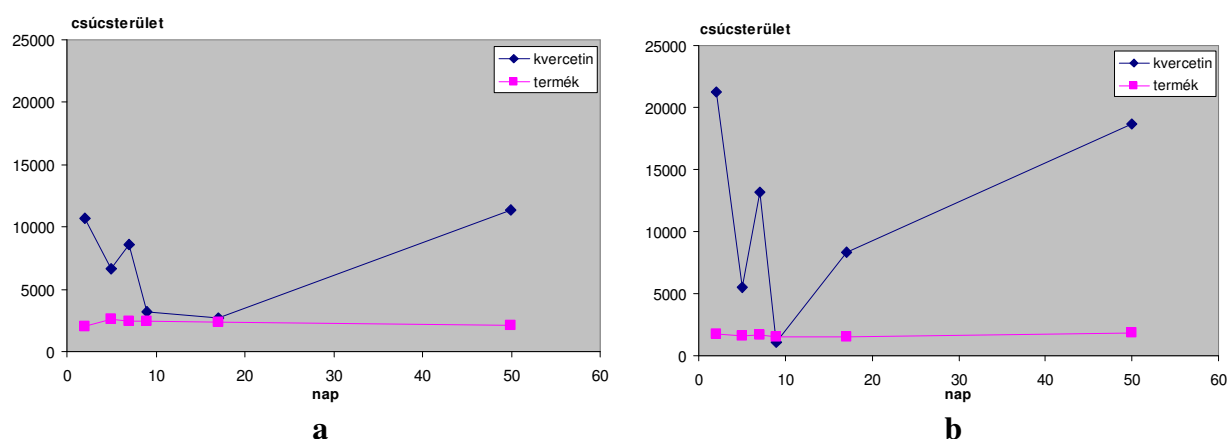


107. ábra A 6.minta (kvercetin + pH=6.18-as pufferált enzimkivonat) színének időbeli változása.



108. ábra A 8. minta (kvercetin + pH=6.18-as puffer) színének időbeli változása.

A kromatográfiás alapvonalon egyáltalán nem figyelhető meg reakciótermék (103. ábra) és a csúcsterületekben időbeni változásában sem tapasztalható egyértelmű tendencia (109. ábra).

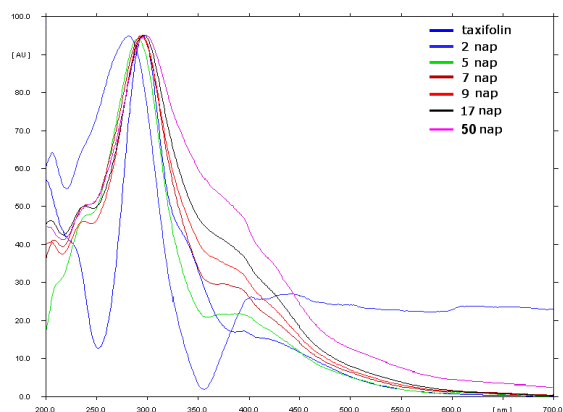


109. ábra A kvercetin és a startvonalon maradt termék csúcsterületének időbeli változása (a) enzimmel kezelt és (b) enzimmel nem kezelt fenol esetében. Kiértékelési hullámhossz: 254 nm, előhívás nélkül.

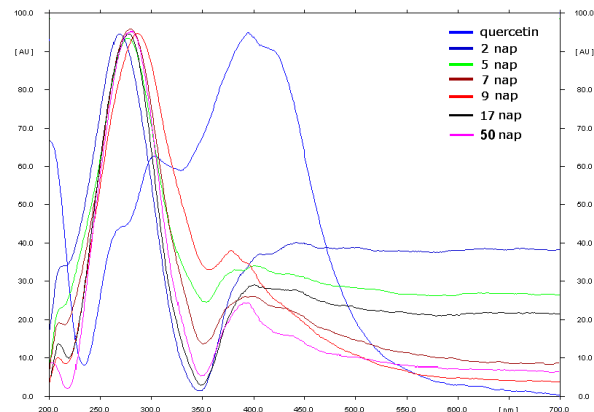
Az eredmények azt bizonyítják, hogy az alkalmazott reakció körülmények között a kvercetin nem szenved az előbbiekhöz képest jelentősnek mondható, színes termékhez vezető enzimatis- vagy egyéb oxidatív átalakulást.

Megjegyzés. A csapadékos, inhomogén oldat nagyon nehezen vihető fel egyenletesen és reprodukálhatóan a réteglapra. A sávok gyakran elferdültek, illetve az állófázis sokszor túltelítődött a komponenssel, ezért a csúcsok „tailing”-esek lettek.

UV-VIS spektrumok. A temékek spektrumaiból megállapítható, hogy a taxifolin esetében a spektrum 400 nm körüli részei lassan, de egyértelműen és tendenciaszerűen emelkednek: a termék színes. Ugyanez a kvercetinnél nem tapasztalható (110. ábra).



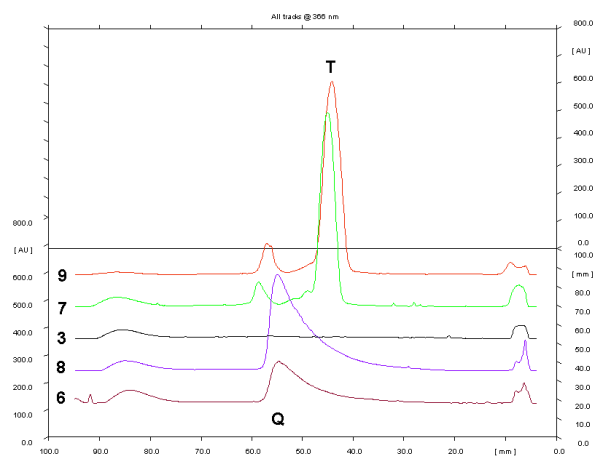
a



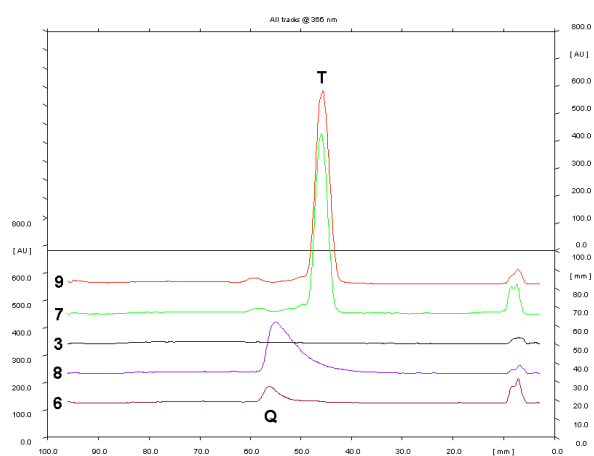
b

110. ábra A taxifolin (a) és kvercetin (b) valamint az enzimmel kezelt oldataikból izolált termékek UV-VIS reflexiós spektruma, előhívás nélkül.

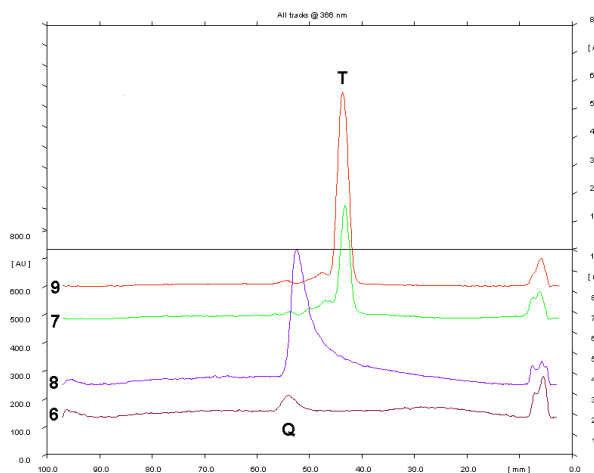
Az előzőekben megfogalmazott megállapításokat az előhívás után kapott denzitogrammok (111. ábra) valamint a kromatogrammok (112. ábra) is megerősítik.



a

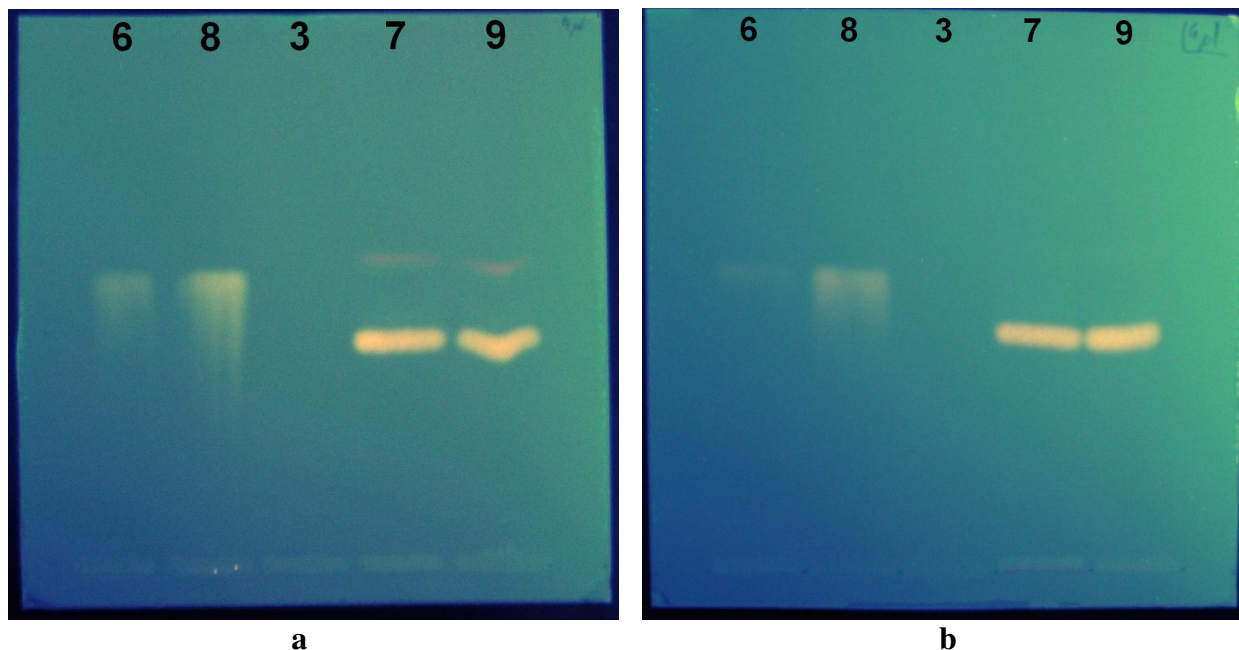


b



c

111. ábra Denzitogram: a kvercetin (Q) és a taxifolin (T) mennyiségi változásai (a) 2 nap, (b) 17 nap, (c) 50 nap után. Kiértékelési hullámhossz: 366/400 nm fluoreszcenciás módban. Előhívás: difenilbórsav- β -aminoetilészterrel és polietilénglikol 4000-el.



112. ábra A kvercetin és a taxifolin elválasztása a mintákból (a) 2 nap és (b) 17 nap után. Kromatogram difenilbórsav- β -aminoetilészterrel és polietilénglikol 4000-el való előhívás után.

6.5.3 Az *in vitro* reakciókban keletkezett termékek és az álgeszt színanyagainak összehasonlítása

A bükk fenoljaiból laboratóriumi körülmények között (*in vitro*) oxidációs termékeket állítottam elő és ezeket azonos réteglapon (hasonló kromatográfiás feltételek mellett) összehasonlítottam az álgeszt-extraktum (*in vivo*) fenolos komponenseivel. A termékek spektrumait összevetettem, megállapítandó, hogy az álgeszt színanyagai tényleg a katechinek és/vagy a taxifolin oxidatív polimerizációjában keletkeznek.

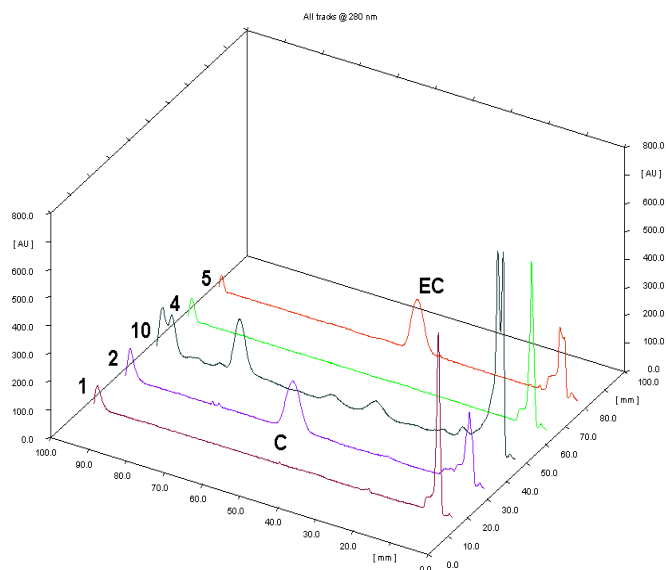
6.5.3.1 A (+)-katechin és a (-)-epikatechin *in vitro* reakcióiban keletkezett termékek összehasonlítása az álgeszt színanyagaival

Kromatogram. A 113/a. ábra szerint a kifejlesztés után az álgeszt bükk (10. minta) esetén az alapvonalon jól kivehető barna sáv figyelhető meg. A katechinek esetében a már tapasztaltaknak megfelelően az enzimmel kezelt mintáknál (1. és 4.) az alapvonali termékek nagyobb mennyiségben fordulnak elő. Az álgeszt és az *in vitro* minták színeiben is van eltérés, az álgesztből izolált termékek sötétbarnák, a katechinek termékei inkább sárgásbarnák (113/a. ábra).

Denzitogram. A 10. minta denzitogramján több kisebb csúcs is megjelenik, de megfigyelhető, hogy az álgeszt kioldható komponenseinek jelentős része kifejlesztés után is az alapvonal közelében maradt (113/b. ábra).



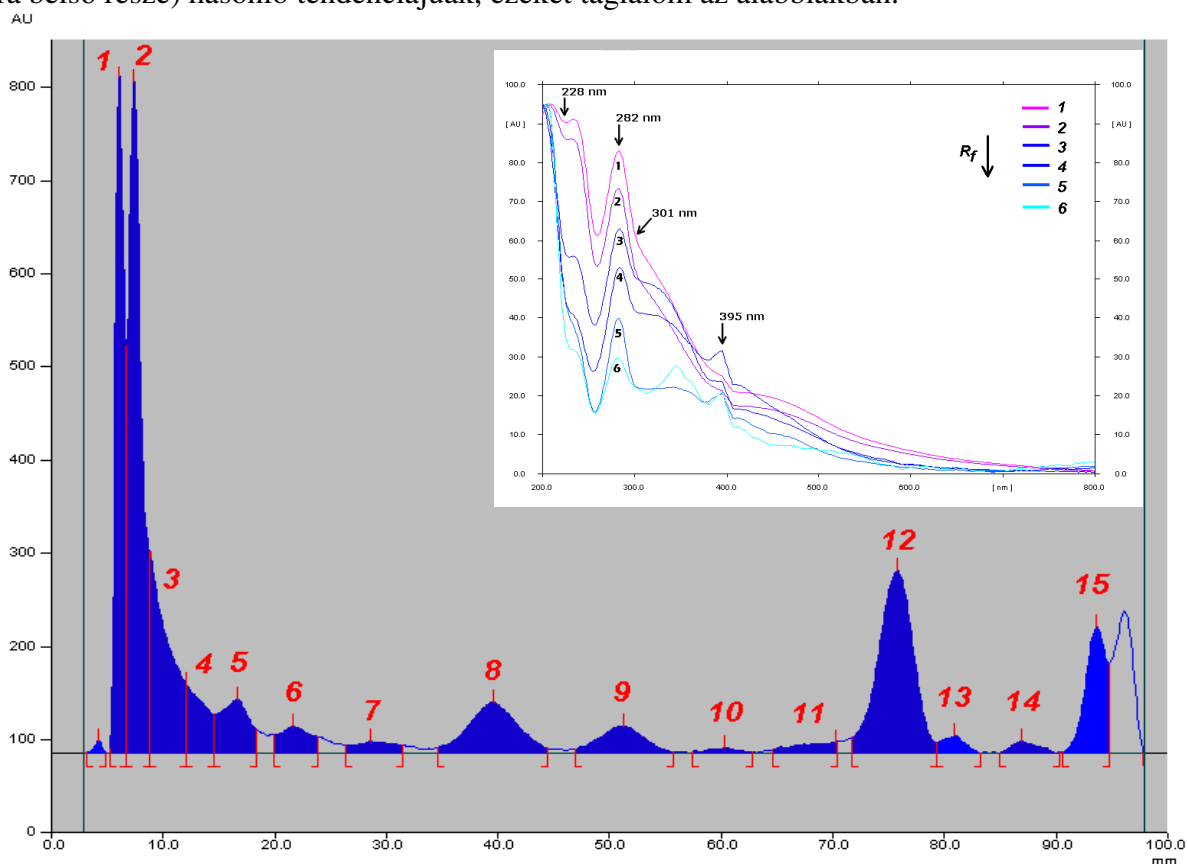
a



b

113. ábra A katechinek elválasztása az 50. napon az *in vitro* mintákból (1, 2, 4, 5 minta) és az álgesztes faanyag kivonatából (10. minta). **a:** kromatogram kifejlesztés után, előhívás előtt; **b:** 280 nm-en felvett denzitogram előhívás előtt. A 10. minta esetén a mintafelvétel 30 µl volt.

In vivo termékek jellemzése. A 114. ábra külső részén a 10. minta kinagyított denzitogramja látható. Összesen 15 kromatográfiás csúcsot, illetve sávot választottam el. Az **1.** és a **2.** számú csúcs az alapvonali termékhez tartozik. A **3-5.** számú csúcsok nem váltak szét megfelelő felbontással, a **6.** csúcs elkülönül a többitől. Az **1-6.** számmal jelölt csúcsok spektrumai (114. ábra belső része) hasonló tendenciájúak, ezeket taglalom az alábbiakban.

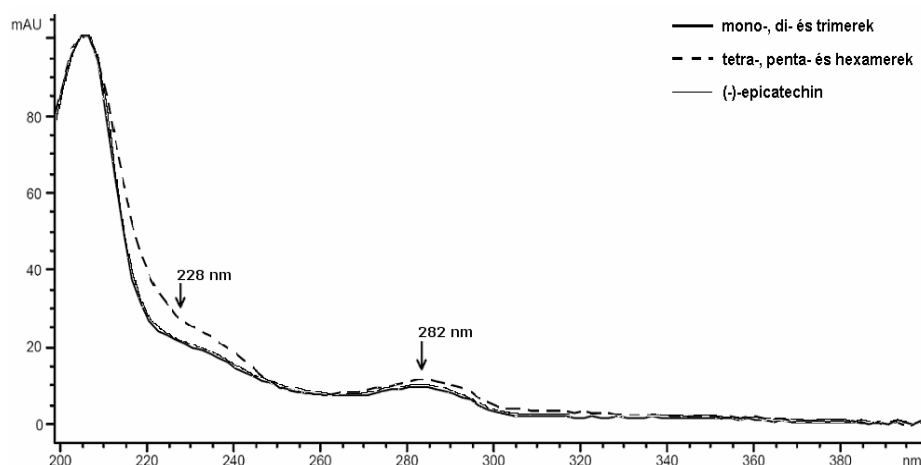


114. ábra Az álgesztes bükk faminta-extraktum komponenseinek jellemzése. **Külső:** a katechinekkel egy réteglapon elválasztott álgesztes minta denzitogramja 280 nm-en előhívás nélkül; **Belső:** a legalacsonyabb R_f értékekkel rendelkező csúcsok (1-6 -ig számozva) UV-VIS spektrumai. A 7.-15. számú csúcsok spektrumai a 14. sz. mellékletben találhatók.

Az 1-6 csúcsoknak megfelelő termékek spektrumaiban azonos hullámhossznál figyelhetők meg abszorpciós maximumok (282 nm, 395 nm) és „vállak” (228 nm, 301 nm), ami azonos kémiai felépítésű komponens(ek)re utal. A 282 nm-nél megjelenő csúcsok fenolos OH csoportokat jeleznek. Megfigyelhető, hogy a mintafelvitel helyétől távolodva ($1 \rightarrow 6$, növekvő R_f) a detektált csúcsok spektrumai „lecsengenek”: a jellemző hullámhosszértékeknél mért fényelnyelés mértéke csökken. A komponensek hasonló kémiai szerkezetét elfogadva ezt úgy értelmeztem, hogy sikerült előállítani a katechin izomérek oxidált és egyre magasabb polimerizációs fokú termékeit (procianidinek). Az oligomerizáció előrehaladtával a növekvő molekula tömegű termékekben egyre több fenolos OH jelenik meg, polárosabb lesz a molekula, csökken az R_f és nő az abszorpció. A bizonyításhoz további szerkezet igazoló vizsgálatokra lesz szükség.

A vizsgált mintában a különböző polimerizációs fokú termékek egymás mellett, keverékben vannak jelen.

A (+)-katechin és a (-)-epikatechin polimerizációjával kapcsolatos megállapításokat a szakirodalmi adatok megerősítik. WOLLGAST (2004) a kakaó és csokoládé HPLC-s analízise során hasonló következtetésre jutott: a katechin/epikatechin egységek polimerizációs fokának növekedésével enyhén emelkedik a 282 nm-es fenolos csúcs abszorbanciája is (115. ábra).

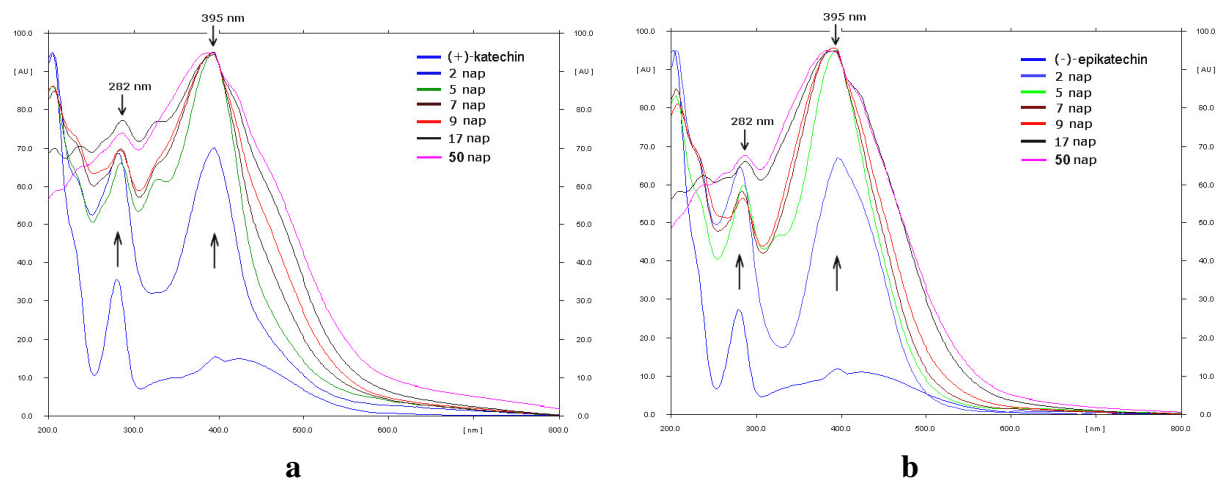


115. ábra A mono-, di-, tri-, tetra-, penta- és hexamer procianidinek egymáshoz normált UV spektruma. A spektrumfelvétel diódasoros detektorral (DAD) történt nagynyomású oszlopkromatográfiás (HPLC) elválasztás során (WOLLGAST, 2004).

A kísérleti eredmények alapján bizonyítottnak tekinthető, hogy a bükk álgesztjének színanyagaiban a katechin és epikatechin oligomérek (esetleg ezek elegyei) megtalálhatók.

A 7-15. számú kromatográfiás csúcsokról készült spektrumok a 14. sz. mellékletben találhatók. A standard vegyületek spektrumaival történt összehasonlítás alapján elmondható, hogy a 12. csúcs bizonyítottan taxifolin.

In vitro termékek jellemzése. A 6.5.1 alfejezet tartalmazza a katechin epimérek enzimmel és enzim nélkül végzett oxidációs folyamatainak fő ismérveit. Célszerűen módosítva a 94/a és a 95/a ábrákat, a könnyebb összevethetőség érdekében ismételten bemutatom a gyorsabb, enzim oxidáció időbeli lefolyását szemléltető (a kromatográfiás kifejlesztés után felvett) UV-VIS spektrumokat. (116. ábra).

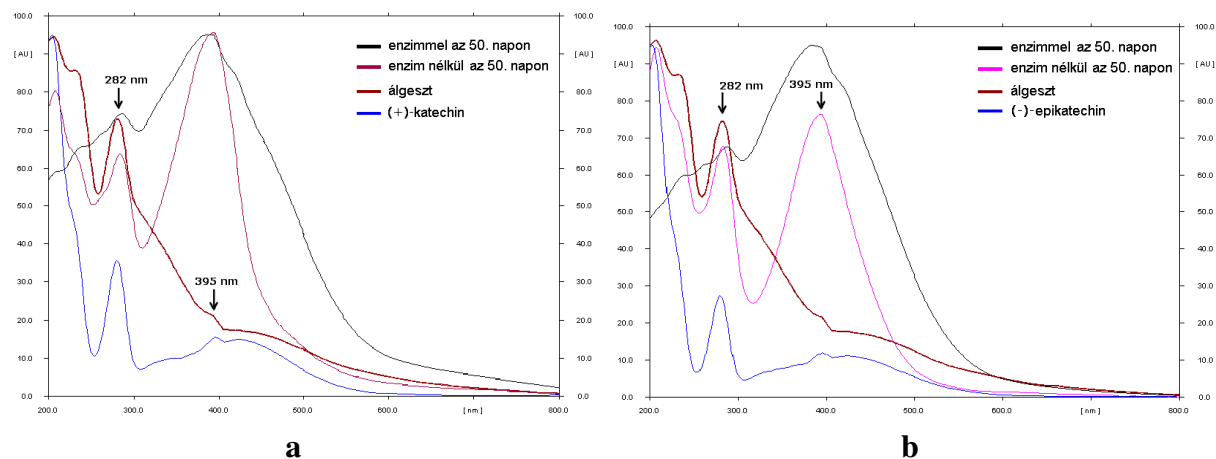


116. ábra Az enzimmel kezelt (+)-katechin **(a)** és (-)-epikatechin **(b)** minták esetében a kromatográfiás kifejlesztés után a startvonalon maradt termék UV-VIS reflexiós spektruma előhívás nélkül. A felfelé mutató nyilak a két megjelölt csúcs időbeli abszorbancia növekedését jelzik. (A két ábra megegyezik a 94/a és 95/a ábrákkal.)

Hasonlóság állapítható meg az álgesztes mintára vonatkozó 114. ábra belső ábrájának spektrumaival: azonosak az abszorpciós maximumok (282 nm, 395 nm), ami azonos kémiai felépítésű komponens(ek)re utal. Az idő előrehaladtával a csúcsok abszorbanciája itt is monoton nő. A görbék lefutásában különbségek is megfigyelhetők. Azonos spektrumban vizsgálva a 282 nm és 395 nm-nél lévő abszorpciós maximumok egymáshoz viszonyított változásait feltűnik, hogy az *in vitro* termékek spektrumában a 395 nm-nél levő csúcs sokkal nagyobb mértékben nő a reakció előrehaladtával, mint az *in vivo* termékek esetében.

Összevettem a katechin epimérek, az enzimmel és enzim nélkül 50 napig oxidált katechinekből keletkezett termékek, és az álgesztből extrahált termékek spektrumait is.

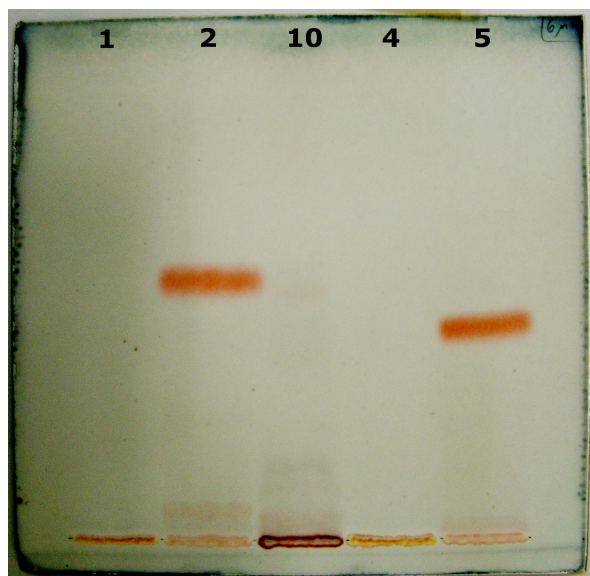
A vizsgálatokat különböző réteglapokon végeztem, így a felvett spektrumok eltérő háttér-spektrumokra vonatkoznak, ezért az azonos ábrán (117. ábra) együtt megjelentetett spektrumokból csak minőségi következtetések (abszorpciós maximumok helye) vonhatók le, mennyiségi összevetésekre nincs lehetőség.



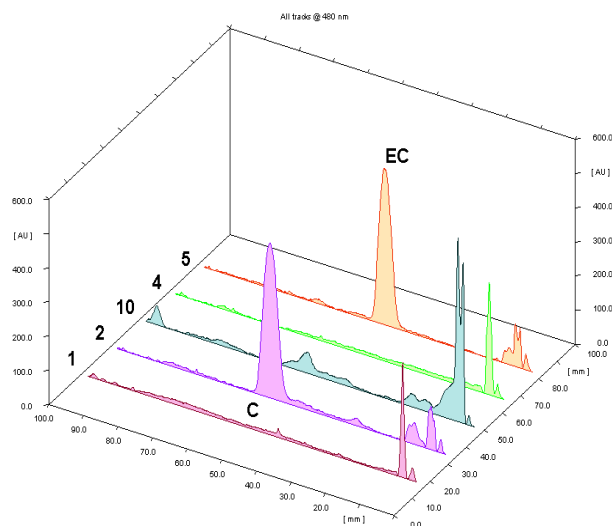
117. ábra A kromatográfiás elválasztás után a startvonalon maradt termékek UV-VIS reflexiós spektrumai az előhívás előtt. **a:** (+)-katechin és termékei; **b:** (-)-epikatechin és termékei.

Azonos spektrumban vizsgálva a 282 nm és 395 nm-nél lévő abszorpciós maximumok arányát feltűnik, hogy az enzimmel kezelt és az enzim nélkül oxidált katechinek termékeinek spektrumában a 395 nm-nél levő csúcs kiemelkedően magas az álgesztből extrahált termékhez viszonyítva.

A termékek kémiai szerkezetét igazolja a vanillin-kénsavas előhívás után kapott kromatogram és a belőle felvett denzitogram (118. ábra). A 10. minta alapvonalai foltja esetén a katechin vegyületekre jellemző típusú fenolos OH csoportok nagy számának jelenlétét a kialakuló mélyvörös szín is igazolja. Az álgesztes mintában nem figyelhető meg sem monomer (+)-katechin sem (-)-epikatechin.



a



b

118. ábra A katechinek elválasztása az 50. napon az *in vitro* mintákból (1, 2, 4, 5 minta) és az álgesztes faanyag kivonatából (10. minta). **a:** kromatogram előhívás után; **b:** 480 nm-en felvett denzitogram előhívás után. A 10. minta esetén a mintafelvitel 30 μ l volt.

Az előhívás után az alapvonalai termékek UV-VIS spektrumai a 13. sz. melléklet ábráin láthatók.

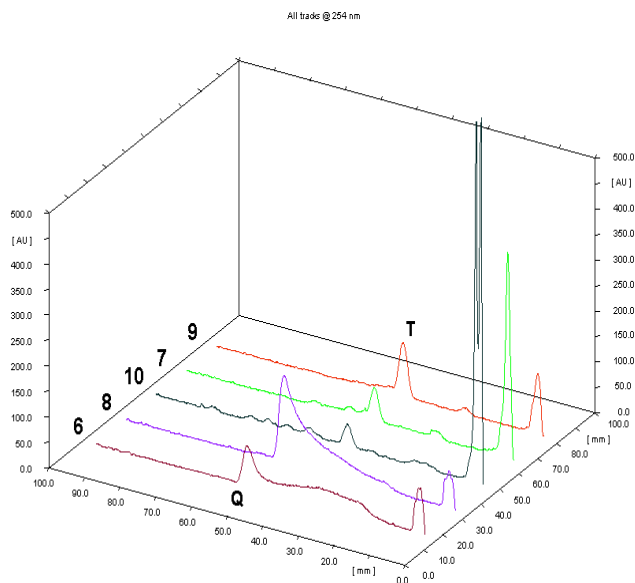
6.5.3.2 A taxifolin és a kvercetin *in vitro* reakcióiban keletkezett termékek összehasonlítása az álgeszt színanyagaival

A 119. ábrán látható kromatogram és denzitogram (detektálás 254 nm-en) alapján megállapítható, hogy a réteglap kifejlesztése után (*de előhívás előtt*) az enzimmel kezelt taxifolin (10. valamint a 7. minta) esetében a mintafelvitel helyén jelentős, az enzimmel nem kezelt taxifolin (9. minta) esetében csak kis mennyiségű anyag maradt. A startvonalon maradt anyagok az oxidatív polimerizáció termékei. Az átalakulás mértékével arányosan a taxifolin mennyisége csökken.

A kvercetin esetében (6. és 8. minták) nem mutattam ki átalakulást még az 50. nap után sem. Ez a megállapítás mind az enzim jelenlétében végzett, mind az enzim nélkül megvalósított kísérletekre egyaránt vonatkozik.



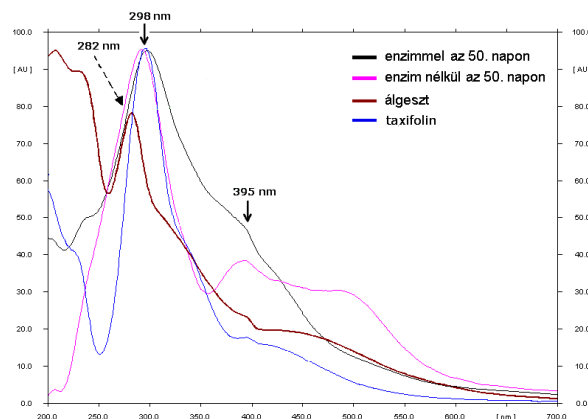
a



b

119. ábra A taxifolin és a kvercetin elválasztása az 50. napon az *in vitro* mintákból (6, 8, 7, 9 minta) és az álgesztes faanyag kivonatából (10. minta). **a:** kromatogram előhívás előtt; **b:** 254 nm-en felvett denzitogram előhívás előtt. A 10. minta esetén a mintafelvétel 30 µl volt.

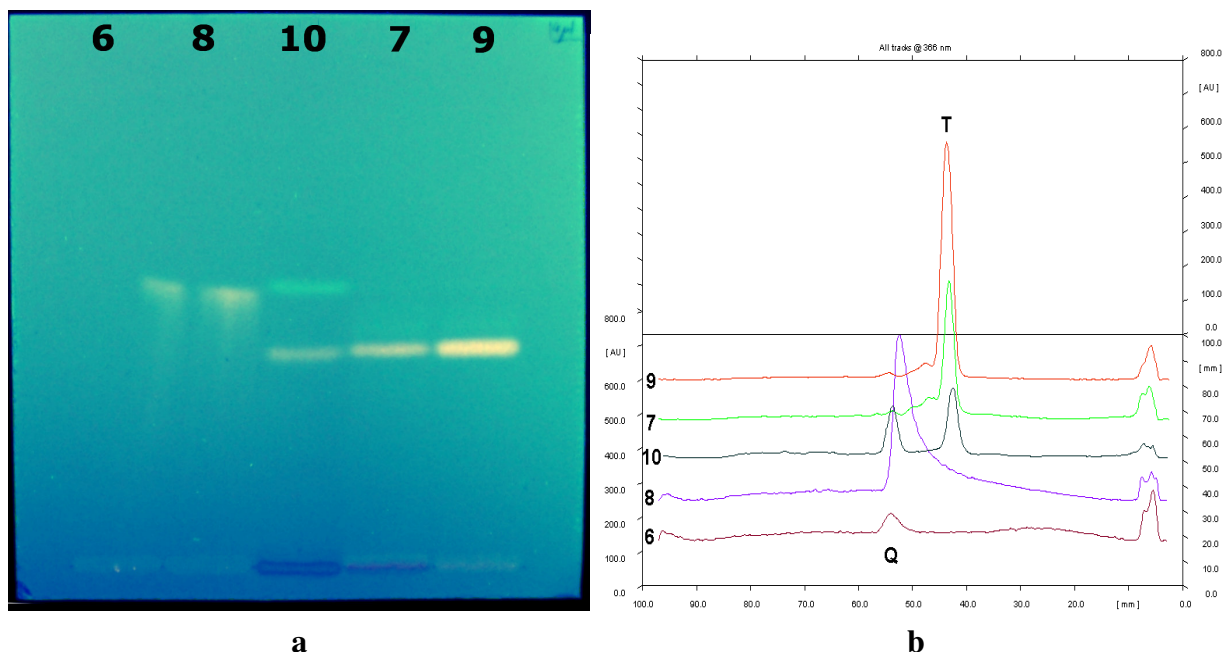
Az alapvonalon maradt termékek spektrumából (120. ábra) kivehető, hogy az álgeszt színanyagaira a taxifolin és a kvercetin alapvonalon maradt termékeiből legjobban az enzimmal kezelt taxifolin (7. minta) terméke hasonlít.



120. ábra A kromatográfias elválasztás után az alapvonalon maradt termékek UV-VIS reflexiók spektrumai az előhívás előtt: taxifolin és termékei.

Az enzimmal kezelt taxifolin és az álgeszt mintájának spektruma 400 – 700 nm tartományban hasonló lefutást mutat, igazolva, hogy a taxifolin enzimkatalizált reakcióban részt vesz az álgeszt kromofórjainak kialakításában. A kísérlet alapján ugyanez nem mondható el a kvercetről.

A kifejlesztett réteglapokat *előhívás után* UV lámpával (366 nm) megvilágítottam és a fluoreszkáló lapot lefényképeztem (121. ábra). A fényképen és a denzitogramon látható, hogy az álgeszt mintában szabad taxifolin van jelen. Kimutattam egy, az általam ismert szakirodalomban eddig le nem írt fenolkarbonsav-jellegű vegyületet is (világoskék sáv). Szabad kvercetin a vizsgált mintából nem volt kimutatható.

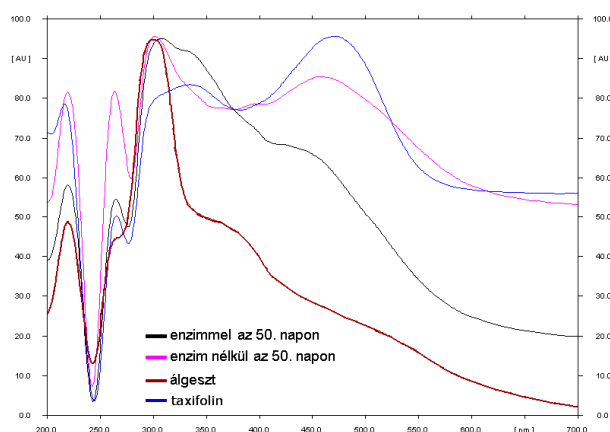


121. ábra A taxifolin és a kvercetin elválasztása az 50. napon az *in vitro* mintákból (6, 8, 7, 9 minta) és az álgesztes faanyag kivonatából (10. minta). **a:** kromatogram előhívás után; **b:** 366/400 nm-en felvett denzitogram előhívás után. A 10. minta esetén a mintafelvétel 30 μ l volt.

A 7. és a 9. minták taxifolin tartalma, valamint az alapvonalon maradt termékek közti különbséget mind a kromatogram, mind a denzitogram jól tükrözi. A kvercetin esetében nem figyelhető meg termék az alapvonalon.

Megjegyzés: a denzitogram a 400 nm fölötti fluoreszcens fény intenzitása alapján készült.

Az előhívás után felvett spektrumok alapján megállapítható, hogy az álgeszt színanyagai a legjobban az enzimmel kezelt taxifolin termékeihez hasonlítanak (122. ábra). Ez a két spektrum 300 – 700 nm tartományon megfigyelhető hasonló lefutásából következik.



122. ábra A kromatográfias elválasztás után az alapvonalon maradt termékek UV-VIS reflexiós spektrumai az előhívás után: taxifolin és termékei.

6.5.4 Az *in vitro* kísérletek összegzése

A bükk jellemző fenoloidjainak *in vitro* enzimreakcióit vizsgálva a következőket állapítottam meg:

- A (+)-katechin és a (-)-epikatechin az álgeszt pH értékein, a bükkből izolált PPO és POD enzimek jelenlétében, molekuláris oxigén hatására *in vitro* körülmények között oxidálódik, majd valószínűen oligomerizálódik.
- Hasonló kémiai körülmények között enzim nélkül is megtörténik ezeknek a fenoloknak az *in vitro* átalakulása, de lényegesen lassúbb reakciókban. Javarészt kisebb tömegű (az álgeszt színénél halványabb, sárga színű) termékek keletkeznek. Később ezek az anyagok is nagy molekulatömegű vegyületekké alakulnak, de az enzimmatalizált reakcióhoz képest lassan.
- A taxifolin esetében mind enzimmal, mind enzim nélkül lejátszódik *in vitro* átalakulás, de ennek a sebessége lényegesen lassabb még enzim jelenlétében is, mint a katechinek esetében. A csapadék színe enzimmal zöldesbarna, enzim nélkül vörössesárga.
- A kvercetin esetében egyáltalán nem tapasztalható a termékek képződése a vizsgált pH-n sem enzimmal, sem enzim nélkül. Ezt a minta színe, a kromatografálás után az alapvonalról hiányzó termék és spektrumok vizsgálata is igazolja.
- Az *in vitro* kísérletben előállított termékek és az álgeszt színanyagainak kromatográfiás elválasztás után megvalósított összehasonlítása egyértelműen bizonyítja, hogy az álgeszt színanyagai elsősorban a (+)-katechin és a (-)-epikatechin oxidált és polimerizált termékei. A spektrális kiértékelés alapján kijelenthető, hogy a faanyagból izolált színanyag különböző polimerizációs fokú, több fenolos hidroxil- és kevesebb kinon-csoportot tartalmazó oligomér elegye, míg az alkalmazott kísérleti körülmények között zajló *in vitro* kísérletekben előállított elegy anyagaiban több a kinon- és kevesebb a fenolos-hidroxil csoport.
- Az álgeszt kromofórok UV-VIS spektrumainak vizsgálata kimutatta, hogy azok a taxifolin enzimatikusan átalakult termékeit is tartalmazzák. A kvercetin egyáltalán nem vesz részt a színanyagok képzésében.
- Az oxigénnek a határzónába való bejutása (vagy képződése a POD enzimnek a H_2O_2 bontásából) szükséges, de önmagában nem elégséges feltétele az álgeszt kromofórok kialakulásához. Ha ugyanis így lenne, akkor a levegőn száradó famintákon is meg lehetne figyelni a spontán barnulást, erre viszont nincs tapasztalat.
- A fenolok oxidációja következtében a színhatár mögött a pH megemelkedik, mivel a fenolos OH csoportok koncentrációja csökken. A pH emelkedés –a PPO enzimaktivitás növekedése révén– szintén a színanyagok enzimatisz képződésének kedvez.
- Az oxigénnek a „száradó határzóna” utáni szövetekbe való megjelenése az ott megemelkedett pH értékekkel és a magas enzimaktivitásokkal együtt hoz létre egyedül olyan kémiai környezetet, amelyben az álgeszt színanyagainak kialakulása megtörténhet.

6.6 A kioldható szénhidrátok vizsgálata

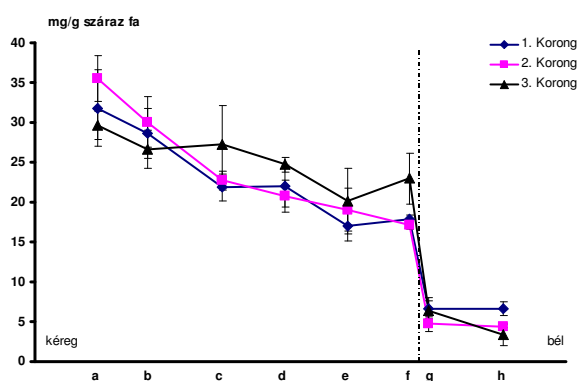
A kioldható szénhidrátok közvetlenül, vagy hidrolízis után részt vesznek a szekunder anyagszere folyamatokban, a fenolos vegyületek prekursorainak tekinthetők. A gesztoszere és álgesztoszere szempontjából különösen fontos a határzónában, a színhatár előtti szövetekben lévő cukrok vizsgálata. A legfontosabb kioldható szénhidrát e tekintetben a szacharóz, amelyről kimutatták, hogy az *akác* határzónájában akkumulálódik, majd enzimatisz (pl. szacharóz-szintáz enzim hatására) hidrolizál. A keletkezett termékek, a glükóz és a fruktóz kezdetben a sejtlegzésben, majd pedig a gesztoszereben, a fenolok *in situ* szintézisében hasznosulnak (HÖLL és LENDZIAN, 1973).

A *bükk* szövetekkel végzett kísérletek igazolhatnák/vagy cáfolhatnák annak *Robinia*-típusú álgesztesedését. Mértém az ún. „összcukor tartalmat”, mely egy teljes mennyiségi képet ad, majd elválasztottam, azonosítottam és mértem az egyes kioldható szénhidrátokat is, az „összképen” túl minőségi információt is nyerve az egyes cukroknak az álgesztesedés folyamataiban betöltött szerepéről.

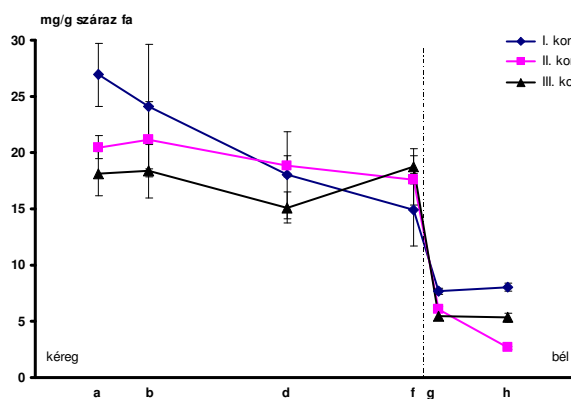
A szakirodalom szerint a *Robinia*-típusú gesztesedés aktív szakaszában (július-január) a határzónában megemelkedik a szacharóz és hidrolizált termékeinek koncentrációja. Ilyen koncentráció növekedést az álgesztes *bükk* esetén nem tapasztaltam.

6.6.1 A kioldható összecsukor tartalom sugárirányú változásai

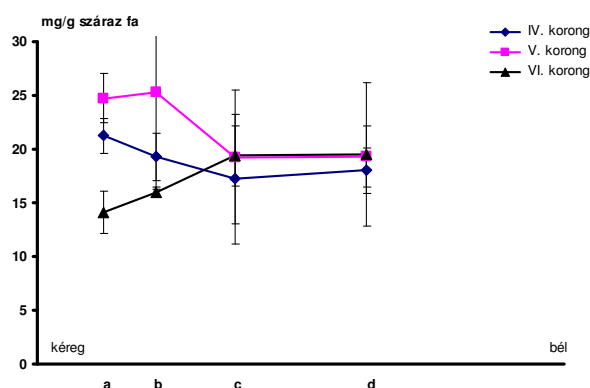
Az álgesztes *bükk* szöveget vizsgálva megállapítható, hogy az összecsukor tartalom a szíjácsban magas, befelé haladva csökken, a határzónában (f szövet) enyhe emelkedés tapasztalható, de ez nem minden esetben szignifikáns. A színhatár után viszont szignifikáns csökkenés figyelhető meg (123. és 124. ábrák). Álgesztmentes korongokban a sugár irányú változás kiegyenlített, nem lehet szignifikáns csökkenési tendenciát kimutatni az érett fában sem (125. ábra). Az összecsukor tartalom értéke mindkét típusú korongban ugyanabban a nagyságrendi tartományban mozog (VISI-RAJCSI és mtsai., 2002; ALBERT és mtsai., 2002a).



123. ábra Az összecsukor tartalom sugár irányú változásai álgesztes *bükk* szövegetekben. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. január.



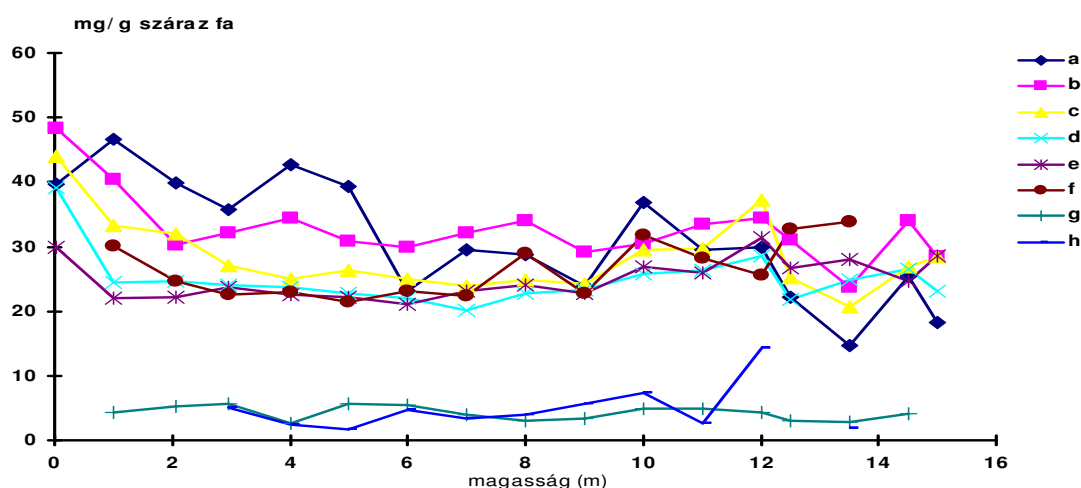
124. ábra Az összecsukor tartalom sugár irányú változásai álgesztes *bükk* szövegetekben. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. március.



125. ábra Az összecsukor tartalom sugár irányú változásai álgesztmentes *bükk* szövegetekben. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. március.

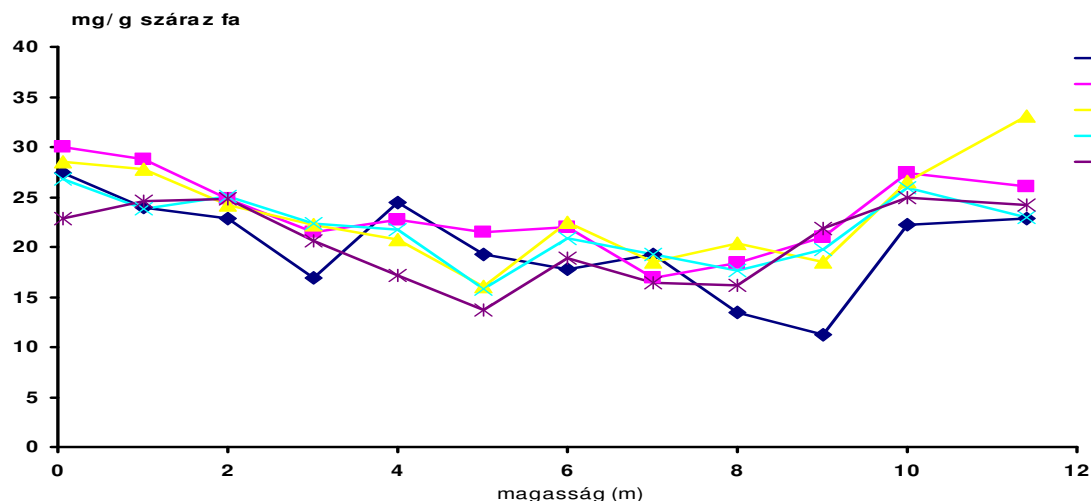
6.6.2 A kioldható összcukor tartalom magasság szerinti változásai

A két vizsgált törzs szöveteiben az összcukor tartalmak magasság szerinti változásai a 126. és 127. ábrákon láthatók. A fehér szövetekre (a-f) minden magassági szinten jellemző, hogy a kéreg alatt magas a kioldható szénhidrát tartalom, a bél felé haladva értéke csökken. A színhatár előtti szövetekben (f) koncentráció „ugrás” szinte sehol sem figyelhető meg. Az álgesztes szövetek (g és h) kioldható szénhidrát tartalma rendkívül alacsony.



126. ábra Az összcukor tartalom magasság szerinti változásai álgesztes bükk szövetekben (a-h).
Mintavétel: 2001. február.

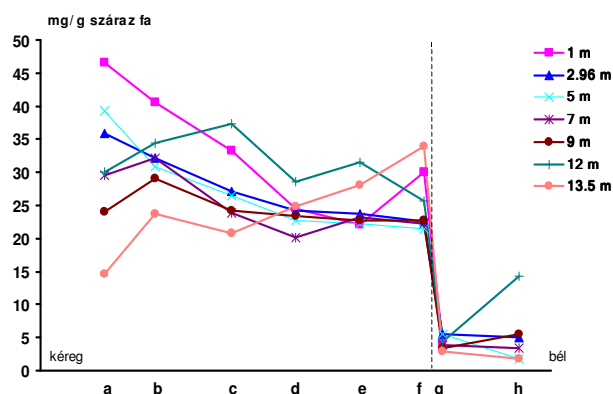
Az álgesztmentes törzsben az összcukor tartalom a törzs teljes magasságában kiegyenlített. A mérési eredmények részletes statisztikai kiértékelése a 17. sz. mellékletben található.



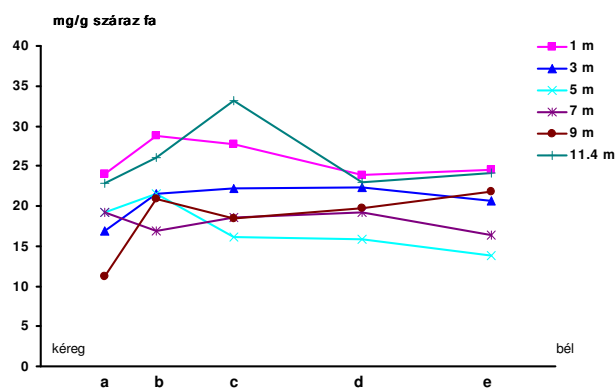
127. ábra Az összcukor tartalom magasság szerinti változásai álgesztmentes bükk szövetekben (a-e).
Mintavétel: 2001. február.

A sugárirányú koncentráció változásokat a 128. és a 129. ábrák szemléltetik. Az álgeszttesedésre jellemző és minden esetben igazolt koncentráció változás a kioldható szénhidrátok mennyiségének drámai csökkenése a színhatár után, ami arra utal, hogy „elhasználódnak”, kémiai átalakuláson mennek át. Az álgesztmentes bükk érettfá szöveteiben ilyen csökkenés nem játszódik le. Feltételezhető, hogy fenoloidok keletkeznek a kioldható szénhidrátokból.

Az álgesztes törzsben a 7 vizsgált magasságban vett minták esetében csak az 1 méteres és a 13.5 méteres magasságban mértem az összcukor tartalom szignifikáns emelkedését a határzónában (f szövet). Ez arra utal, hogy a bükk álgesztesedésnek nem feltétele a kioldható szénhidrátok akkumulációja a határzónában.



128. ábra Az összcukor tartalom sugár irányú változásai álgesztes bükk különböző magasságokból vett szöveteiben (a-h). Mintavétel: 2001. február.

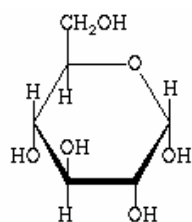


129. ábra Az összcukor tartalom sugár irányú változásai álgesztmentes bükk különböző magasságokból vett szöveteiben (a-e). Mintavétel: 2001. február

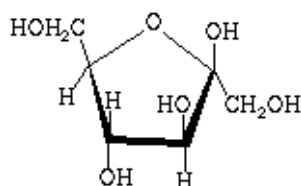
Elválasztottam és megvizsgáltam az egyes cukrok sugárirányú mennyiségét változásait is.

6.6.3 A kioldható szénhidrátok minőségi és mennyiségi vizsgálata

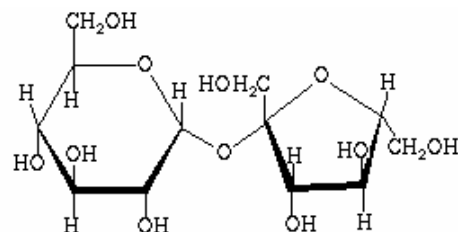
A szakirodalom szerint (DIETRICH, 1964a; MAGEL és HÖLL, 1993; KOCH és mtsai., 2002) a bükk faanyagban hatféle mono- és oligoszacharid található meg: glükóz, fruktóz, szacharóz, maltóz, raffinóz és sztachióz (130. ábra).



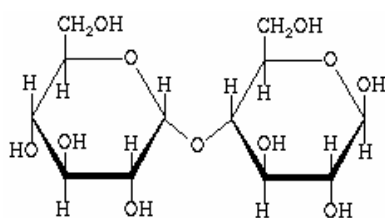
α -D-glükóz



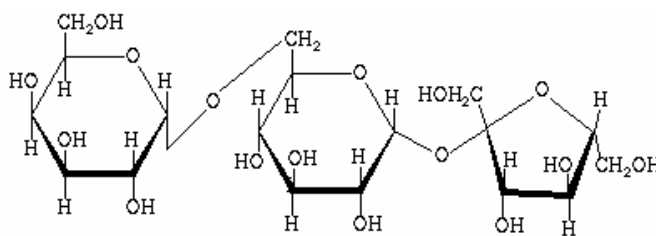
β -D-fruktóz



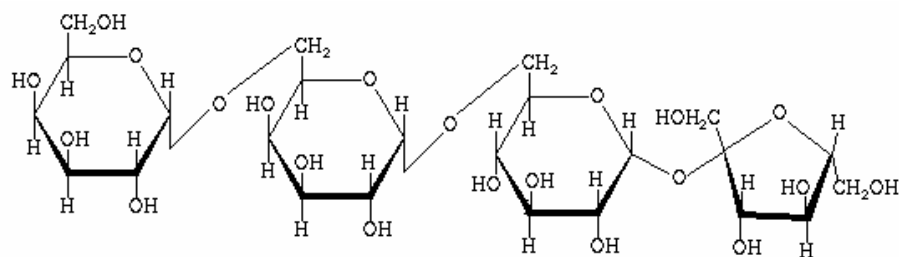
szacharóz



maltóz



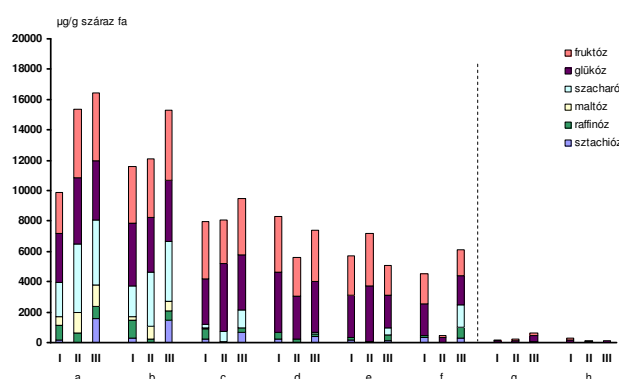
raffinóz



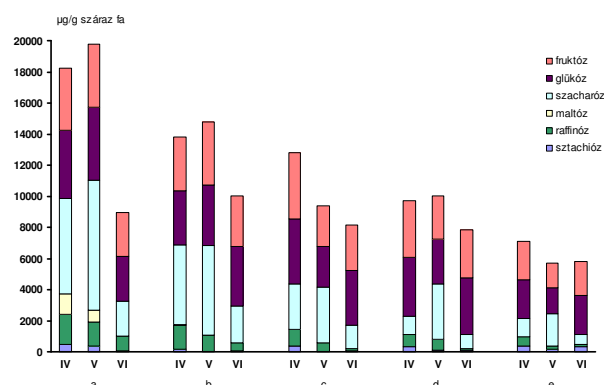
stachióz

130. ábra A bükk faanyagában előforduló mono- és oligoszacharidok.

A 2003 októberben vizsgált három-három álgesztes és álgesztmentes korongból vett minták vizsgálata során nyert kísérleti eredményeket a 131. és a 132. ábrák mutatják be. A szakirodalom szerint a *Robinia*-típusú gesztesedés aktív szakaszában (július-január) a határzónában megemelkedik a szacharóz és hidrolizált termékeinek koncentrációja (MAGEL, 2000). Ilyen koncentráció növekedés a három vizsgált álgesztes bükk esetén nem állapítható meg. Egyedül a III. korong határzónájában mérhető az előző szövetekhez képest kismértékű, de szignifikáns szacharóz koncentráció emelkedés. A szíjács szövetek cukortartalma láthatóan a legmagasabb az egész korongban, befele az összcukor tartalomnál megismert képhez hasonlóan csökken az egyes cukrok mennyisége is. A színhatár után a csökkenés drámai.



131. ábra A cukortartalom sugár irányú változása álgesztes bükk szövetekben (a-h). Mintavétel: 2003. október.



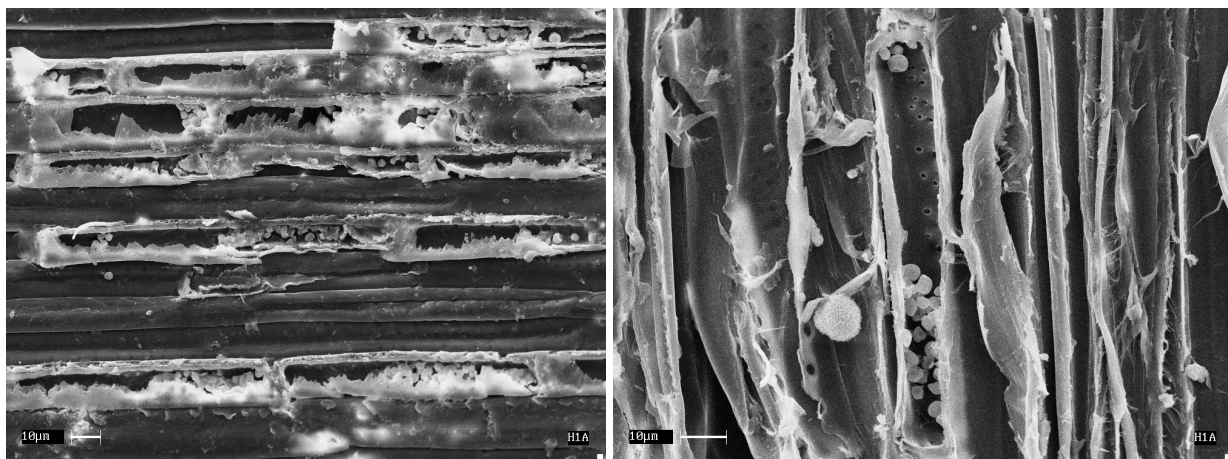
132. ábra A cukortartalom sugár irányú változása álgesztmentes bükk szövetekben (a-e). Mintavétel: 2003. október.

Álgesztmentes korongok esetén is a szíjács-szövetek cukortartalma a legmagasabb, befelé haladva az egyes cukrok mennyisége többnyire monoton csökkenő tendenciát mutat, nagymértékű csökkenés nem mérhető. A kísérleti adatok statisztikai kiértékelését lásd a 15. sz. melléklet táblázataiban.

Az egyes cukrok sugár irányú mennyiségi tendenciáinak vizsgálata során megállapítható, hogy az álgesztmentes törzsben a cukortartalom a szíjácstól a geszt irányába csökken. A színhatár előtt nem tapasztalható egyértelmű, karakterisztikusnak tekinthető, kimagasló mértékű koncentrációemelkedés. Ez a koncentráció csökkenés a színhatáron következik be. Ennek függvényében kijelenthető, hogy az álgesztesedés során, a *Juglans*-típusú színes gesztesedéshez hasonlóan nem, vagy csak elenyésző mértékben játszódik le *in situ* fenolszintézis. Az álgeszt határa után a cukortartalom hirtelen lecsökken, csak nyomokban mutathatók ki cukrok.

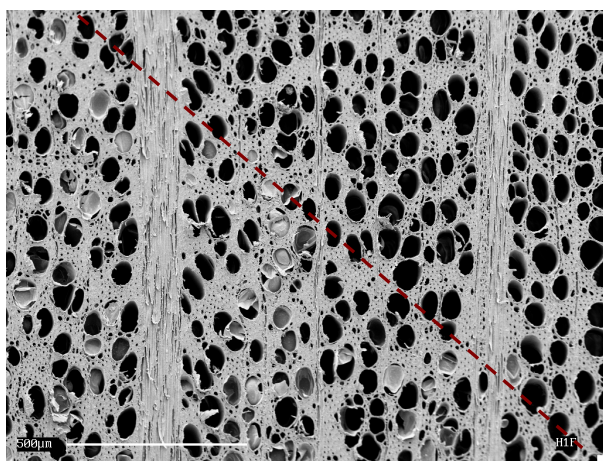
6.7 Elektronmikroszkópos vizsgálatok

Az elektronmikroszkópos felvételek során a bükk különböző szöveteinek struktúráját próbáltam feltérképezni. A 133. ábrán bükk külső szíjácsának (a szövet) parenchimasejtjei láthatók. Látható, hogy a sejtek tele vannak „szemcsékkel”, amik valószínűleg tartalék tápanyagok vagy egyéb sejtalkotók és mindenféleképpen arra utalnak, hogy az ezekben a szövetekben található sejtek legnagyobb része életképes.

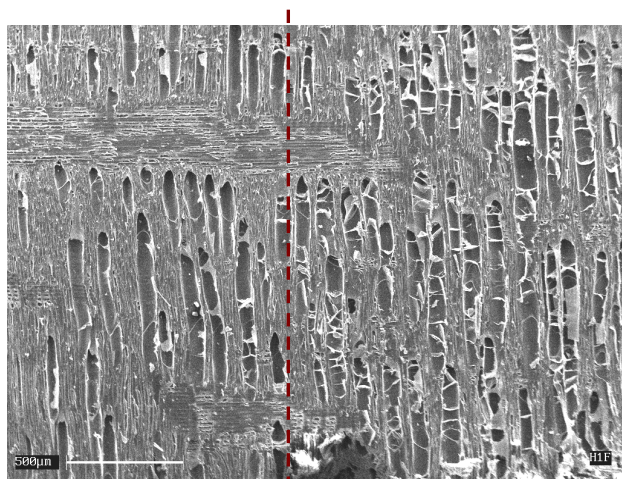


133. ábra A bükk szíjácsában (a szövet) található parenchima sejtek.

A 134. ábrán az álgeszt határzónája (f-g szövet) látható. Az álgeszt határa a kép bal felső sarkától a jobb alsóig húzódik, szemmel jól követhető, mivel közvetlenül a színhatár után az edényszerű erősen eltillisztesedett. A tilliszek a határzónáról készített másik vetületen is jól megfigyelhetők (135. ábra).



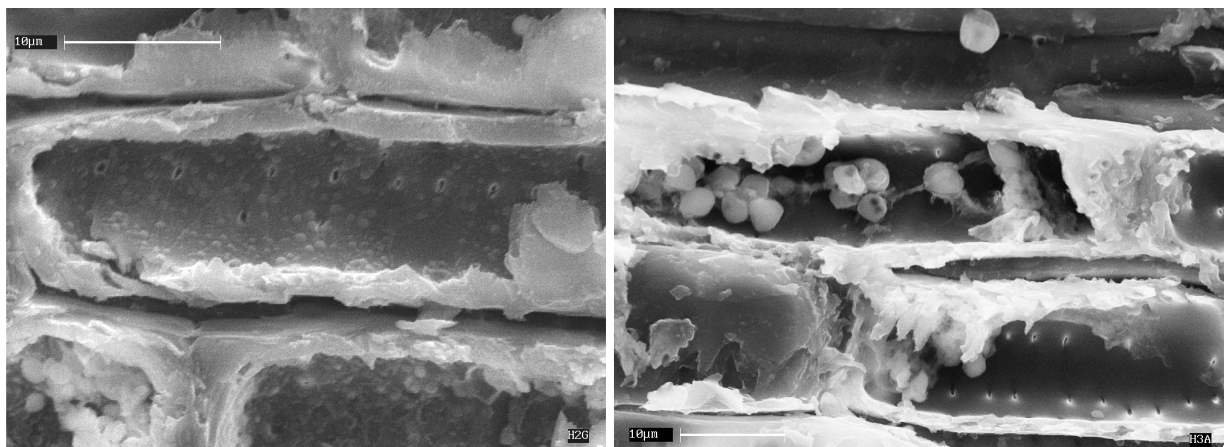
134. ábra Az álgeszt határzónája (f-g szövet). A kép bal felső és jobb alsó sarkát összekötő átló alatt az álgesztes, fölött a fehér faanyag látható.



135. ábra Az álgeszt határzónája (f-g szövet). A kép jobb felében az álgesztes faanyag (ld. tilliszek), bal felében a fehér faanyag látható.

A 136. ábra az álgeszt belsejében található parenchima sejtet ábrázolja. Észrevehető, hogy a sejtfa nem „sima”, hanem apró, buborékszerű lerakódások találhatók meg rajta, ami feltételezhetőleg a kondenzált tanninoknak köszönhető.

Ezzel szemben az álgeszt előtti, d szövetből származó parenchimasejt falán nem figyelhetők meg hasonló lerakódások (137. ábra).



136. ábra Parenchima sejt az álgeszt belsejében (g szövet) **137. ábra** Parenchima sejt a szíjácsban (a szövet)

Az elektronmikroszkópos vizsgálatok bizonyítják, hogy az álgesztésedés során az álgesztben az edényzet erősen eltilliszesedik. Tilliszeket a nem elszíneződött faszövetekből egyáltalán nem lehetett kimutatni. Az álgeszt szövetekben az enzimatis oxidációban keletkező oxidált és polimerizált termékek a sejtfalra rakódnak és nem a sejtfalazatba épülnek be, mint a kötelező színes gesztésedést mutató tölgyfajoknál (BAUCH és KOCH, 2001).

6.8. A mérési eredmények feldolgozásának és kiértékelésének módja

A mérési adatok összesítéséhez Microsoft Excel szoftvert alkalmaztam. A kapott eredmények statisztikai elemzéséhez SPSS valamint Statistica 6.1 szoftvercsomagokat használtam. A szoftverekkel végzett varianciánálízisben a *Tukey HSD* számolási módszert alkalmaztam, $p=0.05\%$ -os sziginifkancia szinten kivitelezve a vizsgálatot. Az adatok dokumentálásához Microsoft Word szövegszerkesztőt használtam.

IV. ÖSSZEFOGLALÁS

7. AZ ELVÉGZETT KÍSÉRLETES MUNKA ÖSSZEGZÉSE

Az erdészeti tudományok egyik fontos kérdésének, a bükk álgesztesedésének vizsgálata interdiszciplináris megközelítésben, a növényi- és fakémia tudományos eszközeivel. Kísérleteim célja az álgesztesedés során keletkező színanyag képződésében szerepet játszó kémiai anyagok, paraméterek és folyamatok vizsgálata, azok szerepének tisztázása volt. Nyomon követtem több járulékos anyagcsoport, enzim és kémiai paraméter mennyiségének és minőségének sugár- és magasság szerinti változásait a faszövetekben és az eredményekből a lejátszódó folyamatokat jellemző célirányos következtetéseket vontam le. A mérési eredményeket azonos termőhelyekről származó egészséges törzsekre mért adatokkal vettem össze, hogy a különbségek - az álgesztesedésre jellemző kémiai változások - egyértelműen kimutathatóak legyenek. Követtem a kötelezően színesen gesztesedő erdei fák gesztesedésére vonatkozó szakirodalmi adatokat is, keresve a hasonlóságokat és a különbségeket. A mérési adatok megerősítettek néhány, a szakirodalomban fellelhető adatot és teljesen újakkal egészítették ki azokat. Ezek egy része a folyamatban központi szerepet betöltő fenoloidokra mint szubsztrátumokra, másik része pedig az enzimekre mint katalizátorokra vonatkozik. Az álgesztesedés legfontosabb szereplőinek ismeretében lombikban, *in vitro* is sikerült a fenoloidok enzimatis oxidációját megvalósítani. A keletkező termékelegy elválasztása és a komponensek azonosítása további kutatások tárgyát képezi. Kutatásaim alapján kirajzolódik a szakirodalomban sokszor említett, de senki által sem bizonyított kémiai folyamat, amely a bükk színanyagának képződéséhez vezet. Ezek az eredmények megkönnyítik a kiváltó okok felderítését is, ami előfeltétele a folyamat visszaszorításának.

A vizsgált mintakorongok a TAEG Rt. (Sopron) és a SEFAG Rt. (Kaposvár) erdőterületeiről származtak. A mérések 2001. januárja és 2005. márciusa között történtek meg.

NEDVESSÉGTARTALOM

Az álgesztes bükkben a színhatár előtti szövetekre jellemző a víztartalom jelentős csökkenése, mely esetenként akár 10% is lehet. A színhatár után a nedvességtartalom meredeken emelkedik, azután ismét csökken. A "száradó határzóna" jelenség ismert a kötelező színes gesztesedést mutató fafajoknál is, az álgesztes bükk esetében is leírták. Megismételtem a méréseket magyarországi termőhelyekről származó mintákra és kiterjesztettem azokat a víztartalom magasság szerinti megoszlásának vizsgálatára 1-13,5 m között. Saját eredményeim megerősítik a száradás, mint jellemző folyamat tényét. Megállapítottam, hogy az egészséges bükkben az érettfá nedvességtartalma enyhén alacsonyabb mint a szíjácsé.

pH

Nagyszámú mintát feldolgozva, a vegetációs időszak különböző időpontjaiban mértem a szöveti pH-t. Megállapítottam, hogy a fehér szövetek pH-ja 5.5-5.9 között változik, a vörös faanyagé 6.1-6.8 közötti. A pH emelkedése a határzónában kezdődik, majd ugrásszerűen nő közvetlenül a színhatár után. A mért pH színhatár mögötti emelkedése ellentétben áll a kötelezően színes gesztű fafajoknál leírt pH csökkenéssel. Az álgesztmentes bükkben is fordított a helyzet, az érettfá pH-ja némileg alacsonyabb (0.05-0.4 pH-egységgel) a szíjács pH-jától. A pH emelkedés az álgesztesedésre jellemző változás. Az eredmények összhangban vannak a szakirodalmi adatokkal.

SAVTARTALOM

Az álgesztes bükkben a szabad-, kötött-, és összes savtartalom a külső szíjácstól a színhatárig enyhén emelkedik, a színhatár után szignifikánsan csökken. Az álgesztmentes bükkben fordított a helyzet, az érettfá összes- és szabad savtartalma magasabb mint a szíjácsé. Kísérleti eredményeim –a szakirodalmi adatokkal összhangban- egyértelműen igazolták a pH szerepét az álgesztesedésben.

ENZIMAKTIVITÁS

A bükk álgesztben jelentős peroxidáz (POD), polifenol-oxidáz (PPO) és kataláz enzim aktivitást mértem, esetenként magasabbat, mint az álgesztes bükk fehér szöveteiben és az álgesztmentes bükkben. A POD és PPO enzimek aktivitásának sugárirányú változását vizsgálva megállapítottam, hogy az enzimaktivitások ugrásszerűen emelkednek a színhatáron. A különböző magasságokban mért sugár irányú aktivitás eloszlások kivétel nélkül tükrözik az ismertetett képet. Magas értékük az álgeszt belső szöveteiben arra utal, hogy ezekben a szövetekben oxidációs folyamatok mennek végbe, melyeknek szubsztrátjai feltehetőleg a bükk faanyagának fenolos komponensei.

Az álgeszt pH értékein (6.1-6.8) a PPO enzim fajlagosan aktívabb, mint a POD. A két enzim feltűnően hasonló, szinte identikus sugár irányú változásainak tendenciái feltételezik a két enzim/enzimfunkció közötti kapcsolatot. Korrelációt kerestem a két enzim aktivitása között. Megállapítottam, hogy mind az álgesztes mind az álgesztmentes korongok esetében rendkívül jó a korreláció a két enzim aktivitása között.

Az álgesztmentes törzsben lényegesen kisebb a POD aktivitás. A szíjácsban mért magas aktivitás a belsőbb faszövetek felé lecseng, az érett fában növekedés nem tapasztalható. A kötelező színes gesztű fafajok gesztjében nem tapasztaltak enzimaktivitást.

Az enzimaktivitást mutató faszöveteken gombák jelenlétét nem mutattam ki. A szakirodalomban nem írták le a POD és PPO enzimek szerepét a bükk élettani folyamataiban, így a bükk-álgesztesedésében sem.

FENOLOIDOK

Totálfenol tartalom sugár irányú változásai. Álgesztes bükk faszöveteiben a totálfenol tartalom a szíjácstól a színhatárig növekszik, a színhatár után a totálfenol tartalom drámaian csökken. Álgesztmentes korongokban a totálfenol tartalom a külső szíjácstól a belső érettfá szövetekig monoton növekvő, „telítődésszerű” koncentrációváltozást mutat. Az eredmények a fenolos komponensek akkumulációját igazolják a fehér törzsekben is, de a belsőbb faszövetekben nem tapasztalható ugrásszerű csökkenés. Az álgesztes és az álgesztmentes korongok szöveteinek totálfenol tartalma nagyságrendileg azonos tartományban mozog a vegetációs időszak mindegyik vizsgált időpontjában.

A totálfenol tartalom magasság szerinti változásai. Minden magassági szinten jól megfigyelhető a fenolos komponenseknek a kéregtől a színhatár felé irányuló folyamatos akkumulációja. Megvizsgáltam a fenoloidok összmenyiségének változásait a magasság függvényében. Megállapítható, hogy a határzóna szöveteiben a totál fenol értékek a 3-5 méteres magasság között a legalacsonyabbak, ez alatt, illetve felett a határzóna fenol-tartalma emelkedik. Tapasztalatok szerint a törzs hosszirányában az orsó alakú álgeszt átmérője maximumát a 3-6 méteres magasságban éri el. A vizsgált törzsben az álgeszt átmérője és a határzóna szöveti fenoltartalma közötti szoros kapcsolat állapítható meg: ahol az álgeszt átmérője a legnagyobb, ott a legalacsonyabb a színhatár előtti szövetek totálfenol tartalma. A két mennyiség között jó

korrelációt állapítottam meg. Az eredmények arra engednek következtetni, hogy az álgesztesedés folyamata, annak megindulása nem köthető a totálfenol koncentráció egy jellemző küszöbértékéhez.

A fenoloidok mennyiségének sugár-, és magasság szerinti megoszlásai bizonyítják, hogy a színesedés során a fenolos OH-csoportokat tartalmazó vegyületek a határzónában átalakulnak, és ez az átalakulás a totálfenol meghatározás alapjául szolgáló fenolos –OH csoportokat számát csökkenti.

A totálfenol tartalom változásai a faanyag száradása során. Száradás során, oxigén jelenlétében az álgesztes bükk határzónájában található fenolos komponensek gyors oxidatív átalakulást szenvednek, amit a fenolos –OH csoportok számának csökkenése bizonyít. Ennek magyarázata lehet a magasabb fenoloid koncentráció, a viszonylag magas enzimaktivitás, vagy a többi faszövetétől eltérő fenoloid minőségi spektrum. Az álgesztre jellemző vörös szín azonban nem jelenik meg.

A fenoloidok elválasztása, minőségi és mennyiségi meghatározása. A bükk szövetekből flavan-3-olat (ld. (+)-katechin és (-)-epikatechin és származékaik), a taxifolint, kvercetin és származékaik választottam el és vizsgáltam a megoszlásukat a különböző szövetekben.

Mindkét katechin-epimer kimutatható mind az álgesztes, mind az álgesztmentes bükkből. A (-)-epikatechin lényegesen kisebb mennyiségben van jelen mindkettőben, jelenléte a belső faszövetekre jellemző. A fenti kutatási eredmények összhangban vannak a szakirodalmi adatokkal. A színhatár után a színes fában megjelenik két új komponens, ezek polaritása lényegesen kisebb a (+)-katechinénél. Ennek a két új komponensnek a jelenlétét a fehér törzsek egyikéből sem sikerült kimutatni. Feltételezhető, hogy a katechin izomerek enzimatis oxidációjának termékeit sikerült elválasztani, de a bizonyításhoz a két új komponens azonosítására és szerkezetük felderítésére van szükség.

A flavonoid glikozidok és aglikonjaik vizsgálata. A szakirodalom szerint a bükk faanyagában a katechin- epimerek és származékaik (procianidinek) mellett jellemzően taxifolin, kvercetin és azok glikozidjai találhatók meg.

Az alkalmazott kísérleti körülmények mellett az álgesztes bükk faanyagának külső, fehér szövetéből öt glikozidot mutattam ki, mennyiségük befelé haladva csökken. A belső, vörös szövetekben csak szabad flavonoidokat találtam, az álgeszthatár után a glikozid típusú vegyületek teljesen eltűnnek. A fehér szövetekben nem találhatók szabad aglikonok.

A külső szövetekből nem azonosított szerkezetű fenolkarbonsav származékokat is kimutattam, koncentrációjuk a színhatár felé haladva monoton csökkent.

Az álgesztmentes bükk szövetekből ugyanazon típusú glikozidok mutathatók ki, szabad aglikon nem található.

Az aglikonok azonosítása a glikozidok hidrolízisével. Az aglikonok minőségének megállapítása érdekében sósavas hidrolízist hajtottam végre. A mintákból a taxifolin és kvercetin jelenléte egyértelműen azonosítható.

A glikozidok és aglikonjaik sugár irányú eloszlása a kötelező színesen gesztesedő fafajoknál hasonló: a szíjácsban csak glikozidok, a gesztben csak szabad aglikonok találhatók.

A glikozidok a színhatáron hidrolizálnak. A színhatár előtti szöveteken lévő glikozidokban nagyobb mennyiségű aglikon található, mint a színhatár utáni szövetekben. Ez azt bizonyítja, hogy az aglikonok (fenoloidok) a színhatáron kémiaiilag átalakulnak.

A FENOLOIDOK *IN VITRO* REAKCIÓI PEROXIDÁZ ÉS POLIFENOL-OXIDÁZ ENZIMEKKEL

Kísérleti eredményeim nagymértékben alátámasztották azt a hipotézist, mely szerint a bükk álgesztesedése során a színyanyagok úgy jönnek létre, hogy a folyamatra jellemző megemelkedett pH-n a fenoloidok enzimatisusan oxidálódnak. Újabb adatokat keresve a bizonyításhoz

elvégeztem ezeket a reakciókat *in vitro* körülmények között is, modellezve a bükkben lejátszódó folyamatokat. Az azonosított fenolok közül azokkal kísérleteztem, amelyekről bizonyítottam, hogy jelen vannak a tranzicionális zónában és koncentrációjuk a színhatáron csökken: (+)-katechin, (-)-epikatechin, kvercetin és taxifolin. A vizsgálati pH az álgeszthatár utáni pH érték, 6.18 volt. Az oldatok oxigénnel érintkeztek. A négy fenoloid oxidációját bükkből nyert, pufferált enzimkivonat (POD és PPO) jelenlétében, és azok hiányában is vizsgáltam. Kromatográfiás elválasztást és reflexiós UV-VIS spektroszkópiát alkalmazva követtem a kiindulási anyagokat, a termékeket és a reakcióelegyek színének változását. Célom az oxidációs folyamat megvalósulásának és az oxidációban keletkező anyagok nagymolekula tömegű termékekkel való átalakulásának bizonyítása volt. A termékegyek elválasztása és a komponensek kémiai szerkezetének felderítése későbbi kutatások tárgyát képezi.

Megállapítottam, hogy a (+)-katechin és a (-)-epikatechin enzimek jelenlétében, molekuláris oxigén hatására oxidálódik, majd nagy molekula tömegű, apoláris termékeket képezve valószínűleg oligomerizálódik. Az átalakulás enzim nélkül is megtörténik, de lényegesen lassúbb reakciókban. A taxifolin esetében mind enzimmel, mind enzim nélkül lejátszódott az átalakulás, de lényegesen lassabban, mint a katechinek esetében. A termék színe enzimreakcióban zöldesbarna, enzim nélkül vörössárga volt. A kvercetin az alkalmazott reakció körülmények között nem reagált sem enzim jelenlétében, sem enzim nélkül.

Összehasonlítottam az álgesztes bükkből izolált és az *in vitro* reakciókban keletkezett termék-keverékek spektrumait. A kromatográfiás kiértékelés alapján megállapítottam, hogy az álgeszt színanyagai túlnyomórészt (+)-katechinből és (-)-epikatechinből keletkeznek, de tartalmazzák a taxifolin enzimatikusan átalakult termékeit is. A kvercetin nem vesz részt a színanyagok képzésében. Az *in vivo* és *in vitro* termékek közötti különbséget abban állapítottam meg, hogy a faanyagból izolált színanyag különböző polimerizációs fokú, több fenolos hidroxil- és kevesebb kinon-csoportot tartalmazó oligomér elegye, míg az alkalmazott kísérleti körülmények között zajló *in vitro* kísérletekben előállított elegy anyagaiban több a kinon- és kevesebb a fenolos-hidroxil csoport.

A KIOLDHATÓ SZÉNHIDRÁTOK VIZSGÁLATA

A kioldható szénhidrátok közvetlenül, vagy hidrolízis után részt vesznek a szekunder anyagszereplési folyamatokban, a fenolos vegyületek prekursorainak tekinthetők. Mennyiségi és minőségi változásaik a faszövetekben adatokat szolgáltathatnak az álgesztesedésben központi szerepet betöltő fenoloidok képződéséről. Mérték az ún. „összcukor tartalom”, majd elválasztás és azonosítás után, az egyes kioldható cukrok mennyiségi változásait a faszövetekben.

Az álgesztes törzsekben az összcukor tartalom a szíjácban magas, a bél irányába haladva csökken. A határzónában enyhe emelkedés tapasztalható, de ez nem minden esetben szignifikáns, a színhatár után viszont szignifikáns csökkenés figyelhető meg. Az álgesztes szövetek kioldható szénhidrát tartalma rendkívül alacsony. Álgesztmentes korongokban a sugár irányú változás kiegyenlített, nem lehet szignifikáns csökkenési tendenciát kimutatni az érettfában sem. Az összcukor tartalom értéke minden mintánál ugyanabban a nagyságrendi tartományban mozgott. Mérték a kioldható összcukor tartalom magasság szerinti változásai is. A fehér szövetekre minden magassági szinten jellemző, hogy a kéreg alatt magas a kioldható szénhidrát tartalom, a bél felé haladva mennyisége csökken. A színhatár előtti szövetekben koncentráció „ugrás” szinte sehol sem figyelhető meg. Az álgesztmentes törzsben az összcukor tartalom a törzs teljes magasságában kiegyenlített.

Követtem a glükóz, fruktóz, szacharóz, raffinóz, sztachióz és maltóz koncentrációinak sugárirányú változásait is. Mindegyik esetében jellemző, hogy a szíjács szövetek cukortartalma a legmagasabb, befele az összcukor tartalomnál megismert képhez hasonlóan csökken az egyes cukrok mennyisége is. A színhatár után a csökkenés drámai.

A kioldható szénhidrátok mennyiségének drámai csökkenése a színhatár után arra utal, hogy „elhasználódnak”, kémiai átalakuláson mennek át. Az álgesztmentes bükk érettfá szöveteiben ilyen csökkenés nem játszódik le. Feltételezhető, hogy fenoloidok keletkeznek a kioldható szénhidrátokból, mivel ezek koncentrációja ugyanazon szövetekben emelkedik.

Álgesztmentes korongok esetén is a szíjács-szövetek cukortartalma a legmagasabb, befelé haladva az egyes cukrok mennyisége többnyire monoton csökkenő tendenciát mutat, nagymértékű csökkenés nem mérhető, a színhatár előtt nem tapasztalható egyértelmű, karakterisztikusnak tekinthető koncentráció emelkedés.

A BÜKK ÁLGESZTESEDÉSÉNEK ÖSSZEVETÉSE A KÖTELEZŐEN SZÍNES GESZTESEDÉSSEL

A kötelezően színes gesztesedésre jellemző, hogy a szíjácsban csak fenol-glikozidok találhatók, melyek a színhatáron hidrolizálnak és a színes geszt belsejében kizárólag aglikon formájában vannak jelen. Jellemző a fehérjetartalom emelkedése is a színhatár előtt. Mindez lejátszódik a bükk álgesztesedése során is.

A szakirodalom kétféle kötelezően színes gesztesedést különböztet meg, egyiket *Robinia*- a másikat *Juglans*-típusú gesztesedésnek nevezik. A bükk álgesztesedése a *Juglans*-típusú gesztesedéssel több ponton analóg. A fenoloidok a szíjácstól a színhatárig folytonosan akkumulálódnak a faszövetekben, majd a határzónában enzimatikusan átalakulnak. Eltérés, hogy a határzónában a flavonoidok kis mennyiségű *de novo* szintézisét nem sikerült egyértelműen bizonyítani.

A szakirodalom szerint a *Robinia*-típusú gesztesedés aktív szakaszában (július-január) a határzónában megemelkedik a szacharóz és hidrolizált termékeinek koncentrációja és intenzív fenoloid szintézis zajlik a színhatáron. Szacharóz koncentráció növekedést és élénk fenoloid *in situ* szintézist a színhatáron nem tapasztaltam.

ELEKTRONMIKROSKÓPOS VIZSGÁLATOK

Az álgesztesedés során az álgesztben az edényszerűen erősen tilliszesedik. Az el nem színeződött faszövetekből tilliszeket nem lehetett kimutatni. Az álgeszt belsejében található parenchima sejtekben az enzimatis oxidációban keletkező oxidált és polimerizált termékek a sejtfalra rakódnak és nem a sejtfalazatba épülnek be, mint a kötelező színes gesztesedést mutató tölgyfajoknál. Az álgeszt előtti szövetek parenchima sejtjeinek falán nem figyelhetők meg hasonló lerakódások.

A MÉRÉSI EREDMÉNYEK FELDOLGOZÁSÁNAK ÉS KIÉRTÉKELÉSÉNEK MÓDJA

A mérési adatok összesítéséhez Microsoft Excel szoftvert alkalmaztam. A kapott eredmények statisztikai elemzéséhez SPSS valamint Statistica 6.1 szoftvercsomagokat használtam. A szoftverekkel végzett variancianalízisben a *Tukey HSD* számolási módszert alkalmaztam, $p=0.05\%$ -os szignifikancia szinten kivitelezve a vizsgálatot. Az adatok dokumentálásához Microsoft Word szövegszerkesztőt használtam.

8. TÉZISEK

1. A szerző elsőként bizonyította, hogy az oxidoreduktáz enzimeknek, elsősorban a peroxidáznak (POD) és polifenol-oxidáznak (PPO) kiemelkedő szerepe van az álgesztesedés élettani folyamataiban. A szakirodalomban nem írták le a POD és PPO enzimek szerepét a bükk más élettani folyamataiban sem.

- vizsgálta a POD és a PPO aktivitásának pH szerinti változását. Kimutatta, hogy az álgeszt pH értékein (6.1-6.8) a PPO enzim fajlagosan aktívabb, mint a POD.

- kimutatta, hogy a színhatáron a két enzim aktivitása ugrásszerűen megemelkedik és az álgeszt belsejében is jelentős marad. Ez ellentmond a kötelező színes gesztesedésnél tapasztaltakkal, ahol a színes geszt „halott” belsejéből semmilyen enzimaktivitás nem mutatható ki.

- megállapította, hogy a bükkben a POD és PPO enzimek aktivitása minden szöveti részben arányos egymással, beleértve az álgesztes szöveteket is. Ez azt sugallja, hogy a bükkben a két enzimfunkció összefügg egymással, valószínűleg ugyanazok az izoenzimek látják el a kétfajta enzimfunkciót ugyanúgy, mint a tölgyfajok esetében.

- bizonyította, hogy az álgeszt magas enzimaktivitása nem gombákra vezethető vissza. Az enzimaktivitást mutató faszöveteken nem voltak gombák. Ez alátámasztja azt a korábbi megállapítást, hogy a bükk álgesztesedése fiziológias folyamatok eredménye.

2. A szerző az álgesztes bükk szövetekből öt fenoloid-glikozidot és négy fenoloidot választott el. Ezek közül azonosította a (+)-katechint, (-)-epikatechint, kvercetin és taxifolint. Hidrolízis után a glikozidok aglikonjaiként kvercetin és taxifolint talált.

- kimutatta, hogy az öt kvercetin és taxifolin glikozid mennyisége a szíjácsban magas, mennyiségük a belső faszövetek felé haladva csökken mind az álgesztes, mind az álgesztmentes törzsekben.

- a glikozidok – a kötelező színes gesztesedéshez hasonlóan – a színhatáron hidrolizálnak és az álgeszt belsejében már csak a szabad aglikonok mutathatók ki.

- a színes faanyag belsejében a szabad taxifolin és kvercetin akkumulálódik, szerepük az álgeszt színanyagainak képződésében csekély.

- a színanyagok a katechin epimérekéből keletkeznek, ezek koncentrációja a színhatár előtt magas, utána pedig nagymértékben csökken.

3. A szerző *in vitro* kísérletekben modellezte az álgeszt színanyagainak képződését. Az oxidációt elvégezte a mind a négy fenoloiddal, párhuzamosan vizsgálva az enzimkatalizált és enzim nélkül megvalósuló reakciókat.

- bizonyította, hogy a (+)-katechin és a (-)-epikatechin az álgeszt pH értékein a bükk enzimjeinek segítségével molekuláris oxigén hatására oxidációban és az azt követő polimerizációban átalakul. A reakció enzim nélkül is lejátszódik, de sokkal lassúbb és kismértékű a polimer képződés.

- kimutatta, hogy a taxifolin azonos körülmények között enzimatikusan oxidálódik, de a reakció sebessége kicsi. Az átalakulás enzim nélkül is végbemegy, de a keletkezett termékek színe más. A taxifolin oxidatív átalakulása a katechinekhez képest lényegesen lassúbb.

- a kvercetin nem alakul át enzimtikus oxidációban és nem képez színes termékeket.

4. A szerző összehasonlította az álgesztes bükkből izolált és a saját *in vitro* kísérleteiben előállított színes termékeket.

- bizonyította, hogy az álgeszt színanyagai elsősorban a (+)-katechin és a (-)-epikatechin oxidált és polimerizált termékei. A taxifolin és kvercetin a lassú reakciók miatt akkumulálódik az álgesztes szövetekben. Feltételezhető, hogy a négy fenol és a belőlük keletkező oxidációs termékek egymás között is reagálnak. Az álgesztes bükk színanyaga keverék.

- az *in vivo* és *in vitro* termékek közötti különbséget abban állapította meg, hogy a faanyagból izolált színanyag különböző polimerizációs fokú, több fenolos hidroxil- és kevesebb kinon-csoportot tartalmazó oligomér elegye, míg az alkalmazott kísérleti körülmények között zajló *in vitro* kísérletekben előállított elegy anyagaiban több a kinon- és kevesebb a fenolos-hidroxil csoport.

5. Kísérleti eredményeiből a szerző arra következtetett, hogy a színanyagok képződése több tényező együttes hatásának az eredménye. Ezek között központi szerepet játszik a pH, a fenoloidok, valamint az oxido-reduktáz enzimek mennyisége, ill. aktivitása. Az oxigénnek a „száradó határzóna” utáni szövetekbe való bejutása az ott jellemzően megemelkedett pH értékekkel és a magas enzimaktivitásokkal együtt hoz létre olyan kémiai környezetet, amelyben az álgeszt színanyagainak kialakulása megtörténhet.

6. A szerző bizonyította, hogy a bükk álgesztesedése a *Juglans*-típusú kötelező színes gesztesedéssel több ponton analóg:

- az álgesztesedésben jelentősebb szerepet játszó fenoloidok (flavan-3-olok) mennyisége a szíjárcstól a színhatárig folyamatos akkumulációt mutat,
- a színhatár előtt, a határzónában nem, vagy csak elenyésző mértékben játszódik le a gesztesítő fenolok *in situ* szintézise,
- a szacharóz akkumulációja és hidrolízise a tranzicionális zónában kis mértékű.

V. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretnék köszönetet mondani a Kémiai Intézet minden dolgozójának azért az elméleti és gyakorlati segítségért melyet a disszertáció elkészítéséhez nyújtottak. Külön köszönöm a technikusok fáradhatatlan segítségét, mely nélkül a kísérletes munka jó részének kivitelezése nem sikerülhetett volna.

Külön is köszönetet szeretnék mondani Dr. Rétfalvi Tamás egyetemi docensnek a mintafeldolgozás, valamint a savtartalom és pH mérések területén nyújtott segítségéért és kitartó munkájáért.

Köszönöm a Nyugat-Magyarországi Egyetem Erdőművelés Tanszéke valamint Erdő- és Faanyagvédelmi Intézete vezetőinek, Dr. Koloszar József egyetemi tanárnak és Dr. Varga Szabolcs egyetemi docensnek, valamint Csepregi Imre tanszéki munkatársnak, hogy lehetővé tették a mintakorongokhoz és törzsekhez való hozzájutást, azok szállítását és tárolását. Biztosították az erdőművelés és az erdővédelem terén azt a szakmai háttérrel, amely nélkül ezt a nagyon összetett kérdéskört nem sikerült volna áttekintennem.

Külön köszönöm az egyes Erdészeteknek (TAEG Rt., Sopron; SEFAG Rt., Kaposvár), hogy a kutatásaimhoz mintakorongokat és törzseket szolgáltatottak. Az ő segítségük nélkül ez a dolgozat csak elvi síkon jöhetett volna létre, gyakorlati szinten semmiképpen.

Köszönöm Dr. Sárdi Évának és Dr. Stafanovitsné Bányai Évának azt a pótolhatatlan segítséget és támogatást, melyet az enzimaktivitás-mérés metodikájának kidolgozásához, valamint a cukrok rétegekromatográfiás meghatározásához nyújtottak.

Külön köszönöm Dr. Mincsovics Emilnek a számos hasznos elméleti és gyakorlati tanácsot, mellyel a rétegekromatográfiás analízis terén végzett munkámat segítette.

Köszönettel tartozom Dr. Bariska Mihály professzor úrnak, hogy az egy hónapos svájci tanulmányutamat az Eidgenössische Technische Hochschule Zürich, Faanyagtudományi Intézetében támogatta és lehetővé tette számomra, hogy az Intézetükben működő nagyfelbontású pásztázó elektronmikroszkópot kutatásaimhoz használhassam.

Ezúton szeretném megköszönni témavezetőmnek, Dr. Albert Leventének értékes tanácsait és fáradhatatlan emberi és szakmai támogatását.

Végül, de nem utolsósorban köszönöm a hozzám legközelebb állóknak, valamint családomnak és barátaimnak a szüntelen emberi-erkölcsi támogatást és bátorítást, mely nélkül valószínűleg egyetlen betű sem került volna papírra.

VI. IRODALOMJEGYZÉK

- ALBERT, L. (1999): A vörösgesztű bükk (*Fagus sylvatica* L.) faanyagának kémiai vizsgálata, Habilitáció - Erdészeti és Faipari Egyetem, Sopron.
- ALBERT, L., NÉMETH, ZS. I., HALÁSZ, G., BIDLÓ, A., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., TAKÁCS, L. (1998a): Elterések a vörös gesztű bükk (*Fagus sylvatica* L.) faanyagának kémiai paramétereiben, *Faipar* 46 (1): 36-37.
- ALBERT, L., NÉMETH, ZS. I., HALÁSZ, G., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., TAKÁCS, L. (1998b): A szabad és kötött savtartalom sugárirányú változása a vörös gesztű bükk (*Fagus sylvatica* L.) faanyagában, *Faipar* 46 (2): 23-24.
- ALBERT, L., NÉMETH, ZS. I., HALÁSZ, G., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., TAKÁCS, L. (1999): Radial variation of pH and buffer capacity in the red-heartwooded beech (*Fagus sylvatica* L.) wood, *Holz als Roh- und Werkstoff* 57: 75-76.
- ALTEN, P. (1895): Versuche und Erfahrungen mit Rotkernbuchenholz, Springer, Berlin.
- ARMBRUSTER, W. (1961): Rotkern bei Buche. Ein Vorschlag wirklich zu Güte, *Holz-Zentralblatt* 87 (13): 175.
- ARNSWALD, H. J. (1961): Rotkern der Buche, ein Vorschlag zur „Güte“, *Holz-Zentralblatt* 87 (6): 57.
- AUFSESS, H. V., SCHULZ, H., MÖSSNANG, M. (1985): Ein ungewöhnlicher Spritzkern an Buche (*Fagus sylvatica* L.) und seine Auswirkung auf die Druckfestigkeit, *Holz als Roh- und Werkstoff* 43: 350.
- ÁLLAMI ERDÉSZETI SZOLGÁLAT (2002): Magyarország erdőállományai 2001, Budapest.
- BALDWIN, I. T., PRESTON, C. A. (1999): The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores, *Planta* 208: 137-145.
- BAUCH, J., KOCH, G. (2001): Biologische und Chemische Untersuchungen über Holzverfärbungen der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) und Möglichkeiten vorbeugender Massnahmen, *Abschlussbericht für das DGfH-Forschungsvorhaben*, 66 p.
- BECKER, G., BEIMGRABEN, T. (2001): Stressen in beech – Occurrence and Relevance of Growth Stresses in Beech (*Fagus sylvatica* L.) in Central Europe; Final relevance of EU FAIR-Project CT98-3606, Az Erdőhasználati és Erdészeti Munkatudományi Intézet kutatási jelentése, Albert-Ludwigs Egyetem, Freiburg, Németország, 323 p.
- BECKER, G., FREIST, H., OLLGAARD, M. (1989): Zielstärkennutzung und Buchenrotkern, *Forst und Holz* 44: 12-14.
- BEHRENS, A., MAIE, N., KNICKER, H., KÖGLER-KNABNER, I. (2003): MALDI-TOF mass spectrometry and PSD fragmentation as means for the analysis of condensed tannins in plant leaves and needles, *Phytochemistry* 62: 1159-1170.
- BEIMGRABEN, T. (2002): Wachstumspannungen im Stamholz der Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Möglichkeiten zu deren Verminderung, disszertáció, Albert-Ludwigs Egyetem, Freiburg, Németország.
- BEIMGRABEN, T. (2003): Stand der Rotkernforschung aus Holzanatomischer und Holztechnologischer Sicht, *Materialien RVNA 1/03 - Regionales Vermarktungsprojekt rotkernige Buche*, Regionalverband Neckar-Alb, Mössingen, Németország.
- BERITOGNOLO, I., MAGEL, E., ABDEL-LATIF, A., CHARPENTIER, J. P., JAY-ALLEMAND, C., BRETON, C. (2002): Are flavonoids *de novo* synthesised in *Juglans nigra* L. sapwood tissues being transformed into heartwood?, *Tree Physiology* 22: 291-300.
- BIRÓ, B. (1999): A bükk álgesztésedésének vizsgálata a Zselici erdőgazdasági tájban a Somogyi Erdészeti és Faipari Rt. Kaposvári Erdészetének területén, diplomamunka, Soproni Egyetem, Sopron.

- BÍRÓ, B. (2003): Az álgesztes bükk faanyag felhasználhatóságának vizsgálata, *Faipar* 1 (3): 16-18.
- BÍRÓ, B. (2005): A bükk álgesztesedés vizsgálata a Somogyi Erdészeti és Faipari Részvénytársaság erdőállományaiban, Ph.D értekezés, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron.
- BONDOR, A. (1986): A bükk, Akadémiai Kiadó, Budapest.
- BOSSHARD, H. H. (1965): Mosaikfarbkernoholz in *Fagus sylvatica*, *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 116 (1) : 1-11.
- BOSSHARD, H. H. (1967): Über die fakultative Farbkernbildung, *Holz als Roh- und Werkstoff* 11: 409-416.
- BOSSHARD, H. H. (1974): Splintholz-Kernholz-Umwandlung, In: *Holzkunde*, 2. kötet: Biologie, Physik und Chemie des Holzes, Birkhäuser Verlag, Basel.
- BÖRNER, M. (1997): Zu Wachstum und Wachstumsreaktion der Buche (*Fagus sylvatica* L.) nach Freistellung in fortgeschrittenem Alter, Ph.D értekezés, Albert-Ludwigs Egyetem, Freiburg, Németország, 188 p.
- BRADFORD, M. M. (1976): A rapid sensitive method for the quantisation of microgram quantities of protein utilising the principle of protein-dye binding, *Anal. Bioch.* 72: 248-254.
- BRINAR, M. (1966): Möglichkeiten vorbeugender Verhinderungen der Buchenkernentstehung durch waldbauliche Massnahmen, disszertáció, Zólyomi Műszaki Egyetem, Zólyom, Szlovákia.
- BROLLY, G. (2003): A flavonoidok szerepe a bükk (*Fagus sylvatica* L.) álgesztesedésében, TDK dolgozat, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Sopron. Témavezetők: Hofmann Tamás egyetemi adjunktus, Dr. Albert Levente egyetemi tanár.
- BUCHER, H. P., KUCERA, L. J. (1991): Vergleich der Holzeigenschaften gesunder und geschädigter Buchen. Feuchtegehalt und Feuchteverteilung, Vorkommen von Farbkernholz, *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 142 (5): 415-426.
- BUCUR, V. (2002): High resolution Imaging of wood. In Proceedings of the 13th International Symposium on Nondestructive Testing of Wood.
- BURTIN, P., JAY-ALLEMAND, C., CHARPENTIER, J. P., JANIN, G. (1998): Natural wood colouring process in *Juglans* sp. (*J. nigra*, *J. regia* and hybrid *J. nigra* x *J. regia*) depends on native phenolic compounds accumulated in the transition zone between sapwood and heartwood, *Trees* 12: 258-264.
- BÜREN, S. v. (1997): Der Farbkern der Buche in der Schweiz nördlich der Alpen – Untersuchung über die Verbreitung, die Erkennung am stehendem Baum und die ökonomischen Auswirkungen, disszertáció, ETH Zürich, Svájc.
- BÜREN, S. v. (2002): Der Farbkern der Buche in der Schweiz nördlich der Alpen, *Kiegészítő füzet a Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 86. kötetéhez, 137 p..
- CAMPBELL, J. R., SWAN, E. P., WILSON, J. W. (1965): Comparison of wood and growth zone resinous extracts in Douglas Fir, *Pulp Paper Mag. Can.* 66: 248.
- CHANDRU, H. K., EUNSUN, K., YONGIN, K., KYOUNGWON, C., OKSOO, H. (2003): Kinetics of wound-induced activation of antioxidative enzymes in *Oryza sativa*: differential activation at different growth stages. *Plant Science* 164: 935-941.
- CONRAD, J. (1963): Spritzkern bei der Buche – eine Beigleiterscheinung des Buchensterbens?, *Forst- und Holzwirt* (18) 15: 302-304.
- CRAIB, W. G. (1923): Regional spread of moisture in the wood of trees, *Royal Botanic Gardens Edinburgh Notes* 14: 1.
- DAUBE, W. (1883): Chemische Analysen des Kern- und Splintholzes wichtiger Waldbäume, *Forstl. Blätter* 20: 177-192.
- DEHON, L., MACHEIX, J. J., DURAND, M. (2002): Involvement of peroxidases in the formation of the brown coloration of heartwood in *Juglans nigra*, *Journal of Experimental Botany* 367: 303-311.

- DEHON, L., MONDOLOT, L., DURAND, M., CHALIÈS, C., ANDARY, C., MACHEIX, J. J. (2001): Differential compartmentation of *o*-diphenols and peroxidase activity in the internal sapwood of walnut tree (*Juglans nigra* L.), *Plant Physiol. Biochem.* 39: 339-344.
- DELLUS, V., MILA, I., SCALBERT, A., MENARD, C., MICHON, V., HERVE DU PENHOAT, C. L. M. (1997): Douglas-fir polyphenols and heartwood formation, *Phytochemistry* 45: 1573-1578.
- DENISOV, E., KHUDYAKOV, I. (1987): Mechanism of action and reactivities of free radicals of inhibitors, *Chemical Reviews* 87: 1313-1357.
- DIETRICH, H. H. (1964a): Studies of the chemistry and physiology of the transformation of sapwood into heartwood in *Fagus sylvatica* L.. A contribution to the problem of heartwood formation, *Mitt. BundesforschAnst. Forst- u. Holzw.* 58, 141 p.
- DIETRICH, H. H. (1964b): The behaviour of carbohydrates during heartwood formation, *Holzforschung* 18 (1/2): 14-24.
- DOBLER, D., HOHLOCH, K., LISBACH, B., SALIARI, M. (1988): Trieblängen-Messungen an Buchen, *Allgemeine Forstzeitschrift* 43 (29): 811-812.
- DUBOIS, M., GILLES, K. A., HAMILTON, J. K., REBERS, P. A., SMITH, F. (1956): Colorimetric method for determination of sugars and related substances, *Anal. Chem.* 28: 350-356.
- DÜBLER, A., VOLTMER, G., GORA, V., LUNDERSTÄDT, J., ZEECK, A. (1997): Phenols from *Fagus sylvatica* and their role in defence against *Cryptococcus Fagisuga*, *Phytochemistry* 45 (1): 51-57.
- FECKA, I., CISOWSKI, W., LUCZKIEWICZ, M. (2001): TLC determination of Catechin and Epicatechin in an extract from *Uncaria tomentosa* bark by chemically modified stationary phases, *Planar Chromatography 2001*, Lillafüred, Magyarország, 2001, pp. 201-209.
- FELTON, G. W., DONATO, K. K., BROADWAY, R. M. (1992): Impact of oxidized plant phenolics on the nutritional quality of dietary protein to a noctuid herbivore, *Spodoptera exigua*, *J Insect Physiol* 38: 277-285.
- FENGEL, D. (1987): Chemische analytische untersuchungen am Holz erkrankter Bäume, *Holz als Roh- und Werkstoff* 45: 501-507.
- FEUCHT, W., TREUTTER, D. (1999): The role of flavan-3-ols and proanthocyanidins in plant defense, in: *Principles and Practices of Plant Ecology*, CRC Pres LLC, Washington DC, pp. 308-332.
- FEUCHT, W., TREUTTER, D., CHRIST, E. (1996): Flavanols in grapevine: *in vitro* accumulation and defence reactions in shoots, *Vitis* 35: 113-118.
- FEUCHT, W., TREUTTER, D., CHRIST, E. (1997): Role of flavanols in yellowing trees of the Black Forest, *Tree Physiology* 17: 335-340.
- FREY-WYSSLING, A., BOSSHARD, H. H. (1964): Cytology of the ray cells in sapwood and heartwood, *Holzforschung* 13: 129-137.
- FRIEDRICH, H. (1963): Die Kernbuche, ein interessantes Holz, *Holz-Zentralblatt* 89 (139/140): 2265.
- FRITZSCHE (1995): Kernbildung beim Buchenstammholz – eine Erhebung im Bezirk Hannover im Forstwirtschaftsjahr 1995, nem publikált kutatási jelentés.
- FRÖHLICH, J. (1951): Urwald-Praxis, Neumann Verlag Radebeul und Berlin, 32 p.
- FRÜHWALD, A., KRAUSE, H.-A., MEHRINGER, H., REISSNER, J., SCHWAB, E. (1988): Die Qualität des Holzes von Buchen aus immissionsgeschädigten Beständen, Forschungsbericht im Auftrag der Centralen Marketinggesellschaft der deutschen Agrarwirtschaft, Bonn, 105 p.
- GADOW, W. (1989): Zielstärkennutzung und Buchenrotkern, *Forst und Holz* 44 (14): 364.
- GASPAR, T., PENEL, C. I., THORPE, P., GREPPIN, H. (1982): Peroxidases 1970-1980. A survey of their biochemical and physiological roles in higher plants, Genfi Egyetem, Botanikai Központ, Genf, Svájc.

- GÁLOS, B. (2005): A bab (*Phaseolus vulgaris* L.) és a kocsányos tölgy (*Quercus robur* L.) stresszre adott válaszreakciójának összehasonlító kémiai vizsgálata az egyedfejlődés korai szakaszában jelzőmolekulák segítségével, diplomamunka, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Kémiai Intézet, Sopron.
- GÄUMANN, E. (1935): Der Stoffhasuhalt der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im Laufe eines Jahres, *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 44: 157-333.
- GÄUMANN, E. (1951): Pflanzliche Injektionlehre. Basel 1951, 375 p.
- GOODMAN, R. N., KIRÁLY, Z., WOOD, K. R. (1991): A beteg növény biokémiája és élettana, Akadémiai kiadó, Budapest.
- GRÖSSLER, H. (1943): Holztechnologische Untersuchungen an Hochgebirgsbuchen, *Holz als Roh- und Werkstoff* 6 (3): 81-86.
- HARTIG, R., WEBER, R. (1884): Der Einfluss des Baumalters und der Jahrringbreite auf die Beschaffenheit des Holzes, *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 60: 128.
- HASEGAWA, M., SHIROYA, M. (1965): The formation of phenolic compound at the sapwood-heartwood boundary, *Proc. Meeting Section 41, IUFRO*, Melbourne, Vol. 1.
- HAUCH, S., MAGEL, E. (1998): Extractable activities and protein content of sucrose phosphate synthase, sucrose synthase and neutral invertase in trunk tissues of *Robinia pseudoacacia* L. are related to cambial wood production and heartwood formation, *Planta* 191: 394-401.
- HERGERT, H. L., GOLDSCHMID, O. (1958): Biogenesis of heartwood and bark constituents. I. Taxifolin glucoside, *J. Org. Chem.* 23: 700-704.
- HERRMANN, E. (1902): Über die Kernbildung der Rotbuche, *Zeitschr. F. Forst- u. Jagdwesen* 34 (10): 596-617.
- HESS, E. G. (1958): The polyphenolase of tobacco and its participation in amino acid metabolism. I. Manometric studies, *Arch. Biochem. Biophys.* 74: 198-208.
- HIGUCHI, T., FUKAZAWA, K. (1966): Study on the mechanism of heartwood formation. III. On the role of phenylalanine deaminase, *Mokuzai Gakkaishi* 12: 135-139.
- HIGUCHI, T., FUKAZAWA, K., NAKASHIMA, S. (1964): Study on the mechanism of heartwood formation. I. Histochemistry of the wood tissue, *J. Jap. Wood Res. Soc* 10: 235-241.
- HIGUCHI, T., SHIMADA, M. (1967): Biochemical studies on heartwood formation, *IUFRO Section 41*, München 1967.
- HILLIS, W. E. (1958): Formation of condensed tannins in plants, *Nature* 182: 1371.
- HILLIS, W. E. (1965): Biological aspects of heartwood formation, *Proc. Meeting Section 41, IUFRO*, Melbourne, Vol 1.
- HILLIS, W. E. (1968): Chemical aspects of heartwood formation, *Wood science and technology* 2: 241-259.
- HILLIS, W. E. (1987): Heartwood and tree exudates, Springer, Berlin, München.
- HILLIS, W. E., HUMPHREYS, F. R., BAMBER, R. K., CARLE, A. (1962): Factors influencing the formation of phloem and heartwood polyphenols. Part II. The availability of stored and translocated carbohydrates, *Holzforschung* 16: 114-121.
- HILLIS, W. E., INOUE, T. (1966): The formation of polyphenols in trees. III. The effects of enzyme inhibitors, *Phytochemistry* 5: 483-490.
- HIRAI, S. (1951): Study on the process of heartwood growth in the Japanese larch stem, *Trans. 59th Meet. Jpn For. Soc.* : 231-234.
- HIRAI, S. (1952): The early stage of the transformation of sapwood of Japanese larch into heartwood, *Res. Bul. Coll. Exp. For Hokkaido University* 15: 239-253.
- HÖLL, W. (1967): Physiologische und biochemische Gradienten in den Jahrringen von Stämmen, államvizsgadolgozat, Darmstadt.
- HÖLL, W., LENDZIAN, K. (1973): Respiration in the sapwood and heartwood of *Robinia pseudoacacia*, *Can. J. Bot.* 52: 727-734.

- HÖSLI, J. P., BOSSHARD, H. H. (1975): Überprüfung der Tränkbarkeit von rotkernigem Buchenholz mit Steinkohlenteeröl: Trankerfolg in Abhängigkeit der Thyllenhäufigkeit, *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 126 (12): 865-875.
- HUPFELD, M., BERENDES, G., LEHNHARD, F. (1997): Red heartwood of beech and utilisation of target trees, *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 52: 1024-1027.
- ILLE, R. (1930): Frostkern der Rotbuche. *Wiener Allg. Forst- und Jagdzeitung* 48 (52): 321-322.
- JAROSCHENKO, G. (1935): Der Einfluss der natürlichen Reinigung des Stammes von Ästen auf die Bildung des falschen Kerns bei der Buche und einiger ähnlicher Bildungen bei Anderen Holzarten, *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 57: 375-379.
- JURASEK, L. (1959): Vznik jadrovyh latek v bukovem dreve jako enzymaticka oxydace trislovin, *Drev. Vyskum* 4 (2): 165-172.
- KARADZIC, D. (1981): Proucavanje uzroka nastanka laznog (crvenog) srca bukve, *Sumarstvo* 34 (1): 3-18.
- KELLER, H. (1961): Vom Rotkern der Buche, *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 8 (8): 498-502.
- KLEMMT, H. J. (1996): Untersuchungen zum Auftreten des Buchenfarbkerns in unterfränkischen Beständen, diplomamunka, Müncheni Egyetem.
- KNOKE, T. (2002): Value of complete information on red heartwood formation in beech (*Fagus sylvatica*), *Silva Fennica* 36 (4): 841-851.
- KNOKE, T. (2003): Predicting red heartwood formation in beech trees (*Fagus sylvatica* L.), *Ecological Modelling* 169: 295-312.
- KOCH, G., BAUCH, J., PULS, J., WELLING, J. (2002): Ursachen und wirtschaftliche Bedeutung von Holzverfärbungen, *AFZ Der Wald* 57: 315-318.
- KOCH, G., PULS, J., BAUCH, J. (2003): Topochemical characterization of phenolic extractives in discoloured beechwood (*Fagus sylvatica* L.), *Holzforschung* 57: 339-345.
- KOLTZENBURG, C., KNIGGE, W. (1987): Holzeigenschaften von Buchen aus Immissionsgeschädigten Beständen. Zuwachs und physikalische Holzeigenschaften, *Holz als Roh- und Werkstoff* 45: 81-87.
- KONDO, T. (1964): On the wood enzyme, *J. Jap. wood Res. Soc.* 10: 43-48.
- KOTAR, M. (1995): Gesetzmässigkeiten der Verbreitung des Rotkerns bei der Buche, Qudenau, H.D.L., pp. 197-224 oder DVFFA, Sektion Forstliche Biometrie und Informatik 1994.
- KÖLBLE, M. (1994): CT-Messungen zur Bestimmung des Rotkerns an Buche und weitere Einsatzmöglichkeiten in der Naturwaldforschung, Bayerische Landesanstalt für Wald- und Forstwirtschaft.
- KRAHL-URBAN, J. (1954): Buchenrassenstudien im Bayerischen-Böhmischen Wald, in den Bayerischen Alpen und un der Karawanken, *Forstwiss. Centralblatt* 76 (9/10): 309-325.
- KREMPL, H., MARK, E. (1962): Untersuchungen über den Kern der Rotbuche, *Allgemeine Forst Z. Wien* (?): 186-191.
- KRILOV, A., LASANDER, W. H. (1988): Acidity of heartwood and sapwood in some Eucalypt Species, *Holzforschung* 42: 253-258.
- KUCERA, L. J. (1991): Beech trees and beech wood, *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 142: 363-373.
- KWON, M., DAVIN, L. B., LEWIS, N. G. (2001): *In situ* hybridization and immunolocalization of lignan reductases in woody tissues: implications for heartwood formation and other forms of vascular tissue preservation, *Phytochemistry* 57: 899-914.
- LAJRAND, D. B. (1963): On cytochemistry of wood elements, *Drev. Vyskum* 1: 1-11.
- LAMPSON, P. (1992): Zur Verkernung der Rotbuche, *Holz-Zentralblatt* 118 (42): 677-682.
- LARSEN, P. (1943): Die Bedeutung der Winterkalte für die Kernbildung der Buche, *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 94 (9): 265-272.

- LAVER, M. L., MUSBAH, D. A. A. (1997): Chemical brown staining of Douglas-fir wood: characterization of a wood enzyme extract, *Forest Products Journal* 47(4): 93-98.
- LIESE, J. (1930a): Eigenartige Rotkernbildung der Buche, *Forstarchiv* 16 (9): 161-163.
- LIESE, J. (1930b): Der Frostkern der Buche, *Der Deutsche Forstwirt* 12 (110): 812-814.
- MAGEL, E. A. (2000): Biochemistry and physiology of heartwood formation, In: *Molecular and Cell Biology of Wood Formation*, Eds.: J. Barnett, J. Napier, R. Savidge, BIOS, Oxford, pp. 363-376,
- MAGEL, E., ABDEL-LATIF, A., HAMPP, R. (2001/b): Non-structural carbohydrates and catalytic activities of sucrose metabolizing enzymes of two *Juglans* species and their role in heartwood formation, *Holzforschung* 55: 135-145.
- MAGEL, E. A., DROUET, A., CLAUDOT, C., ZIEGLER, H. (1991): Formation of heartwood substances in the stem of *Robinia pseudoacacia* L. I. Distribution of phenylalanine ammonium lyase and chalcone synthase across the trunk, *Trees* 5: 303-307.
- MAGEL, E. A., HILLINGER, C., HÖLL, W., ZIEGLER, H. (1997): Biochemistry and physiology of heartwood formation: Role of reserve substances. In: *Trees – Contribution to modern tree physiology*, Eds.: H. Rennenberg, W. Eschrich és H. Ziegler, SFB Academic Publisher. The Hague. pp. 477-506.
- MAGEL, E. A., HILLINGER, C., WAGNER, T., HÖLL, W. (2001a): Oxidative pentose phosphate pathway and pyridine nucleotides in relation to heartwood formation in *Robinia pseudoacacia* L., *Phytochemistry* 57 (7): 1061-1068.
- MAGEL, E. A., HÖLL, W. (1993): Storage carbohydrates and adenine Nucleotides in trunks of *Fagus sylvatica* in relation to discoloured wood, *Holzforschung* 47 (1): 19-25.
- MAGEL, E., HÜBNER, B. (1997): Distribution of phenylalanine ammonia lyase and chalcone synthase within trunks of *Robinia pseudoacacia* L., *Bot. Acta* 110: 314-322.
- MAGEL, E., JAY-ALLEMAND, C., ZIEGLER, H. (1994): Formation of heartwood substances in the stemwood of *Robinia pseudoacacia* L. II: Distribution of nonstructural carbohydrates and wood extractives across the trunk, *Trees* 8: 165-171.
- MAHLER, G., HÖWECKE, B. (1991): Verkernungserscheinungen bei der Buche in Baden-Württemberg in Abhängigkeit vom Alter, Standort und Durchmesser, *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 142: 375-390.
- MAYER-WEGELIN, H. (1944): Die Verkernung des Buchenholzes, *Silvae orbis*, CIS, Berlin (15): 227-236.
- MÄMMELÄ, P. (2001): Phenolics in selected European hardwood species by liquid chromatography–electrospray ionisation mass spectrometry, *The Analyst* 126 (9): 1535-1538.
- MEHRINGER, H. (1989): Eigenschaften des Holzes von Kiefern (*Pinus sylvestris* L.) und Buchen (*Fagus sylvatica* L.) aus Waldschadensgebieten, disszertáció, Hamburgi Egyetem, Németország, Biológiai tudományok szakterület.
- MEHRINGER, H., BAUCH, J., FRÜHWALD, A. (1988): Holzbiologische Untersuchungen an Buchen aus Waldschadensgebieten, *Holz- als Roh- und Werkstoff* 46 (12): 447-455.
- MOLL, F. (1949): Der falsche Kern der Buche, *Forstwissenschaft – Holzwissenschaft* (19): 305.
- MOLNÁR, S. (2004): Faanyagismeret, Mezőgazdasági Szaktudás Kiadó, Budapest.
- MOLNÁR, S., NÉMETH, R., FEHÉR, S., TOLVAJ, L., PAPP, GY., VARGA, F., APOSTOL, T. (2001) Technical and technological properties of hungarian beech wood consider the red heart, *Wood Research – Drevársky Vyskum* 46:21-30.
- MOLNÁR-POSCH, P., TOLVAJ, L. (2001): Felületkezelés, színhomogenizálási kísérletek. Kísérleti Technológiák Álgesztes Bükk Továbbfeldolgozására, Konferencia, Lenti, Magyarország, 2001.
- MÖRATH, E. (1931): Der Frostkern der Buche, *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 107: 312-315.

- MUTTON, D. B. (1962): in Hillis, W. E.: "Wood extractives and their significance to the pulp and paper industry", Academic press, New York, N.Y., USA, 1962, 337 p.
- MÜNCH, E. (1910): Versuche über Baumkrankheiten, *Naturwiss. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft* 8: 533.
- MÜNCH, E. (1931): Der „Frostkern“ der Buche, *Mitt. Der dt. dendrologischen Gesellschaft* 43: 434-435.
- NAKANISHI, I., FUKUHARA, K., OHKUBO, K., SHIMADA, T., KANSUI, H., KURIHARA, M., URANO, S., FUKUZUMI, S., MIYATA, N. (2001): Superoxide anion generation via electron-transfer of catechin dianion by molecular oxygen in an aprotic medium, *Chemistry Letters* 2001: 1152-1153.
- NEČESANY, V. (1958): The change of parenchymatic cells vitality and the physiological base for the formation of beech heart, *Drev. Vyskum* 3: 15-26.
- NEČESANY, V. (1960): The heartwood of beech, Vydavatelstvo Slovenskej, Akademie Vied Bratislava, 1958.
- NEČESANY, V. (1965): Heartwood formation as a physiological ageing process, *Proc. Meeting Section 41, IUFRO*, Melbourne, Vol. 1.
- NEČESANY, V. (1969): Forstliche Aspekte bei der Entstehung des Falschkerns bei der Rotbuche, *Holz Zentralblatt* 95 (37): 563-564.
- NÉMETH, K. (1987): Der wasserlösliche und gebundene Säuregehalt des Holzstoffes, *Acta Facultatis Ligniensiensis* (?): 21-37.
- NIEMZ, P., KUCERA, L. J., FLISCH, A., BLASER, E. (1997): Anwendung der Computer-Tomographie an Holz, *Holz als Roh- und Werkstoff* 55 (4): 279-280.
- NOWAK, A. (1936): Der Einfluss des Frostkernes auf die Imprägnierung der Buchenschwelle, *Mittl. österr Fachausschluss für Holzfragen*, 1. Füzet.
- OTTEN, U. (1996): Untersuchung über die Ursachen einer Verfärbung von Buchenholz (*Fagus sylvatica* [L.]) während des Kochens als Vorbehandlung für die Furnierherstellung, diplomamunka, biológia szakterület, Hamburgi Egyetem, Németország, 79 p.
- PACKMAN, D. F. (1960): The acidity of wood, *Holzforschung* 14: 178-183.
- PACLT, J. (1953): Kernbildung der Buche (*Fagus sylvatica* L.), *Phytopath. Z.* 20 (3): 255-259.
- PENSAR, G. (1967): Distribution and composition of extractives in wood. I., *Abo Akademi Institutet för Träkemi Medd.* Vol. 211, 1.
- PETINOV, N. S., ABRAROV, A. A. (1966): Relative changes in alternative paths of respiration with increase of drought, *Fiziol. Rastenij.* 13: 479-486.
- PODHORSKY, J. (1932): Zur Frage der Entstehung des Buchenfrostkernes, *Wiener Allg. Forst- und Jagdzeitung* 50 (10): 55-56.
- PRIBILLA, T. (2003): A bükk álgesztesedésének vizsgálata a Letenyi Erdészetben, diplomamunka, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron.
- RACZ, J., SCHULZ, H., KNIGGE, W. (1961): Untersuchungen über das Auftreten des Buchenrotkernes, *Forst- und Holzwirt* 16 (19): 413-417.
- RADEMACHER, P. (1986): Morphologische und physiologische Eigenschaften von Fichten (*Picea abies* KARST.), Tannen (*Abies alba* MILL.), Kiefern (*Pinus sylvestris* L.) und Buchen (*Fagus sylvatica* L.) gesunder und erkrankter Waldstandorte, *GKSS-Forschungszentrum Geesthacht GKSS* 86/E/10, 274 pp.
- RATHKE, K. H. (1996): Zu Rotkern bei Buche, *Allgemeine Forstzeitschrift* 51 (23): 1312.
- RAUNECKER, H. (1956): Der Buchenrotkern, nur eine Alterserscheinung?, *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 127 (1): 16-31.
- RAUSCH, H. (1960): Wasserhaushalt und Rotkernbildung bei der Rotbuche, *Allgemeine Forstzeitschrift* 15 (1): 12.
- REDDE, N. (1998): Fakultative Farbkernbildung an wertholzhaltigen Starkbuchen, diplomamunka, Göttingeni Egyetem.

- RENNERFELT, E., THUNNEL, B. (1954): Undersökningar över bokens rodkärna, *Meddelanden F.RAN Statens Skogsforskningsinstitut* 39 (1950/51), Stockholm 1954.
- RICHTER, J. (2001): Buchenrotkern: Vermeiden oder Verwerten?, *Forst. und Holz* 56: 662-664.
- RIEDER, A. (1997): Einflussmöglichkeiten auf die Farbkernausbildung bei Rotbuche, *Österreichische Forstzeitung* 5: 34-36.
- ROHDE, T. (1933): Die Frostkernfrage, *Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft*, 4: 591-629.
- RUMPF, J. (1994): Bükk álgesztésedés vizsgálat a zirci erdészeti, Kutatási jelentés, Erdészeti és Faipari Egyetem, Erdőhasználati Tanszék, Sopron.
- SACHSSE, H. (1967): Über das Wasser/Gas- Verhältniss im Holzporenraum lebender Bäume im Hinblick auf die Kernbildung, *Holz als Roh- und Werkstoff* 25: 291-303.
- SACHSSE, H. (1991): Kerntypen der Rotbuche, *Forstarchiv* 62: 238-242.
- SACHSSE, H., FERCHLAND, R. (1988): Abnorme Kerne bei Rotbuche (*Fagus sylvatica*), *Holz als Roh- und Werkstoff* 46 (11): 426.
- SACHSSE, H., SIMONSEN, D. (1981): Untersuchungen über mögliche zusammenhänge zwischen Stammverletzungen und Kernbildung bei *Fagus sylvatica* L., *Forstarchiv* 52 (5): 179-183.
- SALMA BAQUI, A., SHAH, J. J. (1985): Histoenzymatic studies in wood of *Acacia auriculiformis* Cunn. during heartwood formation, *Holzforschung* 39: 311-320.
- SANDERMANN, W., ROTHKAMM, M. (1959): The determination of pH value of commercial woods and its practical importance, *Holz als Roh- und Werkstoff* 17: 433-440.
- SÁRDI, É., VELICH, I., HEVESI, M., KLEMENT, Z. (1996): The role of endogenous carbohydrate in the Phaseolus-Pseudomonas host-pathogene interaction. 1. Bean ontogenesis and endogenous carbohydrate components, *Hort Sci* 28: 65-68.
- SCHLEIER, D. (1999): Untersuchungen über den Einfluss von ultraviolettem Licht auf die Fäule von rotkernigem Buchenholz- Versuche eines Oberflächenschutzes durch die Verwendung von drei Lacken, einem Öl und UV-absorbierenden Additiven, diplomamunka, Albert-Ludwigs Egyetem, Freiburg, Németország.
- SCHMIDT, O., MEHRINGER, H. (1989): Bakterien im Stammholz von Buchen aus Waldschadensgebieten und ihre Bedeutung für Holzverfärbungen, *Holz als Roh- und Werkstoff* 47: 285-290.
- SCHULZ, H. (1961): Über die Zusammenhänge zwischen Baumgestalt und Güte des Schnittholzes bei der Buche, Tanulmány, Göttingeni Egyetem, Erdőmérnöki Kar, Németország.
- SCHÜTZ, J. P. (1998): Modern silviculture for beech stands. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 149: 1005-1030.
- SCHWARTZ-SPORENBERG, V. (1990): Untersuchungen an Bäumen mit Hilfe eines Computer-Tomographen, disszertáció, Marburgi Egyetem.
- SCHWARZ, C. (1998): Stand der Buchenrotkernforschung und Käuferansprüche an Buchenrundholz bei Auftreten von Rotkern, diplomamunka, Albert-Ludwigs Egyetem, Freiburg, Németország.
- SEELING, U. (1991): Abnorme Kernbildung bei Rotbuche und ihr Einfluss auf holzbiologische und holztechnologische Kenngrößen, *Forst und Holz* 47 (8): 210-217.
- SEELING, U. (1998): Kerntypen im Holz – Konsequenzen für die Verwertung am Beispiel der Buche (*Fagus sylvatica* L.), *Schweizerische Zeitung für Forstwesen* 149, 991-1004.
- SEELING, U., BECKER, G., SCHWARZ, C. (1999): Stand der Buchenrotkernforschung und zerstörungsfreie Erfassung des Rotkerns bei Buche (*Fagus sylvatica* L.), kutatási jelentés, Erdőhasználati és erdészeti Munkatudományi Intézet, Albert-Ludwigs Egyetem, Freiburg, Németország.
- SEELING, U., SACHSSE, H. (1992): Abnorme Kernbildung bei Rotbuche und ihr Einfluss auf holzbiologische und holztechnologische Kenngrößen, *Forst-und-Holz* 47 (8): 210-217.

- SHANNON, L. M., KAY, E., LEW, J. Y. (1966): Peroxidase isoenzymes from horseradish roots, *J. Biol. Chem.* 241: 2166-2172.
- SINGLETON, V. L., ROSSI, J. A., Jr. (1965): Colorimetry of Total Phenolics with Phosphomolybdic-Phosphotungstic Acid Reagents, *Am. J. Enol. Vitic.* 16 (3): 144-158.
- STAHL, E. (1962): Dünnsicht-Chromatographie – Ein Laboratoriumshandbuch, Springer, Heidelberg, 1962.
- STICH, K., EBERMANN, R. (1987): Oak Peroxidase: Relationship with Polyphenol Oxidase, *Holzforschung* 41 (1): 19-21.
- STICH, K., EBERMANN, R. (1988): Investigation of the substrate specificity of peroxidase isoenzymes occurring in wood of different species, *Holzforschung* 42: 221-224.
- STOUT, M. J., WORKMAN, K. V., BOSTOCK, R. M. (1998): Specificity of induced resistance in the tomato, *Lycopersicon esculentum*, *Oecologia* 113: 74-81.
- SUBRAMANIAN, R. V., SOMASEKHARAN, K. N., JOHNS, W. E. (1983): Acidity of wood, *Holzforschung* 37: 117-120.
- SZABÓ, I. (2003): Dr. Szabó Ilona szóbeli közlése, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Erdő- és Faanyagvédelmi Intézet, Sopron.
- SZILÁGYI, F. (2001): Fák és cserjék, "dr. Bányai János" Műszaki Kollégium Székelyudvarhely, Erdély. (<http://www.mek.iif.hu/porta/szint/termesz/biologia/fenyok/html/zarva/bukk.htm>)
- TISSUT, M. (1967): A spectrophotometric and chromatographic study of Beech flavonols, *Phytochemistry* 6 (9): 1291-1296.
- TORELLI, N. (1979): Beitrag zur Ökologie und Physiologie der fakultativen Kernbildung bei Rotbuche, disszertáció, Humboldt Egyetem, Berlin, Németország.
- TORELLI, N. (1984): The ecology of discoloured wood as illustrated by beech (*Fagus sylvatica*), *IAWA Bulletin* 5: 121-127.
- TRENDELENBURG, R., MAYER-WEGELIN, H. (1955): Das Holz als Rohstoff, Carl Hanser, München, 1955.
- TRENDELENBURG, R., SCHNAILE, O. (1937): *Papierfarb.* 35: 221.
- TUZSON, J. (1904): A bükkfa korhadása és konzerválása, Pallas részvénytársaság nyomdája, Budapest.
- VASILJEVIC, J. (1979): Heartwood formation in Beech in the Zrinjska Gora region (Croatia), *Sumarsky List* 98 (12): 505-520.
- VISI-RAJCSZ, E., ALBERT, L., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., CSEPREGI, I., SÁRDI, É. (2002): Az álgesztes bükk (*Fagus sylvatica* L.) kioldható szénhidrát tartalmának vizsgálata, A Kémiai Intézet tudományos ülészaka, Sopron 2002 november 7. pp. 97-101.
- VORREITER, L. (1949): Holztechnologisches Handbuch, Verlag Georg Fromme, Wien, 1. kötet, 343 p.
- WAGENFÜHR, R. (2000): HOLZatlas, Fachbuchverlag Leipzig, Németország, 5. kiadás (2000).
- WALTER, M., KUCERA, L. (1991): Vorkommen und Bedeutung verschiedener Kernformen bei der Buche, *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 142 (5): 391-406.
- WALTER, M., KUCERA, L., BONSEN, K. (1991): Zur Frage der Nasskernbildung bei der Buche (*Fagus sylvatica* L.), *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 142 (5): 435-442.
- WAZNY, H., WAZNY, J. (1964): Über das Auftreten von Spurenelementen im Holz, *Holz als Roh- und Werkstoff* 22: 229-304.
- WOBST, H. (1969): Auswirkungen der Rotkernigkeit auf kennzeichnende Eigenschaften und industrielle Verwendung von Buchenstammholz, disszertáció, Göttingeni Egyetem, Erdőmérnök Kar.
- WOLLGAST, J. (2004): The contents and effects of polyphenols in chocolate. Qualitative and quantitative analyses of polyphenols in chocolate and chocolate raw products as well as evaluation of potential implications of chocolate consumption in human health, doktori (Ph.D) disszertáció, Gießeni Egyetem, Gießen, Németország.

ZELL, J., HANEWINKEL, M., SEELING, U. (2004): Financial optimisation of target diameter harvest of European beech (*Fagus sylvatica*) considering the risk of decrease of timber quality due to red heartwood, *Forest Policy and Economics* 6: 579-593.

ZIEGLER, H. (1968) Biologische Aspekte der Kernholzbildung, *Holz als Roh- und Werkstoff* 26: 61-68.

ZYCHA, H. (1948): Über die Kernbildung und verwandte Vorgänge im Holz der Rotbuche, *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 67 (2): 80-109.

YAO-CHING HUNG, VASYL M. SAVA, SVETLANA YU. MAKAN, TZONG-HSING JERRY CHEN, MENG-YEN HONG, GUEWHA STEVEN HUANG (2002): Antioxidant activity of melanins derived from tea: comparison between different oxidative states, *Food Chemistry* 78: 233-240.

A KUTATÁSSAL KAPCSOLATOS SAJÁT PUBLIKÁCIÓK:

ALBERT, L., NÉMETH, ZS. I., HOFMANN, T. (2000): Variation of the Chemical Parameters, Endogenous Formaldehyde Content and Catalase Activity in the Red-Heartwooded Beech (*Fagus sylvatica* L.) Wood, 5th International Jubilee Conference on ROLE OF FORMALDEHYDE IN BIOLOGICAL SYSTEMS, 200. október 9-13, Sopron, Magyarország. Poszter

ALBERT, L., HOFMANN, T., VISI-RAJCZI, E., RÉTFALVI, T., NÉMETH, ZS. I., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., CSEPREGI, I. (2002a): Relationships Among Total Phenol and Soluble Carbohydrate Contents and Activities of Peroxidase, and Polyphenol-oxidase in red-heartwooded Beech (*Fagus sylvatica* L.), 7th European Workshop on Lignocellulosics and Pulp - Towards molecular-level understanding of wood, pulp and paper, 2002 augusztus 26-29, Turku/Abo, Finnország. Poszter

ALBERT, L., HOFMANN, T., VISI-RAJCZI, E., RÉTFALVI, T., NÉMETH, ZS. I., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., CSEPREGI, I. (2002a): Relationships Among Total Phenol and Soluble Carbohydrate Contents And Activities of Peroxidase and Polyphenol Oxidase in Red-Heartwooded Beech (*Fagus sylvatica* L.), 7th European Workshop on Lignocellulosics and Pulp - Towards molecular-level understanding of wood, pulp and paper, 2002 augusztus 26-29, Turku/Abo, Finnország. pp. 253-256.

ALBERT, L., RÉTFALVI, T., HOFMANN, T., VISI-RAJCZI, E., NÉMETH, ZS. I., BÖRCSÖK, E., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., CSEPREGI, I. (2002b): The radial and vertical alteration of the pH and the acidity in the red-heartwooded beech (*Fagus sylvatica* L.), EASA Conference on Water, Environment and Health, Arad, Romania, 18-19 October, 2002. Poszter

HOFMANN, T., ALBERT, L., RÉTFALVI, T., BÁNYAI-STEFA NOVITS, É., VISI-RAJCZI, E., BÖRCSÖK, E., NÉMETH, ZS. I., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., CSEPREGI, I. (2002): A peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek aktivitásának sugárirányú vizsgálata az álgesztes bükkben (*Fagus sylvatica* L.), A Kémiai Intézet tudományos ülészsaka, Sopron 2002 november 7. pp. 102-106.

HOFMANN, T., ALBERT, L., RÉTFALVI, T., BÁNYAI, É., VISI-RAJCZI, E., BÖRCSÖK, E., NÉMETH, ZS. I., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., CSEPREGI, I. (2002): A peroxidáz és polifenol-oxidáz enzimek aktivitásának sugárirányú vizsgálata az álgesztes bükkben (*Fagus sylvatica* L.), A Kémiai Intézet tudományos ülészsaka, Sopron 2002 november 7. Szóbeli előadás.

ALBERT, L., HOFMANN, T., NÉMETH, ZS. I., RÉTFALVI, T., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., CSEPREGI, I. (2003): Radial variation of total phenol content in Beech (*Fagus sylvatica* L.) wood with and without red heartwood, *Holz als Roh- und Werkstoff* 61: 227-230.

- HOFMANN, T., ALBERT, L., RÉTFALVI, T. (2004): Quantitative TLC Analysis of (+)-Catechin and (-)-Epicatechin from *Fagus sylvatica* L. with and without Red Heartwood, *Journal of Planar Chromatography* 17: 350-354.
- HOFMANN, T., ALBERT, L., RÉTFALVI, T. (2004): Quantitative TLC Analysis of (+)-Catechin and (-)-Epicatechin from *Fagus sylvatica* L. with and without Red Heartwood, *Planar Chromatography* 2004, Visegrád, 2004. május 23-25, pp. 379-387.
- RÉTFALVI, T., HOFMANN, T., VISI-RAJCZI, E., TAKÁCS, P., ALBERT, L., MARKÓ, G. (2004): The acidity of red-hertwooded beech and its effects on the mechanical features of the chipboard, 7th European Workshop on Lignocellulosics and Pulp, Riga, Lettország, 2004 Augusztus 23-25. Poszter.
- RÉTFALVI, T., HOFMANN, T., VISI-RAJCZI, E., TAKÁCS, P., ALBERT, L., MARKÓ, G. (2004): The acidity of red-hertwooded beech and its effects on the mechanical features of the chipboard, 7th European Workshop on Lignocellulosics and Pulp, Riga, Lettország, 2004 Augusztus 23-25, pp. 547-550.
- ALBERT, L., HOFMANN, T., RÉTFALVI, T., NÉMETH, ZS., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., CSEPREGI, I. (2005a): A fenoloidok, a polifenol-oxidáz és a peroxidáz szerepe a bükkálgeszt kialakulásában, *Erdő és fagazdaságunk időszerű kérdései - A MTA Erdészeti Bizottsága Kiadványa*, Budapest, 2005. Szerk.: Solymos Rezső. pp. 161-176.
- ALBERT, L., HOFMANN, T., RÉTFALVI, T., NÉMETH, ZS. I., KOLOSZÁR, J., CSEPREGI, I. (2005b): A bükkálgeszt kialakulásának kémiai folyamatai. A (+)-Katechin és (-)-Epikatechin szerepe, *Erdészeti Kutatások* 91: xxx-xxx (megjelenés alatt).

VII. M E L L É K L E T E K

1. melléklet

A hosszirányban vizsgált törzs egyes rönkjei. A feltüntetett magasságok a döntőfűrész-vágás lapjától számítanak.



1. rönk (0-3 méter)



2. rönk (3-6 méter)



3. rönk (6-9 méter)



4. rönk (9-12 méter)



5. rönk (12-15 méter)

2. melléklet

1. Táblázat Az összes savtartalom sugár irányú és vertikális változása az álgesztes törzsben mmol NaOH/100g száraz fa mértékegységben kifejezve. I. rönk (0-3m), II. rönk (3-6m), III. rönk (6-9m), IV. rönk (9-12m), V. rönk (12-15m). *

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
I.	2,13 ₄ ^{Aa}	2,19 ₄ ^{Aa}	1,92 ₄ ^{Aab}	2,06 ₄ ^{ABab}	2,115 ₄ ^{Aa}	1,78 ₃ ^{Ab}	1,32 ₃ ^{Ac}	1,59 ₁ ^{Abc}
II.	2,25 ₃ ^{Aa}	2,22 ₃ ^{Aa}	2,04 ₃ ^{Aab}	2,31 ₃ ^{CDa}	2,15 ₃ ^{Aab}	1,99 ₃ ^{ABab}	1,46 ₃ ^{Ac}	1,72 ₃ ^{Abc}
III.	2,71 ₃ ^{Ba}	2,44 ₃ ^{Ab}	2,39 ₃ ^{Ab}	2,37 ₃ ^{Db}	2,35 ₃ ^{Ab}	2,24 ₃ ^{BCb}	1,38 ₃ ^{Ac}	1,50 ₃ ^{Ac}
IV.	2,71 ₃ ^{Ba}	2,13 ₃ ^{Ab}	2,17 ₃ ^{Ab}	1,97 ₃ ^{Ab}	2,25 ₃ ^{Aab}	2,44 ₃ ^{Cab}	1,32 ₃ ^{Ac}	1,49 ₃ ^{Ac}
V.	2,38 ₄ ^{ABa}	2,11 ₄ ^{Aab}	1,98 ₄ ^{Aab}	2,18 ₄ ^{BCa}	2,255 ₄ ^{Aa}	2,27 ₂ ^{BCa}	1,055 ₂ ^{Ac}	1,41 ₁ ^{Abc}

2. Táblázat A szabad savtartalom sugár irányú és vertikális változása az álgesztes törzsben mmol NaOH/100g száraz fa mértékegységben kifejezve. I. rönk (0-3m), II. rönk (3-6m), III. rönk (6-9m), IV. rönk (9-12m), V. rönk (12-15m). *

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
I.	0,67 ₄ ^{Aa}	0,72 ₄ ^{Aa}	0,57 ₄ ^{Aab}	0,625 ₄ ^{Aa}	0,67 ₄ ^{Aa}	0,39 ₃ ^{Abc}	0,33 ₃ ^{Ac}	0,55 ₁ ^{Aabc}
II.	0,88 ₃ ^{ABa}	0,88 ₃ ^{Aa}	0,85 ₃ ^{Aab}	1,06 ₃ ^{Ba}	0,84 ₃ ^{ABab}	0,54 ₃ ^{Abc}	0,49 ₃ ^{Ac}	0,53 ₃ ^{Abc}
III.	0,91 ₃ ^{Ba}	0,91 ₃ ^{Aa}	0,97 ₃ ^{Aa}	0,92 ₃ ^{Ba}	0,97 ₃ ^{Ba}	0,86 ₃ ^{Ba}	0,42 ₃ ^{Ab}	0,45 ₃ ^{Ab}
IV.	1,03 ₃ ^{Ba}	0,82 ₃ ^{Aabc}	0,85 ₃ ^{Aab}	0,95 ₃ ^{Ba}	0,93 ₃ ^{Bab}	1,11 ₃ ^{Ba}	0,55 ₃ ^{Ac}	0,65 ₃ ^{Abc}
V.	0,90 ₄ ^{Bab}	0,705 ₄ ^{Abc}	0,675 ₄ ^{Abc}	0,81 ₄ ^{ABabc}	0,995 ₄ ^{Ba}	0,92 ₂ ^{Bab}	0,28 ₂ ^{Ad}	0,36 ₁ ^{AcD}

3. Táblázat A kötött savtartalom sugár irányú és vertikális változása az álgesztes törzsben mmol NaOH/100g száraz fa mértékegységben kifejezve. I. rönk (0-3m), II. rönk (3-6m), III. rönk (6-9m), IV. rönk (9-12m), V. rönk (12-15m). *

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
I.	1,46 ₄ ^{ABa}	1,47 ₄ ^{Aa}	1,345 ₄ ^{Aa}	1,44 ₄ ^{Aa}	1,445 ₄ ^{Aa}	1,39 ₃ ^{Aa}	0,98 ₃ ^{Ab}	1,04 ₁ ^{ABab}
II.	1,37 ₃ ^{Aa}	1,35 ₃ ^{Aa}	1,18 ₃ ^{Aa}	1,25 ₃ ^{ABa}	1,30 ₃ ^{Aa}	1,46 ₃ ^{Aa}	0,97 ₃ ^{Aa}	1,19 ₃ ^{Aa}
III.	1,80 ₃ ^{Ca}	1,53 ₃ ^{Aab}	1,42 ₃ ^{Ab}	1,45 ₃ ^{Ab}	1,38 ₃ ^{Ab}	1,39 ₃ ^{Ab}	0,96 ₃ ^{Ac}	1,05 ₃ ^{ABc}
IV.	1,67 ₃ ^{BCa}	1,30 ₃ ^{Aab}	1,32 ₃ ^{Aab}	1,03 ₃ ^{Bbc}	1,32 ₃ ^{Aab}	1,33 ₃ ^{Aab}	0,77 ₃ ^{Ac}	0,84 ₃ ^{Bc}
V.	1,48 ₄ ^{ABa}	1,41 ₄ ^{Aab}	1,305 ₄ ^{Aab}	1,375 ₄ ^{Aab}	1,26 ₄ ^{Aab}	1,35 ₂ ^{Aab}	0,775 ₂ ^{Ac}	1,04 ₁ ^{ABbc}

4. Táblázat A pH sugár irányú és vertikális változása az álgesztes törzsben. I. rönk (0-3m), II. rönk (3-6m), III. rönk (6-9m), IV. rönk (9-12m), V. rönk (12-15m). *

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
I.	5,37 ₄ ^{ABa}	5,45 ₄ ^{Aab}	5,50 ₄ ^{Aab}	5,41 ₄ ^{Aab}	5,41 ₄ ^{Aab}	5,63 ₃ ^{ABa}	6,01 ₃ ^{Ac}	5,62 ₁ ^{Aab}
II.	5,37 ₃ ^{ABa}	5,47 ₃ ^{Aab}	5,54 ₃ ^{Aabc}	5,46 ₃ ^{Aab}	5,59 ₃ ^{ABbc}	5,71 ₃ ^{Ac}	6,09 ₃ ^{Ad}	5,91 ₃ ^{ABd}
III.	5,32 ₃ ^{Aa}	5,48 ₃ ^{Aab}	5,50 ₃ ^{Aabc}	5,62 ₃ ^{Bbc}	5,58 ₃ ^{ABbc}	5,73 ₃ ^{Ac}	6,37 ₃ ^{Ad}	6,09 ₃ ^{BCe}
IV.	5,40 ₃ ^{ABa}	5,50 ₃ ^{Aa}	5,51 ₃ ^{Aa}	5,51 ₃ ^{ABa}	5,54 ₃ ^{ABa}	5,57 ₃ ^{Ba}	6,32 ₃ ^{Ab}	6,28 ₃ ^{Cb}
V.	5,51 ₄ ^{Ba}	5,485 ₄ ^{Aa}	5,72 ₄ ^{Aab}	5,52 ₄ ^{ABa}	5,67 ₄ ^{Ba}	5,675 ₂ ^{ABab}	6,36 ₂ ^{Ac}	6,25 ₁ ^{BCbc}

* A táblázatokban szereplő értékek átlagértéket jelentenek. Az alsó index a mintaszámot jelzi. Különböző nagybetűk azonos oszlopban (vertikális irány) szignifikáns különbséget jeleznek $P = 0,05$ valószínűségi szinten. Különböző kisbetűk azonos sorban (sugár irány) szignifikáns különbséget jeleznek $P = 0,05$ valószínűségi szinten.

3. melléklet

1. Táblázat Az összes savtartalom sugár irányú és vertikális változása a *fehér törzsben* mmol NaOH/100g száraz fa mértékegységben kifejezve. I. rönk (0-3m), II. rönk (3-6m), III. rönk (6-9m), IV. rönk (9-12m). *

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
I.	2,11 ₄ ^{Aa}	2,10 ₃ ^{Aa}	2,24 ₄ ^{Aa}	2,10 ₄ ^{Aa}	2,13 ₄ ^{Aa}
II.	2,46 ₃ ^{ABa}	2,21 ₃ ^{Aab}	2,14 ₃ ^{Aab}	2,16 ₃ ^{Aab}	2,12 ₃ ^{Ab}
III.	2,55 ₃ ^{Ba}	2,40 ₃ ^{Aa}	2,25 ₃ ^{Aa}	2,18 ₃ ^{Aa}	2,16 ₃ ^{Aa}
IV.	2,51 ₂ ^{ABa}	2,57 ₂ ^{Aa}	2,35 ₂ ^{Aa}	2,15 ₂ ^{Aa}	2,31 ₂ ^{Aa}

2. Táblázat A szabad savtartalom sugár irányú és vertikális változása a *fehér törzsben* mmol NaOH/100g száraz fa mértékegységben kifejezve. I. rönk (0-3m), II. rönk (3-6m), III. rönk (6-9m), IV. rönk (9-12m). *

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
I.	0,57 ₄ ^{Aa}	0,61 ₃ ^{Aa}	0,59 ₄ ^{Aa}	0,46 ₄ ^{Aa}	0,41 ₄ ^{Aa}
II.	0,63 ₃ ^{Aa}	0,59 ₃ ^{Aa}	0,55 ₃ ^{Aa}	0,59 ₃ ^{ABa}	0,61 ₃ ^{ABa}
III.	0,76 ₃ ^{Aa}	0,79 ₃ ^{Aa}	0,61 ₃ ^{Aa}	0,62 ₃ ^{Ba}	0,64 ₃ ^{Ba}
IV.	0,47 ₂ ^{Aa}	0,55 ₂ ^{Aa}	0,53 ₂ ^{Aa}	0,56 ₂ ^{ABa}	0,64 ₂ ^{ABa}

3. Táblázat A kötött savtartalom sugár irányú és vertikális változása a *fehér törzsben* mmol NaOH/100g száraz fa mértékegységben kifejezve. I. rönk (0-3m), II. rönk (3-6m), III. rönk (6-9m), IV. rönk (9-12m). *

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
I.	1,54 ₄ ^{Aa}	1,49 ₃ ^{Aa}	1,65 ₄ ^{Aa}	1,64 ₄ ^{Aa}	1,72 ₄ ^{Aa}
II.	1,83 ₃ ^{Ba}	1,61 ₃ ^{Ab}	1,59 ₃ ^{Ab}	1,58 ₃ ^{Ab}	1,51 ₃ ^{Ab}
III.	1,79 ₃ ^{ABa}	1,62 ₃ ^{Aa}	1,63 ₃ ^{Aa}	1,57 ₃ ^{Aa}	1,53 ₃ ^{Aa}
IV.	2,03 ₂ ^{Ba}	2,01 ₂ ^{Ba}	1,81 ₂ ^{Aa}	1,59 ₂ ^{Aa}	1,67 ₂ ^{Aa}

4. Táblázat A pH sugár irányú és vertikális változása a *fehér törzsben*. I. rönk (0-3m), II. rönk (3-6m), III. rönk (6-9m), IV. rönk (9-12m). *

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
I.	5,55 ₄ ^{Aa}	5,38 ₃ ^{Aa}	5,50 ₄ ^{Aa}	5,41 ₄ ^{Aa}	5,45 ₄ ^{Aa}
II.	5,53 ₃ ^{Aa}	5,59 ₃ ^{Aa}	5,63 ₃ ^{Aa}	5,54 ₃ ^{Aa}	5,57 ₃ ^{Aa}
III.	5,52 ₃ ^{Aa}	5,58 ₃ ^{Aa}	5,64 ₃ ^{Aa}	5,53 ₃ ^{Aa}	5,60 ₃ ^{Aa}
IV.	5,58 ₂ ^{Aa}	5,43 ₂ ^{Aa}	5,48 ₂ ^{Aa}	5,57 ₂ ^{Aa}	5,57 ₂ ^{Aa}

* A táblázatban szereplő értékek átlagértéket jelentenek. Az alsó index a mintaszámot jelzi. Különböző nagybetűk azonos oszlopban (vertikális irány) szignifikáns különbséget jeleznek $P = 0,05$ valószínűségi szinten. Különböző kisbetűk azonos sorban (sugár irány) szignifikáns különbséget jeleznek $P = 0,05$ valószínűségi szinten.

4. melléklet

1. Táblázat A savtartalom sugár irányú változása az *álgesztes törzsben* mmol NaOH/100g száraz fa mértékegységben kifejezve. Az egyes szövetekre megadott értékek az öt rönk megfelelő szöveire kapott értékek átlaga. *

		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
szabad sav	átlag	0,87^a	0,795^a	0,765^a	0,85^a	0,875^a	0,75^a	0,42^b	0,53^b
	SD	0,17	0,16	0,26	0,205	0,18	0,30	0,16	0,15
összes sav	átlag	2,43^a	2,21^b	2,08^b	2,17^b	2,22^b	2,135^b	1,325^c	1,56^d
	SD	0,31	0,22	0,405	0,17	0,21	0,30	0,23	0,18
kötött sav	átlag	1,55^a	1,415^{ab}	1,32^b	1,32^b	1,34^b	1,39^b	0,91^c	1,03^c
	SD	0,21	0,16	0,255	0,22	0,25	0,23	0,175	0,18

2. Táblázat A savtartalom sugár irányú változása a *fehér törzsben* mmol NaOH/100g száraz fa mértékegységben kifejezve. Az egyes szövetekre megadott értékek az öt rönk megfelelő szöveire kapott értékek átlaga. *

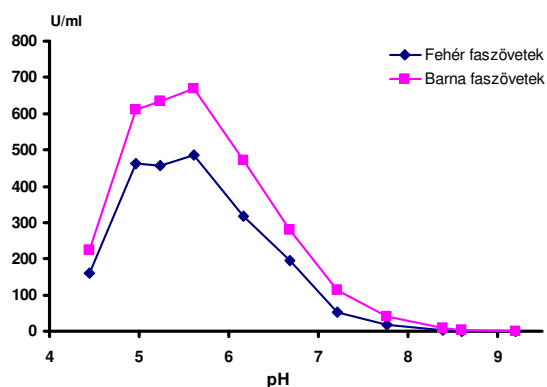
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
szabad sav	átlag	0,62^a	0,64^a	0,58^a	0,55^a	0,555^a
	SD	0,17	0,15	0,11	0,10	0,15
összes sav	átlag	2,375^a	2,30^{ab}	2,23^{ab}	2,14^b	2,165^{ab}
	SD	0,28	0,28	0,285	0,20	0,29
kötött sav	átlag	1,76^a	1,65^a	1,66^a	1,60^a	1,61^a
	SD	0,22	0,23	0,23	0,18	0,27

3. Táblázat Korreláció az *álgesztes törzs vörös és a fehér faszöveiteinek savtartalmai és pH-i között.*

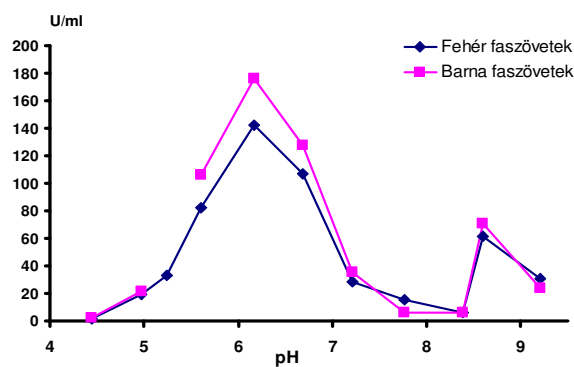
	Vörös gesztű bükk minták	Nem vörös gesztű bükk minták
Szabad savtartalom	-0,60	-0,39
Összes savtartalom	-0,79	-0,71

* A táblázatban szereplő értékek átlagértéket jelentenek. Különböző kisbetűk szignifikáns különbséget jeleznek $P = 0,05$ valószínűségi szinten.

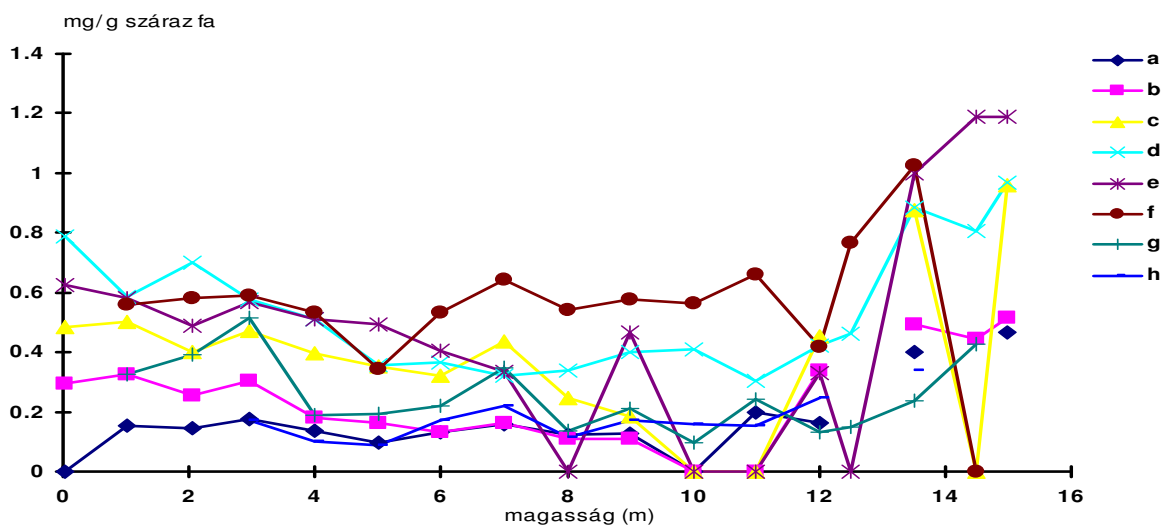
5. melléklet



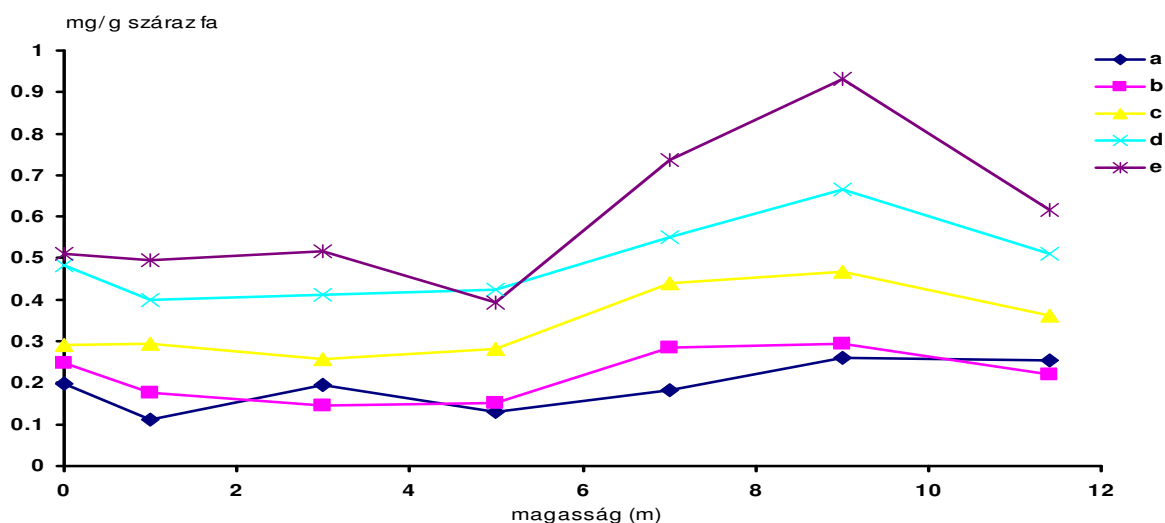
1. ábra A POD enzim aktivitásának pH függése álgesztes bükk szöveteiben. Mintavétel: 2002. január.



2. ábra A PPO enzim aktivitásának pH függése álgesztes bükk szöveteiben. Mintavétel: 2002. január.

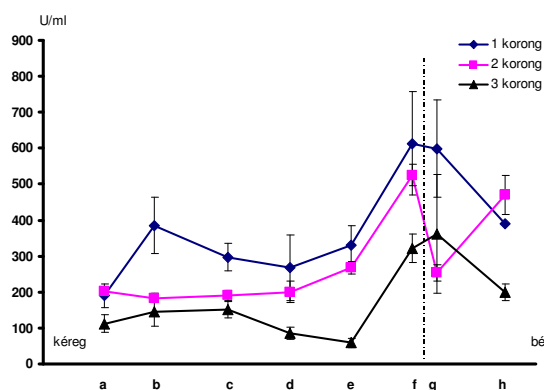


3. ábra A fehérjetartalom magasság szerinti változásai különböző (a-h) álgesztes bükk szövetekben. Mintavétel: 2001.február.

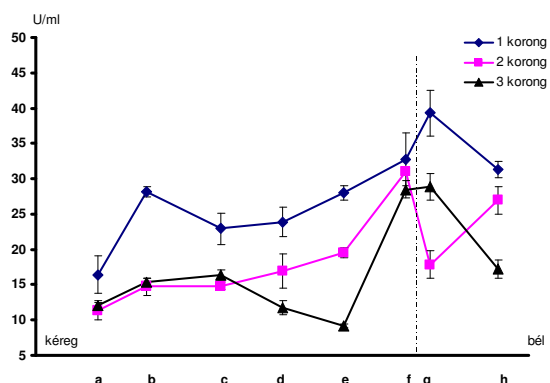


4. ábra A fehérjetartalom magasság szerinti változásai különböző (a-e) álgesztmentes bükk szövetekben. Mintavétel: 2001.február.

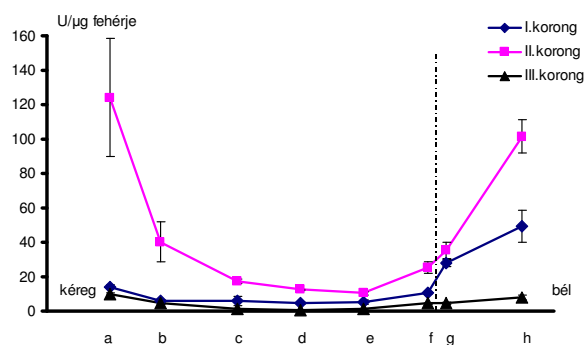
6. melléklet



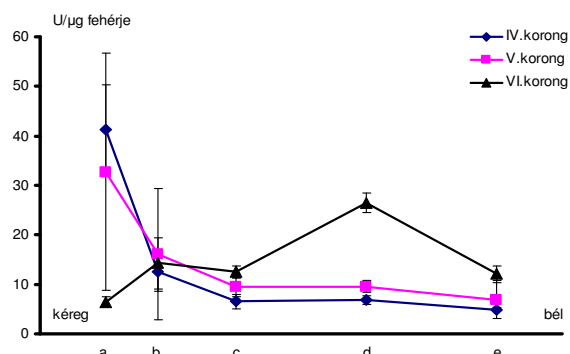
1. ábra A POD enzimaktivitás sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben (a-h). Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. január.



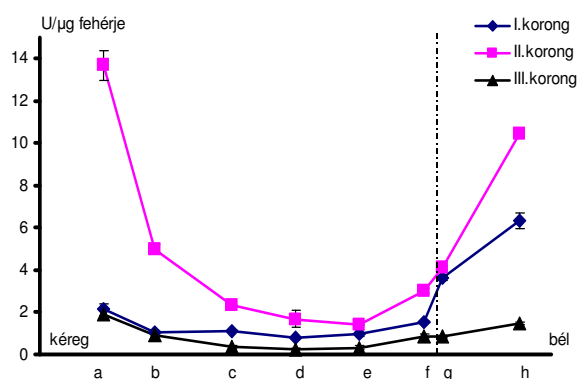
2. ábra A PPO enzimaktivitás sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben (a-h). Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. január.



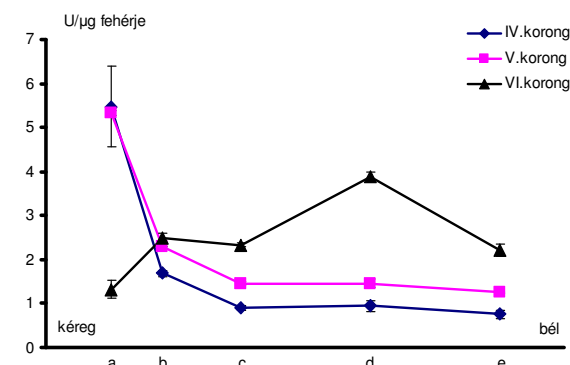
3. ábra A POD enzimaktivitás sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben (a-h). Mérés pH=5.48. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. október.



4. ábra A POD enzimaktivitás sugár irányú változásai álgesztmentes bükk szövetekben (a-e). Mérés pH=5.48. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. október.

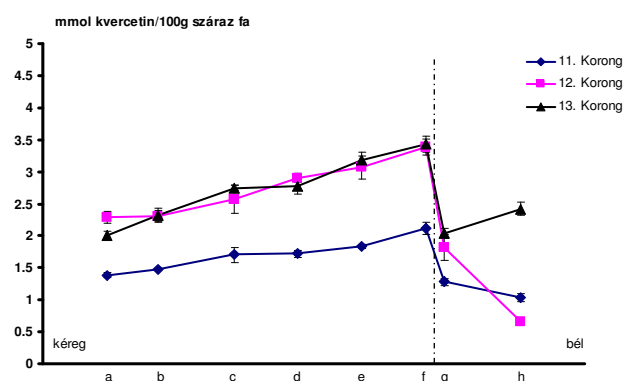


5. ábra A PPO enzimaktivitás sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben (a-h). Mérés pH=5.48. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. október.

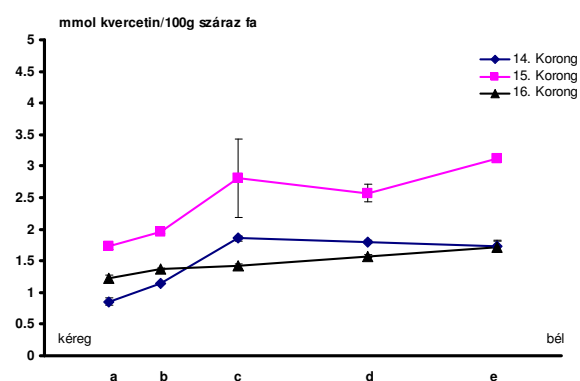


6. ábra A PPO enzimaktivitás sugár irányú változásai álgesztmentes szövetekben (a-e). Mérés pH=5.48. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. október.

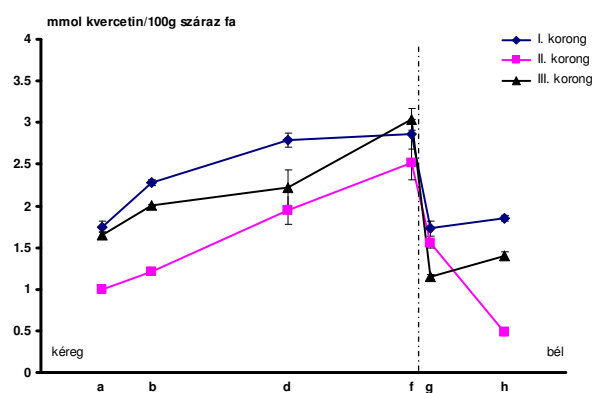
7. melléklet



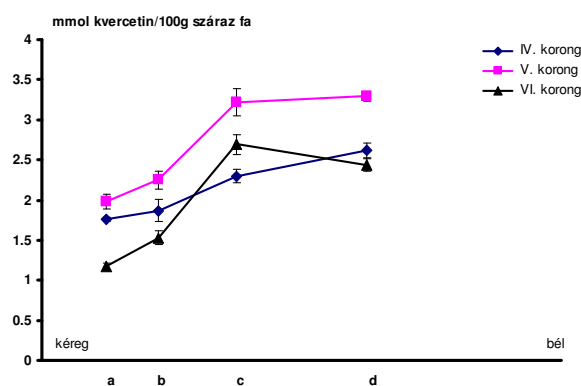
1. ábra A totálfenol tartalom sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben (a-h). Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2004. január.



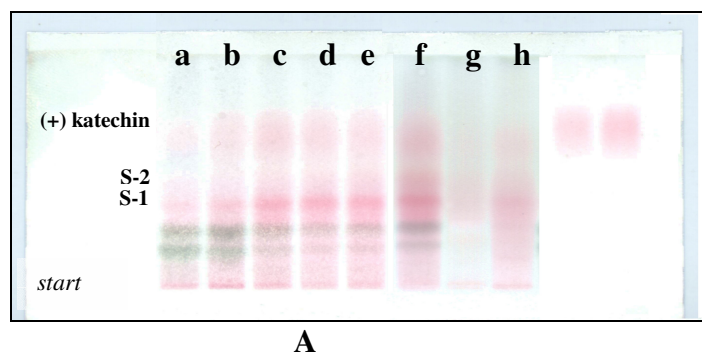
2. ábra A totálfenol tartalom sugár irányú változásai álgesztmentes bükk szövetekben (a-e). Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2004. január.



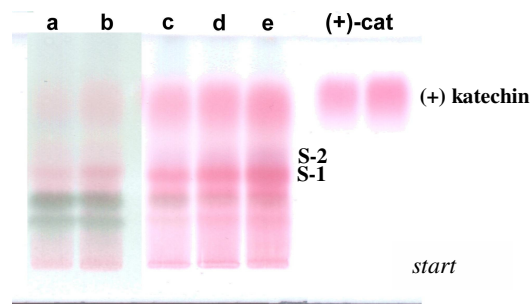
3. ábra A totálfenol tartalom sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben (a-h). Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. március.



4. ábra A totálfenol tartalom sugár irányú változásai álgesztmentes bükk szövetekben (a-d). Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. március.

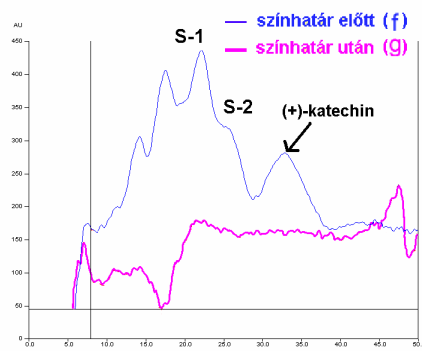


A



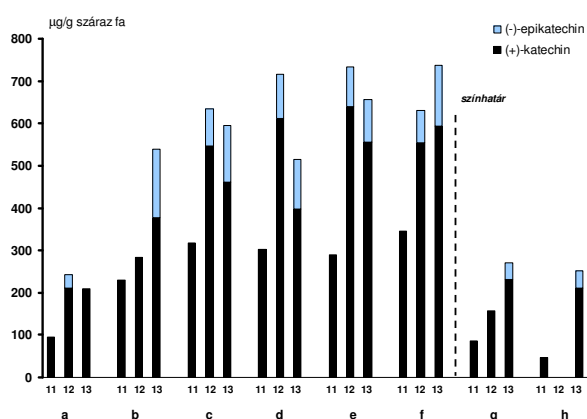
B

5. ábra A flavan-3-olok vékonyréteg kromatográfiás elválasztása álgesztes (A) és álgesztmentes (B) bükk szövetekből. S-1, S-2: ismeretlen flavan-3-olok. Állófázis: cellulóz. Mozcófázis: n-propanol:jégcet:víz= 5:4:1. Mintavétel: 2003. január.

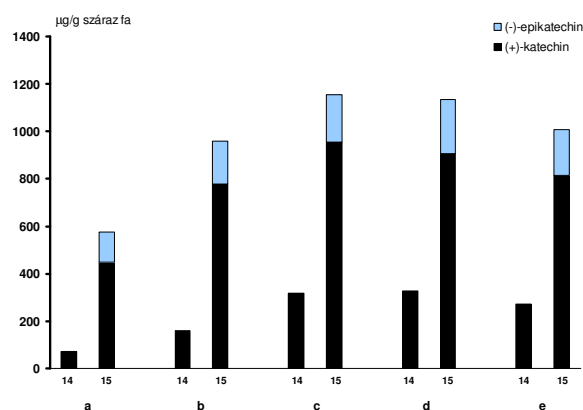


6. ábra Az álgeszt színhatárának két oldalán elhelyezkedő bükk szövetekből elválasztott flavan-3-olok denzitogramja. Mintavétel: 2003. január.

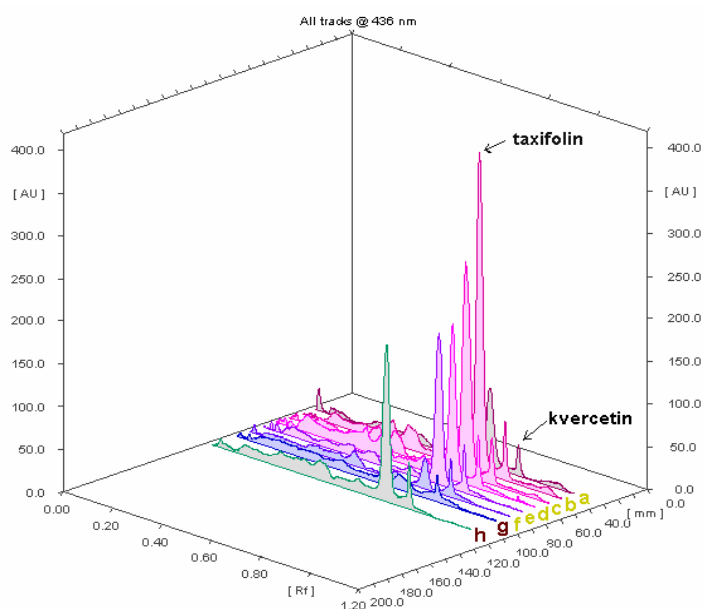
8. melléklet



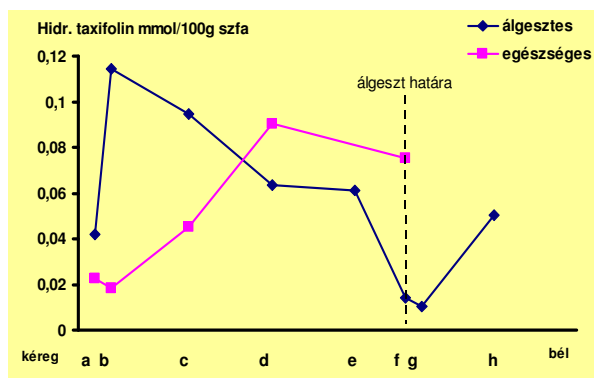
1. ábra A (+)-catechin és a (-)-epikatechin koncentráció sugár irányú változásai álgesztes bükk szövetekben (a-h). Mintavétel: 2004. január.



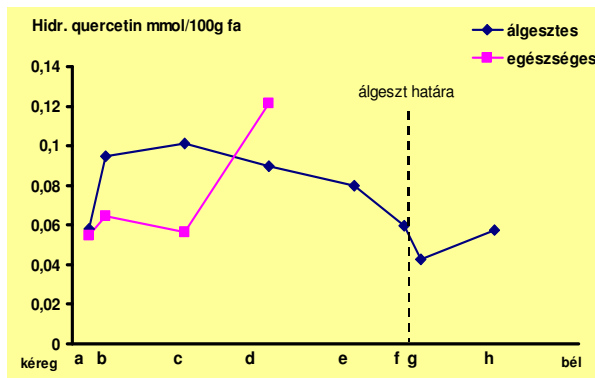
2. ábra A (+)-catechin és a (-)-epikatechin koncentráció sugár irányú változásai álgesztmentes bükk szövetekben (a-e). Mintavétel: 2004. január.



3. ábra Az extraktumok hidrolízise után felszabadult kvercetin és taxifolin mennyiségének sugárirányú eloszlása álgesztes és egészséges bükkben. Mintavétel: 2003. január.



4. ábra A hidrolizált extraktumok taxifolin tartalmának sugár irányú megoszlása. Mintavétel: 2003. január.



5. ábra A hidrolizált extraktumok kvercetin tartalmának sugár irányú megoszlása. Mintavétel: 2003. január.

9. melléklet

A 2003. októberében vett álgesztes mintakorongokban mért fenoloidok koncentrációja. (+)-Katechin és (-)-epikatechin $\mu\text{g/g}$ száraz fa mértékegységben kifejezve. Kvercetin és taxifolin valamint azok glikozidjainak koncentrációja μg rutin/g sz. fa egyenértékben kifejezve.

1. Táblázat Az I. korong szöveteiben mérhető fenoloidok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
(+)-cat.	92,13 ₃ ^a	251,24 ₃ ^b	619,95 ₃ ^d	649,24 ₃ ^d	564,57 ₃ ^d	472,71₃^c	56,04 ₃ ^a	121,42 ₃ ^a
(-)-ecat.	0,00 ₃ ^a	61,73 ₂ ^b	92,17 ₃ ^d	104,83 ₃ ^c	91,37 ₃ ^d	78,85₃^c	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL1	84,08 ₃ ^b	124,86 ₃ ^b	96,90 ₃ ^b	103,31 ₃ ^b	104,65 ₃ ^b	0,00₃^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL2	54,08 ₃ ^b	77,44 ₃ ^c	87,34 ₃ ^c	91,27 ₃ ^c	96,02 ₃ ^c	0,00₃^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL3	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00₃^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL4	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00₃^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL5	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00₃^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
tax.+kverc.	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00₃^a	52,72 ₃ ^b	104,80 ₃ ^c

2. Táblázat A II. korong szöveteiben mérhető fenoloidok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
(+)-cat.	82,62 ₃ ^{ab}	408,46 ₃ ^d	759,53 ₃ ^f	654,44 ₃ ^e	695,21 ₃ ^{ef}	207,92₃^c	137,83 ₃ ^{bc}	0,00 ₃ ^a
(-)-ecat.	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	60,19 ₃ ^c	50,59 ₂ ^b	53,49 ₃ ^b	0,00₂^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL1	183,48 ₃ ^d	172,96 ₃ ^d	113,72 ₃ ^c	103,72 ₃ ^{bc}	116,87 ₃ ^c	76,94₃^b	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL2	105,56 ₃ ^c	97,23 ₃ ^{de}	76,55 ₃ ^{cd}	73,88 ₃ ^c	79,39 ₃ ^c	60,04₃^b	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL3	122,67 ₃ ^c	124,73 ₃ ^c	117,24 ₃ ^c	113,69 ₃ ^c	129,53 ₃ ^c	71,61₃^b	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL4	301,26 ₃ ^d	218,73 ₃ ^c	102,39 ₃ ^b	95,11 ₃ ^b	99,18 ₃ ^b	0,00₃^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL5	0,00 ₃ ^b	62,20 ₃ ^a	76,95 ₃ ^a	74,89 ₃ ^a	81,66 ₃ ^a	0,00₃^b	0,00 ₃ ^b	0,00 ₃ ^b
tax.+kverc.	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	126,67₃^c	95,40 ₃ ^b	22,97 ₃ ^a

3. Táblázat A III. korong szöveteiben mérhető fenoloidok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
(+)-cat.	70,69 ₃ ^a	155,63 ₃ ^a	643,76 ₂ ^c	818,97 ₂ ^d	434,50 ₃ ^b	622,82₃^c	67,73 ₃ ^a	51,46 ₁
(-)-ecat.	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	87,46 ₃ ^b	110,73 ₃ ^b	95,59 ₃ ^b	189,77₃^c	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL1	71,99 ₃ ^c	67,29 ₃ ^c	54,64 ₃ ^b	51,95 ₃ ^b	65,67 ₃ ^c	69,79₃^c	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL2	43,39 ₃ ^b	40,62 ₃ ^b	40,73 ₃ ^b	40,47 ₃ ^b	57,16 ₃ ^c	62,91₃^c	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL3	46,80 ₃ ^b	51,91 ₃ ^b	56,16 ₃ ^b	61,10 ₃ ^{bc}	75,91 ₃ ^{cd}	81,81₃^d	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL4	71,85 ₃ ^e	54,27 ₃ ^{cd}	39,59 ₃ ^{bc}	38,84 ₃ ^b	58,64 ₃ ^{de}	59,48₃^{de}	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
GL5	27,03 ₃ ^a	31,62 ₃ ^a	34,36 ₂ ^a	31,55 ₂ ^a	53,65 ₂ ^b	55,85₂^b	0,00 ₃ ^c	0,00 ₃ ^c
tax.+kverc.	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00₃^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a

Különböző kisbetűk egy soron belül (sugár irány) szignifikáns különbséget jelentenek $p = 0,05$ valószínűségi szinten. Az alsó indexben a párhuzamos mérések számát adtam meg.

10. melléklet

A 2003. októberében vett álgesztmentes mintakorongokban mért fenoloidok koncentrációja. (+)-Katechin és (-)-epikatechin µg/g száraz fa mértékegységben kifejezve. Kvercetin és taxifolin valamint azok glikozidjainak koncentrációja µg rutin/g sz. fa egyenértékben kifejezve.

1. Táblázat Az IV. korong szöveteiben mérhető fenoloidok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
(+)-cat.	113,84 ₃ ^a	199,51 ₃ ^a	529,98 ₃ ^b	574,03 ₃ ^b	694,85 ₃ ^c
(-)-ecat.	0,00 ₃ ^a	58,27 ₁	58,09 ₃ ^b	68,90 ₃ ^b	94,82 ₃ ^c
GL1	163,47 ₃ ^{bc}	184,80 ₃ ^c	162,51 ₃ ^{bc}	142,65 ₃ ^{ab}	118,35 ₃ ^a
GL2	97,74 ₃ ^{ab}	140,96 ₃ ^c	128,12 ₃ ^{bc}	119,27 ₃ ^{abc}	105,07 ₃ ^a
GL3	97,77 ₃ ^a	141,44 ₃ ^b	155,23 ₃ ^b	145,67 ₃ ^b	132,97 ₃ ^b
GL4	153,97 ₃ ^a	144,55 ₃ ^a	123,46 ₃ ^a	105,57 ₃ ^a	94,17 ₃ ^a
GL5	72,36 ₂ ^a	79,60 ₁	0,00 ₃ ^b	0,00 ₃ ^b	65,32 ₁
tax.+kverc.	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a

2. Táblázat Az V. korong szöveteiben mérhető fenoloidok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
(+)-cat	111,01 ₃ ^a	369,75 ₃ ^b	348,99 ₃ ^b	549,20 ₂ ^c	455,32 ₃ ^{bc}
(-)-ecat	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	86,61 ₃ ^b	102,93 ₃ ^c	79,38 ₁
GL1	0,00 ₃ ^a	75,52 ₃ ^c	65,33 ₂ ^{bc}	62,35 ₂ ^b	59,55 ₂ ^b
GL2	0,00 ₃ ^a	79,96 ₃ ^c	72,27 ₃ ^{bc}	70,69 ₃ ^{bc}	63,43 ₃ ^b
GL3	90,59 ₃ ^c	74,52 ₂ ^b	64,32 ₃ ^{ab}	63,97 ₃ ^a	59,36 ₂ ^a
GL4	188,20 ₃ ^c	132,95 ₃ ^b	106,52 ₃ ^a	102,17 ₃ ^a	85,33 ₃ ^a
GL5	79,66 ₃ ^a	93,91 ₁	75,56 ₂ ^a	74,84 ₂ ^a	69,48 ₂ ^a
tax.+kverc.	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a

3. Táblázat A VI. korong szöveteiben mérhető fenoloidok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
(+)-cat	122,24 ₃ ^a	264,26 ₃ ^b	411,02 ₃ ^{cd}	445,98 ₃ ^d	353,44 ₃ ^c
(-)-ecat	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	23,74 ₃ ^b	33,67 ₃ ^c	27,44 ₃ ^b
GL1	65,01 ₂ ^a	60,73 ₂ ^a	53,74 ₁	0,00 ₃ ^b	54,28 ₁
GL2	70,18 ₁	nd	nd	nd	nd
GL3	65,27 ₂ ^a	61,99 ₁	55,88 ₁	0,00 ₂ ^b	54,80 ₂ ^a
GL4	91,89 ₃ ^{ab}	125,47 ₃ ^b	113,33 ₃ ^{ab}	90,64 ₃ ^{ab}	66,89 ₃ ^a
GL5	0,00 ₃ ^a	103,43 ₂ ^b	102,25 ₂ ^b	87,42 ₂ ^b	nd
tax.+kverc.	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a

Különböző kisbetűk egy soron belül (sugár irány) szignifikáns különbséget jelentenek $p = 0,05$ valószínűségi szinten. Az alsó indexben a párhuzamos mérések számát adtam meg.

11. melléklet

A 2003. októberében vett álgesztes mintakorongokból kimutatott egyes fenoloid-típusok mennyiségi eloszlása, valamint a totálfenol tartalom mennyiségi eloszlása az egyes szöveti részekben.

1. Táblázat I. korong

Szövet	összes glikozid (µg rutin/g száraz fa)	Szabad taxifolin+kvercetin (µg rutin/g száraz fa)	(+)-katechin + (-)-epikatechin (µg/g száraz fa)	Összes mért fenoloid (µg/g száraz fa)	Totálfenol (mmol kverc./100g sz. fa)
a	138.16	0	91.37	229.53	0.739
b	202.30	0	312.59	514.89	1.194
c	184.23	0	724.04	908.28	2.067
d	194.57	0	768.16	962.74	2.368
e	200.66	0	663.95	864.61	2.631
f	0	0	551.55	551.55	2.702
g	0	52.67	56.04	108.71	1.026
h	0	104.70	121.42	226.13	1.648

2. Táblázat II. korong

Szövet	összes glikozid (µg rutin/g száraz fa)	Szabad taxifolin+kvercetin (µg rutin/g száraz fa)	(+)-katechin + (-)-epikatechin (µg/g száraz fa)	Összes mért fenoloid (µg/g száraz fa)	Totálfenol (mmol kverc./100g sz. fa)
a	712.96	0	82.62	795.59	1.261
b	675.85	0	408.46	1084.32	2.246
c	486.84	0	819.72	1306.56	3.239
d	457.69	0	702.84	1160.53	3.046
e	501.90	0	748.69	1250.59	3.203
f	208.59	166.90	247.48	622.98	2.013
g	0	95.39	174.96	270.36	1.601
h	0	22.96	0	22.96	0.4865

3. Táblázat III. korong

Szövet	összes glikozid (µg rutin/g száraz fa)	Szabad taxifolin+kvercetin (µg rutin/g száraz fa)	(+)-katechin + (-)-epikatechin (µg/g száraz fa)	Összes mért fenoloid (µg/g száraz fa)	Totálfenol (mmol kverc./100g sz. fa)
a	261.06	0	70.69	331.76	0.6876
b	245.70	0	155.62	401.33	1.020
c	225.48	0	731.21	956.70	2.131
d	223.90	0	929.76	1153.66	2.264
e	311.03	0	530.08	841.12	2.061
f	329.82	0	812.58	1142.41	2.702
g	0	0	67.73	67.733	0.87977
h	0	0	51.458	51.45	0.93343

12. melléklet

A 2003. októberében vett álgesztmentes mintakorongokból kimutatott egyes fenoloid-típusok mennyiségi eloszlása, valamint a totálfenol tartalom mennyiségi eloszlása az egyes szöveti részekben.

1. Táblázat IV. korong

Szövet	összes glikozid (µg rutin/g száraz fa)	Szabad taxifolin+kvercetin (µg rutin/g száraz fa)	(+)-katechin + (-)-epikatechin (µg/g száraz fa)	Összes mért fenoloid (µg/g száraz fa)	Totálfenol (mmol kverc./100g sz. fa)
a	585.31	0	113.84	699.15	0.6882
b	691.35	0	199.51	890.86	1.1573
c	569.31	0	588.06	1157.38	2.3891
d	513.15	0	642.92	1156.08	2.4818
e	515.87	0	789.64	1305.51	2.4809

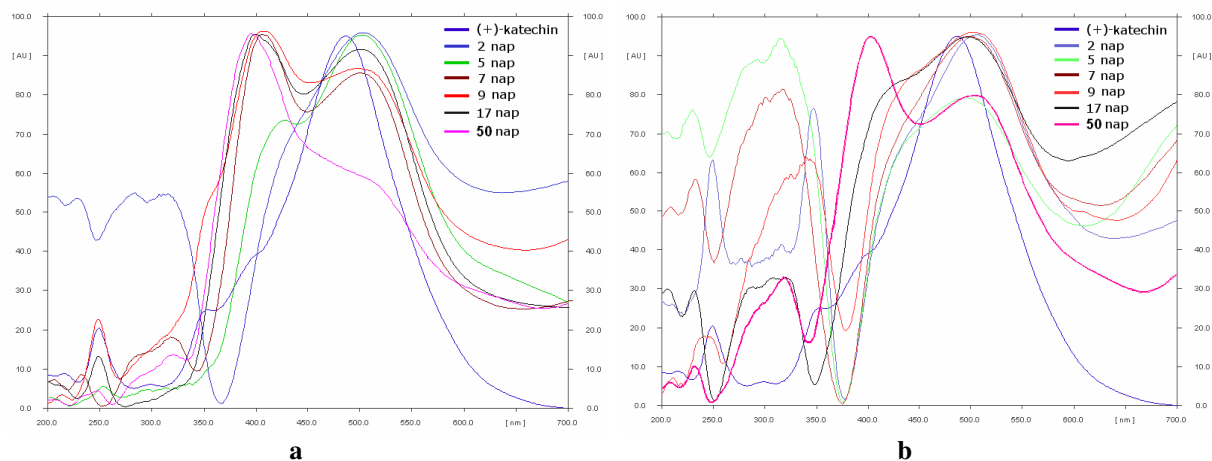
2. Táblázat V. korong

Szövet	összes glikozid (µg rutin/g száraz fa)	Szabad taxifolin+kvercetin (µg rutin/g száraz fa)	(+)-katechin + (-)-epikatechin (µg/g száraz fa)	Összes mért fenoloid (µg/g száraz fa)	Totálfenol (mmol kverc./100g sz. fa)
a	358.44	0	111.00	469.45	1.3842
b	456.85	0	361.64	818.50	2.2138
c	383.99	0	430.11	814.10	2.5298
d	374.01	0	593.03	967.05	2.5083
e	337.15	0	542.62	879.77	2.3243

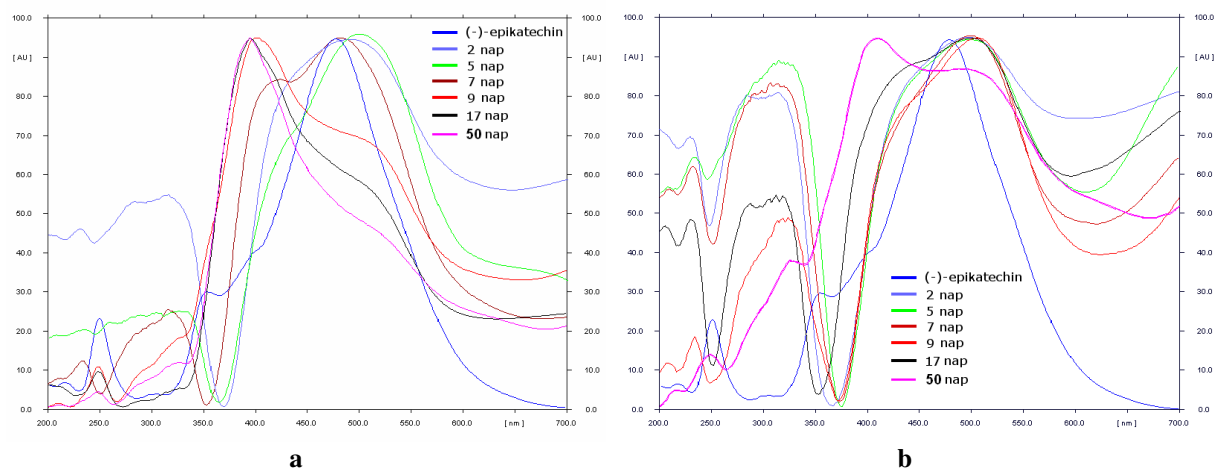
3. Táblázat VI. korong

Szövet	összes glikozid (µg rutin/g száraz fa)	Szabad taxifolin+kvercetin (µg rutin/g száraz fa)	(+)-katechin + (-)-epikatechin (µg/g száraz fa)	Összes mért fenoloid (µg/g száraz fa)	Totálfenol (mmol kverc./100g sz. fa)
a	292.34	0	123.54	415.88	1.0387
b	351.62	0	264.89	616.51	1.4979
c	325.21	0	435.96	761.17	1.8419
d	178.05	0	480.82	658.88	2.0054
e	175.96	0	381.93	557.90	1.8615

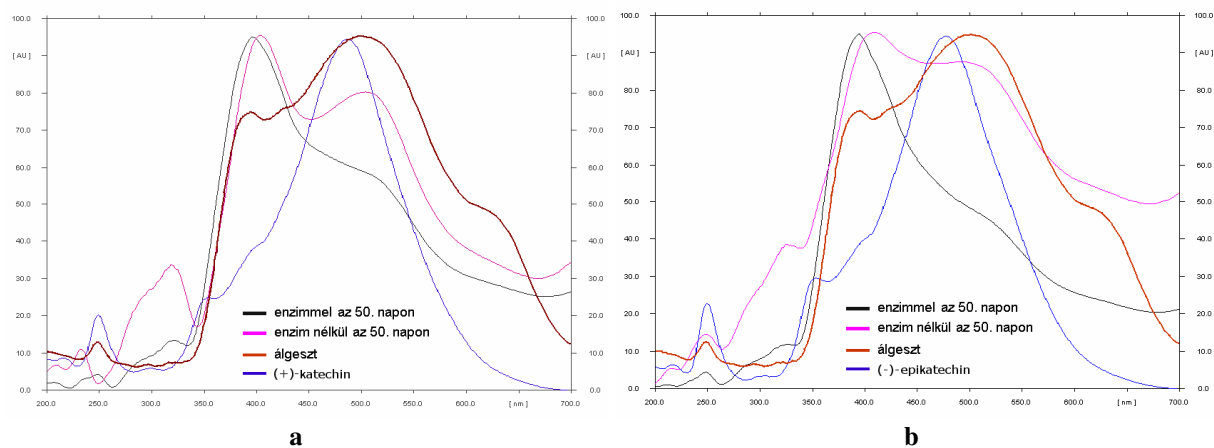
13. melléklet



1. ábra A (+)-katechin és a kifejlesztés után a startvonalon maradt termék UV-VIS reflexiós spektruma az enzimmel kezelt (a) és az enzimmel nem kezelt (b) fenoloid esetében, előhívás után.



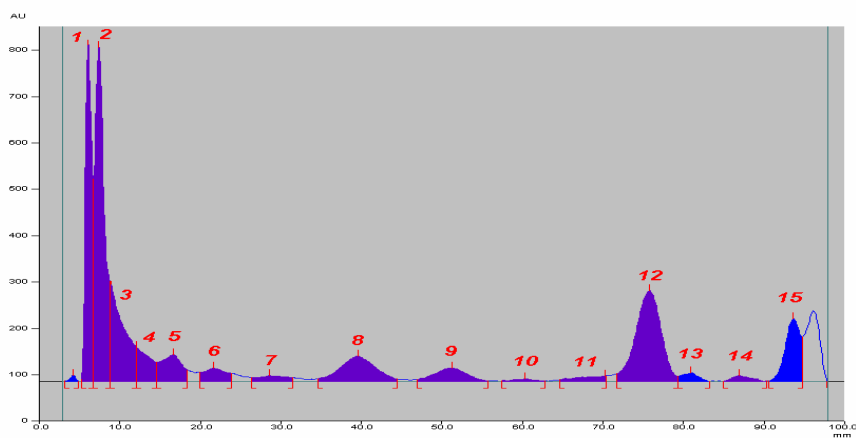
2. ábra A (-)-epikatechin és a kifejlesztés után a startvonalon maradt termék UV-VIS reflexiós spektruma az enzimmel kezelt (a) és az enzimmel nem kezelt (b) fenoloid esetében, előhívás után.



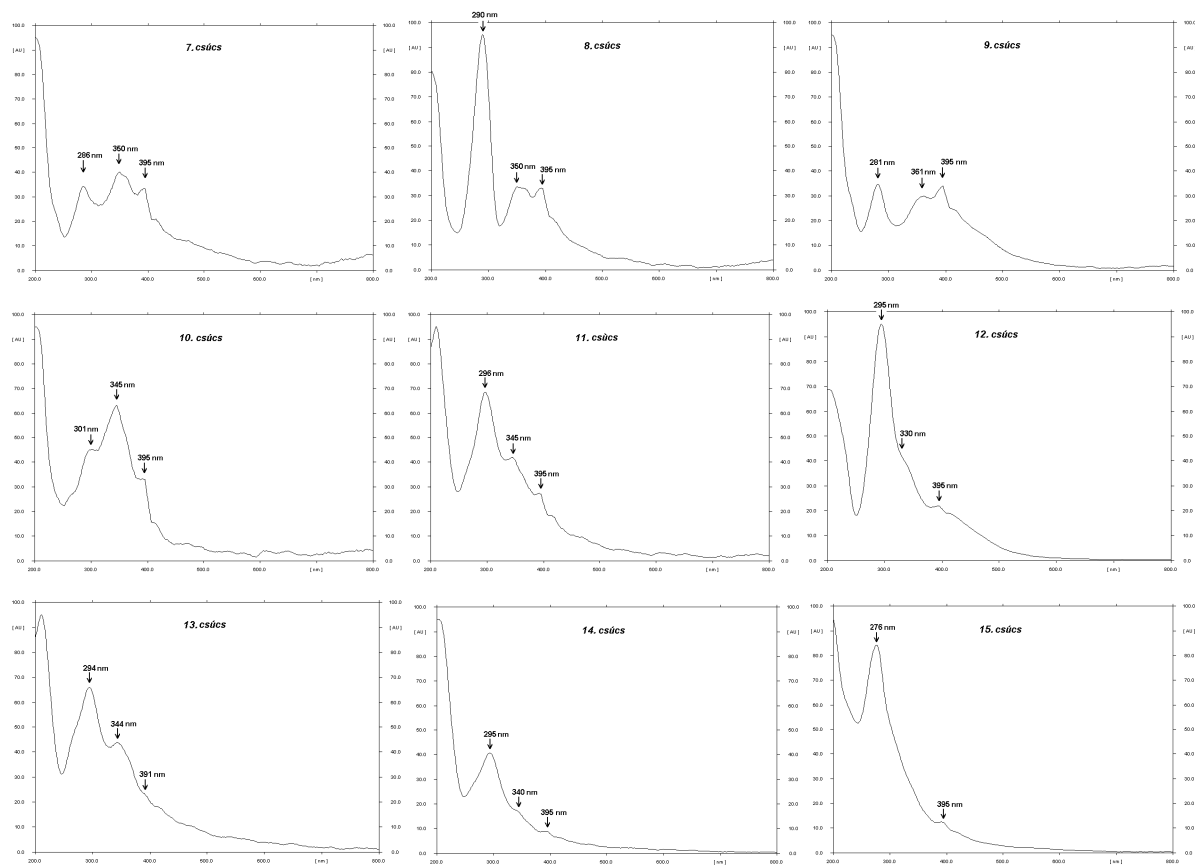
3. ábra A kromatográfiás elválasztás után az alapvonalon maradt termékek UV-VIS reflexiós spektrumai az előhívás után. **a:** (+)-katechin és termékei; **b:** (-)-epikatechin és termékei.

14. melléklet

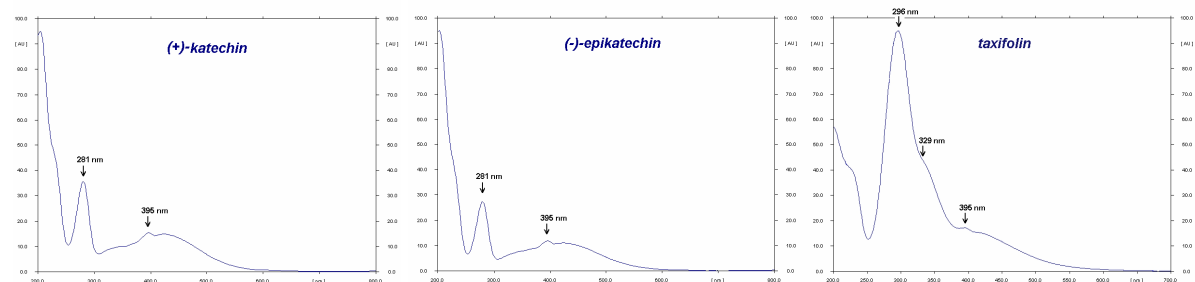
Az álgesztes bükk faminta-extraktum komponenseinek UV-VIS reflexiós spektrumai a rétegekromatográfiás elválasztás után. Az 1-6 komponensek UV-VIS reflexiós spektrumai a 94. oldalon találhatók.



1. ábra Az előhívás előtt 280 nm-en felvett denzitogramm.



2. ábra A 7-15. számú izolált komponensek UV-VIS reflexiós spektrumai.



3. ábra A standard vegyületek UV-VIS reflexiós spektrumai szilikagél állófázison

15. melléklet

A 2003. októberében vett mintakorongokban mért cukrok koncentrációja $\mu\text{g/g}$ száraz fa mértékegységben kifejezve

1. Táblázat Az I. korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
Sztachióz	180,58 ₃ ^a	277,34 ₃ ^{ab}	243,18 ₃ ^{ab}	232,63 ₃ ^{ab}	173,32 ₃ ^a	362,44 ₃ ^b	0,00 ₃ ^c	0,00 ₃ ^c
Raffinóz	924,74 ₃ ^d	1217,81 ₃ ^e	666,33 ₃ ^c	436,63 ₃ ^b	162,60 ₃ ^a	104,95 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Maltóz	592,24 ₃ ^c	218,57 ₃ ^b	29,15 ₁ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Szacharóz	2252,61 ₃ ^d	1996,92 ₃ ^c	269,86 ₃ ^b	16,02 ₂ ^a	15,691	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Glükóz	3246,35 ₃ ^{cd}	4130,59 ₃ ^e	2952,44 ₃ ^e	3955,77 ₃ ^{de}	2794,19 ₃ ^{bc}	2089,69 ₃ ^b	106,36 ₃ ^a	175,49 ₃ ^a
Fruktóz	2703,26 ₃ ^c	3764,37 ₃ ^d	3794,93 ₃ ^d	3638,73 ₃ ^d	2552,35 ₃ ^c	1945,09 ₃ ^b	56,67 ₃ ^a	102,68 ₃ ^a

2. Táblázat A II. korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
Sztachióz	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Raffinóz	637,55 ₃ ^c	233,84 ₃ ^b	71,551	202,601	61,81 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Maltóz	1346,86 ₃ ^c	861,83 ₃ ^b	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Szacharóz	4510,87 ₃ ^d	3521,35 ₃ ^c	680,80 ₃ ^b	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	11,45 ₂ ^{ab}
Glükóz	4360,93 ₃ ^c	3641,76 ₃ ^{bc}	3634,41 ₃ ^{bc}	2863,21 ₃ ^b	3676,58 ₃ ^{bc}	326,28 ₃ ^a	121,38 ₃ ^a	50,05 ₂ ^a
Fruktóz	4486,22 ₃ ^e	3829,71 ₃ ^{de}	2912,63 ₃ ^{bc}	2509,22 ₃ ^b	3448,56 ₃ ^{cd}	126,54 ₃ ^a	77,99 ₃ ^a	31,78 ₂ ^a

3. Táblázat A III. korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
Sztachióz	1582,52 ₃ ^e	1490,77 ₃ ^e	663,34 ₃ ^d	370,02 ₃ ^c	108,77 ₃ ^{ab}	257,27 ₃ ^{bc}	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Raffinóz	793,00 ₃ ^e	611,67 ₃ ^d	277,55 ₃ ^{bc}	182,89 ₃ ^b	377,85 ₃ ^c	772,35 ₃ ^e	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Maltóz	1398,40 ₃ ^c	594,50 ₃ ^b	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Szacharóz	4291,53 ₃ ^c	3963,95 ₃ ^c	1232,89 ₃ ^b	149,11 ₃ ^a	499,49 ₃ ^a	1448,42 ₃ ^b	42,70 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Glükóz	3917,94 ₃ ^d	3999,39 ₃ ^d	3598,76 ₃ ^{cd}	3297,34 ₃ ^c	2139,02 ₃ ^b	1916,07 ₃ ^b	390,48 ₃ ^a	100,97 ₃ ^a
Fruktóz	4457,19 ₃ ^d	4635,49 ₃ ^d	3719,16 ₃ ^c	3383,80 ₃ ^c	1971,25 ₃ ^b	1704,92 ₃ ^b	170,52 ₃ ^a	29,31 ₃ ^a

4. Táblázat A IV. korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
Sztachióz	468,11 ₃ ^c	167,35 ₃ ^a	378,65 ₃ ^{bc}	335,53 ₃ ^b	351,80 ₃ ^{bc}
Raffinóz	1942,85 ₃ ^d	1537,43 ₃ ^c	1086,55 ₃ ^b	765,00 ₃ ^a	611,80 ₃ ^a
Maltóz	1340,38 ₃ ^b	55,14 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Szacharóz	6110,06 ₃ ^d	5108,45 ₃ ^c	2890,43 ₃ ^b	1209,08 ₃ ^a	1181,47 ₃ ^a
Glükóz	4376,13 ₃ ^c	3459,24 ₃ ^b	4198,36 ₃ ^c	3768,89 ₃ ^b	2483,72 ₃ ^a
Fruktóz	3982,59 ₃ ^c	3482,31 ₃ ^b	4268,63 ₃ ^c	3638,39 ₃ ^b	2469,87 ₃ ^a

5. Táblázat Az V. korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
Sztachióz	355,89 ₃ ^c	18,86 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	97,991	155,04 ₃ ^b
Raffinóz	1589,92 ₃ ^d	1073,03 ₃ ^c	572,22 ₃ ^b	700,51 ₃ ^b	215,92 ₃ ^a
Maltóz	733,60 ₃ ^b	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Szacharóz	8355,61 ₃ ^d	5721,68 ₃ ^c	3568,23 ₃ ^b	3586,17 ₃ ^b	2092,70 ₃ ^a
Glükóz	4701,97 ₃ ^d	3919,12 ₃ ^c	2607,98 ₃ ^b	2863,87 ₃ ^b	1642,25 ₃ ^a
Fruktóz	4058,55 ₃ ^c	4067,58 ₃ ^c	2619,21 ₃ ^b	2755,15 ₃ ^b	1602,32 ₃ ^a

6. Táblázat A VI. korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
Sztachióz	74,26 ₃ ^a	69,15 ₃ ^a	52,25 ₁	105,38 ₃ ^a	332,42 ₃ ^b
Raffinóz	939,89 ₃ ^c	535,51 ₃ ^b	175,64 ₃ ^a	132,28 ₃ ^a	167,64 ₃ ^a
Maltóz	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a
Szacharóz	2242,74 ₃ ^d	2335,22 ₃ ^d	1454,52 ₃ ^c	890,00 ₃ ^b	600,92 ₃ ^a
Glükóz	2889,36 ₃ ^a	3830,67 ₃ ^b	3519,35 ₃ ^b	3621,22 ₃ ^b	2539,62 ₃ ^a
Fruktóz	2803,57 ₃ ^b	3272,28 ₃ ^c	2957,37 ₃ ^{bc}	3080,82 ₃ ^{bc}	2158,04 ₃ ^a

Különböző kisbetűk egy soron belül (sugar irány) szignifikáns különbséget jelentenek $p = 0,05$ valószínűségi szinten.

Az alsó indexben a párhuzamos mérések számát adtam meg.

1. Táblázat Totálfenol tartalom magasság szerinti változása az álgesztes törzsben.

h (m)	0,04	1	2,05	2,96	4	5	6	7	8	9
a	2,4255 ₃ ^{Ka}	1,4711 ₃ ^{FGb}	1,4846 ₃ ^{FGb}	1,5333 ₃ ^{Gc}	1,3031 ₃ ^{DEb}	1,1402 ₃ ^{BCC}	1,2395 ₃ ^{CDc}	0,9750 ₃ ^{Ab}	1,1016 ₃ ^{Bc}	1,4904 ₃ ^{FGc}
b	2,9758 ₃ ^{Mb}	1,7856 ₃ ^{EFc}	1,8942 ₃ ^{Gc}	1,9771 ₃ ^{Hd}	1,4204 ₃ ^{Bc}	1,5001 ₃ ^{Cd}	1,6240 ₃ ^{Dd}	1,1465 ₃ ^{Ac}	1,4132 ₃ ^{Bd}	1,5589 ₃ ^{Cd}
c	3,6166 ₃ ^{Ld}	2,3912 ₃ ^{Ge}	2,1951 ₃ ^{Fe}	1,9567 ₃ ^{Dd}	1,7264 ₃ ^{Bd}	1,8104 ₃ ^{Ce}	2,0228 ₃ ^{DEe}	1,6106 ₃ ^{Ad}	1,7078 ₃ ^{Be}	2,0747 ₃ ^{Ee}
d	3,5995 ₃ ^{Jd}	2,3888 ₃ ^{Ee}	1,9849 ₃ ^{Bd}	2,1619 ₃ ^{Ce}	1,7977 ₃ ^{Ac}	2,0212 ₃ ^{Bg}	2,1410 ₃ ^{Cg}	1,7878 ₃ ^{Ac}	1,8478 ₃ ^{Ar}	2,2606 ₃ ^{Df}
e	3,2641 ₃ ^{Ic}	2,1879 ₃ ^{Dc}	2,0237 ₃ ^{BCd}	2,2453 ₃ ^{Df}	1,8597 ₃ ^{Ar}	2,2320 ₃ ^{Dh}	2,0705 ₃ ^{Cr}	1,9497 ₃ ^{ABr}	1,9028 ₃ ^{Ag}	2,3860 ₃ ^{Eg}
f		3,1195 ₃ ^{Ff}	2,4684 ₃ ^{Cr}	1,9657 ₃ ^{Ad}	2,1736 ₃ ^{Bg}	1,9154 ₃ ^{Ar}	2,5857 ₃ ^{CDh}	2,6282 ₃ ^{Dg}	2,8789 ₃ ^{Eh}	2,8374 ₃ ^{Eh}
g		0,6793 ₃ ^{GHIa}	0,6640 ₃ ^{FGHa}	0,6559 ₃ ^{FGb}	0,3805 ₃ ^{Aa}	0,5636 ₃ ^{Db}	0,4282 ₃ ^{Ba}	0,6365 ₃ ^{EFa}	0,4841 ₃ ^{Ca}	0,7110 ₃ ^{Ia}
h				0,5893 ₃ ^{Ea}	0,4003 ₃ ^{Da}	0,2570 ₃ ^{Ca}	0,5867 ₃ ^{Eb}	0,6447 ₃ ^{Ga}	0,6382 ₃ ^{Fb}	1,4201 ₃ ^{Hb}

h (m)	10	11	12	12,5	13,5	14,5	15
a	2,0940 ₃ ^{IId}	1,9812 ₃ ^{Ic}	2,5757 ₃ ^{Lc}	1,3684 ₃ ^{EFb}	1,4080 ₃ ^{EFc}	2,1507 ₃ ^{Jb}	1,8074 ₃ ^{Ha}
b	1,8463 ₃ ^{FGc}	2,4868 ₃ ^{Kd}	2,2056 ₃ ^{Jb}	1,7641 ₃ ^{Ec}	1,8703 ₃ ^{Gd}	2,5690 ₃ ^{Lc}	2,0506 ₃ ^{Ib}
c	2,4126 ₃ ^{Ge}	2,4617 ₃ ^{Gd}	2,9496 ₃ ^{Jd}	2,6974 ₃ ^{Hd}	2,4174 ₃ ^{Ge}	3,0767 ₃ ^{Kd}	2,8391 ₃ ^{Ic}
d	2,4312 ₃ ^{Ec}	2,6304 ₃ ^{Fe}	2,8902 ₃ ^{GHD}	2,6095 ₃ ^{Fd}	2,8162 ₃ ^{Gf}	3,4311 ₃ ^{If}	2,9260 ₃ ^{Hd}
e	2,6948 ₃ ^{Ff}	2,6720 ₃ ^{Ff}	3,1473 ₃ ^{GHe}	3,1991 ₃ ^{Hlc}	3,0646 ₃ ^{Gg}	3,3267 ₃ ^{JKc}	3,4114 ₃ ^{Kc}
f	3,7392 ₃ ^{Ig}	3,5727 ₃ ^{Hg}	3,2711 ₃ ^{Gf}	4,3749 ₃ ^{Jf}	3,6800 ₃ ^{HIh}		
g	0,6355 ₃ ^{EFa}	0,9690 ₃ ^{Kb}	0,7011 ₃ ^{Hla}	0,5940 ₃ ^{DEa}	0,3551 ₃ ^{Ab}	0,8954 ₃ ^{Ja}	
h	1,1796 ₃ ^{Gb}	0,1765 ₃ ^{Aa}	2,1708 ₃ ^{Ib}		0,2126 ₃ ^{Ba}		

2. Táblázat Totálfenol tartalom magasság szerinti változása a nem álgesztes törzsben.

h (m)	0,05	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11,4
a	1,3639 ₃ ^{Fa}	1,1490 ₃ ^{Da}	0,8669 ₃ ^{Ba}	0,7276 ₃ ^{Aa}	1,5940 ₃ ^{Hb}	1,2739 ₃ ^{Ea}	1,1252 ₃ ^{Da}	1,0726 ₃ ^{Ca}	1,0665 ₃ ^{Ca}	1,3015 ₃ ^{Ea}	1,2946 ₃ ^{Ea}	1,5168 ₃ ^{Ga}
b	1,7106 ₃ ^{Fb}	1,2332 ₃ ^{Cb}	0,9659 ₃ ^{Ab}	0,9276 ₃ ^{Ab}	1,3971 ₃ ^{Da}	1,5218 ₃ ^{Eb}	1,2108 ₃ ^{Cb}	1,1301 ₃ ^{Bb}	1,4382 ₃ ^{Db}	1,6970 ₃ ^{Fb}	1,8135 ₃ ^{Gb}	1,7292 ₃ ^{Fb}
c	1,9599 ₃ ^{Gc}	1,7318 ₃ ^{Dc}	1,5058 ₃ ^{Bc}	1,3972 ₃ ^{Ac}	1,8078 ₃ ^{Ec}	1,6235 ₃ ^{Cc}	1,6688 ₃ ^{Cc}	1,7360 ₃ ^{Dc}	1,8759 ₃ ^{Fc}	1,9093 ₃ ^{Fc}	2,5022 ₃ ^{Ic}	2,3454 ₃ ^{Hc}
d	2,2258 ₃ ^{Ee}	1,9668 ₃ ^{Dd}	1,7823 ₃ ^{Bd}	1,6983 ₃ ^{Ad}	1,9987 ₃ ^{Dd}	1,8047 ₃ ^{Bd}	1,8596 ₃ ^{Cd}	1,8480 ₃ ^{Cd}	1,9816 ₃ ^{Dd}	2,2289 ₃ ^{Ed}	2,8063 ₃ ^{Gd}	2,4038 ₃ ^{Fc}
e	2,1762 ₃ ^{Cd}	2,0958 ₃ ^{Be}	2,0877 ₃ ^{Be}	1,9334 ₃ ^{Ae}	1,9817 ₃ ^{Ad}	1,9674 ₃ ^{Ae}	2,0659 ₃ ^{Be}	1,9759 ₃ ^{Ae}	2,0930 ₃ ^{Be}	2,3345 ₃ ^{De}	2,9789 ₃ ^{Fe}	2,6216 ₃ ^{Ed}

A táblázatokban szereplő értékek átlagértéket jelentenek. Az alsó index a mintaszámot jelzi.

Különböző nagybetűk azonos sorban (vertikális irány) szignifikáns különbséget jeleznek $P = 0,05$ %-os szinten.

Különböző kisbetűk azonos oszlopban (sugárirány) szignifikáns különbséget jeleznek $P = 0,05$ %-os szinten.

1. Táblázat Összcukortartalom magasság szerinti változása az álgesztes törzsben.

h (m)	0,04	1	2,05	2,96	4	5	6	7	8
a	39,7717 ₃ ^{EFab}	46,5820 ₃ ^{EF}	39,8970 ₃ ^{EFd}	35,8037 ₃ ^{DEFd}	42,6550 ₃ ^{Fd}	39,2593 ₃ ^{EFd}	23,1385 ₃ ^{ABCb}	29,6161 ₃ ^{CDEcd}	28,8282 ₃ ^{BCDEbc}
b	48,3370 ₃ ^{Db}	40,5167 ₃ ^{CDef}	30,2290 ₃ ^{ABbc}	32,2030 ₃ ^{ABCcd}	34,3777 ₃ ^{BCc}	30,8390 ₃ ^{ABc}	29,8500 ₃ ^{ABc}	32,1933 ₃ ^{ABCd}	33,9603 ₃ ^{BCc}
c	43,9397 ₃ ^{Fb}	33,3250 ₃ ^{DEde}	31,8840 ₃ ^{CDEcd}	27,1413 ₃ ^{ABCDbc}	24,9890 ₃ ^{ABCb}	26,3854 ₃ ^{ABCDbc}	25,0874 ₃ ^{ABCb}	23,8179 ₃ ^{ABbc}	24,7963 ₃ ^{ABCb}
d	39,1900 ₃ ^{Cab}	24,5070 ₃ ^{ABbc}	24,5500 ₃ ^{ABbc}	24,1163 ₃ ^{ABb}	23,7230 ₃ ^{ABb}	22,7598 ₃ ^{ABb}	22,0550 ₃ ^{ABb}	20,1817 ₃ ^{Ab}	22,8423 ₃ ^{ABb}
e	29,8757 ₃ ^{CDa}	22,0390 ₃ ^{ABb}	22,1583 ₃ ^{ABb}	23,7153 ₃ ^{ABCb}	22,5590 ₃ ^{ABCb}	22,1993 ₃ ^{ABb}	21,0608 ₃ ^{Ab}	23,1965 ₃ ^{ABCb}	24,1182 ₃ ^{ABCDb}
f		30,0913 ₃ ^{ABCDcd}	24,6323 ₃ ^{ABCDbc}	22,6210 ₃ ^{ABb}	22,8663 ₃ ^{ABb}	21,5000 ₃ ^{Ab}	23,0684 ₃ ^{ABCb}	22,3011 ₃ ^{ABb}	28,8768 ₃ ^{ABCDbc}
g		4,3303 ₃ ^{ABa}	5,1783 ₃ ^{ABa}	5,5800 ₃ ^{Ba}	2,7003 ₃ ^{Aa}	5,5909 ₃ ^{Ba}	5,3623 ₃ ^{ABa}	3,9260 ₃ ^{ABa}	3,0926 ₃ ^{ABa}
h				5,0400 ₃ ^{ABa}	2,5227 ₃ ^{Aa}	1,7606 ₃ ^{Aa}	4,7486 ₃ ^{ABa}	3,3844 ₃ ^{ABa}	3,8969 ₃ ^{ABa}

h (m)	9	10	11	12	12,5	13,5	14,5	15
a	23,9477 ₃ ^{ABCb}	36,9485 ₃ ^{EFc}	29,5270 ₃ ^{CDEb}	29,9690 ₃ ^{CDEbc}	22,2314 ₃ ^{ABCb}	14,6835 ₃ ^{Ab}	25,3229 ₃ ^{ABCDb}	18,1521 ₃ ^{ABa}
b	29,1278 ₃ ^{ABc}	30,5582 ₃ ^{ABbc}	33,4341 ₃ ^{BCb}	34,3420 ₃ ^{BCbc}	31,0715 ₃ ^{ABcd}	23,7196 ₃ ^{Ac}	33,9555 ₃ ^{BCc}	28,3592 ₃ ^{ABb}
c	24,2434 ₃ ^{ABbc}	29,4712 ₃ ^{BCDbc}	29,7066 ₃ ^{BCDb}	37,2701 ₃ ^{EFc}	25,2818 ₃ ^{ABCb}	20,7346 ₃ ^{Abc}	26,8206 ₃ ^{ABCDb}	28,4494 ₃ ^{BCDb}
d	23,3025 ₃ ^{ABb}	25,7427 ₃ ^{ABb}	26,3999 ₃ ^{ABb}	28,6034 ₃ ^{Bbc}	21,8258 ₃ ^{ABb}	24,8866 ₃ ^{ABc}	26,5891 ₃ ^{ABb}	23,2197 ₃ ^{ABab}
e	22,7031 ₃ ^{ABCb}	26,9797 ₃ ^{ABCDb}	25,9819 ₃ ^{ABCDb}	31,4415 ₃ ^{Dbc}	26,7656 ₃ ^{ABCDbcd}	28,0430 ₃ ^{ABCDcd}	24,6539 ₃ ^{ABCDb}	28,5507 ₃ ^{BCDa}
f	22,6991 ₃ ^{ABb}	31,7900 ₃ ^{ABa}	28,2775 ₃ ^{ABCDb}	25,6074 ₃ ^{ABCDb}	32,6866 ₃ ^{CDd}	33,9291 ₃ ^{Dd}		
g	3,4417 ₃ ^{ABa}	4,8494 ₃ ^{ABa}	4,9539 ₃ ^{ABa}	4,4109 ₃ ^{ABa}	3,0995 ₃ ^{ABa}	2,8998 ₃ ^{ABa}	4,0775 ₃ ^{ABa}	
h	5,5828 ₃ ^{ABa}	7,4069 ₃ ^{Aa}	2,5673 ₃ ^{Aa}	14,2796 ₃ ^{Ca}		1,8349 ₃ ^{Aa}		

2. Táblázat Összcukortartalom magasság szerinti változása a nem álgesztes törzsben.

h (m)	0,05	1	2	3	4	5	6	7	8	9
a	27,4309 ₃ ^{Fa}	23,9777 ₃ ^{DEFa}	22,8602 ₃ ^{CDEFa}	16,8881 ₃ ^{ABCa}	24,4161 ₃ ^{EFa}	19,2503 ₃ ^{BCDEbc}	17,7457 ₃ ^{ABCDa}	19,2717 ₃ ^{BCDEa}	13,4263 ₃ ^{ABa}	11,2444 ₃ ^{Aa}
b	30,0211 ₃ ^{Ca}	28,7954 ₃ ^{Ca}	24,8628 ₃ ^{ABCa}	21,4909 ₃ ^{ABCa}	22,7468 ₃ ^{ABCa}	21,5310 ₃ ^{ABCc}	21,9849 ₃ ^{ABCb}	16,8822 ₃ ^{Aa}	18,3759 ₃ ^{ABbc}	20,9577 ₃ ^{ABCb}
c	28,4712 ₃ ^{Ea}	27,8022 ₃ ^{Ea}	24,1757 ₃ ^{CDEa}	22,1754 ₃ ^{BCDa}	20,7416 ₃ ^{BCa}	16,0802 ₃ ^{Aab}	22,5074 ₃ ^{BCDc}	18,5772 ₃ ^{ABa}	20,3404 ₃ ^{ABCc}	18,4995 ₃ ^{ABb}
d	26,8289 ₃ ^{Ca}	23,8760 ₃ ^{ABCa}	25,0941 ₃ ^{BCa}	22,2970 ₃ ^{ABCa}	21,7412 ₃ ^{ABCa}	15,8253 ₃ ^{Aa}	20,8706 ₃ ^{ABCa}	19,2529 ₃ ^{ABCa}	17,6339 ₃ ^{ABbc}	19,6992 ₃ ^{ABCb}
e	22,7916 ₃ ^{BCa}	24,5372 ₃ ^{Ca}	24,8098 ₃ ^{ABCa}	20,6204 ₃ ^{ABa}	17,1024 ₃ ^{ABCa}	13,7608 ₃ ^{Aa}	18,9388 ₃ ^{ABCab}	16,4089 ₃ ^{ABa}	16,1377 ₃ ^{Aab}	21,8491 ₃ ^{ABc}

h (m)	10	11,4
a	22,2637 ₃ ^{CDEFa}	22,8123 ₃ ^{CDEFa}
b	27,3833 ₃ ^{BCa}	26,0680 ₃ ^{ABCa}
c	26,4997 ₃ ^{DEa}	33,1418 ₃ ^{Fb}
d	25,9363 ₃ ^{Ca}	22,9326 ₃ ^{ABCa}
e	24,9969 ₃ ^{BCa}	24,1448 ₃ ^{ABCa}

A táblázatokban szereplő értékek átlagértéket jelentenek. Az alsó index a mintaszámot jelzi.

Különböző nagybetűk azonos sorban (vertikális irány) szignifikáns különbséget jeleznek $P = 0,05$ %-os szinten.

Különböző kisbetűk azonos oszlopban (sugárirány) szignifikáns különbséget jeleznek $P = 0,05$ %-os szinten.

1. Táblázat Fehérjetartalom magasság szerinti változása az álgesztes törzsbén.

h (m)	0,04	1	2,05	2,96	4	5	6	7	8	9
a		0,1544 ₂ ^{Aa}	0,1438 ₂ ^{Aa}	0,1769 ₂ ^{Aa}	0,1378 ₂ ^{Aab}	0,0985 ₃ ^{Aa}	0,1320 ₃ ^{Aa}	0,1607 ₃ ^{Aa}	0,1216 ₃ ^{Aa}	0,1275 ₃ ^{Aa}
b	0,2943 ₁	0,3267 ₂ ^{Cb}	0,2535 ₂ ^{BCb}	0,3021 ₂ ^{Cb}	0,1814 ₂ ^{ABb}	0,1616 ₃ ^{ABab}	0,1331 ₃ ^{Aa}	0,1634 ₃ ^{ABa}	0,1096 ₃ ^{Aa}	0,1094 ₃ ^{Aa}
c	0,4841 ₂ ^{Fa}	0,5011 ₂ ^{Fc}	0,4015 ₂ ^{DEFc}	0,4705 ₂ ^{EFc}	0,3946 ₂ ^{CDc}	0,3537 ₃ ^{BCc}	0,3219 ₃ ^{Bbc}	0,4341 ₃ ^{DEFb}	0,2485 ₃ ^{Abc}	0,1833 ₃ ^{Aab}
d	0,7877 ₂ ^{FGc}	0,5844 ₂ ^d	0,7010 ₂ ^{Ff}	0,5759 ₂ ^{Ed}	0,5092 ₂ ^{DEd}	0,3571 ₃ ^{ABCc}	0,3634 ₃ ^{ABCc}	0,3235 ₃ ^{ABab}	0,3405 ₃ ^{ABc}	0,3996 ₃ ^{ABCDc}
e	0,6249 ₂ ^{Eb}	0,5817 ₂ ^{DEd}	0,4891 ₂ ^{BCDEd}	0,5679 ₂ ^{DEd}	0,5102 ₂ ^d	0,4939 ₃ ^{CDEd}	0,4051 ₃ ^{ABCc}	0,3350 ₃ ^{ABab}		0,4688 ₃ ^{ABCDc}
f		0,5572 ₂ ^{BCcd}	0,5799 ₂ ^{BCe}	0,5900 ₂ ^{Cd}	0,5322 ₂ ^{BCd}	0,3445 ₃ ^{Ac}	0,5328 ₃ ^{BCd}	0,6440 ₃ ^{CDc}	0,5408 ₃ ^{BCd}	0,5783 ₃ ^{BCd}
g		0,3261 ₂ ^{BCDEb}	0,3939 ₂ ^{DEFc}	0,5158 ₂ ^{Fcd}	0,1906 ₂ ^{ABCb}	0,1917 ₃ ^{ABCb}	0,2222 ₃ ^{ABCDab}	0,3478 ₃ ^{CDEFab}	0,1347 ₃ ^{Aab}	0,2122 ₃ ^{ABCDb}
h				0,1725 ₂ ^{CDa}	0,1017 ₂ ^{ABa}	0,0870 ₃ ^{Aa}	0,1724 ₃ ^{CDa}	0,2191 ₃ ^{DEa}	0,1139 ₃ ^{ABa}	0,1736 ₃ ^{CDab}

h (m)	10	11	12	12,5	13,5	14,5	15
a		0,1999 ₃ ^{Aab}	0,1645 ₃ ^{Aab}		0,3995 ₃ ^{Bbc}		0,4667 ₃ ^{Ba}
b			0,3392 ₃ ^{Ccd}		0,4947 ₃ ^{Dc}	0,4446 ₃ ^{Da}	0,5167 ₃ ^{Da}
c			0,4532 ₃ ^{DEFe}		0,8751 ₃ ^{Gd}		0,9594 ₃ ^{Hb}
d	0,4095 ₃ ^{ABCDc}	0,3023 ₃ ^{Ac}	0,4236 ₃ ^{BCDde}	0,4643 ₃ ^{CDb}	0,8850 ₃ ^{GHd}	0,8075 ₃ ^{FGb}	0,9678 ₃ ^{Hb}
e			0,3317 ₃ ^{Ac}		0,9990 ₃ ^{Fde}	1,1887 ₃ ^{Gc}	1,1891 ₃ ^{Gc}
f	0,5652 ₃ ^{BCd}	0,6621 ₃ ^{CDd}	0,4179 ₃ ^{ABde}	0,7661 ₃ ^{Dc}	1,0271 ₃ ^{Ee}		
g	0,0967 ₃ ^{Aa}	0,2405 ₃ ^{ABCDb}	0,1308 ₃ ^{Aa}	0,1484 ₃ ^{ABa}	0,2361 ₃ ^{ABCDa}	0,4277 ₃ ^{EFa}	
h	0,1567 ₃ ^{BCb}	0,1554 ₃ ^{BCab}	0,2460 ₃ ^{Eb}		0,3407 ₃ ^{Fab}		

2. Táblázat Fehérjetartalom magasság szerinti változása a nem álgesztes törzsbén

h (m)	0,05	1	3	5	7	9	11,4
a	0,1984 ₃ ^{BCDa}	0,1113 ₃ ^{Aa}	0,1956 ₃ ^{BCDab}	0,1290 ₃ ^{ABa}	0,1836 ₃ ^{BCa}	0,2604 ₃ ^{Da}	0,2548 ₃ ^{CDa}
b	0,2489 ₃ ^{CDab}	0,1768 ₃ ^{ABa}	0,1460 ₃ ^{Aa}	0,1519 ₃ ^{Aa}	0,2835 ₃ ^{Db}	0,2940 ₃ ^{Da}	0,2196 ₃ ^{BCa}
c	0,2918 ₃ ^{ABb}	0,2940 ₃ ^{ABb}	0,2582 ₃ ^{Ab}	0,2823 ₃ ^{ABb}	0,4388 ₃ ^{CDc}	0,4673 ₃ ^{Db}	0,3607 ₃ ^{BCb}
d	0,4822 ₃ ^{ABCc}	0,4009 ₃ ^{Ac}	0,4118 ₃ ^{Ac}	0,4242 ₃ ^{ABc}	0,5515 ₃ ^{Cd}	0,6665 ₃ ^{Dc}	0,5095 ₃ ^{BCc}
e	0,5094 ₃ ^{Bc}	0,4942 ₃ ^{Bd}	0,5160 ₃ ^{Bd}	0,3945 ₃ ^{Ac}	0,7372 ₃ ^{De}	0,9328 ₃ ^{Ed}	0,6155 ₃ ^{Cd}

A táblázatokban szereplő értékek átlagértéket jelentenek. Az alsó index a mintaszámot jelzi.

Különböző nagybetűk azonos sorban (vertikális irány) szignifikáns különbséget jeleznek $P = 0,05$ %-os szinten.

Különböző kisbetűk azonos oszlopban (sugárirány) szignifikáns különbséget jeleznek $P = 0,05$ %-os szinten.

