

**NYUGAT-MAGYARORSZÁGI EGYETEM
ERDŐMÉRNÖKI KAR
ROTH GYULA ERDÉSZETI- ÉS VADGAZDÁLKODÁSI TUDOMÁNYOK
DOKTORI ISKOLA**

Az erdőgazdálkodás biológiai alapjai (E2) program

Visiné Rajczi Eszter

**BÜKK (*FAGUS SYLVATICA* L.) EXTRAKTANYAGOK KÉPZŐDÉSE,
AKKUMULÁCIÓJA ÉS MEGOSZLÁSA**

**Témavezető
Dr. Albert Levente
egyetemi tanár**

**Sopron
2008**

Bükk (*Fagus sylvatica* L.) extraktanyagok képződése, akkumulációja és megoszlása

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:
Visiné Rajczi Eszter

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
SZAKIRODALMI RÉSZ	2
1. A BÜKK (FAGUS SYLVATICA L.).....	2
1.1 Általános jellemzés.....	2
1.2 Az álgesztes bükk	4
2. AZ ERDEI FÁK JÁRULÉKOS ANYAGAI.....	5
2.1 Karbonsavak	6
2.1.1 Szabad-, kötött- és őrsszav-tartalom	6
2.1.2 A fa fiziológiai állapotának hatása a savasságra.....	7
2.1.3 A szíjács és a geszt savtartalma.....	7
2.1.4 Az álgesztes bükk pH-ja, savtartalma és pufferkapacitása	8
2.1.5 A savasság hatása a faanyag ipari felhasználására	10
2.2 Kioldható szénhidrátok	10
2.2.1 Szénhidrátok a levélben.....	12
2.2.1.1 A keményítő és a szacharóz szintézise és bomlása	12
2.2.1.2 Ontogenetikuss és környezeti változások hatása a levelek szénhidrát anyagcseréjére	15
2.2.2 Szénhidrátok fás szövetekben.....	18
2.2.2.1 A nem-szerkezeti szénhidrátok megoszlása és tulajdonságai	19
2.2.2.2 A szénhidrátok sugár irányú eloszlása és metabolizmusa.....	21
2.2.2.3 A szénhidrát raktárak szezonális változásai	22
2.2.2.4 A szénhidrátok szerepe a másodlagos differenciálódásban	23
2.2.2.5 Abiotikus tényezők hatása fatörzsek szénhidrát raktáaira	24
2.2.3 A kioldható szénhidrátok az álgesztes bükkben	24
2.2.4 A kioldható szénhidrátok szerepe a gesztosedés folyamatában	26
2.3 Polifenolok.....	28
2.3.1 A polifenolok bioszintézise	28
2.3.2 A polifenolok megoszlása és akkumulációja az erdei fákban	30
2.3.3 Polifenolok az álgesztes bükkben.....	31
KUTATÁSI CÉLOK	34
KÍSÉRLETI RÉSZ	35
3. MINTA, ANYAG ÉS MÓDSZER.....	35
3.1 Vizsgált törzsek és mintakorongok.....	35
3.1.1 A mintavétel szempontjai.....	35
3.1.2 A fakorongok feldolgozása, mintavételi helyek a korongban	37
3.1.3 Mintaelőkészítés	38
3.2 Extrakció, anyag, eszköz és vizsgálati módszer	38
3.2.1 A pH, szabad-, kötött- és őrsszav-tartalom meghatározása.....	39
3.2.2 Kioldható szénhidrátok	40
3.2.2.1 Az őrsszucker-tartalom meghatározása.....	40
3.2.2.2 A kioldható szénhidrátok minőségi és mennyiségi vizsgálata	40
3.2.3 Polifenolok	42
3.2.3.1 A totálfenol-tartalom mérése	42
3.2.3.2 A (+)-katechin meghatározása	42
KÍSÉRLETI EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE	44
4. KÉMIAI KOMPONENSEK ÉS PARAMÉTEREK A BÜKK FAANYAGÁBAN	44
4.1 A pH, szabad-, kötött- és őrsszav-tartalom	44
4.1.1 A savasság változása a vegetációs időszak alatt.....	44
4.1.2 Korreláció a pH-érték és a savtartalom között	45
4.2 A kioldható szénhidrátok mennyiségének vizsgálata.....	47
4.2.1 Az extrakciós módszerek összehasonlítása	47
4.2.2 A kioldható őrsszucker-tartalom sugár irányú megoszlása.....	51

4.2.3 A kioldható összcukor-tartalom magasság szerinti megoszlása	53
4.2.4 A kioldható szénhidrátok minőségi és mennyiségi vizsgálata.....	55
4.2.4.1 A mono- és oligoszacharidok sugár irányú megoszlása.....	56
4.2.4.2 A mono- és oligoszacharidok mennyiségének megoszlása a vegetációs időszakban	60
4.2.4.3 A mono- és oligoszacharidok mennyiségének megoszlása a vegetációs időszakban álgesztes bükben.....	62
4.2.4.4 A mono- és oligoszacharidok magasság szerinti megoszlása	64
4.3 A polifenolok megoszlása.....	69
4.3.1 A totálfenol és a (+)-katechin sugár irányú megoszlása.....	69
ÖSSZEFOGLALÁS	71
5. AZ ELVÉGZETT KÍSÉRLETES MUNKA ÖSSZEGZÉSE.....	71
6. TÉZISEK.....	73
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	74
IRODALOMJEGYZÉK	75
MELLÉKLETEK.....	84

A KUTATÁSI TÉMA JELENTŐSÉGE

A bükk (*Fagus sylvatica* L.) hazánkban őshonos értékes kemény lombos fafaj. Magyarország erdőterületéből 6,1 %-kal részesedik, az összes hazai erdők értékének 20 %-át a bükkösök adják.

A legfejlettebb ökoszisztémákban tenyészik, kiegyensúlyozott, atlantikus, humid klímájú termőhelyeket kedvel. Bükkösök hazánkban a Göcsejben, a Bakonyban, a Pilisben, a Börzsönyben, a Mátrában és a Bükkben találhatók.

Az állomány jelentős százalékában színes geszt (álgeszt) képződik, ami nagymértékben csökkent a bükk faanyag kereskedelmi értékét. A jelenség évről-évre terjed, az álgesztes faegyedek aránya folyamatosan nő a bükkösökben. Az álgesztesedés kutatása kiemelt téma az EU-ban.

Magyar kutatók korábban nem vizsgálták a magyarországi bükk járulékos anyagait, a faszövetek kémiai paramétereit.

A járulékos anyagok közül elsősorban a kioldható szénhidrátok megoszlásának és akkumulációjának a feltérképezésére, vizsgálatára öszpontosítottam. A nem szerkezet-alkotó szénhidrátok mind a primer, mind a szekunder anyagcsere fontos képviselői, összekapcsolják a két metabolizmust. Fontos feladatokat látnak el a növények anyagcsere folyamataiban, pl. a polifenolok szintézisében szénforrásoknak, prekursoroknak tekinthetők.

- Vizsgáltam a kioldható szénhidrátok megoszlását egészséges és álgesztes bükk törzsekben sugár irányban, különböző magassági szinteken, az évszakok függvényében.
- Összehasonlítottam az egészséges bükk, az akác és a kocsánytalan tölgy kötött-, szabad- és összesav-tartalmának megoszlását.
- Vizsgáltam a polifenolok megoszlását egészséges és álgesztes bükk törzsekben sugár irányban a kéregtől a bélíg.

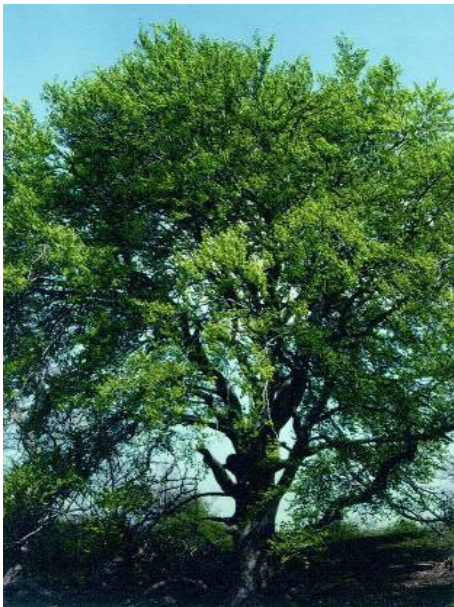
SZAKIRODALMI RÉSZ

1. A BÜKK (*FAGUS SYLVATICA* L.)

1.1 Általános jellemzés

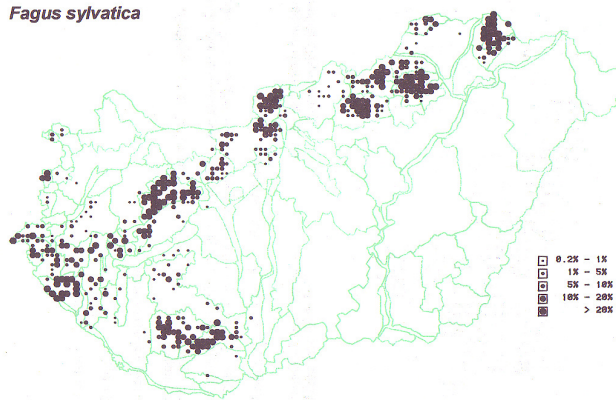
A bükk (1. ábra) hazánkban őshonos értékes kemény lombos fafaj. Magyarország erdőterületéből 6,1 %-kal részesedik, élőfakészlete a magyar erdők élőfakészletének közel 11,8 %-a (ÁLLAMI ERDÉSZETI SZOLGÁLAT, 2002). Az összes hazai erdők értékének 20 %-át a bükkösök adják (BONDOR, 1986).

A legfejlettebb ökoszisztémákban tenyészik, kiegyensúlyozott, atlantikus, humid klímájú termőhelyeken található, a számára kevésbé kedvező helyeken javítja a mikro- és mezoklímát. A jelenlétével kialakult erdei társulások állat- és növényfajokban gazdagok, szilárdak és ellenállóak. A bükk értékes és szép küllemű faanyagát széles körben hasznosítják, így a fapiacra a nemes tölgyek és a fenyők választékához hasonló árbevételt biztosít.



1. ábra A bükk (*Fagus sylvatica* L.).

Hazája és elterjedése. A bükk hazája Európa. A legszebb bükkösök a Kárpátokban és az Alpokban találhatóak, de él bükk a Balkán hegységben, a Dinárokban, a Pireneusokban, és másutt is. Hazánkban bükk főleg a Göcsejben, a Bakonyban, a Pilisben, a Börzsönyben, a Mátrában és a Bükkben található (2. ábra).



2. ábra A bükk (*Fagus sylvatica* L.) hazai elterjedése (BARTHA és MÁTYÁS, 1995).

Termőhelyi igénye. Hegyvidéki fafaj, amely a szélsőséges hőmérsékleti viszonyokat nem kedveli. Különösen érzékeny a kései fagyokra, a viharos szelekre és a hosszantartó száraz melegre. Fiatal korában nagyon árnyéktűrő, még léces korban is elviseli a mérsékelt árnyalást. Felszabadítása után rohamos növekedésnek indul. Gazdag lombhullásával javítja, 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 található. 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. A villásodás a leggyakoribb törzselágazási hibája a bükknek. Elsőrendű fa.

A korona. Alakja zárt állásban fordított, csúcsán álló kúp, melynek felső része idős korban egyre inkább félgömb alakúvá válik.

Gyökere. Erőteljesen szerteágazó, viszonylag sekély ágas. Emiatt a viharos szelek gyakran okoznak jelentős károkat, különösen a hirtelen és erősen megbontott bükkösökben.

Kérge. Hamuszürke, mindvégig sima és vékony.

Rügyei. Hosszúak, elállóak, sok pikkelyesek, világosbarnák, orsó alakúak, hegyesek, váltakozó állásúak, fénylők és csupaszok. Termőrügyei vastagok, duzzadtak.

Hajtásai. Fiatalon finoman pelyhesek, később kopaszok, fénylők, barnák. Gyakran lecsüngőek.

Levelei. Bőrneműek, tojásdadok, 6-10 cm hosszúak, ép élűek vagy kissé hullámos szélűek, fiatalon finoman pelyhesek. Az idősebb levelek felül kopaszok, csak a levelek fonákja marad molyhos a gerincek mentén és az érzugokban. Néha a levelek széle is mindvégig pillás. Az oldalsó levélerek párhuzamosak, számuk oldalanként 6-8. A levél felülete fénylő sötétzöld, hátlapja világosabb zöld. Néha az ősszel elszáradt lombzat áttelel a fán, és csak tavasszal hull le.

Virágai. Egyivarúak, egylakiak. A nővirágok a hajtás felső leveleinek hónaljából erednek, rövid, felálló, zöldes, erősen szőrös fejcskét képeznek, közülük nyúlnak ki a bíborpiros bibék. A hímvirágok a hajtások alsóbb leveleinek hónaljából nő, 5-6 cm hosszú kocsányon lógó sárga fejcské. A zöld lombok megjelenésével egy időben, május elején virágzanak.

Termése. Tüskés kupacsú makk (3. ábra). Hajtott tüskékkel borított tojásdad alakú, érésig zárt kupacs barna színű, benne 2-3 három élű, sima héjú, barna makk található. A makk

októberben érik és hullik, 60-70 éves korától terem. Termést csak 8-10 évenként hoz. Bő termést még ennél is ritkábban. Természetes felújítása hosszú időt igényel.



3. ábra A bükk termése a tüskés kupacsú makk.

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 évi növedéket. Meghaladhatja a 30 m-es magasságot és a 80-100 cm-es mellmagassági átmérőt. Általában 80-100 évig tartjuk fenn.

Fája. A bükk szórt likacsú, színfával rendelkező szíjácsos fa. Az évgyűrűhatárok jól látszanak, a bélsugarak szélesek és nagyszámúak, amelyek a sugármetszeten pirosas barna csíkokat képeznek, a húrmetszeten jellegzetes orsó alakúak. A fa színe sárgás, pirosas-fehér. A kitermelt fa rövid idő alatt befülled, és álgesztessé válik. Fája nem elég ellenálló, a bélből kiindulva gyorsan romlik. Sérüléseit nehezen heveri ki, mert sarjadzóképesége is gyenge. Felhasználása sokoldalú. Kiváló hámozási rönk, asztalos áruk, mezőgazdasági és háztartási eszközök készülnek belőle, jó bútorfá, kiváló bognárfá és tűzifa.

Károsítója. Sima kérgén hirtelen felszabadításra héjaszás lép fel. A megritkított állományokban gyakori a széldöntés. Jelentős kárt okoz a bükkgally tetű és a bükk pajzstetű. A tetűk szúrása nyomán a kéreg megpuhul, megduzzad, majd a téli hidegben felreped és fagydudorok keletkeznek rajta.

Életkora. A bükk a közepesen hosszú életkort elérő fafajok közé tartozik. A tölgy és a szelídgesztenye túléli. Átlagosan 300-400 évet él, a termőhelytől és a károsítóktól függően.

Változatai. Legelterjedtebb a vérbükk, mely különösen parkokban, ligetekben nagyon mutatós.

1.2 Az álgesztes bükk

Az egészséges bükk egész vágási felülete egyöntetűen világos színű (4. ábra). Az állomány jelentős százalékának faanyagában azonban ettől eltérően színes geszt képződik, amit "álgeszt"-nek neveznek (5. ábra). A színes/álgesztesedés az élő bükk legfontosabb szerkezeti és szín anomáliája, amely a faállomány értékét jelentősen (fatermési osztályonként 23-27 %-kal) csökkenti, és ezzel jelentősen befolyásolja a bükktermesztés gazdaságosságát. A színes geszt képződési folyamatában mélyreható morfológiai, faanatómiai változások következnek be. Ezek jelentősen befolyásolják a színes gesztű faanyag tulajdonságait, amely így egyes tulajdonságaiban eltér az egészségestől. Nedvességtartalma 60 % alá csökken és eloszlása

megváltozik a törzs belsejében, erősen repedezik, erősen vetemedik, lassabban szárad, védőanyagokkal nehezebben telíthető, ragaszthatósága rossz. Jellemző rá az évgyűrű menti elválás, vagy kártyásodás. A térfogati sűrűség, rugalmasság, valamint a hajlító- és nyomószilárdság tekintetében nem mutat rosszabb technológiai tulajdonságokat, mint a világos gesztű, ennek ellenére igényesebb termékek előállítására a bútoriparban nem alkalmazzák és a kereskedelemben csak alacsonyabb áron értékesíthető.



4. ábra A bükk vágási felülete.



5. ábra Az álgesztes bükk vágási felülete.

A bükk színes geszt képzését fiziológiás és patológiás okokra vezetik vissza. Feltételezik, hogy szerepet játszanak genetikai paraméterek, abiotikus és biotikus tényezők által kiváltott stresszhatások (gombák, baktériumok, vírusok, szárazság, fagy, korona-, törzs-, kéreg- vagy gyökérsérülés), kedvezőtlen termőhelyi adottságok és esetleg más, máig fel nem derített tényezők is. Összefüggésbe hozzák a színes gesztésedés megjelenését és mértékét a fa korával és átmérőjével, a magas CO₂ és alacsony O₂ nyomással, és a kapillaris víz pH-jának megváltozásával. Valószínűsíthető, hogy az általános fiziológiai leromlás állapotában, a környezeti stressz váltja ki azokat a bonyolult morfológiai, kémiai és biokémiai folyamatokat, amelyek összessége a bükk színes gesztésedéséhez vezet.

Egy, a Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar Kémiai Tanszékének és az Erdőművelés Tanszéknek az oktatóiból alakult kutatócsoport másfél évtizede tanulmányozza a gesztésedés és az álgesztésedés során lejátszódó kémiai és biokémiai folyamatokat, hogy felderítse azok molekuláris hordozóit. Elsősorban a résztvevő fenoloidok, karbonsavak és enzimek vizsgálatában értek el jelentős eredményeket (ALBERT *et al.*, 1998ab,1999, 2003; HOFMANN *et al.*, 2003).

2. AZ ERDEI FÁK JÁRULÉKOS ANYAGAI

A járulékos (*extrakt*) anyagok általában a fa össztömegének max. 5%-át adják. Jellemző rájuk, hogy szerves, vagy szervesetlen oldószerekkel kioldhatók (extrahálhatók). A szerves oldószerekkel kioldható anyagok több kémiai anyagcsoportba tartoznak. Lehetnek egyszerű fenolok és polifenolok (egyszerű fenolok, lignánok, flavonoidok, kondenzált tanninok, hidrolizálható tanninok, stilbének, kinonok, tropolonok), terpének, gyanták, cukrok, cikliték, zsírok, viaszok és alkaloidok.

Az extrakt anyagok minősége és bizonyos mértékig mennyisége is jelentős mértékben függ a fa családjától, nemzetségétől, fajától és még fajtájától is. Ez az alapja a fák kémiai alapon való rendszerezésének, a kemotaxonomiának. A járulékos anyagok egy törzsön belül is jelentős mennyiségi és minőségi különbségeket mutathatnak. Megjelenésük a fa szöveti részeiben igen különböző, hatásuk is más a fa tulajdonságaira, mint a szerkezetalkotó fakomponenseké.

Elsősorban olyan sajátságok kialakításában vesznek részt, mint a szín, a szag, a tartósság és így befolyásolják a fa ragaszthatóságát, felületkezelhetőségét, szárítását és kémiai feldolgozhatóságát. Szerepet játszanak a fa élettani folyamataiban. Fontosak a fa aktív és passzív védekezési mechanizmusaiban is.

2.1 Karbonsavak

Az élő fatestben előforduló savas karakterű járulékos anyagok nagyon sokfélék és változatos élettani funkciókkal rendelkeznek (KRILOV és LASANDER, 1988). A faanyag savassága elsődleges szereppel bír a szöveti közeg redoxi tulajdonságainak kialakításában, valamint a pH-érték meghatározásán keresztül befolyásolja az enzim folyamatokat. A biotikus károsítókkal szembeni védelem egyik alapvető eszközét is a különböző, karboxil csoportot (is) tartalmazó szerves vegyületek képezik. A fa savasságát elsődlegesen a fafaj határozza meg, de jelentős szerepet játszik az életkor, a geometriai paraméterek és a fiziológiai állapot is (SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959). Egy törzsön belül a különböző faszövetek (jellemzően szíjács-gezt) között a savasságot kifejező paraméterek között eltérés van, amely elsődlegesen élettani és anatómiai jellegzetességekre vezethetők vissza. Ugyanakkor más okokkal magyarázhatók bizonyos anomáliás esetek (pl. bükk álgesztesedése) során megfigyelt jelenségek.

Az *egyszerű szerves savak*, pl. hangyasav, ecetsav, oxálsav viszonylag nagy koncentrációban vannak jelen, elsősorban a sejtnedvekben. Közvetlenül részt vesznek a sejtek anyagcseréjében, biokémiai körfolyamataiban. Az ecetsav a hemicellulóz acetilcsoportjainak hidrolíziséből keletkezik. Az oxálsav számos növény sejtnedvében található nátrium- és kalcium-sók formájában. A linolsav és palmitinsav a fás szövetekben csak nyomokban fordul elő (SWAN és AKERBLUM, 1967). A galluszsav ellagsavval együtt kis mennyiségben (0,09 - 0,25 %) megtalálható a gezt szöveiteiben.

A *fenolkarbonsavak* (vanillinsav, szalicilsav, galluszsav, ellagsav stb.) a különböző polifenollokkal együtt (pl. flavonoidok) jelentős mértékben befolyásolják a pH értékét, és védelmi funkciókat látnak el az abiotikus és biotikus stresszhatásokkal szemben. A geztben felhalmozódva konzerválják a már elhalt szöveti részeket.

2.1.1 Szabad-, kötött- és összesav-tartalom

A savasság különböző paraméterek (savtartalom, pH, pufferkapacitás) meghatározásával számszerűen is kifejezhető. Az erdei fák savtartalmát a présnedvek, vagy a vizes extraktumok vizsgálatán keresztül állapítják meg. A szakirodalomban megkülönböztetnek szabad-, kötött- és összesav-tartalmakat (ALBERT *et al.*, 1998b; 1999).

A *szabadsav-tartalom* a vizes extrakcióval kivonható savmennyiség. A szabadsav-tartalomban megjelenő kis molekulatömegű illószírsavak (hangyasav, ecetsav, stb.) meghatározására ROFFAEL *et al.*, (2000) egy viszonylag egyszerű módszert dolgoztak ki. Ennek alapjául szolgál, hogy hő hatására (103 °C) a faanyagból kidiffundálnak és zárt térben a hűtés során kondenzálódnak. Mennyiségi meghatározásuk a szabadsav-tartalom méréshez hasonlóan vizes oldatból történik bázissal történő titrálással.

A fában lévő karbonsavak nagy része nem extrahálható, kötött formában vannak jelen, ezért a *kötöttsavak* meghatározása csak indirekt módon lehetséges. A famintákat nátrium-acetát oldattal extrahálják, az extrakció során a szabadsavak kioldódnak, a kötöttsavak reagálnak a nátrium-acetáttal és a reakcióban ekvivalens mennyiségű ecetsav keletkezik. Így az összesav-

tartalom könnyen meghatározható (SUBRAMANIAN, 1983). A vizsgált fa kötőtsav-tartalmát egy kivonással számítják ki.

A karbonsavak minőségi és mennyiségi megoszlásáról a faszövetekben a savak közvetett mérésén túl a szöveti pH értékei, a pufferkapacitás és a redoxpotenciál értékek nyújtanak közvetett információt.

Pufferkapacitás

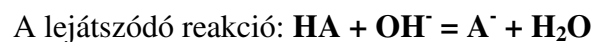
A faanyag pufferkapacitása fontos értékmérő tulajdonság. Ennek meghatározása szintén nem egységes, a legelterjedtebb a Lambuth-módszer (LAMBUTH, 1967). Ennek lényege, hogy a faanyag vizes extraktumát sósavval 3 pH-értékig, míg nátrium-hidroxiddal 7 pH-értékig titrálják. A titráláshoz szükséges sav, illetve lúg mennyiségének függvényében megkülönböztetjük a sav-, illetve bázis-pufferkapacitást.

Sav hozzáadásánál:



$$\text{pufferkapacitás} = \frac{9 \cdot c_{\text{HA}} \cdot c_{\text{A}^-}}{10 \cdot c_{\text{HA}} + c_{\text{A}^-}}$$

Bázis hozzáadásánál:



$$\text{pufferkapacitás} = \frac{9 \cdot c_{\text{HA}} \cdot c_{\text{A}^-}}{10 \cdot c_{\text{A}^-} + c_{\text{HA}}}$$

2.1.2 A fa fiziológiai állapotának hatása a savasságra

A fa életkora, fiziológiai állapota és a termőhely (GÄUMANN, 1935; SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959) meghatározó paraméterek a savasság tekintetében. A fiziológiai állapot kapcsán FENGEL (1987) megállapította, hogy a bükk-szíjács présnedvének pH-ja –melyet a termőhely is befolyásol, és amely viszonylag állandó érték– a fa jelentős károsodása esetén az 5,4-es értékről 4,9-5,0 körüli értékre csökken. A változás azonban egyedenként jelentős szórást mutathat. A savasság tekintetében egy fajon belül is jelentős egyedi különbségek lehetnek.

2.1.3 A szíjács és a geszt savtartalma

A legtöbb fafaj esetében a geszt pH-ja alacsonyabb, savtartalma pedig magasabb, mint a szíjácsé (1. Táblázat). Ez a megállapítás vonatkozik mind a présnedvekre, mind a faanyag vizes extraktumára (RÉTFALVI *et al.*, 2003; SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959).

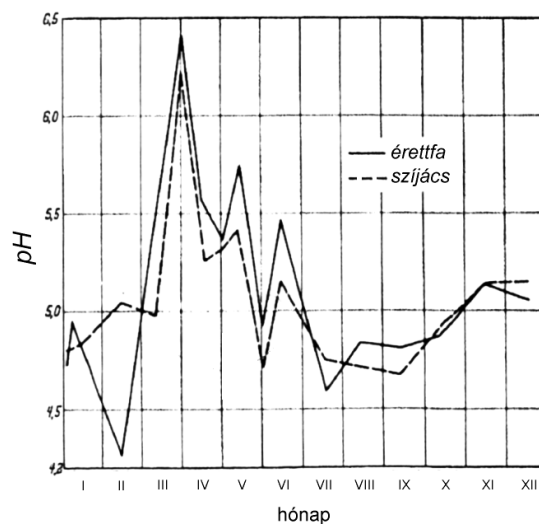
1. Táblázat Különböző fafajok savasságának radiális és vertikális változása (SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959).

Fafaj	Vörösfenyő		Douglas-fenyő		Jegenyefenyő		Bükk1		Bükk2	
Magasság [m]	2,2	10	2,2	10	2,2	10	2	15	2	15
Szójács 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

Fafaj	Szabadsav/100g faanyag	Összsav/100g faanyag	Kötöttsav/100g faanyag	Vizes extrakt pH-ja
Vörös tölgy (gestz)	0,118	2,577	2,459	6,44
Vörös tölgy (szójács)	1,845	4,183	2,338	5,74
Hikori (gestz)	1,651	2,869	1,218	5,90
Hikori (szójács)	1,982	3,937	1,955	5,08
Déli fenyő	1,39	4,824	3,434	5,01
Fehér fenyő (szójács)	0,588	2,071	1,483	6,04
Douglas fenyő	1,93	9,130	7,200	4,20

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

SANDERMANN és ROTHKAMM (1959) mérései szerint a *bükk* szójácsának és érett fájának pH-ja szezonálisan is jelentősen változik (6. ábra).

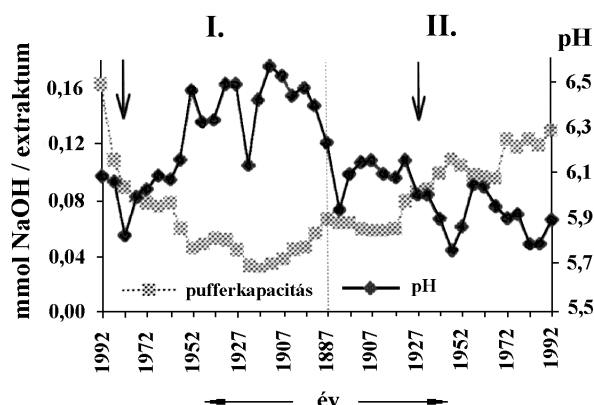


6. ábra A pH szezonális változása a bükk szójácsában és érett fájában (SANDERMANN és ROTHKAMM, 1959).

2.1.4 Az álgesztes bükk pH-ja, savtartalma és pufferkapacitása

SEELING (1991) mérései szerint az álgesztes faanyag présnedveinek pH-ja szignifikánsan magasabb (pH= 6 fölötti) mint a fehér faanyagból vett mintáé. A jelenségre nem adott pontos magyarázatot. A fehér és vörös faanyag pH-értékeinek szignifikáns különbségét ALBERT *et*

al., (1998a,b; 1999), valamint BAUCH és KOCH (2001) száraz faanyag vizes extraktumából mért pH és savtartalom-mérései által is megerősítette.



7. ábra A pH és a pufferkapacitás sugár irányú változása *álgesztes* bükkben (ALBERT 1998b, 1999). A nyilak a színhatárt jelzik.

ALBERT *et al.*, (1998b, 1999) mérték a pH és a pufferkapacitás sugár irányú változásait a kéregtől a béli *álgesztes* bükkben. A vizsgálat egy 146 éves vörös gesztű bükk 60,5 cm átmérőjű mintakorongján történt. A mintát mellmagasságból vették. Megállapították, hogy a színhatár után a pH 6 fölé emelkedik, a pufferkapacitás pedig enyhén lecsökken (7. ábra).

A vörösgesztű bükk esetében SEELING (1991) a szíjácsra 5,8 és a vörös gesztre 6,1-es pH-t mért, ami ellentétes a hagyományos színes gesztésedésnél tapasztaltakkal. A vörös geszt nedveinek hangyasav tartalma tízszerese, ecetsav tartalma mintegy ötszöröse a szíjácsénak. Az ennek ellenére mért pH emelkedés feltételezhetően más savas komponensek (pl. fenolkarbonsavak) koncentráció csökkenésének tulajdonítható. Az *álgeszt* képződés során ui. a színhatár szöveti környezetében ezek az anyagok enzimkatalizált reakciókban átalakulnak (2. Táblázat).

A Nyugat-magyarországi Egyetem, Erdőmérnöki Kar Kémiai Intézetében évek óta folynak kutatások a bükk *álgesztésedés* kémiai hátterének tisztázására. Ezen vizsgálatok során méréseket végeztünk a bükk savasságával kapcsolatosan és néhány összefüggést már sikerült tisztáznunk. Megállapítottuk, hogy a bükk vörös és fehér gesztje között a savasság tekintetében különbség van. Az előbbi szabad- és kötöttsav-tartalma alacsonyabb, ugyanakkor a vizes oldatának pH-értéke magasabb. A puffer kapacitások értékei szintén alacsonyabbak voltak az *álgesztes* szövetekben. Az *álgesztes* faanyag extraktumaiban mérhető magasabb pH érték és -a fehér faszövetekhez képest lecsökkent- totálfenol-tartalom között szoros kapcsolat (korreláció) van (ALBERT *et al.*, 2003).

2. Táblázat Az *álgesztes* bükk szíjácsának és vörös gesztjének pH-ja, pufferkapacitása, valamint hangya- és ecetsavtartalma (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	70,0

A szíjács és vörös geszt présnedvének pufferkapacitása nagyságrendileg hasonló.

2.1.5 A savasság hatása a faanyag ipari felhasználására

A faanyag savassága az ipari felhasználást is sokféleképpen befolyásolja:

- Szintetikus gyanták felhasználásakor (forgácslap-, rétegelt lemez-, furnérlap gyártás) a faanyagban lévő savak (a reakcióban katalizátor szerepük miatt) alapján befolyásolják a folyamatot.
- Cementkötésű forgácslap gyártás során az alacsony pH-érték rontja a cementkötés szilárdságát.
- A favédőszer megkötődését meggyorsítja a magasabb savtartalom.
- A fa pH-értéke befolyásolja a festési eljárásokat.
- A nem extrahálható, azaz kötöttsavak fontos szerepet töltenek be a karbamid-formaldehid gyanta polikondenzációs reakciójának katalízisében, ezen keresztül befolyásolják a fa ragaszthatóságát.
- A magas savtartalom fokozza a fém alkatrészek korrózióját. A savak acél fűrészlapra gyakorolt korróziós hatását KRILOV *et al.*, (1988) vizsgálták Eukaliptusz fajokban.

2.2 Kioldható szénhidrátok

A fotoautotróf anyagcsere következtében a szénhidrátok alapvető szerepet játszanak a növényi sejtek biokémiai folyamataiban, mivel a szerves vegyületek szénváza a fotoszintézis során termelt szénhidrátokra vezethető vissza. Jelentőségüket az is növeli, hogy fontos szerkezetalkotók, hiszen a sejtfalba épülve a növények vázát adják. Emellett más strukturális szerepük is van, lipidekhez kapcsolódva a glikolipidek, fehérjékhez kötődve pedig a glikoproteidok szerkezetének kialakulásához járulnak hozzá. A strukturális szerepük mellett fontos kiemelni a tápanyag szerepüket is. E hármas jelentőségük miatt érthető az a tény, hogy az egész élővilág szervesanyag ösztömegeiben a szénhidrátok aránya a legnagyobb. A növényi biokémiában a mono-, di-, oligo- és poliszacharidoknak is fontos szerepe van: az autotróf anyagcsere folyamatokhoz közvetlenül a monoszacharidok szolgáltatnak szénvázat, amelyek változatos reakcióban sokféle vegyület formájában találhatóak a növényi sejtekben. A szénhidrátok szállítása főképpen a diszacharid szacharóz formájában történik. A szénhidrátok strukturális szerepüket oligomerjeik, illetve polimerjeik formájában töltik be. A tápanyag raktározás szintén polimerek képződését jelenti. A biokémiai folyamatokban közvetlenül a monoszacharidok, illetve azok foszfátjai vesznek részt. A növényekben rengeteg, kémiaiag eltérő monoszacharid található, de csak kevés fordul elő közülük jelentős mennyiségben.

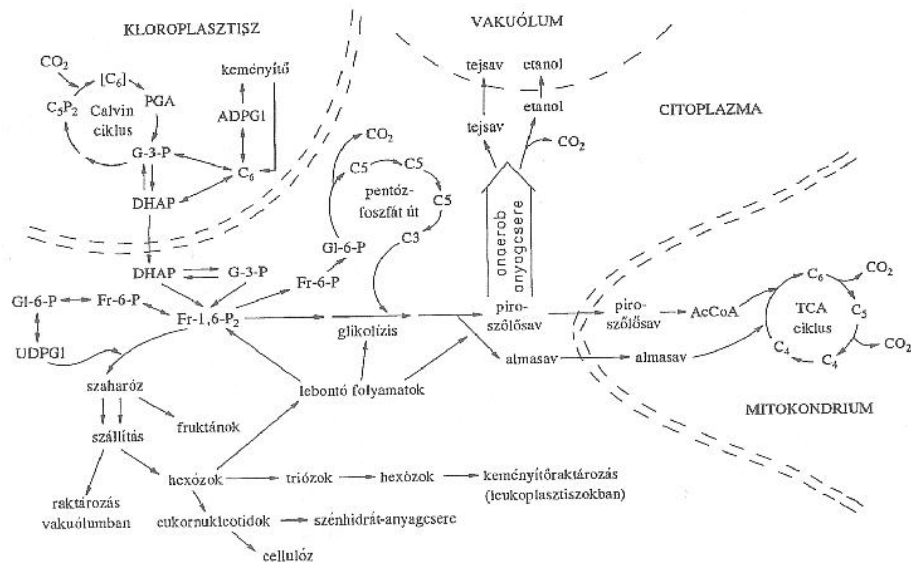
A kioldható szénhidrátok képződése, akkumulációja és megoszlása a különböző faszövetekben - a vegetációs időszakban ill. a vegetációs időszakok között - adatokat szolgáltat a cukrok fiziológiai folyamatokban betöltött szerepének tanulmányozásához.

Összehasonlító jellegű kémiai és biokémiai kutatásaim során a kioldható szénhidrátok mennyiségi és minőségi vizsgálatán keresztül kívántam felderíteni azok szerepét a bükk gesztesedésében és álgesztesedésében.

A szénhidrátok különböző módon kapcsolódhatnak be a sejt anyagcsere útjaiba, átalakulási lehetőségeiket bonyolult szabályozási mechanizmusok határozzák meg. Lényeges szempont, hogy a magasabbrendű növényekben nem fotoszintetizáló szervek, szövetek, sejtek is kialakultak, amelyek anyagcseréje lényegesen eltér a fotoszintetizáló növényi részekétől. Mivel ezek a sejtek a fotoszintetizáló szervekből kapják az anyagcseréjükhöz szükséges anyagokat, a növényi szervezetekben is ki kell alakulni egy szénhidrát szállító rendszernek. Ennek feladata részben a szénhidrátoknak a növényi szervezeten belüli transzlokációja, de

szükségszerűen kapcsolódnia kell hozzá a növényi sejtek különböző membránjain keresztül történő transzportnak is.

A szénhidrát anyagcsere



8. ábra A szénhidrát anyagcsere fő útjai és csoportosulása a növényi sejtekben (TCA: trikarbonsav) (LÁNG, 2008).

A fotoszintézis sötétszakaszában a Calvin-ciklusból triózfoszfát (DHAP) molekulák lépnek ki, amelyek további anyagcsere-folyamatok alapanyagát képezik (8. ábra). A triózfoszfát egy része a kloroplasztiszon belül marad, és hexózon illetve annak aktivált formáján keresztül keményítővé alakul. Olyan élettani állapotban, amikor a szénhidrát-felhasználás kerül túlsúlyba, a keményítő lebomlását figyelhetjük meg a plastiszokban. E bontási folyamatok során keletkező hexózok ismét triózfoszfáttá bomlanak le, és ebben a formában juthatnak ki a citoplazmába. A triózfoszfát molekulák közvetlenül a Calvin-ciklusból kilépve is kiszállíthatódnak a citoplazmába. A citoplazmában többféle folyamat játszódhat le:

- 1.) Intenzív szénhidrát felhasználás esetén a triózfoszfátok beléphetnek a glikolízisbe.
- 2.) Hexózzá alakulhatnak, majd ezt követően szacharóz szintetizálódhat belőlük. Ennek a lépésnek azért van különösen nagy jelentősége, mert a szénhidrátok főként ebben a formában szállíthatódnak a növényi szervezetekben a felhasználás helyére.
- 3.) A szacharóz többféle úton használódhat fel:
 - a.) A szénhidrát lebontás aerob (légzési) vagy anaerob reakcióiban.
 - b.) A lebontó folyamatok köztes vegyületeiből kiindulva az intermedier anyagcsere szintézis-folyamatai ágazhatnak el.
 - c.) A hexózfoszfátok nagyszámú bioszintetikus reakció nyersanyagául szolgálnak. A sejtfal szintézise szempontjából fontos megemlíteni a cellulóz bioszintézisét. A hexózfoszfátokból történő diszacharid- és poliszacharid szintézis-folyamatokban alapvető jelentősége van a cukornukleotidokká történő átalakulásuknak, ami a vegyületek aktivizálódását jelenti. A szacharóz átalakulásának érdekes reakciója a fruktán poliszacharidok képződése. Ezek a vegyületek egyes növények környezeti alkalmazkodóképességét növelik.

d.) Hexózkodra bontva, majd aktiválódva a raktározó szövetekben ismét keményítő keletkezhet belőle.

e.) Lehetőség van a szacharóz közvetlen raktározására is: pl. a cukornádban, vagy a cukorrépában a szacharóz a vakuólumban halmozódik fel.

A fotoszintézis primer termékeiből igen gyorsan létrejönnek azok a változatos szerkezetű szénhidrátok, amelyek egy része energiátároló, másik része pedig szerkezetalkotó.

A szénhidrátok bioszintézisének legfontosabb 6-szénatomos alapvegyülete a Calvin-ciklusban keletkező fruktóz-6-foszfát (F-6-P). A fruktóz-6-foszfát hexóz-foszfát-izomeráz (EC 5.1.3.9) közreműködésével α -D-glükóz-1-foszfáttá változik. Amíg az F-6-P a glikolízis kulcsvegyülete, és a belőle izomerizálódott glükóz-6-foszfát (G-6-P) pedig a pentóz-foszfát-ciklus kiindulási anyaga, addig a glükóz-1-foszfát (G-1-P) minden oligo- és poliszacharid alapmolekulája. Belőle származtatható a szacharóz és a fruktánok, továbbá a keményítő és a sejtfal-polimerek. A kloroplasztiszból kijutó triózfoszfátok anyagcsereútjainak csak egy része a szénhidrátok szintézise, belőlük származtathatók a lipidek és az aminosavak.

A szacharóznak különösen nagy jelentőséget ad a magasabbrendű növények anyagcseréjében az a tény, hogy a szénhidrátok transzportja csaknem kizárólagosan ennek a vegyületnek a szállítását jelenti. Ez feltehetően a szacharóz kis reakcióképességével magyarázható. Néhány növényben a vakuólumban koncentrálódva raktározódhat, más növényekben polimerizálódva, illetve depolimerizálódva a szervezet környezeti alkalmazkodó képességét biztosítja.

2.2.1 Szénhidrátok a levélben

A lombhullató és örökzöld fák meghatározó kioldható szénhidrátjait képezik a szacharóz, glükóz és fruktóz, valamint a nem-kioldható szénhidrátok közül a keményítő. A szacharózt transzport, azaz szállító cukornak is nevezik, ezenkívül részt vesz faj specifikus cukor alkoholok kialakulásában. Az örökzöld fák levelei nemcsak szállítják a szénhidrátokat, hanem el is raktározzák a raktározó szerveikben. A szén szállításáért a törzs és a gyökérzet mellett a az élő faszövetek (szíjács) és a kéreg szintén felelős, fő raktára a szénnek. A fenolos extraktumok képződését a gesztessedés során a szénhidrátok tartják fenn.

A legtöbb fa gyökérzete részt vesz a növényi mikrobiális interakciókban, mely interakciókban a cukroknak fontos szerepük van. A szénhidrátok helyzete és eloszlása a fa egyes szervei között és szervein kívül több tényezőtől is függ. Ezek lehetnek ontogenetikus pl.: szervek érettségi szintje, és környezeti tényezők pl.: toxikus gázok, klíma, patogén és szimbiotikus interakciók (mikorrhiza).

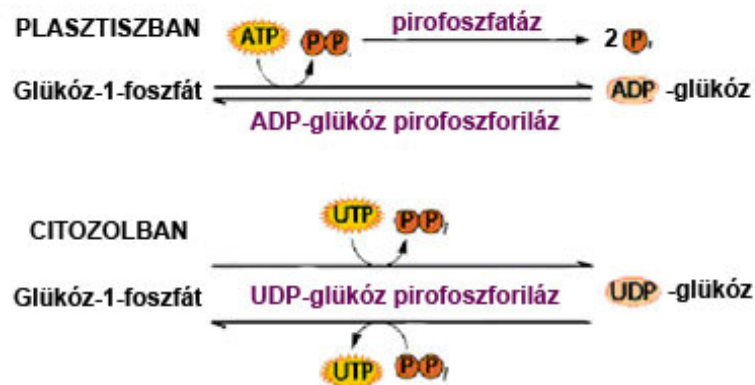
A zöld levelekből származó szénnyereség és szénhidrát export a növény növekedése és egészsége szempontjából döntő fontosságú. Ezért nagyon fontos a fotoszintézis mechanizmusa, a szénhidrát anyagcsere és raktározás (8. ábra). Az ezen a téren végzett kutatások nagy része csak a légyszárú növények vizsgálatára irányult. Van azonban néhány specifikus fiziológiás eltérés a fás szárú és légyszárú növények között, különös tekintettel a nagy mennyiségben keletkező másodrendű komponensekre pl.: ligninek, polifenolok és terpének, amelyek mennyisége a szénhidrát metabolizmusból származó szénvázak utánpótlásától függ.

2.2.1.1 A keményítő és a szacharóz szintézise és bomlása

A falevelek két nem- szerkezetalkotó szénhidrátja a keményítő és a szacharóz, amelyek fontos raktározó és szállító cukrok. Egyéb kioldható cukrok pl. hexózkodok (fruktóz, glükóz), a raffinóz

család tagjai (raffinóz, sztachióz). A cukor alkoholok is részt vesznek a széntranszportban, a sejt növekedésben (HAMPP *et al.*, 1994; KANDLER *et al.*, 1979; POPP *et al.*, 1997). A keményítő és a szacharóz a fotoszintézis végtermékeiként átalakíthatók egymásba.

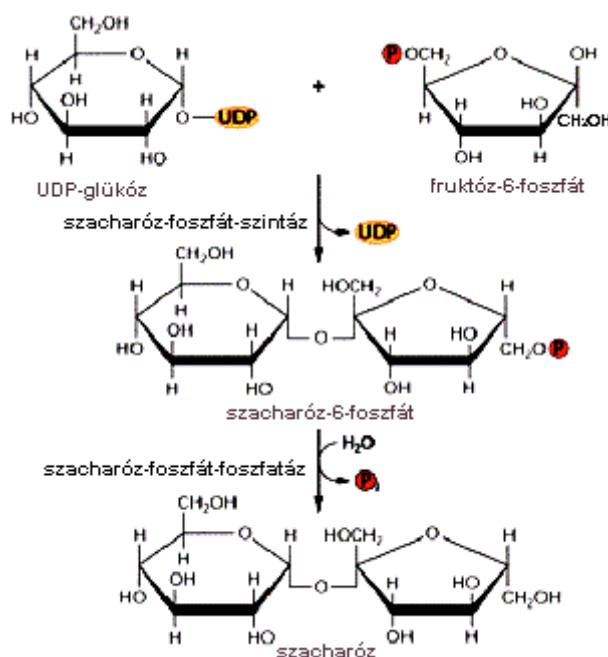
A **keményítő** a kloroplasztisban szintetizálódik és raktározódik, mint oldhatatlan komponens. Hasonlóan a lágyszárúak leveleihez a keményítő a fa leveleiben is a szénhidrát-tározó szerepét látja el, ha a fotoszintézis mértéke meghaladja az export szintjét (Lásd nyír esetén GÜNTHARDT-GOERG *et al.*, 1993; LANDOLT *et al.*, 1997). Ezenkívül a keményítő akumulálódhat bizonyos fejlődési szintek között pl. túlevelűek rügyfakadása előtt (SENSER *et al.*, 1979; EINIG és HAMPP, 1990; EGGER *et al.*, 1996), cserjék leveleiben pl. *Viscum album* fagyöngye (ENGEL, 1915), illetve fejlődő levelek plasztidjaiban (EGGER és HAMPP, 1996). Az örökzöld növényeken kívül hosszú távú keményítő akumuláció következik be lombhullató fák leveleiben is pl. tölgy csírázása előtt (BAUKNECHT, nem publikált). A keményítő szintézisében részt vevő enzim az ADP-glükóz-pirofoszforiláz (AGPase, EC 2.7.7.27) (9. ábra). A keményítő lebontásában pedig az α -amiláz (EC 3.2.1.1) és a keményítő foszforiláz (EC 2.4.1.1) játszik szerepet.



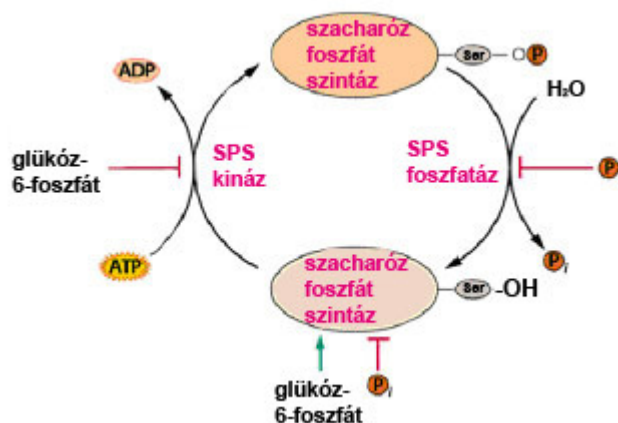
9. ábra A szacharóz szintézis egy közbelső lépése (HELL, 2006).

A **szacharóz** a citozolban szintetizálódik és sok növény vakuolumában mint szénhidrát raktár működik (10. ábra). Ez a diszacharid fontos funkciót lát el rövid és hosszú távú transzport vivőanyagként a fotoasszimiláció transzportjában. Napjainkban a szacharóz és a hexózok szabályozó funkcióját részletesen vizsgálják a génexpresszió szintjén.

A lágyszárú növényekkel ellentétben (GERHARDT *et al.*, 1987) sok fában a szacharóz szintje magas és napi szinten stabil (EINIG *et al.*, 1995), de a levél-szacharóz koncentrációjának szezonális ingadozását (fluktuáció) is leírták (norvég fenyő, EINIG *et al.*, 1995; 1997). Ez jelzi a sejtben a szacharóz szintézisének és bomlásának szigorú kontrollját.



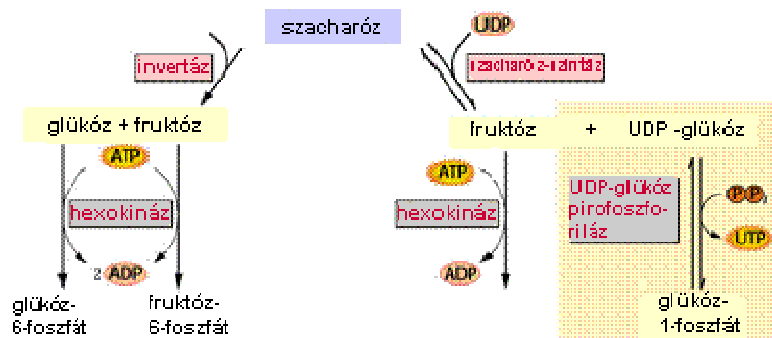
10. ábra Szacharóz szintézise a „előállító-source” szövetekben, szacharóz-foszfát-szintáz (SPS) enzimmel. Irreverzibilis folyamat a citozolban (HELL, 2006).



11. ábra A szacharóz-foszfát-szintáz (SPS) szabályozása (HELL, 2006).

A szacharóz szintézisének szabályozását a fotoszintetizáló sejtekben már korábban is vizsgálták (STITT, 1990). Két kulcs enzimet találtak, a fruktóz-1,6-bisfoszfátáz (FBPase, EC 3.1.3.11) és a szacharóz-foszfát-szintáz (SPS, EC 2.4.1.14) (11. ábra), amelyek a szacharóz szintézis áramlásszabályozásában vesznek részt. Az FBPase inhibitora a fruktóz-2,6-biszfoszfát (EC 3.1.3.46), az SPS P_i-vel inhibeálható és glükóz-6-foszfáttal aktiválható.

Nyár és fenyő egyedekben az SPS enzim Michaelis-Menten konstans (K_m) értéke 4,0-ról 2,6 mM-ra, illetve 5,2-ről 2,5 mM-ra csökken a fény aktivitás eredményeként, ami azt jelenti, hogy sokkal aktívabb lett (LOEWE, 1998). Ezért az SPS aktivitásának állapota a fruktóz-1,6-biszfoszfáttal együtt felhasználható a szacharóz szintézis indikátoraként. A szacharóz bontását katalizáló enzimek, az invertáz (EC 3.2.1.26) és a szacharóz-szintáz (SuSy, EC 2.4.1.13)) aktivitása szintén indikátorként szolgálhat a csökkenő aktivitásuk révén (12. ábra).



12. ábra Szacharóz bontása (HELL, 2006).

2.2.1.2 Ontogenetikus és környezeti változások hatása a falevelek szénhidrát anyagcseréjére

Az utóbbi években intenzíven kutatták a környezeti faktorok, a toxikus gázok (ózon), klimatikus változások, elemösszetétel (Mg, N₂) és szimbiotikus interakciók (mikorrhiza) hatásait a szénhidrát metabolizmusra.

A levél szénhidrát anyagcseréjének szezonális ingadozása

A legtöbb kutatás, amely a szénhidrátok szezonális változását vizsgálta a fák leveleiben a mérsékelt égöv és az északi éghajlat örökzöld növényeire fókuszált. Ősszel és télen, amikor a szervek alkalmazkodnak a hideghez, a fenyő tűleveleiben a keményítő-tartalom és a fotoszintetikus termékek mennyisége határozottan lecsökken (HANSEN, 1997). A raffinóz család oligoszacharidjai - a raffinóz és a sztachióz -, amelyek a meleg évszakban nem detektálhatók, ebben az időszakban megtalálhatók a szövetekben. A szacharóz és a glükóz szintje is megnő (EGGER *et al.*, 1996). A szacharóz mennyiségének emelkedése korrelál a fotoszintézis hálózatának tetemes mennyiségével, amely kedvező körülmények között (sok fény, fagyponthoz közeli hőmérséklet) jön létre (BLECHSCHMIDT-SCHNEIDER, 1990). A szacharóz koncentráció növekedése ilyen körülmények között a háromszorosan növekvő SPS enzim fehérjéinek mennyiségével is összefüggésben van.

Miután bekövetkezett a fagyhoz való alkalmazkodás a szénhidrátok (szacharóz, glükóz, fruktóz, raffinóz és sztachióz) mennyisége lecsökken. A keményítő koncentráció mindeközben drámaian megnő, pár hetes periódus alatt eléri a szárazanyag-tartalom 13 %-át (EGGER *et al.*, 1996; EINIG *et al.*, 1995). Az egy egyéves tűlevelben egy tél alatt felhalmozódott szénhidrát mennyiség ellenére a fotoszintézisből származó szén mennyiség 80%-a mégis exportból származik. Ez a következtetés vonható le, ha összehasonlítjuk a napi szén nyereséget a nem strukturális szénhidrátok változásával a levélben. A nem-szerkezetalkotó szénhidrátok növekedése a törzsben ezen alapul (EGGER *et al.*, 1996).

A rügyfakadás után az SPS enzim aktivitása megnő (K_m (F6P) értéke 4,0-ről 1,0 mM-ra csökken), amely korrelál a keményítő 8 hetes periódus alatti csökkenésével. A keményítő bomlási folyamata elősegíti a szacharóz szintézist, és ezáltal megnő a szénhidrát transzport is a levelekben. A keményítő kiürülése után az SPS enzim K_m állandója visszatér és állandósul 4,0 mM-ra. A keményítő kiürülését mikroelemzéses technikával vizsgálták fenyőlevelek különböző szöveteiben. Megállapították, hogy a keményítő először a központi cylinderből távozik, miközben a mezofill mennyiség csak 20 nap múlva tűnik el. EINIG (1997) megállapította, hogy az SPS enzim aktivitása a központi cylinderben hamarabb csökken. Ez megalapozza az SPS enzim szerepét a lombhullató fák leveleiben található keményítő

raktárak mozgósításában, és jelzi, hogy a központi cylinder fontos szerepet tölt be, mint közbelső raktározó szövet.

Összefoglalva elmondható, hogy ezen szervekben nagy mennyiségben található raktár szénhidrátok pufferként szolgálnak új levelek és hajtások növekedésében, különösen akkor, amikor a növekedéshez kevés fény áll rendelkezésre (CREGG *et al.*, 1993).

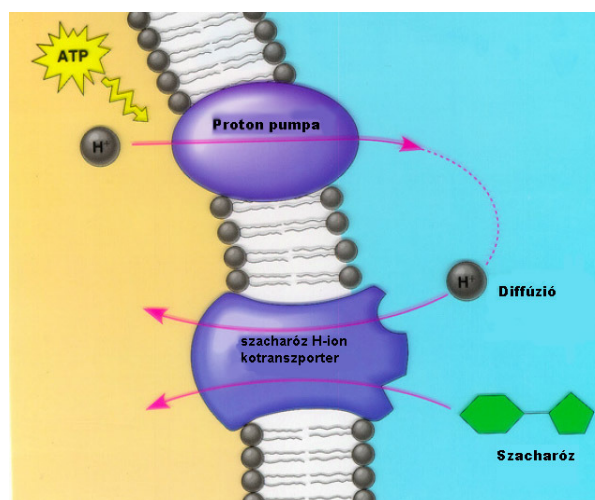
A szénhidrát anyagcsere változásai a levél fejlődése során

A norvég fenyő fejlődő tűleveleiben az importált szacharóz anyagcsere első lépése savas invertázzal történik. A keletkező hexózok, glükóz és fruktóz mennyisége korrelál a szacharóz mennyiségének friss hajtásokban és levelekben bekövetkező növekedésével. HAMPP (1994) szerint ezek a cukrok részt vesznek a sejt nyúlásában, mint szerves ozmotikusan aktív komponensek. Ezt követi a tűlevelek nyúlása, megnő a SuSy aktivitása, a fruktóz/glükóz arány egyről kettőre nő. A tűlevél szárazanyag tartalmának növekedése jelzi, hogy a tűlevél fejlődése során az import szacharóz rátapad a SuSy-ra. Amikor a tűlevél megéri a SuSy és a fruktóz-2,6-biszfoszfát mennyisége lecsökken, miközben a SPS aktivitása nő.

A keményítő szintje a norvég fenyő már nagyon fiatal tűleveleiben is magas. Ez az importált szacharóz mennyiségéből ered. A levél fejlődésének korai szakaszában a D-enzim (EC 2.4.1.25) részt vesz a keményítő forgalomban. Közben a keményítő szintézis késői szakaszában működő enzim (AGPase) és a keményítő bontásban részt vevő enzim (α -amiláz) aktivitása megnő, amely az átmeneti keményítő nagyobb arányú forgalmát eredményezi (EGGER *et al.*, 1996).

Magnézium hiány hatásai a levelek anyagcsere folyamataira

A magnézium hiányos növények leveleiben szénhidrát felhalmozódás figyelhető meg (FISCHER *et al.*, 1988). Ezen jelenség lehetséges oka a phloem raktárak inhibíciója a proton pumpáló ATPase (EC 3.6.3.) enzim rossz működése révén, ennek eredménye a szacharóz elraktározódása a floemban (13. ábra) (MARSCHNER, 1997).



13. ábra A proton mozgató erő (HELL, 2006).

A megnövekvő szénhidrát koncentráció is alapja lehet a magnézium hiányos fáknek (WIKSTRÖM és ERICSSON, 1995). A lucfenyőben a szénhidrátok megemelkedett mennyisége előfordulhat a sárgulási tünetek előtt és velük együtt. A magnéziumhiányos fenyőlevelek floem szállításának zavarára is lehet következtetni a szacharóz mennyiségének

növekedéséből, amely a mezofill sejtektől a központi cylinderig nő a sárguló levelekben (EINIG *et al.*, 1997). Ez a szénhidrát növekedés a tünetek jelentkezését követő pár hétig fennáll, miközben a floem szövetek sejtes bomlása zajlik. Az ezen mintákban található összes szacharóz azonban csak kis mértékben változik, amely jelenség szacharóz szintézis le szabályozásának tulajdonítható, amelyet az SPS enzim csökkent aktivitása eredményez. A csökkenő szacharóz szintézis és export lehet az oka a keményítő tartalom lassabb csökkenésének, bár a keményítőt bontó enzimek (keményítő-foszforiláz, α -amiláz) aktivitása megnő 2- illetve 4-szeresére (EINIG és MEHNE-JACOBS, 1997). Ez mindenképpen ösztönzően hat a nagyarányú keményítő forgalomra, hiszen fontos alapanyag a fotofoszforilációnak, és a ATP újrahaznosításához is elengedhetetlen (MARSCHNER, 1997).

A nitrogén hatása a levelek szénhidrát anyagcsere folyamataira

A norvég fenyőn végzett kísérletek megmutatták, hogy a megnövekedett nitrogén felhasználás a PEP-karboxiláz (EC 4.1.1.31) és a NADP-függő izocitrát-dehidrogenáz (EC 1.1.1.42) enzimek indukciójához vezet, beleértve a szénhidrát és a nitrogén anyagcsere összekapcsolódását. Ezen reakcióútból származnak a szerves savak, mint pl. a 2-oxoglutarát, amely alapanyagként szolgál a nitrogén asszimilációhoz és az aminosav szintézishez. Az aminosav megnövekedett szén igénye csökkenti a szén áramlását a szacharóz szintéziséhez, ami a tárolt szénhidrát raktárak csökkenéséhez vezet (WINGLER, 1994; WALLEDA, 1996). Következtetésként levonható, hogy a levél szén export arányának csökkenése befolyásolhatja a szén felhasználást, pl. erősen lecsökkenhet gombák által megtámadott gyökérzetben.

Az ózon hatása a levél szénhidrát anyagcsere folyamataira

Az ózon hatása a levelek szénhidrát anyagcseréjére számos tanulmányban fellelhető (HAMPP, 1992; COLEMAN *et al.*, 1995; MATYSSEK *et al.*, 1995). Bár az eredmény erősen függ a kísérleti körülményektől, a növény korától, fajtájától és az ózon mennyiségétől, mégis elmondható, hogy nagyon sok növényfajta levelében megnő a kioldható szénhidrátok mennyisége.

A növény tápanyag helyzete módosíthatja az ózonhatásokat (PELL *et al.*, 1995; MAURER *et al.*, 1997). Ellentétben a jól megtrágyázott nyírfákkal a kevésbé trágyázott példányokban a szacharóz és a hexózok akkumulációja figyelhető meg ózonnal való kezelés után az öreg levelekben (LANDOLT *et al.*, 1997). Érdekesképpen a SPS enzim aktivitása csökkent és a fruktóz-2,6-biszfoszfát szintje nőtt ezen mintákban, amely csökkenő szacharóz szintézist és exportot eredményezett (EINIG *et al.*, 1997). Egyéb biokémiai változások, mint pl. a szacharóz kötő enzimek (SuSy, invertáz) aktivitásának növekedése, növekvő ATP/ADP arány, a ribulóz-1,5-biszfoszfát karboxiláz/oxigenáz (Rubisco, EC 4.1.1.39) aktivitásának csökkenése és a klorofillok mennyiségének csökkenése, hasonlóak azokhoz a folyamatokhoz, amelyek szénhidrátokat szállító levelekben játszódnak le (SCHÄFER *et al.*, 1992). Ezzel megállapítható, hogy a sárgulási folyamat szabályozható a levelek cukor állapotával. Az erősen trágyázott növények leveleiben nem jelenthetők ki különbségek a cukor koncentrációkban, és érdekes módon a biokémiai válasz is gyengébb lett.

Az ózon kezelés következményeként csökken a szén exportja a levelekből, amely a növényi biomassza komoly fogyásához vezethet (LANDOLT *et al.*, 1997).

A levél nem strukturális szénhidrát mennyiségének növekedése a CO₂ emelkedés hatására

A nem szerkezetalkotó szénhidrátok feldúsulása a levelekben, valamint a fotoszintézis arány megnövekedése nem más, mint válasz a megnövekedett szén-dioxid szintre. Ez a jelenség több fafajnál is megfigyelhető (MAGEL *et al.*, 2000; és a benne található hivatkozások), beleértve négy trópusi növényt is. Az emelkedett szén-dioxid hatását vizsgálták nyárfa és lucfenyő egyedekben, és azt tapasztalták, hogy a szénhidrát aktivitás erősen lecsökken a gyökérzetben (mikorrhiza).

Megállapítható, hogy a szén-dioxid emelkedés a mikorrhiza növények csak kismértékben megújuló szén felhasználását eredményezi. A levelekben megnövekedett szénhidrát mennyiség eredményeként a fotoszintézis negatív visszacsatolása a karboxiláció hatásfokának csökkenését okozhatja (MAGEL *et al.*, 2000; és a benne található hivatkozások).

A mikorrhiza és a levél szénhidrát anyagcseréje

A mikorrhiza (görögül: gombás gyökér) a gombák és a növények között kialakult szimbiózis egyik formája. A gomba micéliumából kiinduló gombafonalak (hifák) behálózják a gazdanövény gyökereit, és kölcsönösen segítik egymás tápanyagokhoz jutását. A mohák és a szövetes növények legalább 80-90 %-a él együtt ilyen módon gombákkal.

A szimbiózis megújuló táplálékforrással látja el a gombát a növény által fotoszintetizált cukrok és egyéb szerves anyagok formájában. Ezeket a forrástól (többnyire a levelekből) a gyökérszövetekbe szállítják, majd onnan a gombapartnerekhez. Cserébe, a növénynek a micélium hatalmas felszínével és a növényi gyökereknél jobb felvevőképességével segít a víz- és ásványianyag-felvételben.

A mikorrhiza nagy szénhidrát igénye mind a fotoszintetikus anyagforgalom élénkítéséhez, mind a keményítő tartalom csökkenéséhez vezet. Ez a megállapítás a mostani kutatásokon alapul, melyben LOEWE *et al.*, (1998) norvég fenyő csemetéket és nyár egyedeket *Amanita muscaria* gombával kezeltek. Érdekes módon a gyökérzet növekvő szilárdsága ellenére a szacharóz koncentráció nem változott. Azonban SPS enzim aktivitása megnőtt (K_m (F6P): nem kezelt esetén kb. 4 mM, gombával kezelt esetén kb. 2 mM), miközben a szacharóz szintézis inhibitorának, a fruktóz-2,6-biszfoszfátnak csökkent a koncentrációja. A gomba interakciók a fotoszintézis ösztönzéséhez vezetnek, vagy a fa gyökérzet növekedésének lassulását okozhatják.

2.2.2 Szénhidrátok fás szövetekben

A fás szárú növények élő szöveiben jelen lévő szénhidrátok sokféle szerepet töltenek be. Többek között a szerves ozmolitok alapkomponensei, valamint részt vesznek a szénszállításban- és tárolásban. A nyitva- és zárwatermő fafajokban a kéreg és a törzs élő szöveti részei a szénhidrátok legfontosabb tároló egységei. Ezek a tároló szövetek megfelelő időközönként megtelnek, majd kiürülnek azokban az időszakokban, amikor a szénhidrátokra megnő az igény (például a levélfejlődés, a gyökér- és hajtások fejlődése, a kambium növekedése során, kora tavasszal és nyáron). Annak megfelelően, hogy a széntárolás milyen vegyületek formájában valósul meg, a fákat „keményítő-fa” (pl. a legtöbb gyűrűs likacsú nyitwatermő faj és egyes tűlevelűek, mint az *Abies* és *Picea* fajok), illetve „zsír-fa” (ilyen a legtöbb szórtlikacsú nyitwatermő fafaj, valamint a *Pinus* fajok) kategóriákba sorolhatjuk.

A következőkben összegezzük a törzs szöveinek tartalék szénhidrátjaira, azok jellemzőire, elhelyezkedésére illetve szintézisükre és bontásukra vonatkozó ismereteket. Az időbeli és sugár irányú eloszlásukat a másodlagos differenciálódási folyamatokban valamint a fa túlélési

mechanizmusában betöltött szerepük alapján tárgyaljuk. Végül röviden megvizsgáljuk egyes abiotikus tényezők hatását ezekre a természetes egyensúlyi folyamatokra.

2.2.2.1 A nem-szerkezeti szénhidrátok megoszlása és tulajdonságai

Tulajdonságok. Az összes vizsgált fa törzsében a meghatározó nem-szerkezeti- és tartaléktápanyag-funkciót betöltő szénhidrát a keményítő. Igen ritkán azonban fruktánok is kimutathatóak. A lágyszárúakhoz hasonlóan a fás szövetek kioldható nem-szerkezeti szénhidrátfrakciója szacharózból, glükózból, fruktózból (HÖLL, 1997; MAGEL *et al.*, 1997), egyes fajok esetében (*Acer* (HÖLL, 1981), *Populus* (SAUTER és VanCLEVE, 1993), *Aracuaria* (MAGEL, nem publikált)) maltózból, illetve cukor alkoholokból (POPP *et al.*, 1997) tevődik össze. A hideg évszakokban tekintélyes mennyiségű raffinóz és sztachióz is kimutatható a törzs élő szöveiben (MAGEL *et al.*, 1994; SAUTER *et al.*, 1989, 1998).). Az 3. táblázat néhány erdei fafaj kioldható szénhidrát tartalmát mutatja.

3. Táblázat Néhány fafaj kioldható szénhidráttartalma.

Fafaj (lombhullató)	Kioldható szénhidrátok	Irodalom
<i>Juglans nigra</i> (dió)	glükóz, fruktóz, szacharóz	MAGEL <i>et al.</i> , (2001/b)
<i>Fagus sylvatica</i> L. (bükk)	glükóz, fruktóz, szacharóz, sztachióz, raffinóz	KOCH <i>et al.</i> , (2001)
<i>Betula pendula</i> Roth (nyír)	glükóz, fruktóz, szacharóz, raffinóz, sztachióz	HARMS <i>et al.</i> , (1992)
<i>Populus trichocarpa</i> , <i>Populus deltoides</i> (nyár)	glükóz, fruktóz, szacharóz, maltóz	BONICEL <i>et al.</i> , (1987)
<i>Acer</i> (juhar)	glükóz, fruktóz, szacharóz, raffinóz, sztachióz	HOCH <i>et al.</i> , (2003)
<i>Carpinus</i> (gyertyán)	glükóz, fruktóz, szacharóz, raffinóz, sztachióz	HOCH <i>et al.</i> , (2003)
<i>Prunus</i> (csonthéjasok)	glükóz, fruktóz, szacharóz, raffinóz, sztachióz	HOCH <i>et al.</i> , (2003)
<i>Quercus</i> (tölgyek)	glükóz, fruktóz, szacharóz, raffinóz, sztachióz	HOCH <i>et al.</i> , (2003)
<i>Tilia</i> (hárs)	glükóz, fruktóz, szacharóz, raffinóz, sztachióz	HOCH <i>et al.</i> , (2003)

Fafaj (tülevelű)	Kioldható szénhidrátok	Irodalom
<i>Larix</i> (vörösfenyők)	keményítő, glükóz, fruktóz, szacharóz, raffinóz, sztachióz	HOCH <i>et al.</i> , (2003)
<i>Abies</i> (jegenyefenyők)	keményítő, glükóz, fruktóz, szacharóz, raffinóz, sztachióz	HOCH <i>et al.</i> , (2003)
<i>Picea</i> (lucfenyők)	keményítő, glükóz, fruktóz, szacharóz, raffinóz, sztachióz	HOCH <i>et al.</i> , (2003)
<i>Pinus</i> (erdei fenyők)	keményítő, glükóz, fruktóz, szacharóz, raffinóz, sztachióz	HOCH <i>et al.</i> , (2003)

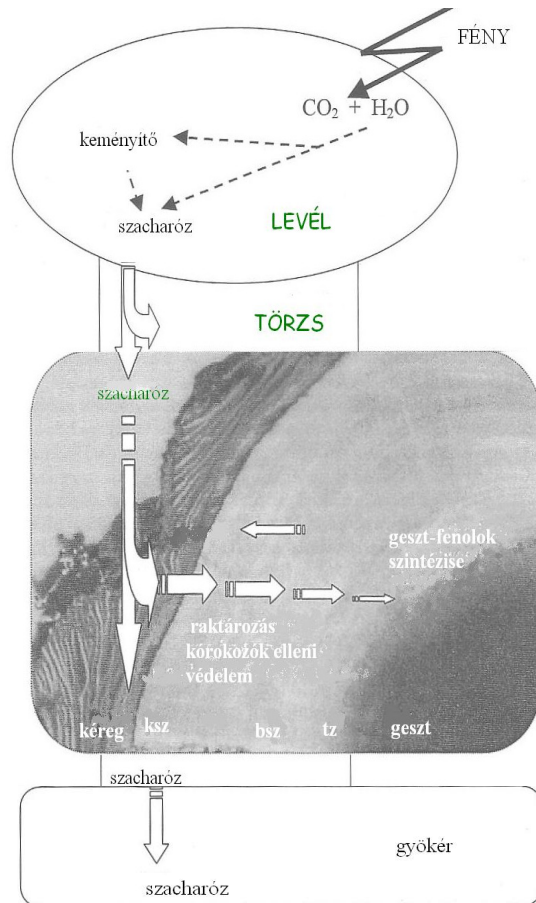
Elhelyezkedés. A fa törzsében a különböző feladatokat ellátó szövetek jól szervezett és szoros kapcsolatban állnak egymással. Keresztmetszeti irányban haladva a következő szöveteket lehet megkülönböztetni: a külső kérget vagy rithidomát (védőpajzs a környezettel szemben) befelé haladva a belső kéreg, vagy másodlagos floem (szerves anyagok szállítása és tárolása) követi. Ezután a kambium (merizmatikus szövet) és a fa (másodlagos xilem, víz-

ásványi- és szerves anyagok szállítása; a törzs meghatározó tároló szövete) következik. Az ún. szíjácsos fák (*Alnus glutinosa*, *Tilia cordata*, *Populus tremuloides*, *Acer pseudoplatanus*, vagy *Acer platanoides*) csak szíjácsot tartalmaznak. A szíjács „a fa élő, fiziológiásan aktív, világos színű része” mely „élő sejteket és tartalék tápanyagot tartalmaz” még a törzs legidősebb, legbelsőbb részeiben is.

A legtöbb faj esetében azonban a fa nem egy homogén szövet, a külső szíjács-zónát egy holt belső rész veszi körül, mely lehet színes vagy színtelen, és amelyet gesztnak hívunk. Ha színtelen, akkor ún. „érettfa”-nak hívjuk (pl: *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies* esetében), ha színes akkor „geszt”-nek nevezzük (pl: *Quercus*, *Pinus*, *Juglans*, *Cryptomeria*, *Robinia* fajok). A geszt nem tartalmaz élő sejteket és benne a tartalék tápanyagok lebomlottak, illetve átalakultak gesztesítő anyagokká (14. ábra).

A tartalék tápanyagok tárolása a fa egyik legfontosabb élettani funkciója, mely kizárólag az élő szövetekre, tehát a szíjács területére korlátozódik. Nyitvatermőkben (keményfák), az élő parenchima sejtek a bélsugárban illetve a hosszirányú szövetekben helyezkednek el. Ez utóbbiakban a parenchima sejtek főleg az évgyűrű késői pásztájában helyezkednek el, elhelyezkedésük jellegzetes mintát követ, melyet akár taxonómiai célokra is fel lehet használni. A tűlevelűekben (puhafákban) azonban a parenchima sejtek (és ezáltal a keményítő) jelenléte legnagyobb mértékben a bélsugárra korlátozódik. A bélsugár parenchima sejtek a jól ismert tároló funkciójuk mellett igen hatékony sugár irányú szállítási útvonalat is jelentenek (SAUTER és WITT, 1997, és a benne található hivatkozások). Kapcsolatot tartanak fenn a háncs rostasejtjeivel, és ezen túlmenően a vízvezetésben szerepet játszó fás szövetek és a fa parenchima sejtjei közti kapcsolatot is megvalósítják (SAUTER és WITT, 1997; és a benne található hivatkozások). A tartalék tápanyagok felhasználódása során speciális bélsugár sejtek (kontaktsejtek) biztosítják a kioldható szénhidrátok szekrécióját a vezető fás szöveti elemekbe, és ezáltal transzportjukat a felhasználódás helyszínéig.

A fás szövetek magas cukortartalma szénforrást jelent különböző fára telepedő paraziták számára, mint pl. a *Lathraea squamaria* vagy a fagyöngyfélék. A „juharszirup” lecsapolása *Acer saccharum*-ból az „édes” fánedvek kereskedelmi felhasználásának egyik példája.



14. ábra Szacharóz transzport a levelektől a gyökérig, kéregtől a bélég. Ksz: külső szíjács, bsz: belső szíjács, tz: tranzicionális zóna (MAGEL *et al.*, 2000).

2.2.2.2 A szénhidrátok sugár irányú eloszlása és metabolizmusa

Sugár irányú eloszlás. Az összes, ún. nem-szerkezeti szénhidrát többé-kevésbé kiegyenlítetten oszlik meg a szíjácson belül mindegyik szíjácsos fafaj esetében. A geszttel rendelkező törzsek esetében a keményítő és a cukrok koncentrációja folyamatosan csökken amint az egyre idősebb szíjács szövetek felé haladunk egészen a geszt határáig. Ez a csökkenés azonban eltérő mintát követ különböző fafajok esetében: a *Robinia pseudoacacia* esetében például sokkal szembetűnőbb, a *Pinus sylvestris* esetében kevésbé látványos.

A legtöbb fafajban a geszt szinte egyáltalán nem tartalmaz nem-szerkezeti szénhidrátokat. Ez mind a puhafákra, mind a keményfákra érvényes (MAGEL *et al.*, 1997; DIETRICH, 1964; HÖLL, 1972). Az erdei fenyő gesztjében kis mennyiségben előforduló cukrok, mint pl. a mannóz vagy arabinóz a szíjács-geszt átalakulás során végbemenő hemicellulóz bomlásból (SARANPÄÄ és HÖLL, 1989) származhatnak. A fekete dió gesztjéből kimutatható glükóz a jelek szerint a gesztésedésben szerepet játszó fenoloid-glikozid prekursorokból szabadul fel a gesztésedési folyamatok során (MAGEL, nem publikált).

A gesztésedő fafajokban a különböző korú szíjács szövetekből kivont keményítőmolekulák jelentősen különböznek a bennük található láncelágazások számában. Az összes vizsgált törzs esetében az amilopektinben az $\alpha(1\rightarrow4)$ láncok mennyisége nő, míg az $\alpha(1\rightarrow6)$ láncok száma csökken (HÖLL, 2000; MAGEL *et al.*, 1997). A szövetek öregedése a jelek szerint a keményítőmolekula növekvő mértékű linearizációjával jár, melyért a pullulanáz („debranching”) enzim (EC 3.2.1.41) megnövekedett aktivitása a felelős. Az enzim és a

gesztesedő fajok idősebb szíjács szöveteiben megjelenő, nagymértékben lineáris keményítőmolekula fiziológiás szerepe (pl. a gesztesedés folyamataiban) mindezidáig tisztázatlan (MAGEL *et al.*, 1997).

Keményítő-metabolizáló enzimek a fa szöveteiben. A gesztképző *Robinia* törzsében a keményítő koncentráció csökkenése egyrészt a csökkenő keményítő-szintetizáló képességgel, másrészt a fokozódó keményítő bontással magyarázható. Az ADP-glükóz pirofoszforiláz (AGPase, EC 2.7.7.27) - amely a keményítő szintézis kulcsenzime - aktivitása lecsökken a szíjácsban, a tranzicionális zónában pedig már egyáltalán nem mérhető (HÖLL, 1972). Még tisztázásra vár, hogy az AGPase-aktivitás csökkenése egy (ezidáig ismeretlen) inhibitor akkumulációjával, vagy a kálium (mely az enzim kofaktora) koncentrációjának csökkenésével függ-e össze. A keményítősintetizáló-kapacitás csökkenésével párhuzamosan felgyorsulnak a keményítő lebontásának folyamatai is. A keményítő foszforolitikus és exoamilolitikus (β -amilázok, EC 3.2.1.2) lebontása főként a fiatalabb faszövetekre jellemző, míg az endoamilolitikus lebontás (α -amilázok, EC 3.2.1.1) inkább az idősebb szöveteket jellemzi (MAGEL *et al.*, 1997; HÖLL, 1972).

Szacharóz-metabolizáló enzimek a fa szöveteiben. A gesztképző és nem-gesztképző (pl. a *Robinia*, *Juglans*, *Pinus*, *Picea* vagy *Populus*) fajokban a szacharóz szintézisét és bontását a szacharóz-foszfát-szintáz (SPS, EC 2.4.1.14), szacharóz szintáz (SuSy, EC 2.4.1.13), valamint fajtól függően az ún. semleges illetve savas invertáz enzimek végzik. *Robinia* törzsében a szacharózt főként az SPS szintetizálja, a hasítást a SuSy, kis mértékben pedig semleges invertázok (HAUCH és MAGEL, 1998) végzik. Sugár irányban a szacharóz-szintetizáló enzimek aktivitásának változása ellenkező tendenciájú a szacharóz-bontó aktivitásokéval: az SPS enzim ennek megfelelően túlnyomórészt a szíjács tárolásért felelős részében (az érett középső és belső fa részekben) található, míg a szacharóz-hasító aktivitás a legkülső és legbelső élő faszövetekben domináns (HAUCH és MAGEL, 1998).

2.2.2.3 A szénhidrát raktárak szezonális változásai

Az összes vizsgált fafaj, mind a puha- mind a keményfák, szíjácsos fák (pl. *Populus* (SAUTER és WITT, 1997); *Acer* (HÖLL, 2000)), illetve geszttel rendelkező fajok (*Pinus* (HÖLL, 2000); *Robinia* (MAGEL *et al.*, 1994), *Juglans* (MAGEL, nem publikált) esetében a keményítő a legfőbb tartalék tápanyag, a szacharóz pedig a legfontosabb kioldható cukor az egész év során. Tél folyamán a keményítő mennyisége lecsökken, a kioldható cukrok mennyisége megnő, amely átalakulás feltehetőleg a fagyás elleni védelmet biztosítja a fának. Ez számos fafaj esetében bebizonyították, pl. a nyár (BONICEL *et al.*, 1987), juhar és erdei fenyő (HÖLL, 2000), lucfenyő (HÖLL, 1985), bükk (MAGEL és HÖLL, 1993), som (ASHWORTH *et al.*, 1993) és akác (MAGEL *et al.*, 1994) esetében.

Nyárfa esetében a keményítő szezonális változását (felhalmozódás és mobilizáció) behatóan tanulmányozták és hét jól elkülöníthető szakasszal jellemezték (SAUTER és WITT, 1997; és a benne lévő hivatkozások):

(1) Keményítő minimumot mértek tavasszal, a teljes készlet mobilizációját a rügyfakadás és a levelek kifejlődése során (április vége, kora május). Ezt követi (2) egy folyamatos felhalmozódás, amely közvetlenül a levelek kifejlődése után kezdődik (május közepe). Ez a szakasz egészen őszig, a levelek sárgulásáig tart, mely végén egy maximum (3) mérhető a lombhullatás idején (október közepe). Ezeket a fiziológiás szakaszokat a faszövetek a keményítő-bontó endoamiláz- (5 izoforma) és pullulanáz („debranching”) (3 izoforma) enzimek igen alacsony aktivitása valamint a keményítő-szintetizáló AGPase és keményítő-szintáz (EC 2.4.1.21) megemelkedett aktivitása jellemzi. Ugyancsak jellemzi ezt a szakaszt, hogy az AGPase enzim 3-PGA és P_i -n keresztül történő allosztérikus szabályozása

meghatározóbb, mint a fehérjemennyiségen keresztül történő szabályozási mechanizmusok. Hasonlóan az évről-évre keményítőt felhalmozó lágyszárú növények szöveteihez, a fás szárúaknál is a SuSy felelős a szacharóz-keményítő átalakításért és a keményítő felhalmozásért a fatörzs tárolásra hivatott szöveteiben (HAUCH és MAGEL, 1998). (4) Összel és a kora téli időszakokban a hideghez való alkalmazkodás során a keményítő bontását sokkal inkább az α -amilázok hidrolitikus aktivitása valósítja meg, mintsem a foszforolitikus folyamatok. A hasítás termékei főleg szacharózzá és annak galaktozid-származékaira kerülnek átalakításra. (5) A tél során a keményítő raktár minimum szintje a hőmérséklettől függ (decembertől februárig) és a környezeti feltételeknek megfelelően ezt a szintet a keményítő-szintetizáló- (AGPase, keményítő-szintáz) és hidrolizáló enzimek (pl. α -amilázok) aktivitásának összessége szabályozza. Feltételezhető, hogy a maltóz raktárak szabályozó szereppel rendelkeznek. (6) A keményítő újratermelődése akkor indul be, amikor a környezeti hőmérséklet 5-10 °C fölé emelkedik (március és április). (7) Ezt egy gyors, többé-kevésbé teljes mértékű keményítő mobilizáció követi rügyfakadás során (április vége). *Robinia* törzsekben a tél közepén lejátszódó keményítő-szacharóz egymásba való átalakulási folyamata és a kioldható szénhidrátok (szacharóz és galaktozidjai, glükóz és fruktóz) akkumulációja az SPS és a semleges invertázok aktiválásával, valamint a SuSy inaktiválásával hozható összefüggésben. A vegetációs időszak ezen részében az SPS enzimet mind a protein-koncentráció, mind a metabolitok raktármérete szabályozza (HAUCH és MAGEL, 1998).

2.2.2.4 A szénhidrátok szerepe a másodlagos differenciálódásban

Kambiumnövekedés és faszövet-differenciálódás. Több fafajban, legfőképp a gyűrűs likacsú fákban, a vezetésben résztvevő faelemek csak egy vegetációs időszakig végzik el a funkciójukat. Ezért a rügyfakadást megelőzően új faszöveti-elemeknek szükséges létrejönniük. Ezekhez a növekedési folyamatokhoz szénhidrátok transzportja szükséges, mely főként a szíjács sugár- és hosszparenchima sejtjeiben tárolt keményítőtől fedeződik. A tavaszi hónapok során ebben a szövetben a keményítő átalakulása szacharózzá az SPS aktivitások megemelkedése és a keményítő raktárak zsugorodása által is nyomon követhető (lásd: A keményítő szezonális változásai). Májustól kezdődően ezt a szacharóz forrást a kifejlődött levelek pótolják már, melyet a szíjács csökkenő SPS aktivitása és a kezdődő keményítő-felhalmozódás is jelez. Tavasszal a gyorsan növekvő fás szövetekben a szacharóz importjának és hasításának (SuSy és invertázok) előtérbe kerülése a sejtfal-alapanyag iránti megnövekedett igénnyel hozható összefüggésbe (HAUCH és MAGEL, 1998).

Gesztképződés a szíjács-geszt tranzicionális zónában. Az élő fatörzs egy másik, szintén nagy jelentőséggel bíró másodlagos differenciálódási folyamata a gesztképződés, mely a vegetációs időszak végén játszódik le. Ezt a folyamatot *Robinia pseudoacacia* esetében behatóan tanulmányozták (összefoglaló MAGEL, 2000). A szíjács-geszt tranzicionális zónában a sejtek elhalása a tartalék anyagok lebomlásával kezdődik, melynek oka a felfokozódott endoamilolitikus aktivitás. Ezen túl szacharóz is szállítódik ezekbe a „nyelő” szövetekbe, ahol is elsődlegesen a SuSy enzim hasítja azt. A felfokozódott enzimaktivitások, enzimprotein-koncentrációk és a SuSy-specifikus RNA raktárak közötti korreláció következtében kijelenthető, hogy ennek az enzimnek a szabályozása génexpresszált módon megy végbe. A szacharóz lebontás termékei (fruktóz és UDP-glükóz) kezdetben főként a glikolízisben és a légzéshez kapcsolódó energiatermelésben hasznosulnak (MAGEL, 2000).

Később a légzés metabolitikus útvonalai visszaszorulnak és a szénatomok egyre inkább fenolos extraktanyagok in situ szintézisére használódnak fel, mely vegyületek azután a geszt szöveteiben akkumulálódnak (MAGEL, 2000; HILLIS, 1987). A gesztképződés során a szacharóz-szintáz (XU et al., 1989) és semleges invertáz útvonalakon végbemenő szacharóz

szintézis- és metabolizmus koncentrált összehatása szükséges ahhoz, hogy a geszt extraktanyagainak *in situ* bioszintéziséhez szükséges magas energia- és szubsztrátigény fedeződjön. A szacharóz-szintáz útvonal nem csak a poliszacharid bioszintézissel kapcsolatba hozható metabolit-nyelők jellemzője, hanem a gesztesedés során végbemenő fenolos vegyületek, gesztesítő anyagok és a lignin bioszintézisének, valamint a kambiális faszövetek differenciálódásának is.

2.2.2.5 Abiotikus tényezők (légszennyezés, CO₂) hatása fatörzsek szénhidrát raktáira

A légszennyezés befolyásolja a nem-szerkezeti szénhidrátok mind sugár irányú, mind szezonális változását a fatörzsből. A pusztulás tüneteit mutató norvég fenyő állományokban megfigyelhető, hogy a kéreg magasabb koncentrációban tartalmaz kioldható cukrokat és keményítőt, a szíjácsban viszont a keményítő szint alacsonyabb (MAGEL *et al.*, 1995).

2.2.3 A kioldható szénhidrátok az álgesztes bükkben

A szakirodalom behatóan foglalkozik mind a kioldható szénhidrátok szerepével a növények anyagcseréjében, mind az álgesztes bükk kérdéskörrel (DAVIES, 1974; HILLIS, 1987). A tudományos ismeretek gyarapításához magyar kutatók is hozzájárultak SZABÓ (1997), RÁCZ (1961), RUMPF (1994), HORVÁTH (1998) *et al.*, személyében.

Nagy kihívást jelent az álgesztesedés lehetséges kiváltó okainak rendszerezése, mivel a jelenség összetett, kialakulása több különböző tényező hatásával hozható összefüggésbe. Emellett a különböző szakmai források eltérő szempontok szerint tipizálják az álgeszteseket, és ez zavart okoz a terminológiában is. A színes geszt alakja szabálytalan, nem követi az évgyűrűk határait. A szín, alak és az elhelyezkedés alapján a szakirodalomban megkülönböztettek *vörös-*, *barna-*, *szürke-*, *felhős-*, *csillagos-*, és *abnormális* gesztet. Ezek a bél körül többé-kevésbé központosan helyezkednek el, szemben az *aszimmetrikus* és a *pillangós* geszttel, amelyek nem a bél körül alakulnak ki. Az egységes nevezéktan és osztályozási rendszer megteremtésére először SACHSSE (1967) tett kísérletet, a bükk színes gesztjét négy csoportba sorolva: *vörös-*, *csillagos-*, *seb-* és *abnormális*, vagy *patológiás* geszt (HOWECKE *et al.*, 1991) (15. ábra).



15. ábra A csillagos geszt és a sebgeszt.

A bükk színes gesztesedését *fiziológiás* és *patológiás* okokra vezetik vissza. Feltételezik, hogy a színes geszt képződésében szerepet játszanak genetikai paraméterek, valamint abiotikus és biotikus környezeti tényezők által kiváltott stresszhatások.

BOSSHARD *et al.*, (1967) megállapították, hogy a színes geszt képződési folyamatában a parenchima sejtek vitalitása lecsökken. Egyes források szerint ennek mértéke arányos a fa pórusaiban mérhető levegő/víz arány értékével (SACHSSE, 1967). A törzs belsejébe levegő jut, amely elősegíti a tilliszek képződését, ezt követően pedig az axiális és radiális parenchima sejtek falára színes anyagok rakódnak le (NECESANY, 1956). Ezek következtében nyeri el a fa vörösesbarna színét.

Valószínűsíthető, hogy az általános fiziológiai leromlás állapotában, a környezeti stressz váltja ki azokat a bonyolult morfológiai, kémiai és biokémiai folyamatokat, amelyek összessége a bükk színes gesztesedéséhez vezet.

A század közepétől kezdődően több publikáció és tanulmány született, amely nagyszámú bükk törzset vizsgálva próbált kapcsolatot keresni az álgesztesedés és a különböző külső tényezők között.

WALTER (1991), RICHTER (1990), KUCERA (1991) *et al.*, megállapították, hogy színesedés megjelenése és kiterjedése összefüggésben van a korona fejlettségével, a gyökérzet állapotával, és ezáltal a fa vitalitásával (SEELING, 1991). Agyagos termőhelyeken, stagnáló koronanövekedés esetén a vörös geszt képződése felgyorsul (DOBLER, 1988). A tengerszint feletti magasság növekedésével szilikátos termőhelyek esetén nő a vörös gesztű törzsek aránya, meszes és dolomitos talajokon pedig csökken (KOTAR, 1994). Az állomány összetétele és sűrűsége szintén befolyásolja a kialakulás esélyét. Ismert, hogy a sűrű törzsszámú, homogén bükkállományban valószínűbb a színes geszt megjelenése, mint az elegyes állományokban.

A legtöbb forrás megerősíti, hogy az előfordulás gyakorisága, és a kiterjedés mértéke a törzsön belül az életkorral, és a mellmagassági átmérővel arányosan nő (VASILJEVIC, 1974). A színesedés általában a 80. év után kezd kialakulni, és a 110. év fölötti fákban már szinte kivétel nélkül jelen van. Maximális átmérőjét átlagosan 4 és 8 méteres magasság között éri el, 25 méter fölött pedig már általában nem található meg. KARADZIC (1981) és RIEDER (1997) korrelációt állapítottak meg a törzs alsó részében kialakult álgeszt, és törzs alját ért sérülések mértéke között is.

A gombák szerepét az álgesztesedésben szintén több forrás említi (HOSLI *et al.*, 1978). A vizsgált törzseknek csak egy hányadából mutatható ki egyértelműen farontó gombák jelenléte. A leggyakrabban izolált gombák a fehérkorhasztó *Pholiota Adiposa* és *Ustulina Deusta*. Ezeket általában olyan törzsekből tudták kimutatni, melyek szabálytalan alakú álgesztet (*csillagos, mozaikszerű, szabálytalan*) tartalmaztak.

A gombákon kívül a baktériumok szerepe is megalapozottnak látszik a színesedés kialakulásában. Számos, *csillagos álgesztet* tartalmazó törzsből sikerült gazdag baktériumflórát elkülöníteni. Ezen baktériumok legtöbbje a frissen vágott bükk szíjácsmintákon és fanedveken *in vitro* barna színeződést idézett elő (SCHMIDT, 1989).

A kiváltó okok között több forrás foglalkozik az időjárási extrémumok (pl. kemény fagy, szárazság) hatásával (SEELING, 1992; LARSEN, 1943). Hosszantartó szokatlan hideg után megfigyelték, hogy az állományok tekintélyes hányadának faanyagában nagy kiterjedésű, szürke elszíneződés jelenik meg, még a viszonylag fiatal (40-60 éves) fákban is. Az így kialakult "fagygeszt" különbözik a hagyományos vörös gesztől, de néhány év múltával már nem lehet különbséget tenni a két típus között.

Az álgesztesedés erdőgazdálkodási vonatkozásai

A kutatók – gazdasági szempontokat tartva szem előtt – tanulmányozták a mellmagassági átmérővel és az életkorral való empirikus összefüggést, a színes geszt részarányát a törzsvolumenben és a vágási felületen. Számos tanulmány és felmérés született, mely az egyes erdőgazdaságokra vonatkozóan a lokális viszonyokat is figyelembe véve próbált célirányos

termelési és beavatkozási stratégiákat kidolgozni a bükk termesztés gazdaságosabbá tételéhez. Az értékcsökkenést célszerű erdőművelési eljárásokkal próbálták megelőzni, mint pl. a minőségi csoportos-, vagy célátmérőre gyérités (GADOW, 1989). Az egyik legfontosabb kutatási cél a gazdaságilag optimálisnak tekinthető vágáskor meghatározása (CHOVANEC, 1990). Ugyancsak fontos alapelv a minél rövidebb időn belüli célátmérő elérése az állományban, mely által a színesedés előfordulási valószínűsége visszaszorítható (LARSEN, 1943; NAUMANN, 1997).

2.2.4 A kioldható szénhidrátok szerepe a gesztesedés folyamatában

DIETRICHS (1964) vizsgálta elsőként a kioldható szénhidrátokat a kambiumtól a gesztig bükk (*Fagus sylvatica* L.), tölgy (*Quercus* sp.), nyír (*Betula alba* L.) jegenyefenyő (*Picea abies* KARST.) és limba (*Terminalia superba* ENG. & DIELS.) egyedekben. A domináns cukrok: szacharóz, fruktóz és glükóz a külső szíjácsban található, és ezek mennyisége a kambiumtól a gesztig csökken a törzs szöveteiben (DIETRICHS, 1964; HÖLL, 1985). A törpe fenyő (*Pinus mugo*) leveleiben és kérgében szintén kimutatták ezeket a cukrokat (JEREMIAS, 1969). Ezzel ellentétben nagy mennyiségű maltózt találtak a nyár (*Populus*) szíjácsában a vegetációs időszakban (SAUTER és KLOTH, 1987). A lucfenyő gesztjében mannózt, a tölgy gesztjében xilózt és arabinózt találtak. Bár a mintákat a tél végén vették és nem a növekedési szakasz végén, amikor a gesztesedés zajlik (HILLIS, 1987). *Fagus sylvatica* L. (bükk), *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 csökkent (DIETRICHS, 1964a; HILLIS, 1968).

FISCHER és HÖLL (1992) szintén a kioldható szénhidrátok szezonális változását vizsgálta az erdei fenyő (*Pinus sylvestris* L.) gyökér, tűlevél és szíjács szöveteiben. Minden mintában fellelhetőek voltak a következő szénhidrátok: szacharóz, glükóz, fruktóz, raffinóz, sztachióz és galaktóz. A glükóz, fruktóz és a keményítő mennyisége csökkenést mutatott a kambiumtól a gesztig. A raffinóz és a sztachióz mennyisége szintén csökkent a geszt irányába. Ezek a raffinóz típusú oligoszacharidok csak kis mennyiségekben tárolódnak, mivel ezek azok a szénhidrátok, melyeket legelőször mobilizál a növény (HALMER és BEWLEY, 1982; KANDLER és HOPF, 1982).

MAGEL (1993) TLC és enzimes meghatározással glükózt, fruktózt, raffinózt/sztachiózt, keményítőt és adenzin mono- di- és trifoszfátokat azonosított álgesztes bükk törzsekből. Általában a cukorkoncentrációk a szíjácsban magas, a színes fában alacsony értékeket mutattak. A legfiatalabb szövetek (külső szíjács) mutatták a legmagasabb raffinóz/sztachióz szintet. A keményítő mennyisége a külső szíjácstól befelé csökkent, a színes fában nem volt kimutatható. Az adenin nukleotidok koncentrációja a külső szíjácsban a legnagyobb, a belső szíjács már alig, a színes fa egyáltalán nem tartalmazott adenin nukleotidokat. A bükk színes faanyaga fiziológiailag nem különbözik a gesztől.

Ez a csökkenése a szénhidrátoknak azt jelzi, hogy átalakulnak, azaz részt vesznek az aktív hidrolízisben és a szintézisekben. Feltételezhető, hogy a sejtfalalkotó hemicellulózok egy része hidrolizál a gesztképződés alatt, hiszen arabinóz és galaktóz tetemes mennyiségben van jelen a gesztben (SARANPÄÄ és HÖLL, 1989).

Elmondható, hogy a kioldható cukrok és a keményítő mennyisége ősztől télig növekszik, kora tavasztól csökken (FISCHER és HÖLL, 1992). A keményítő eltűnése figyelhető meg a *Pinus sylvestris* (erdei fenyő) tranzícionális zóna parenchima sejtjeiben (SARANPÄÄ, 1988).

A keményítő-tartalom a szíjács belsőbb szöveteiben éri el maximumát, sugár irányban befelé és kifelé haladva csökken több fafajban is (DIETRICHS, 1964a; HILLIS, 1968). DIETRICHS

(1964a) szerint a színhatáron a keményítő teljesen eltűnik. Ezt a feltételezést megerősítik MAGEL *et al.*, (1997), akik szerint a határzónában a keményítő enzimatisz hidrolízise figyelhető meg. 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 *et al.*, 1962). HILLIS *et al.*, (1962) a gesztből is kimutatott szabad cukrokat. A *Larix* (vörösfenyő) fajok szíjácsa a többi tűlevelű fajokéhoz hasonlóan csak nyomokban tartalmaz vízoldható 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). A tartalék szénhidrátok legnagyobb mennyiségben a xylemben vannak jelen (FENGEL, 1987). Az arabinogalaktánok nem tartalék tápanyagok, a gesztben való megjelenésüket a geszttesedés folyamatai során megváltozott bioszintetikus útvonalnak tudják be (ZIEGLER, 1968).

A faszövetek anyagcserefolyamatai (fiziológias reakciók) lényegében a kioldható szénhidrátok és a keményítő mozgékonyaságától és megoszlásától függ. Ezek az anyagok, mint az elsődleges és másodlagos anyagcserefolyamatok kiindulási és szintézis termékei a fakultatív és a kötelező geszttesedési folyamatokban játszanak szerepet.

A faszövetek színreakciójának kémiai és biológiai vizsgálata KOCH (2003) tanulmányában kiterjedt a kioldható szénhidrátok (glükóz, fruktóz, szacharóz, raffinóz, sztachióz) és a keményítő-tartalom megoszlásának vizsgálatára bükk (*Fagus sylvatica* L.) és kései meggy (*Prunus serotina* Borkh.) törzsekben.

2.3 Polifenolok

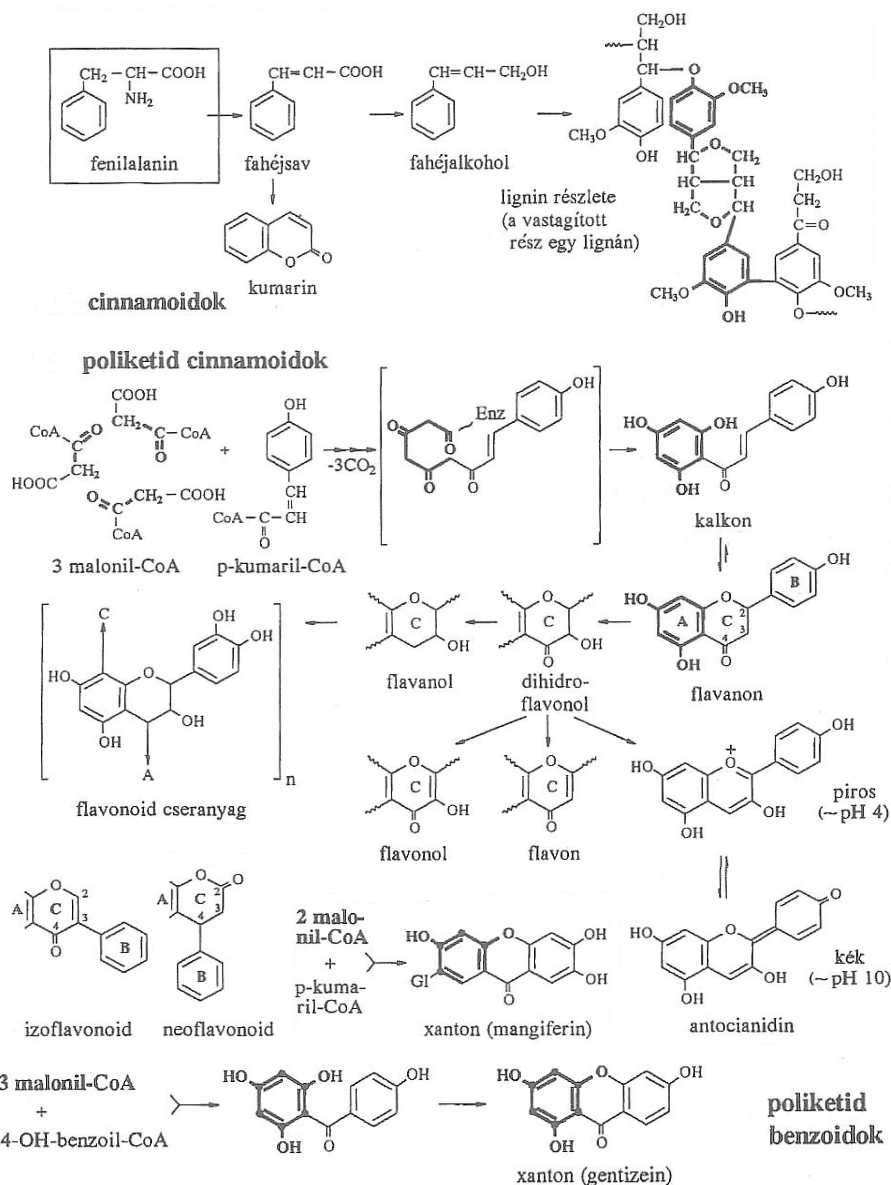
A növényi polifenolokat a szakirodalomban fenoloidoknak is nevezik. A növényi polifenolok (elsősorban flavonoidok és fenolkarbonsavak) jelentős szerepet töltenek be a növények élettani funkcióiban. A mechanikailag, vagy fertőzés által megsértett növényi szövetben az addig külön kompartmentekben elhelyezkedő polifenolok és az oxidoreduktáz enzimek egymással érintkezésbe kerülnek. A reakcióban igen reakcióképes vegyületek, kinonok keletkeznek, melyek elektronmegkötő-képességgel rendelkeznek. Az elektronok különböző vegyületekből, csoportokból, illetve szabad gyökökből származhatnak (DENISOV és KHUDYAKOV, 1987; YAO-CHING *et al.*, 2002).

- A fenoloidok enzimkatalizált oxidációjában keletkezett kinonok különösen jól kötődnek fehérjékhez. Ezek a képességek teszik lehetővé, hogy a növények betegségellenálló-képességének mértékét megszabja a tanninok minősége és mennyisége. Sok polifenol antibakteriális, antimikotikus vagy antivirális (GOODMANN *et al.*, 1991).
- Néhány oxidált polifenol-vegyület aminosavakkal, peptidekkel és egyszerű fehérjékkel komplexeket képez (HESS, 1958). Ezek a komplexek az aminosavak oxidatív dezaminálásának katalizátorai.
- Rovartámadás esetén a polifenol-oxidáz enzim által katalizált enzimreakciókban keletkező kinonok a növény fehérjéivel reagálva csökkentik azok hozzáférhetőségét, emészthetőségét (FELTON *et al.*, 1992; STOUT *et al.*, 1998; BALDWIN és PRESTON, 1999). Ez a reakció bekövetkezhet a fertőzést okozó vírus burkolófehérjéivel is, és így a vírus inaktívulódik.
- Növénykórtani és allelopátiás szerepük jelentős. Sok gyógynövény hatóanyagai is fenoloidok közül kerülnek ki.
- A benzoésav eredetű fenolsavak (pl. protokatechusav, vanillinsav, galluszsav, sziringinsav) gyakrabban fordulnak elő. Különösen említésre méltó a szalicil-alkohol glikozidja, a szalicin. Főként *Salix*-fajok (*Salicaceae*) kérgében és *Filipendula*-fajokban található nagyobb mennyiségben. A szalicin felfedezése vezetett a szalicilsav előállításához és a népszerű aszpirin sokféle terápiás alkalmazásához.
- A polifenolokból keletkező kinonok és származékaik gyakran okoznak színváltozásokat a sérült növényi szövetekben.

2.3.1 A polifenolok bioszintézise

A bioszintézis út kezdeti szakasza univerzális a mikroorganizmusokban és a növényekben: a pentózfoszfát-ciklushoz, ill. a Calvin ciklushoz kapcsolódó jellegzetes intermedierjéről sikimisav útnak nevezett reakciósor ez, amely fő terméként az aromás aminosavakhoz (fenilalanin, tirozin, triptofán) vezet. Ebből az univerzális útból ágaznak le a speciális fenoloidokhoz vezető további reakciósorok, a növényi anyagok egyik vegyületekben leggazdagabb, és szerkezeti variációban is legváltozatosabb osztályát hozva létre.

A bioszintézis fő útjait és a működésük során keletkező 7 anyagosztály vegyületeinek a kapcsolatát egy összesítő vázlat szemlélteti (16. ábra).



16. ábra A fenoloidok bioszintézise. A cinnamoidok, poliketid cinnamoidok és poliketid benzoidok képződése (LÁNG, 2008).

Az említett két ciklushoz tartozó eritróz-4-foszfát, és a ciklusokból, továbbá a glikolízisből eredő foszfo-enolpiruvát összekapcsolódásával egy heptonsav-származék képződik, ettől a sikimisavon át vezet, és a prefénsavval zárul a sikimisav út. Ennek intermedierjei alkotják az első anyagosztályt, a primer *prefenoloidokat*.

A sikimisav út lényege, hogy egy nyílt láncú hét szénatomos vegyület, az említett heptonsav-származék, ciklohexán-, majd ciklohexén-karbonsav típusú C_6C_1 vegyületté ciklizálódik. Utóbbihoz tartozik a sikimisav, melynek foszfátésztere egy újabb molekula foszfo-enolpiruváttal előbb $C_6C_1-O-C_3$ típusú intermedierre kondenzál, majd egy újabb kettős kötés kialakítása után $C_6C_1C_3$ szerkezetű prefénsav jön létre.

A második anyagosztály az *aromás intermedierek*, melyek első csoportja az aromás α -ketosavak. A decarboxileződés során jön létre a két primer α -ketosav: a fenilpiroszölősav és a 4-hidroxi-fenilpiroszölősav, mindkettő prefénsavból. E két α -ketosav alakul tovább fenilalaninná, ill. tirozinná transzaminálással az aromás aminosavak két tagjává; ezek a fenoloid bioszintézis fő termékei, univerzális proteinogén aminosavak.

A harmadik anyagosztály a *cinnamoidok* jellegzetes képviselői fenilpropán vázas vegyületek. Ide sorolhatók a fahéjsav-származékok, amelyek jellegzetessége, hogy a benzolrészhez kapcsolódó C₃ lánc telítetlen. A cinnamoidok második rendje a kumarinok, melyekben a benzolgyűrűhöz egy hattagú O-heterociklus kapcsolódik. A harmadik rend a lignoidok, melyek fahéjalkohol-alegységekből képződnek. Legfontosabb családjuk a ligninek, magas fokban polimerizált anyagok; a fahéjalkoholok C-C és C-O kötésekkel bonyolult, hálószerű gyűrűrendszerekké kapcsolódnak össze. A fahéjalkoholok dimerizálódásával keletkeznek a lignánok, melyek a második családját alkotják a lignoidoknak.

A cinnamoidok osztályához tartozó vegyületek alapstruktúrájának változatai a 3 C-atomos oldallánc vázában változatlanul maradása mellett jöttek létre. A fenoloid anyagcsere további specializálódási irányai elsősorban az oldallánc megváltozásán alapulnak. Az oldallánc meghosszabbodása eredményezi a negyedik osztály vegyületeit a *poliketid cinnamoidokat*. Kiindulási anyaguk a ciklizációkor keletkező kalkonok, melyek egyensúlyban vannak az újabb, már O-heterociklust is tartalmazó flavonoidokkal. A flavonoidok alapváza 3 gyűrűből áll (16. ábra), melyek közül az egyik aromás gyűrű (B), és az O-heterociklus (C) három szénatomja a fahéjsav C₆C₃ vázából ered, míg a másik aromás gyűrű (A) a poliketid eredetű 6 szénatomból épül fel.

A fenoloidok ötödik osztályába a *degradatív átalakulási termékek* tartoznak. A fenoloid bomlás az oldallánca terjed ki. Ez részben oxidációval kialakuló β-ketosav fokot jelent, részben pedig a dekarboxilezéssel ill. C₂ egység lehasadásával történő C₆C₂, és végül C₆ típus kialakulást. Ebbe az osztályba tartoznak az aromás β-ketosavak (fontos intermedier), a benzoidok, az egyszerű polifenolok (katehol), a norcinnamoidok (fenilecetsav) és a metilfenolok (tolukinol).

A fenoloidok erősen specializált osztálya a *poliketid benzoidok (xanton)*. E vegyületek a C₆C₁-ig lebontott fenolkarbonsavak oldalláncának C₂ egységekkel történő hosszabbodásával keletkeznek.

A fenoloidok hetedik osztályába a *fenoloid kinonok* tartoznak, melyek egy része a fenoloidok degradatív termékeiből képződik. A két fő kiindulási anyag a p-hidroxi-benzoésav és a homogentizinsav. A p-hidroxi-benzoésavból keletkeznek az ubikinonok és a naftokinon-vázú alkannin is. A homogentizinsav vagy utólagos, vagy előzetes dekarboxilézésként épül be, de mindkét esetben a beépült C₆C₁ rész C₁-je metilcsoportként megtalálható a keletkező kinongyűrűn. Így keletkeznek a plasztokinonok.

2.3.2 A polifenolok megoszlása és akkumulációja az erdei fákban

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 található 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 *et al.*, 1997). A határzónában bekövetkező változások a „normális” anyagcsere folyamatokat a gesztelő anyagok (polifenolok, fenolkarbonsavak) szintézisének irányába tolják el.

Egyszerű polifenolokat csak kis mennyiségben mutattak ki fás szövetekben, ezzel szemben a fenolkarbonsavak nagy mennyiségben megtalálhatók erdei fák gesztjében, úgy is, mint szabadsavak (galluszsav), és úgy is, mint glikozidok észterkötést létesítve glükózzal, poliollal vagy más polifenollal. Gallotanninokat *Castanea* és néhány *Quercus* faj gesztjéből, ellagitanninokat *Eucalyptus* és *Quercus* faj gesztjéből mutattak ki.

A fa gesztesedésében az egyik legfontosabb szerepet a fenolos komponensek játsszák, amelyek a kondenzált cserzőanyagok (nagy molekulaságú proantocianidinek) kiindulási monomerjei bioszintetikusán a fenilpropán (C₆-C₃) építőkövekből vezethetők le (HATHWAY, 1962; HERGERT, 1992). A fenilpropán vegyületekhez tartozik többek között a p-hidroxifahéjsav (p-kumarsav, ferulasav, szinapinsav), mely a sikimisav-anyagcsereút terméke, és fontos kiindulási anyaga a primer és a szekunder anyagcsereének a növényi szövetekben (ZIEGLER, 1968; LEWIS *et al.*, 1998; HIGUCHI, 2000).

A flavonoid-glikozidok csak kis mennyiségben vannak jelen a gesztben. HASEGAWA (1958) naringenin glikozidot mutatott ki *Prunus yedoensis* és *Prunus verecunda* frissen képződött gesztjéből. A geszthatáron megfigyelhető enzimaktivitás növekedéséből (HILLIS, 1965; MAGEL *et al.*, 1991; MAGEL, 2000; BERITOGNOLO *et al.*, 2002) arra következtettek, hogy ezek a vegyületek a geszthatáron átalakulnak. Feltételezték, hogy elsősorban oxidálódnak, majd az oxidációs termékek polimerizálódnak (DELLUS *et al.*, 1997; DEHON *et al.*, 2002). A geszt vörös, sárga, barna és kék színe a benne lévő flavonoidoknak és azok oxidált és polimerizált termékeinek köszönhető.

HILLIS és INOUE (1966) *Rhus succedana* fafajon végzett kísérleteiben a citromsav-ciklus gátlásával a fajra jellemző geszt-polifenolok szintézisét tudták 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.

A geszt fenolos extrakt anyagainak csak kis százaléka van polimerizált formában, és ezeknek a vegyületeknek is csak kis százaléka ismert. HASEGAWA (1958) katechint talált *Prunus yedoensis* és *P. verecunda* fajok geszthatárán, amely mennyisége a geszt irányába éles csökkenést mutatott.

ZIEGLER már 1968-ban felvázolta a polifenolok gesztesedés során lejátszódó átalakulásait.

A polifenolok koncentrációja megemelkedik a határzóna sejtjeiben. Ez a koncentrációemelkedés fajtától függően vagy *in situ* szintézis (HILLIS *et al.*, 1962; ZIEGLER, 1968), vagy folyamatos akkumuláció (BURTIN *et al.*, 2000) eredménye. A gesztesedési 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. A határzónában magas peroxidáz-enzim aktivitást mértek, melynek 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 sejtfalba.

2.3.3 Polifenolok az álgesztes bükkben

A színes gesztképződés komplex fiziológiai és biokémiai reakcióktól függ, mely reakciók lefutásában legtöbbször színes gesztképzők vesznek részt, melyek tartalék keményítőből és kioldható szénhidrátokból alakulnak át (MAGEL *et al.*, 1994; CHANG *et al.*, 1999b; MAGEL, 2000). Az ezekből képzett színanyagok gyakran flavonoidálisan natúrak, vagy visszavezethetők kinoidális vegyületekre (FENGEL és WEGENER, 1982; HILLIS, 1985, 1987).

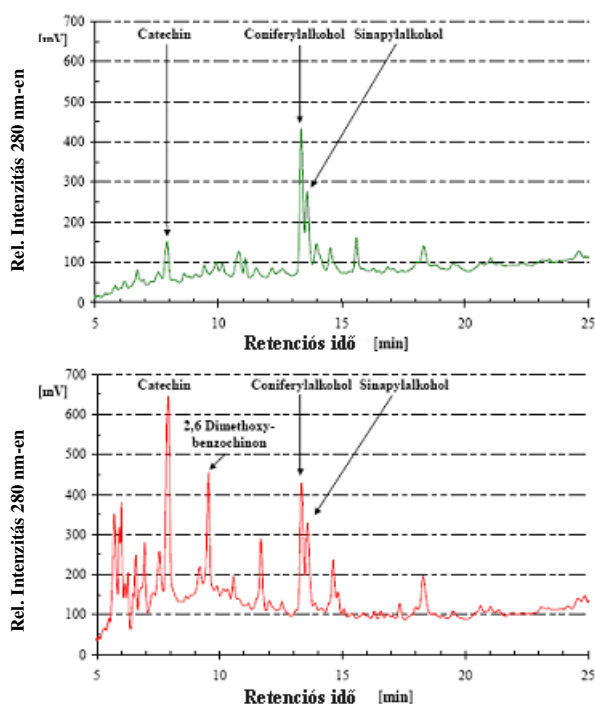
A színes gesztképződésben résztvevő fiziológiai és biokémiai reakciók eddig a bükk vörösgeszt keletkezése kapcsán lettek leírva (DIETRICH, 1964b; MAGEL és HÖLL, 1993; KOCH

et al., 2002). A parenchima sejtekben többszörösen kondenzált fenolos vegyületeket pl. katechin és epikatechin származékokat, mint színképző komponenseket izoláltak. Ezek a vegyületek peroxidáz illetve fenolázok hatására, a levegő oxigénjének jelenlétében vörösbarna színű kondenzációs terméké dehidratálódnak (DIETRICHS, 1964; KOCH *et al.*, 2003). Ellentétben a kötelező színes gesztképződéssel a sejtfa a fakultatív színes gesztesedés során nem szintetizált anyagokból impregnálódik, így a szövet nem mutat nagy természetes tartósságot (KOCH és KLEIST, 2001).

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 (DIETRICHS, 1964a,b; ZIEGLER, 1968; RADEMACHER, 1986; MAGEL *et al.*, 1991; SEELING, 1991; MAGEL *et al.*, 1993; ALBERT, 1999; ALBERT *et al.*, 1998a,b, 1999, 2003; BAUCH és KOCH, 2001; KOCH *et al.*, 2002).

Ezidáig csak kisszámú polifenolos anyagot sikerült elkülöníteni és azonosítani a bükkből, ezeket is többnyire a levelekből vagy a kéregből (DIETRICHS, 1964a; TISSUT, 1967; DÜBLER *et al.*, 1997; BEHRENS *et al.*, 2003). Ezekről feltételezték, hogy szerepük lehet a színes gesztesedés folyamataiban is.

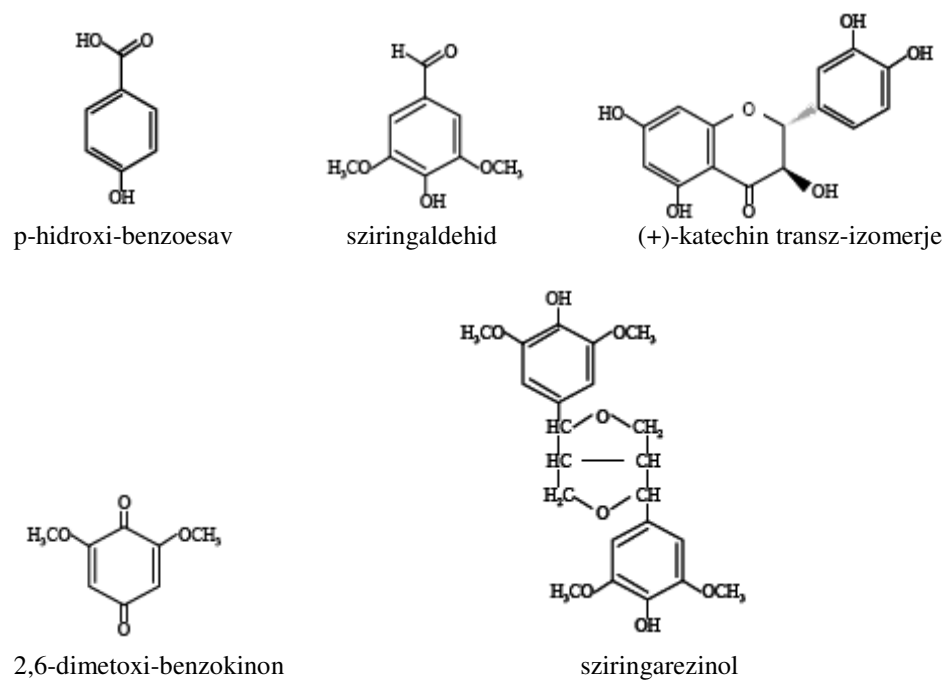
DIETRICHS (1964a) álgesztes bükk faanyagból (+)-katechint, a (-)-epikatechint mutatott ki. Megállapította, hogy az álgesztes bükk szíjácában a (+)-katechin mennyisége sugár irányban nő, a színhatáron maximumot ér el, de nem tűnik el teljesen a színhatáron, csak az álgeszt belsejében. A bükkben a (+)-katechin koncentráció a belső szíjács szövetekig nő, majd enyhén csökkenni kezd.



17. ábra Bükk szíjács (fent) és álgeszt (lent) vizes-metanolos extraktumok HPLC kromatogramjai (KOCH, 2003).

KOCH *et al.*, (2003) a bükk szíjácsból catechint, koniferil-alkoholt és szinapil-alkoholt mutattak ki, a színes gesztben 2,6-dimetoxi-benzokinont találtak (17. ábra). Ugyancsak KOCH *et al.*, (2002) megállapították, hogy a bükk faanyagában a katechin-epimerek mellett sziringarezinol is kimutatható (18. ábra), de nem tárgyalták ezeknek a vegyületeknek a szerepét az álgesztesedésben.

A bükk színesedésében (feltételezeten) szerepet játszó néhány fenoloid képletét a 18. ábrán mutatom be.



18. ábra Álgesztes bükk szövetekből izolált fenolos komponensek.

HOFMANN *et al.*, (2004) bükk szövetekből flavan-3-olokat - (+)-katechin és (-)-epikatechin és származékaik -, taxifolint, kvercetin és származékait választotta el, és vizsgálta megoszlásukat a különböző bükk és álgesztes bükk szövetekben.

KUTATÁSI CÉLOK

Célul tűztem ki a kioldható szénhidrátok, a savak és a polifenolok megoszlásának és akkumulációjának vizsgálatát egészséges és álgesztes bükk szövetekben. A savak és a polifenolok esetében találtam szakirodalmi adatokat magyar bükkökre vonatkozóan, a kioldható szénhidrátokra nem, ezért ez utóbbi anyagokat rendszeres és kimerítő vizsgálat tárgyává tettem.

Céлом volt összehasonlító vizsgálatokat végezni a kioldható szénhidrátok megoszlására vonatkozóan egészséges és álgesztes bükkben:

- a kéregtől a bélig, sugár irányban, különböző magassági szinteken,
- összcukor-tartalmakat mérve,
- elválasztva és azonosítva az egyes szénhidrátokat, majd a megoszlás vizsgálatát egyedi szénhidrátokra is kiterjesztve,
- továbbá, mérni a kioldható szénhidrátok megoszlását az év különböző szakaiban, különös tekintettel az álgesztesedés időszakára (szeptember- március),
- összehasonlítón elemezni azt a szöveti környezetet, amelyben a gesztesedés és álgesztesedés folyamatai zajlanak, különös tekintettel a járulékos anyagokra, szerepük felderítésére az álgesztesedésében,
- vizsgálni a kötött-, a szabad- és az összsav-tartalom megoszlását sugár irányban a kéregtől a bélig, és
- elvégezni ezeket a méréseket a polifenolokra vonatkozóan is,
- összehasonlítani a szakirodalomban leírt extrakciós módszereket.

KÍSÉRLETI RÉSZ

3. MINTA, ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1 Vizsgált törzsek és mintakorongok

3.1.1 A mintavétel szempontjai

A méréseimhez nagyszámú törzsből vett mintakorongokat használtam fel. A mintavétel kapcsán a következő szempontokat vettem figyelembe:

Egy adott állományból 3 bükk és 3 álgesztes bükk törzset választottam ki. A törzsek egyedi sajátágának kiküszöbölése végett vettem mindkét populációból 3-3 mintát. Hogy a bükk gesztesedése során végbemenő folyamatokat mindig össze tudjam vetni az álgesztes bükk megfelelő szöveteiben végbemenőkkel, ugyanolyan számban álgesztet tartalmazó törzsekből származó korongokat is vettem.

A mintakorongokat a kiválasztott törzsekből 3 méter magasságból vágunk ki, mert a leggyakrabban előforduló, hosszirányban orsó alakú álgeszt átmérője 3 és 6 m között a legnagyobb.

Vizsgáltam a kémiai paraméterek sugár irányú változását a bükk és az álgesztes bükk mintakorongokban a lentebb ismertetett mintakijelölést- és feldolgozást alkalmazva.

A kioldható szénhidrátok magasság szerinti eloszlását is vizsgáltam egy-egy, azonos állományból származó bükk és álgesztes bükk törzsből (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, július, 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 2001. és 2007. között történtek.

A savakkal végzett összehasonlító vizsgálatoknál mindhárom fafaj esetében három egyedét választottam ki, az egyedek életkora 28-110 év között volt. A vizsgált egyedek a Soproni-hegység területéről, illetve a SEFAG Rt-től származtak. A vegetációs időszak alatt a szíjácsból, illetve a gesztből származó mintákat fűrással vettem, majd a lefagyasztást követően másnap dolgoztam fel.

A különböző időpontokban történt mintavételek paramétereit, a törzsek életkorát, az álgeszt paramétereit, valamint a mintákból végzett méréseket a 4. Táblázat összegzi. A kutatási eredményeim részletes bemutatásánál a mért adatok mellett szereplő mintavételi időpont a 4. Táblázat alapján egyértelműen azonosítja a vizsgált korongokat és a vizsgálati körülményeket.

4. 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. február	TAEG Rt., Sopron 171	100-110 év		felhős	42 cm / 13 cm	Az összcukor-, mono- és oligoszacharid-tartalom, valamint a szárazanyag-tartalom magasság szerinti változása bükk és álgesztes bükk törzsbén.
		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 szárazanyag-tartalom.
			2.	felhős	30 cm / 16 cm	
			3.	felhős	49 cm / 8 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 totálfenol-tartalom, összcukor-, mono- és oligoszacharid-tartalom 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	A szárazanyag-, összcukor-, mono- és oligoszacharid-tartalom vizsgálata, totálfenol, (+)-katechin sugár irányú eloszlása.
				-	53 cm	
2003. október*	SEFAG Rt., Kaposvár	100 éves üt. Szerint	I.	felhős	45 cm / 15 cm	A szárazanyag-, sav-összcukor-, mono- és oligoszacharid-tartalom vizsgálata.
			II.	felhős	49 cm / 22 cm	
			III.	felhős	41 cm / 12 cm	
			IV.	-	47 cm	
			V.	-	41 cm	
			VI.	-	43 cm	
2007. július	TAEG Rt., Sopron	100 éves üt. Szerint	-	felhős	44 cm / 15 cm	A szárazanyag-, összcukor-, mono- és oligoszacharid-tartalom vizsgálata.

* a kísérleteket megszakítottam

A mintavételi hely megválasztásánál célul tűztük ki, hogy a termőhelyi és meteorológiai viszonyokból fakadó eltéréseket a minimumra csökkentsük, ezért igyekeztünk azonos termőterületről kiválasztani a fákat.

3.1.2 A fakorongok feldolgozása, mintavételi helyek a korongban

A kiválasztott törzsekből kivágott mintakorongokat azonnal hazaszállítottuk és feldolgoztuk. A korongokon kijelöltem a mintavételi helyeket (19. ábra, 5-6. Táblázatok), majd a kérget eltávolítottam és a korongokat feldaraboltam.

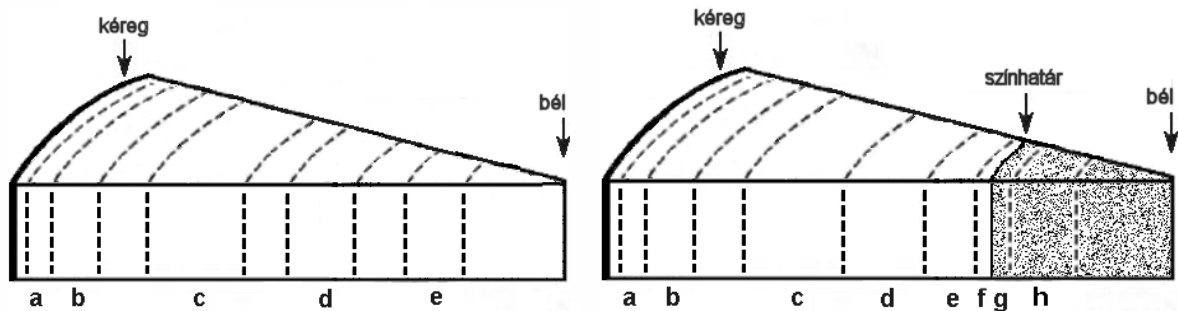
A korongok kijelölésénél problémát okozott, hogy a különböző törzsekből származó korongok valamint az álgesztek más-más átmérőjűek voltak. A mintavételnél igyekeztem azonos átmérővel, illetve álgeszt mérettel és alakkal rendelkező korongokat begyűjteni. A mintavétel egységesítésére és a korongok összehasonlíthatósága 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 gesztesedésnél megismert ún. „határzóná”-nak felelnek meg. A mintavételek relatív helyzetét a bükk és az álgesztes bükk fakorongokban, valamint a hozzájuk rendelt betűjeleket az 5. és a 6. Táblázatok foglalják össze, illetve a 19. ábra szemlélteti.

5. Táblázat Mintavételi helyek a bükk korongokban.

Minta jele	Minta neve	Minta vastagsága (cm)	Mintavétel helye a sugár %-ában (kívülről számítva)
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 %

6. Táblázat Mintavételi helyek az álgesztes bükk korongokban.

Minta jele	Minta neve	Minta vastagsága (cm)	Mintavétel helye a sugár %-ában (kívülről számítva)
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 %



19. ábra Mintavételi helyek a bükk és az álgesztes bükk korongokban.

A kísérleti eredményeket bemutató ábrákon 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 7-8. Táblázatok foglalják össze.

7. Táblázat A bükk törzs magasság szerinti vizsgálata – a törzs 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

8. Táblázat Az álgesztes bükk 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 (ld. 1. sz. melléklet).

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

3.1.3 Mintaelőkészítés

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.

3.2 Extrakció, anyag, eszköz és vizsgálati módszer

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

- A pH, szabad-, kötött- és őrzsav-tartalom

- Összcukor-tartalom meghatározása
- Cukrok minőségi és mennyiségi meghatározása
- Totálfenol és (+) - katechin-tartalom meghatározása

3.2.1 A pH, szabad-, kötött- és őrssav-tartalom meghatározása

A savtartalmak meghatározása PACKMAN (1960) és SUBRAMANIAN *et al.*, (1983) elvén alapulnak. Az ebből továbbfejlesztett és általam is használt módszert NÉMETH dolgozta ki 1987-ben. A vizsgálatokat - a hazai fontos gazdasági szereppel bíró fafajok közül - akácon, bükkön és kocsánytalan tölgyön végeztem el. Mindhárom fafaj esetében három egyedet választottam ki, az egyedek életkora 28-110 év között volt. A vizsgált egyedek a Soproni-hegység területéről, illetve a SEFAG Rt-től származtak. A vegetációs időszak alatt a szíjácsból, illetve a gesztből származó mintákat fűrással vettem, majd a lefagyasztást követően másnap dolgoztam fel. A mintaelőkészítés során aprított mintákból történt a savasság paramétereinek meghatározása.

Extrakció

Vizes extrakció:

5 gramm élőnedves fareszeléket 30 ml desztillált vízzel leöntöttem, és 24 óráig szobahőmérsékleten állni hagytam. Az ezt követő szűrés során négyszer 17,5 ml desztillált vízzel átmostam a mintát, majd hagytam lecsepegni. A szűrletet 100,0 ml-es mérőlombikba jelre töltöttem desztillált vízzel.

Nátrium-acetátos extrakció:

5 gramm élőnedves fareszeléket 30 ml 0,1 M-os nátrium-acetát oldattal leöntöttem, és 24 óráig szobahőmérsékleten állni hagytam. Az ezt követő szűrés során egyszer 17,5 ml nátrium-acetát oldattal, majd háromszor 17,5 ml desztillált vízzel mostam a mintát, majd hagytam lecsepegni. A szűrletet 100 ml-es mérőlombikba jelre töltöttem desztillált vízzel.

Mérési módszer

Faanyag pH-jának mérése:

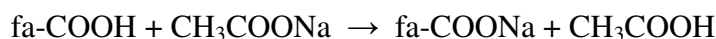
A vizes szűrlet pH-ját vettem a faanyag pH-jának.

Szabadsav-tartalom meghatározása:

Az extraktumból 50 ml-t kipipettáztam egy 100 ml-es főzőpohárba, majd a pH-elektrodát behelyezve folyamatos kevergetés mellett 0,005 M NaOH oldattal megtitáltam. A titrálás végpontját a titrálás görbéből, illetve annak első és második deriváltjából határoztam meg az inflexiós pont megállapításával. A kapott eredményt mmol NaOH/100g száraz fa egységben adtam 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 0,0075 M-os NaOH mérőoldattal hajtottam végre. A kapott eredményt az előbb ismertetett mértékegységben adtam meg. Ezen értékből kivonva a szabadsav-tartalmat megkapjuk a kötöttsav-tartalmat (NÉMETH, 1987).

Eszközök

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

Vegyszerek

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

3.2.2 Kioldható szénhidrátok

3.2.2.1 Az összcukor-tartalom meghatározása

Extrakció

Az összcukor-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 módszerek

A kioldható összcukor-tartalmat a vizsgált extraktumokból DUBOIS (1956) módszerével határoztam meg.

Eszközök

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

Vegyszerek

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

3.2.2.2 A kioldható szénhidrátok minőségi és mennyiségi vizsgálata

Az egyes mono- és oligoszacharidok minőségi és mennyiségi analíziséhez három különböző extrakciós módszert hasonlítottam össze.

Extrakció I.

Az egyes cukrok rétegekromatográfiás azonosításánál és mennyiségi meghatározásánál ugyanabból az extraktumból indultam ki, melyből az összcukor-tartalom meghatározást végeztem. Az egyes cukrok 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 metanolban oldottam vissza.

Extrakció II.

Eppendorf csőbe 0,05 g bükk faanyagra 1 ml metanol:víz (4:1) elegyét mértem. A csöveket 24 órás hűtőszekrényben való tárolás után 10 percre ultrahangos fürdőbe helyeztem, majd 15 percig centrifugáltam 3000/min fordulaton. Ezután a szűrletet felhasználásig hűtőszekrényben

tároltam. Az extrakciós módszert a Szent István Egyetem, Kertészettudományi kar, Genetika Tanszékén sajtóztottam el.

Extrakció III.

200 mg liofilizált bükkmintát 100 bar nyomáson, 40 °C-on, szubkritikus állapotban lévő 75% metanollal 2x30 percig extraháltam Dionex ASE 200 extraktorban. A kapott extraktumot 75%-os metanollal 25 ml-es mérőlombikba mostam. Az oldatból 15 ml-t 45 °C-on szárazra pároltam. A maradékot 5 ml desztillált vízben oldottam, majd 0,2 µm-es filteren átszűrtem.

Mérési módszerek

Túlnyomásos rétegekromatográfia (OPLC):

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

Mozgófázis: 85:15 acetonitril:víz (SÁRDI *et al.*, 1996).

Mintafelvétel: A mintákat a réteg aljától 30 mm-re, bal szélétől 18 mm-re vittem fel. Sávszerű mintafelvétel automatizált mintafelvívővel. Sávszélesség: 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: bükk faszöveteknél 7-10 µl, álgesztes faszövetek esetén 50-60 µl. Standardként raffinózt, sztachiózt, szacharózt, xilózt, glükózt, fruktózt és maltózt használtam. A felvitt standard-ek mennyisége 0,5 mg/ml-es törzsoldatból: 0,4-4 µl (200-2000 ng).

Kifejlesztés: A kifejlesztés OPLC 50 túlnyomásos rétegekromatográfias készülékben történt. 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 volt. A két kifejlesztés között a réteget meleg levegőáramban (hajszárító) szárítottam.

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

Mennyiségi kiértékelés: Scannelés 540 nm-en abszorpciós üzemmódban.

Eszközök

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

Vegyszerek

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

Ionkromatográfia:

A kioldható szénhidrátok analízisét ionkromatográfias módszerrel is elvégeztem. Ehhez a III. extrakcióból nyert oldatokat használtam. A kapott tiszta oldatot 2 ml-es injektáló üvegcsébe tettem és ionkromatográffal analizáltam. Az ionkromatográfias meghatározást a Hamburgi BFH (Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft) Kémiai Intézetében végeztem.

Eszközök

Extraktor (Dionex ASE 200), ionkromatográf (HPIC Dionex CHROMELEON Version 6.40).

Vegyszerek

Raffinóz, sztachióz, szacharóz, D-xilóz, D-glükóz, D-fruktóz, maltóz, metil-alkohol (Merck, Darmstadt, Németország), víz (Millipore Elix 10). A felhasznált vegyszerek analitikai tisztaságúak voltak.

3.2.3 Polifenolok

3.2.3.1 A totálfenol-tartalom mérése

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 kvercetin-t 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), kvercetin-dihidrát (Carl Roth GmbH, Karlsruhe, Németország), desztillált víz (Millipore Elix 10 készülék). A felhasznált vegyszerek analitikai tisztaságúak voltak.

3.2.3.2 A (+)-katechin meghatározása

Mérési módszer

A (+)-katechint hagyományos rétegekromatográfiai módszerrel azonosítottam. A vizsgálat 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 *et al.*, 2001).

Mintafelvétel: a réteg aljától 6 mm-re, bal szélétől 22 mm-re. Sávyszerű mintafelvétel automatizált mintafelvívővel. Sáv szélesség: 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 analizálni.

Felvitt mintamennyiség: álgesztes faszövetek 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 vajúban 8-8 ml mozgófázis. A kifejlesztésnél telítetlen gőzterű 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^oC-on.

Minőségi azonosítás: R_f érték alapján, illetve spektrummal való összehasonlítás alapján. A (+)-katechin vörös foltként jelenik meg.

Mennyiségi kiértékelés: denzitométerrel abszorpciós módban, 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 automatikus mintafelvívő, Camag Twin Trough Chamber kromatográfiás kád (Camag, Muttenz, Svájc), MERCK TLC Sprayer előhívó egység (Merck, Budapest).

Vegyszerek és fogyóeszközök

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

KÍSÉRLETI EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE

4. KÉMIAI KOMPONENSEK ÉS PARAMÉTEREK A BÜKK FAANYAGÁBAN

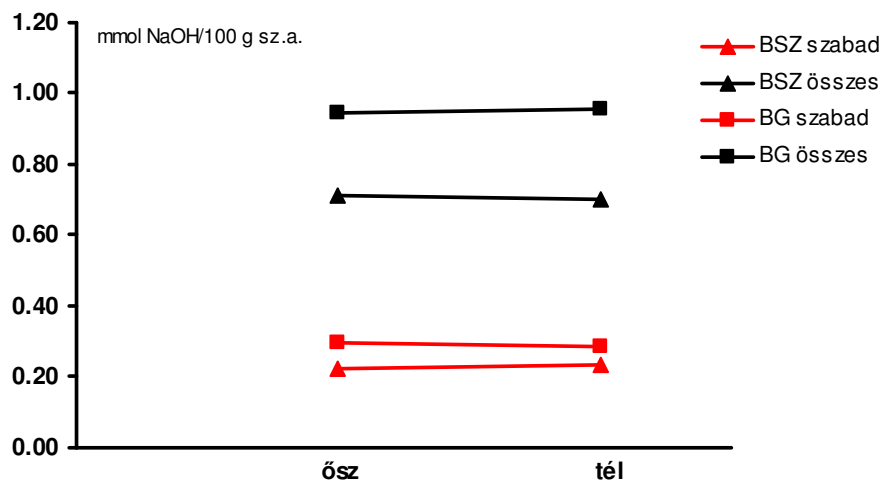
4.1 A pH, szabad-, kötött- és összesav-tartalom

Az élő faszövetek savasságát több vegyület határozza meg, ezek mennyisége változhat a vegetációs időszak és a törzsön belüli helyzet (magasság, sugár irány) függvényében. A savasság erősen fajspecifikus.

4.1.1 A savasság változása a vegetációs időszak alatt

Vizsgáltam a vizes extraktum pH-értékét, potenciometrikusan mértem az összes- és szabadsav-tartalmat bükk egyedekben. A bükkben az érettfá összes- és szabadsav-tartalma magasabb, mint a szíjácsé.

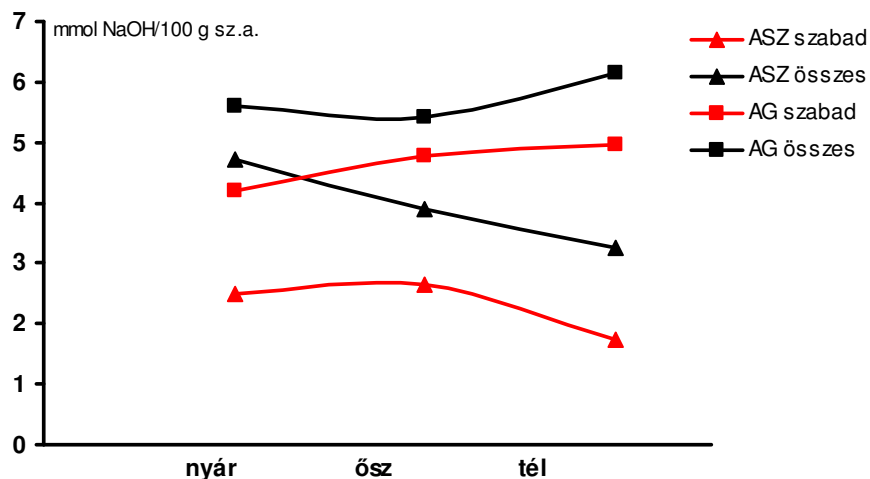
A bükk szabad- és az összesav-tartalmának megoszlását a vegetációs időszakban a 20. ábra szemlélteti.



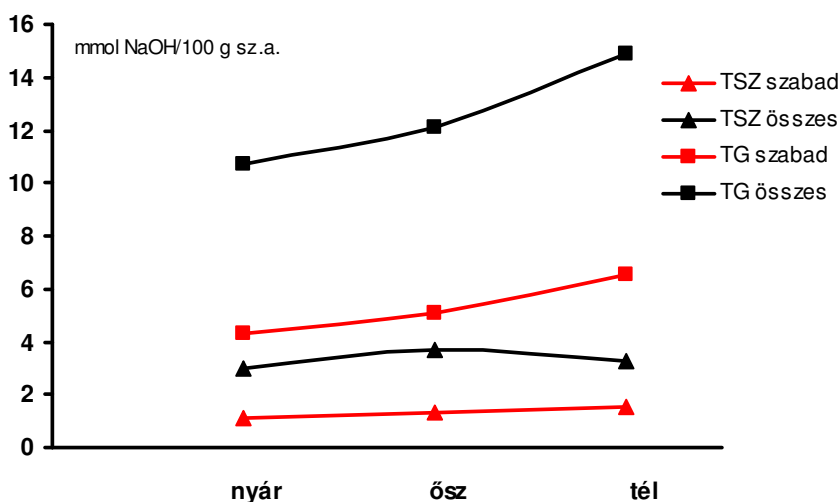
20. ábra A bükk szabad- és összesav-tartalmának átlagértékei a vegetációs időszakban (BSZ- bükk szíjács, BG- bükk geszt).

Az évszakok változása nem okoz jelentős változásokat a savtartalmakban.

Összehasonlító vizsgálatokat végeztem akác és kocsánytalan tölgy egyedekkel. Mértem, hogy ezen fajokban az össz- és kötöttsav-tartalmak hogyan változnak a vegetációs időszakban (21. és 22. ábrák). Az így kapott adatokat összehasonlítottam a bükkben mért értékekkel.



21. ábra Az akác szabad- és összes savtartalmának átlagértékei a vegetációs időszakban (ASZ- akác szíjács, AG- akác geszt).



22. ábra A kocsánytalan tölgy szabad és összes savtartalmának átlagértékei a vegetációs időszakban (TSZ- tölgy szíjács, TG- tölgy geszt).

A 20., 21. és 22. ábrákból kitűnik, hogy a legalacsonyabb savtartalma a bükknek van, a legmagasabb savtartalmat a kocsánytalan tölgy esetében mértem. Ez a megállapítás mind a szíjács, mind a geszt vonatkozásában igaz. Az élő faszövet savtartalma alacsonyabb, mint a holt szöveté, a különbségek a különböző fajok esetében jelentősen eltérnek. Megállapítható, hogy az egyes fajok savasságra jellemző paraméterei eltérőek.

4.1.2 Korreláció a pH-érték és a savtartalom között

A vizes extraktumok pH-értékeinek átlagai a bükk esetében 5,68-6,15, az akác esetében 5,06-5,72, a kocsánytalan tölgy esetében pedig 3,7-5,71 között változtak. A geszt extraktumok pH-értékei minden faj esetében alacsonyabbak voltak, mint a szíjácsban mért értékek. A legnagyobb különbséget a kocsánytalan tölgy esetében mértem (3,7-4,15; illetve 4,96-5,71). Gyakorlati szempontból fontos, hogy a vizes extraktumok pH-értékeiből mennyire pontosan lehet következtetni a különböző savtartalmakra. Vizsgáltam az összefüggést bükk, akác, és kocsánytalan tölgy esetében. A 9. Táblázat tartalmazza a pH/szabadsav-tartalom és a

pH/összsav-tartalom korrelációs együtthatóit. A kapott eredményekből megállapítható, hogy csak a kocsánytalan tölgy esetében lehet jó megbízhatósággal következtetni a szabad- és az összesav-tartalomra a vizes szűrlet pH-értéke alapján. A másik két fafaj esetében az - egyébként nyilvánvalónak tűnő - összefüggést vélhetően más savas karakterű komponensek is befolyásolják.

9. táblázat A vizes extraktum pH-értéke és a savtartalmak közötti korreláció (R) értékei

	akác	bükk	kocsánytalan tölgy
extraktum pH-érték vs szabad savtartalom	-0,52	-0,60	-0,86
extraktum pH-érték vs összes savtartalom	-0,48	-0,52	-0,94

A szabadsav-tartalom és az összesav-tartalom között szoros összefüggést tapasztaltam mindhárom fafaj vonatkozásában (R= 0,74 – akác, R= 0,79 – bükk és R= 0,74 – kocsánytalan tölgy).

4.2 A kioldható szénhidrátok mennyiségének vizsgálata

Mértem az ún. „összcukor-tartalmat”, mely egy teljes mennyiségi képet ad, majd elválasztottam, azonosítottam és mértem az egyes kioldható szénhidrátokat is. A kioldható szénhidrátok közvetlenül, vagy hidrolízis után részt vesznek a szekunder anyagcsere folyamatokban, pl. a fenolos vegyületek prekursorainak tekinthetők. Összehasonlítottam az összcukor és az elválasztott kioldható szénhidrátok akkumulációját és megoszlását egészséges és álgesztes bükk szövetekben. A kioldható szénhidrátok vizsgálatát a szakirodalomban előforduló extrakciós módszerek összevetésével kezdtem. Tudni akartam, hogy a három módszer közül melyik a legalkalmasabb a szénhidrátok kinyerésére.

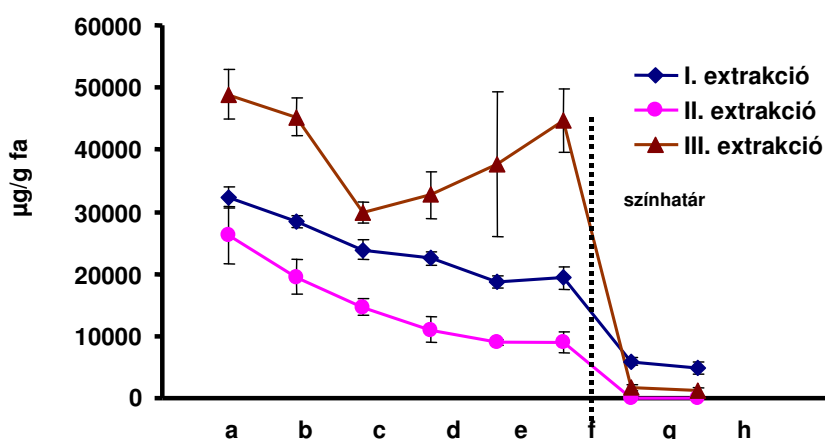
4.2.1 Az extrakciós módszerek összehasonlítása

A kioldható szénhidrátok kivonására három módszert hasonlítottam össze: **I.** ultrahangos, **II.** mágneses keverővel végzett folyamatos, **III.** szubkritikus extrakció. (Az extrakciós módszerek részletes leírása a II. fejezetben található.)

Mértem az álgesztes bükk faszöveiből kioldható összcukor-mennyiségek sugár irányú változásait. Minden mintából három különböző extrakciós módszerrel oldottam ki a szénhidrátokat. A **II.** és **III.** extrakciós módszerek esetén az összcukor mennyiségeket az elválasztott szénhidrátok mennyiségének összegzésével nyertem.

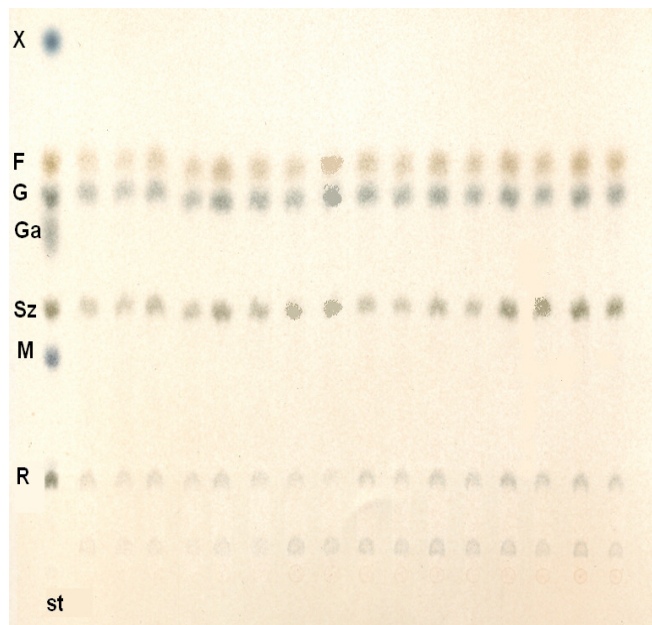
A 23. ábra diagramjaiból megállapítható, hogy a három alkalmazott extrakciós módszer hatékonysága a $III. > I. > II.$ sorrendben csökken minden színhatár előtti mintavételi pontban.

Az **I.** és a **II.** extrakciós módszerekkel kioldott összcukor koncentrációk sugár irányú változásai hasonlóak. A szubkritikus állapotú oldószer elegy (**III.** módszer) hatékonysága a különböző faszövetek szöveti struktúrájának függvényében jelentősen változik (lásd **c** és **f** minták). Álgesztes bükk mintákban *mindhárom extrakciós módszer esetén mérhető volt az összcukor-mennyiségek növekedése a színhatár előtt, és meredek csökkenése a színhatár után* (23. ábra).

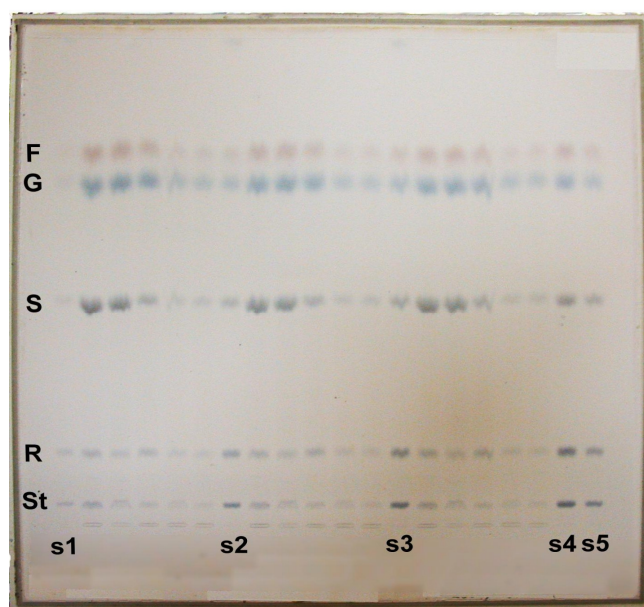


23. ábra Álgesztes bükk (*Fagus sylvatica* L.) faanyagból különböző extrakciós módszerekkel kioldott összcukor sugár irányú megoszlása.

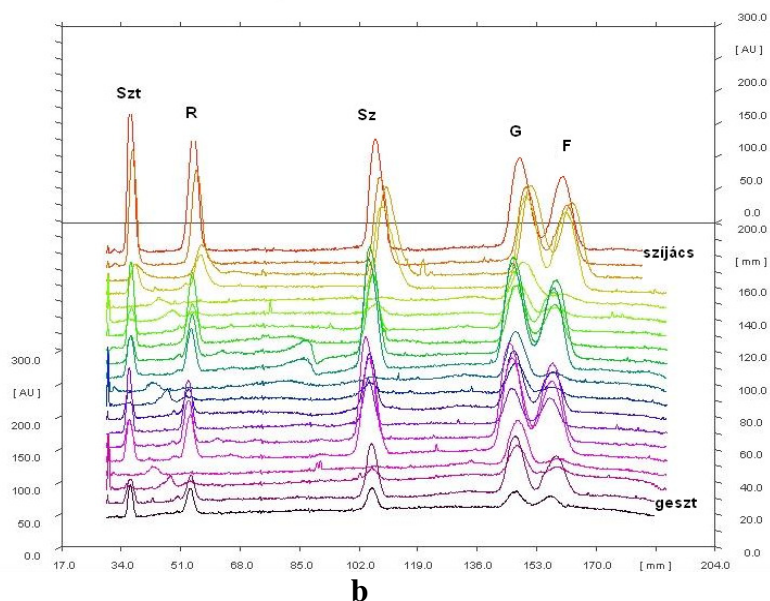
Mindhárom módszerrel elválasztottam és azonosítottam a mintákban található kioldható mono- és oligoszacharidokat mind egészséges, mind álgesztes bükk szövetekből (24. és 25. ábrák).



24. ábra A kioldható szénhidrátok elválasztása bükk faanyagából, kromatogram előhívás után (X: xilóz, F: fruktóz, G: glükóz, Ga: galaktóz, Sz: szacharóz, M: maltóz, R: raffinóz, st: standard minta).



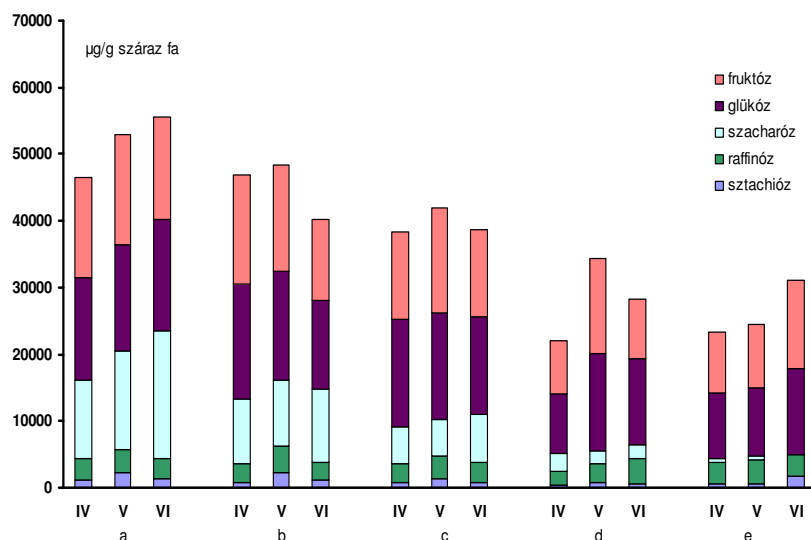
a



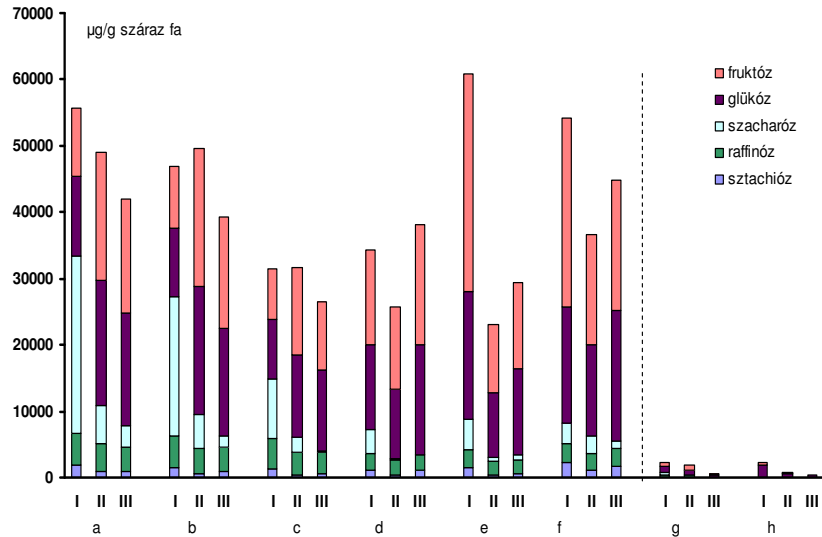
25. ábra A kioldható szénhidrátok elválasztása és az álgesztes faanyag, a: kromatogram előhívás után; b: 540 nm-en felvett denzitogram előhívás után (F: fruktóz, G: glükóz, S: szacharóz, R: raffinóz, St: sztachióz; s1, s2, s3, s4, s5: standard minták).

Azt tapasztaltam, hogy a három alkalmazott extrakciós módszer hatékonysága álgesztes bükkben mono- és oligoszacharidok esetében is a **III.>I.>II.** sorrendben csökken minden színhatár előtti mintavételi pontban.

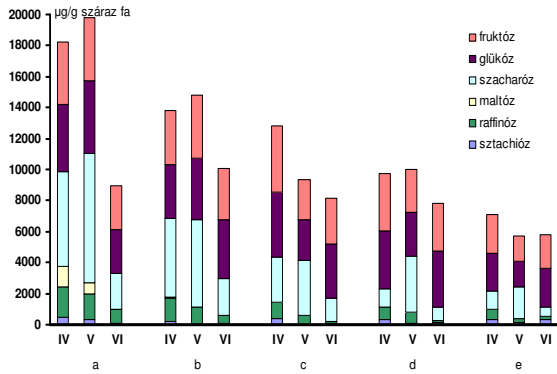
Az **I.** és a **II.** extrakciós módszerekkel kioldott mono- és oligoszacharid koncentrációk sugár irányú változásai hasonlóak. A szubkritikus állapotú oldószer elegy (**III.** módszer) hatékonysága a különböző faszövetekben jobbnak bizonyult (23. és 26. ábrák). Mindhárom módszer esetén mérhető volt az azonosított mono- és oligoszacharid mennyiségek növekedése a színhatár előtt, és meredek csökkenése a színhatár után az álgesztes bükkben (27. 30. 31. ábrák).



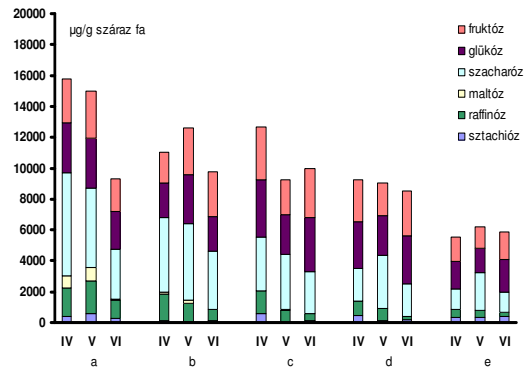
26. ábra Mono- és oligoszacharidok sugár irányú megoszlása bükk szövetekben (a-e). **III.** extrakció. Mintavétel: 2002. január.



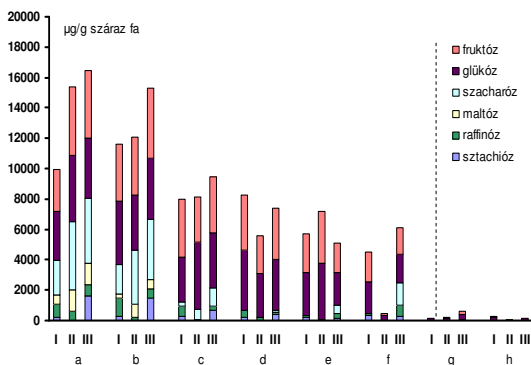
27. ábra Mono- és oligoszacharidok sugár irányú megoszlása *álgesztes* bükk szövetekben (a-h). III. extrakció. Mintavétel: 2002. január.



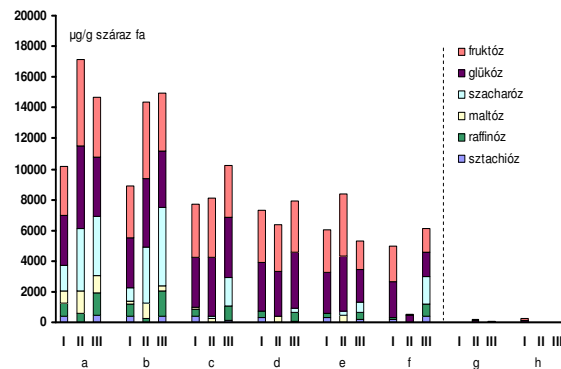
28. ábra Mono- és oligoszacharidok sugár irányú megoszlása bükk szövetekben (a-e). I. extrakció. Mintavétel: 2003. október.



29. ábra Mono- és oligoszacharidok sugár irányú megoszlása bükk szövetekben (a-e). II. extrakció. Mintavétel: 2003. október.



30. ábra Mono- és oligoszacharidok sugár irányú megoszlása *álgesztes* bükk szövetekben (a-h). I. extrakció. Mintavétel: 2003. október.



31. ábra Mono- és oligoszacharidok sugár irányú megoszlása *álgesztes* bükk szövetekben (a-h). II. extrakció. Mintavétel: 2003. október.

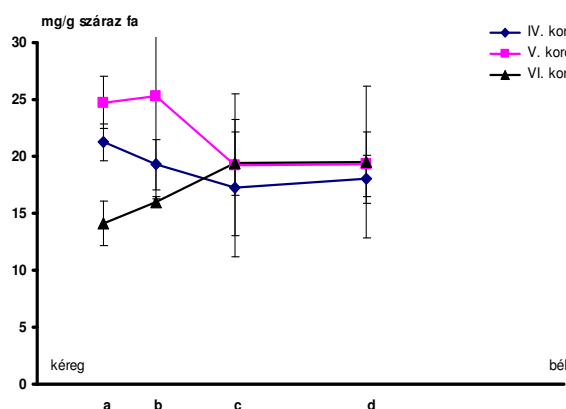
Az I. és II. módszerekkel végzett extrakciók nagyságrendileg azonos koncentrációkat eredményeznek (28. és 29. ábrák). Az egyes komponensek koncentrációjának sugár irányú változásában nem tapasztalható különbség, sem a bükk, sem az álgesztes bükk szövetei esetében. A két extrakció kihozatala a vizsgált komponensekre és szövetekre egyformán hatékonynak bizonyult. A cukor-koncentrációkat összevetve a szubkritikus eljárásban kapott értékekkel kijelenthető, hogy a szubkritikus extrakció a fában jelenlévő oldható szénhidrátokat hatékonyabban oldja ki, mint az ultrahangos, illetve a mágneses keverővel végzett folyamatos extrakció.

A három módszer közül a III. extrakció bizonyult a leghatékonyabbnak, azonban ezt a módszert eszközhiány miatt nem tudtam alkalmazni. (A szubkritikus extrakciót a hamburgi tanulmányutam során próbáltam ki). A további méréseimet a I. extrakciós módszerrel végeztem.

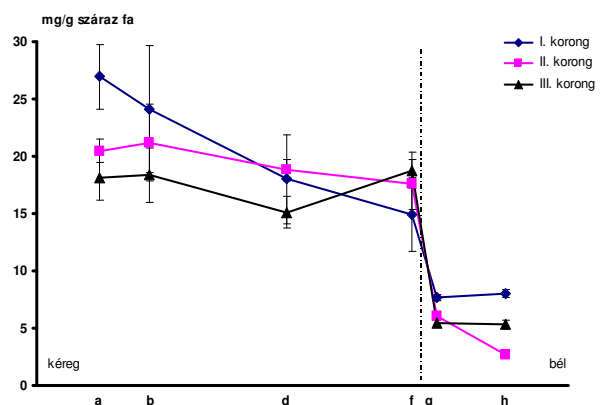
4.2.2 A kioldható összcukor-tartalom sugár irányú megoszlása

Bükk korongokban az összcukor-tartalom sugár irányú megoszlása kiegyenlített, nem lehet szignifikáns csökkenési tendenciát kimutatni az érett fában sem (30. ábra).

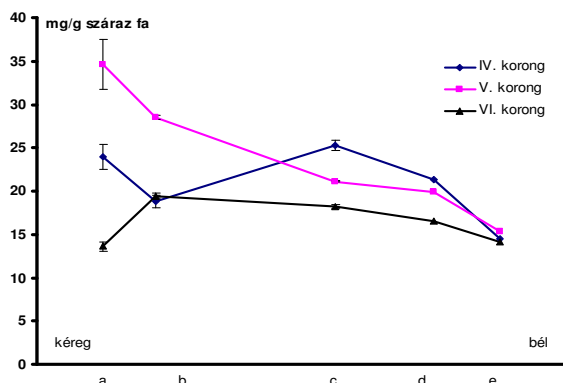
A márciusban vett minták esetében a kéreg alatti szövetekben kisebb összcukor-tartalom figyelhető meg, mint a januári minták esetén. Az érett fa szöveteiben mindkét időszakban ugyanannyi összcukor-tartalom mérhető. Októberben enyhe csökkenés tapasztalható a geszt irányába, ami utalhat a téli időszakra való felkészülésre (32. ábra). (Az adatok statisztikai kiértékelését a 2. 3. 5. 6. sz. mellékletek tartalmazzák.)



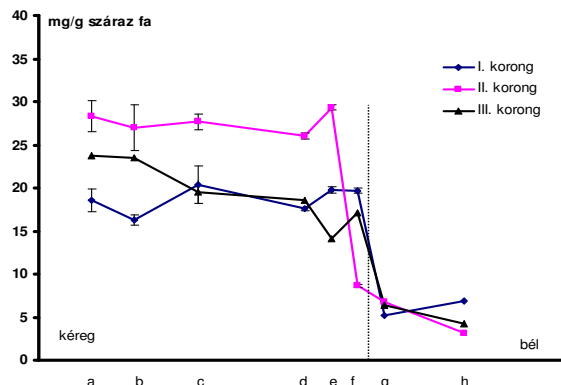
32. ábra Az összcukor-tartalom sugár irányú megoszlása bükk szövetekben. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. március.



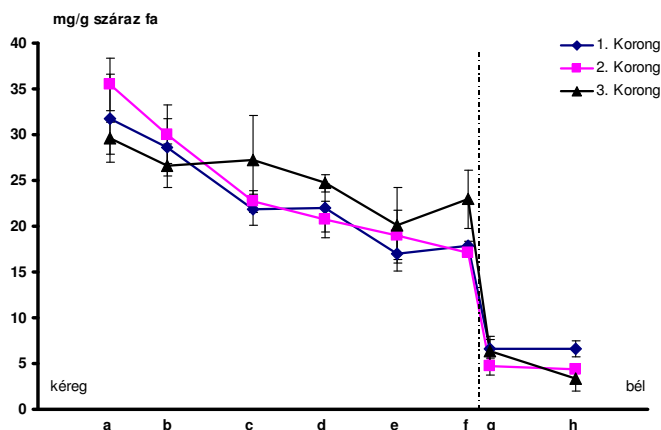
33. ábra Az összcukor-tartalom sugár irányú megoszlása álgesztes bükk szövetekben. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. március.



34. ábra Az összcukor-tartalom sugár irányú megoszlása bükk szövetekben. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. október.



35. ábra Az összcukor-tartalom sugár irányú megoszlása *álgesztes* bükk szövetekben. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. október.



36. ábra Az összcukor-tartalom sugár irányú megoszlása *álgesztes* bükk szövetekben. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2002. január.

Az *álgesztes* bükk szöveit vizsgálva megállapítható, hogy az összcukor-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 (33. 35 és 36. ábrák). Feltételezhető, hogy az összcukor-csökkenés oka az, hogy átalakulnak gesztképző polifenolokká. Ennek bizonyítása érdekében mértem a polifenolok koncentrációjának sugár irányú megoszlásait is (lásd 4.3 fejezet).

Az összcukor-tartalom értékek megoszlásai ugyanabban a nagyságrendi tartományban mozognak az egészséges és az *álgesztes* bükkben (VISI-RAJCZI *et al.*, 2002; ALBERT *et al.*, 2002a).

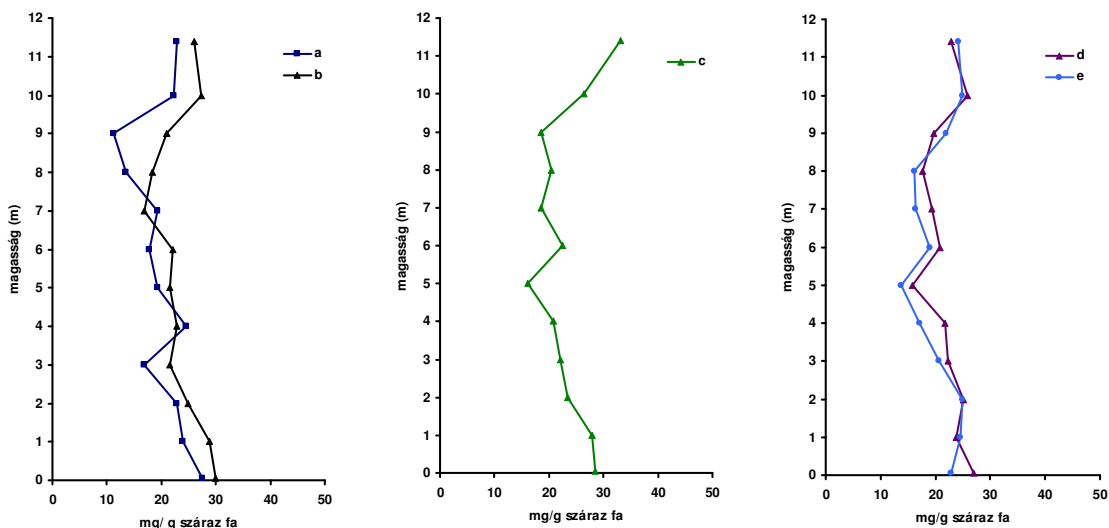
Álgesztes bükkben ősszel indul, télen zajlik és márciusban fejeződik be az *álgesztesedés* folyamata. Ezért tapasztalható mindhárom hónapban az összcukor-tartalom drámai csökkenése a színhatár után.

4.2.3 A kioldható összcukor-tartalom magasság szerinti megoszlása

A magasság szerinti vizsgálataimnál arra kerestem a választ, hogy az élő fában különböző magasságban elhelyezkedő, de azonos anatómiai helyekről származó mintákban a kioldható szénhidrátok megoszlása egyenletes vagy magasságfüggő?

Ennek kiderítésére vizsgáltam egy egészséges bükk és egy álgesztes bükk összcukor-tartalmának magasság szerinti eloszlását. A vágásleptől számítva bükkben 12, az álgesztes bükkben 17 magassági pontban néztem a sugár irányú eloszlást minden magasságban, a külső szíjácstól a belső gesztig.

Azt tapasztaltam, hogy a bükkben az összcukor mennyisége a különböző szöveti sávokban nagyjából azonos tartományban mozog minden magassági szinten, 10-30 mg/g száraz fa között (37. ábra). Az egészséges bükk törzsben az összcukor-tartalom a törzs teljes magasságában kiegyenlített. (A mérési eredmények részletes statisztikai kiértékelése a 9. sz. melléklet 1. táblázatában található.)

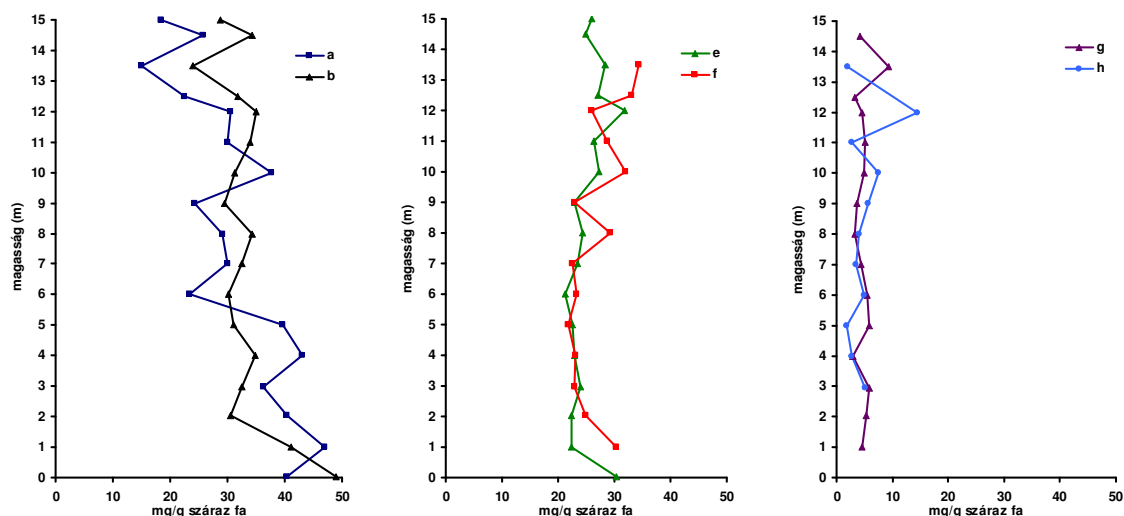


37. ábra Az összcukor-tartalom magasság szerinti megoszlása bükk szövetekben. **a:** külső szíjács, **b:** belső szíjács, **c:** átmeneti zóna, **d:** külső érett fa, **e:** belső érett fa. Mintavétel: 2001. február.

Álgesztes bükkben a külső és belső szíjács szöveteinek összcukor-tartalma hasonló képet mutat, jelentős eltérés nem tapasztalható az egészséges bükkhöz képest (38. ábra). A bél körüli szövetekben azonban minden magasságban jelentős mennyiségi eltérés figyelhető meg. Az álgesztes bükk színhatár előtti fehér szövegekben még magas a cukortartalom, azonban a színhatár utáni vörös szövegekben az összcukor-tartalom drasztikusan lecsökken. Megállapítható, hogy a szénhidrátok koncentrációjának sugár irányú változásai szignifikánsan különböznek az egészséges és az álgesztes bükkben. Az álgesztesedés minden magassági szinten zajlik, azaz nem magasságfüggő. *A szénhidrátok mennyisége a vörös gesztben elhanyagolható.* A bükkben a kéreg közeli faszövegekben jelentős szénhidrát koncentráció mérhető. (A mérési eredmények részletes statisztikai kiértékelése a 9. sz. melléklet 2. táblázatában található.)

Az álgesztes bükk szövetekre (**a-f**) minden magassági szinten jellemző, hogy a kéreg alatt magas a kioldható szénhidrát-tartalom, a bél felé haladva az értéke csökken (38. ábra). Az átmeneti zóna (**c**) és a külső érett fa (**d**) szövetek összcukor-tartalmai nagyságrendileg megegyeznek a kéreg alatti szövetek összcukor-tartalmaival. A színhatár előtti szövetekben

(f) koncentráció „ugrás” szinte sehol sem figyelhető meg. Az álgesztes szövetek (g és h) kioldható szénhidrát-tartalma rendkívül alacsony.

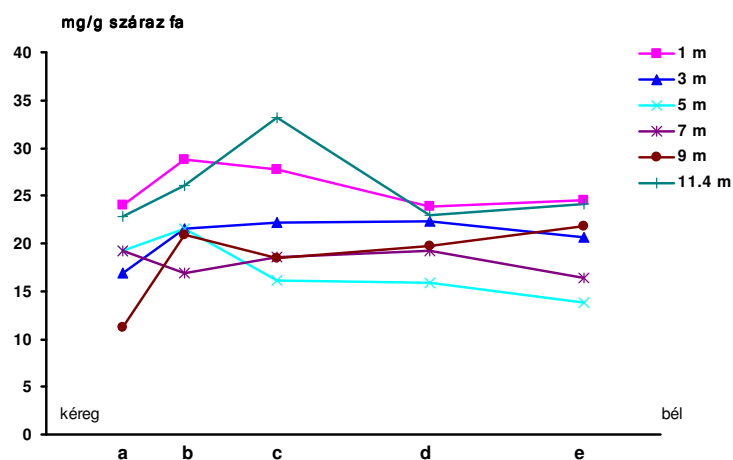


38. ábra Az összcukor-tartalom magasság szerinti megoszlása álgesztes bükk szövetekben. **a:** külső szíjács, **b:** belső szíjács, **e:** belső érett fa, **f:** határzóna (fehér), **g:** határzóna (színes), **h:** álgeszt belseje. Mintavétel: 2001. február.

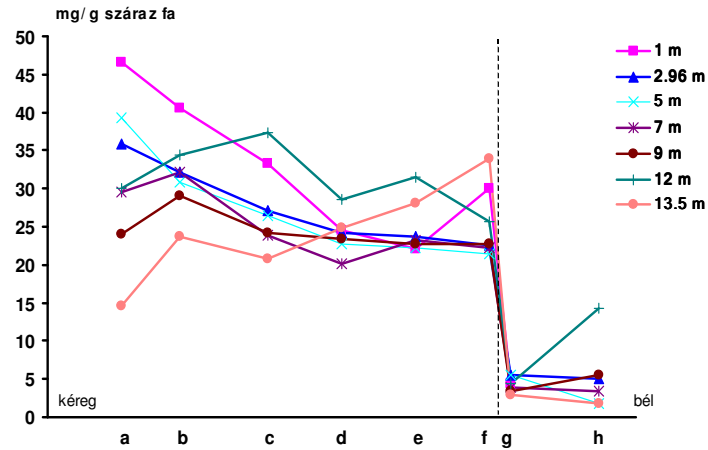
A sugár irányú koncentráció-változásokat a 39. és a 40. ábrák szemléltetik. A bükk érettf szöveiben ilyen csökkenés nem játszódik le. Feltételezhető, hogy álgesztes bükkben fenoloidok keletkeznek a kioldható szénhidrátokból.

Az álgesztesedésre jellemző és minden magassági szinten igazolt a koncentrációváltozás. A kioldható szénhidrátok mennyiségének drámai csökkenése a színhatár után arra utal, hogy „elhasználódnak”, kémiai átalakuláson mennek át.

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, csökkenése azonban igen. Megállapítható, hogy az álgesztesedés a fa 2-14 méteres szakaszában minden magassági szinten zajlik.



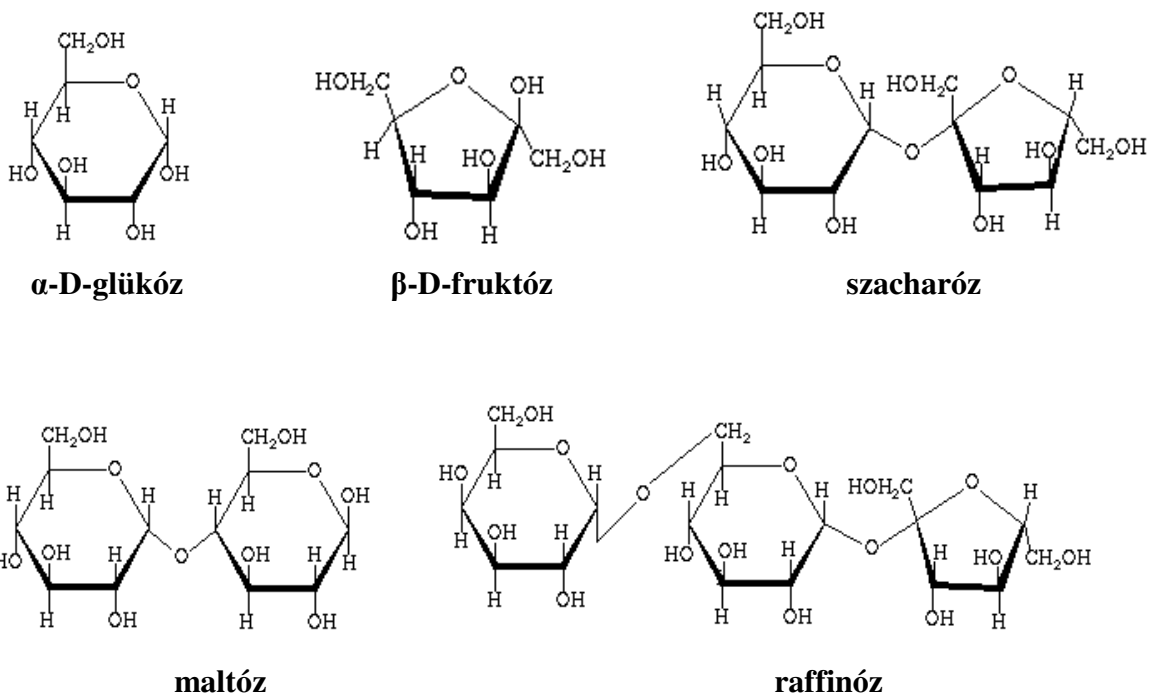
39. ábra Az összcukor-tartalom sugár irányú megoszlása bükk különböző magasságokból vett szöveiben. **a:** külső szíjács, **b:** belső szíjács, **c:** átmeneti zóna, **d:** külső érett fa, **e:** belső érett fa. Mintavétel: 2001. február.

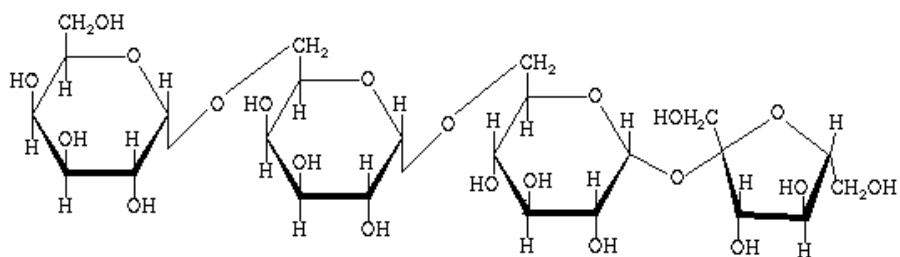


40. ábra Az összcukor-tartalom sugár irányú megoszlása *álgesztes* bükk különböző magasságokból vett szöveteiben. **a:** külső szíjács, **b:** belső szíjács, **c:** átmeneti zóna, **d:** külső érett fa, **e:** belső érett fa, **f:** határzóna (fehér), **g:** határzóna (színes), **h:** álgeszt belseje. Mintavétel: 2001. február.

4.2.4 A kioldható szénhidrátok minőségi és mennyiségi vizsgálata

A szakirodalom szerint (DIETRICH, 1964a; MAGEL és HÖLL, 1993; KOCH *et al.*, 2002) a bükk faanyagban hatféle mono- és oligoszacharid található meg: glükóz, fruktóz, szacharóz, maltóz, raffinóz és sztachióz (41. ábra).





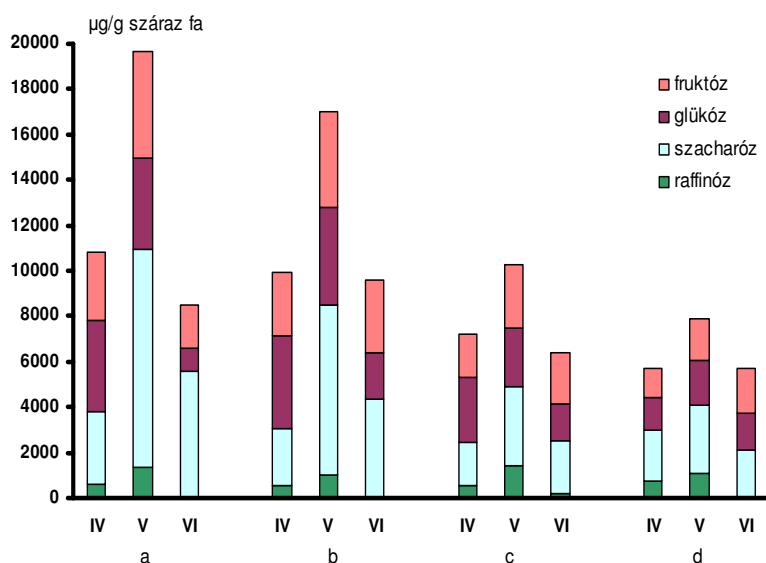
sztachióz

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

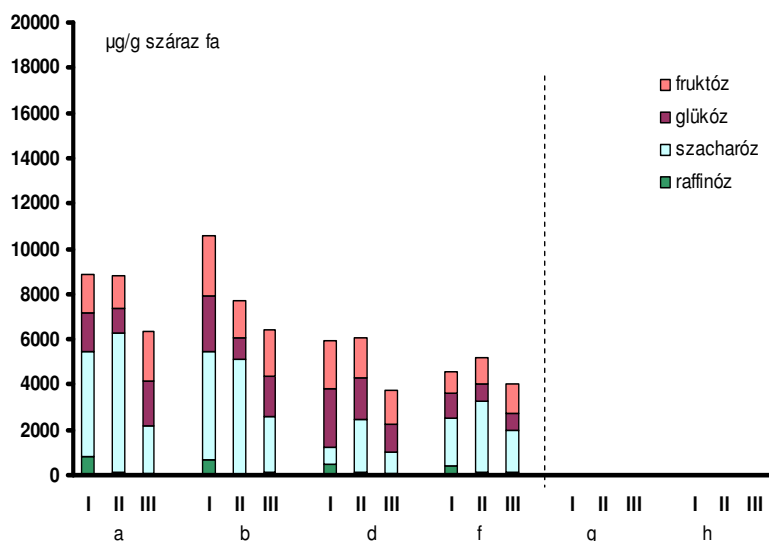
Elválasztottam és megvizsgáltam az azonosított cukrok sugar irányú mennyiségi megoszlását. A bükk és az álgesztes bükk szövetekből az irodalomban jelzett 6 kioldható szénhidrátot sikerült azonosítanom. Ezek a fruktóz, a glükóz, szacharóz, a raffinóz, a sztachióz és a maltóz voltak.

4.2.4.1 A mono- és oligoszacharidok sugar irányú megoszlása

2002 márciusában vizsgáltam három egészséges bükk és három álgesztes bükk koronából vett mintákat. Az eredményeket a 42. és a 43. ábrák mutatják be. Kísérleteim kezdeti szakaszában négy szénhidrátot sikerült azonosítani. Ezek sugar irányú eloszlása látható az ábrákon.



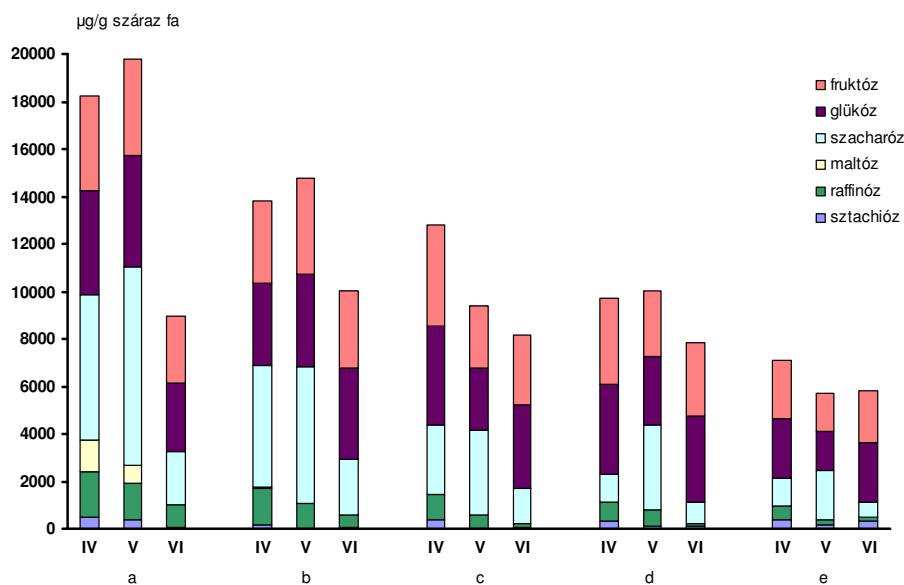
42. ábra Mono- és oligoszacharidok sugar irányú megoszlása bükk szövetekben **a**: külső szíjács, **b**: belső szíjács, **c**: átmeneti zóna, **d**: külső érett fa. Mintavétel: 2002. március.



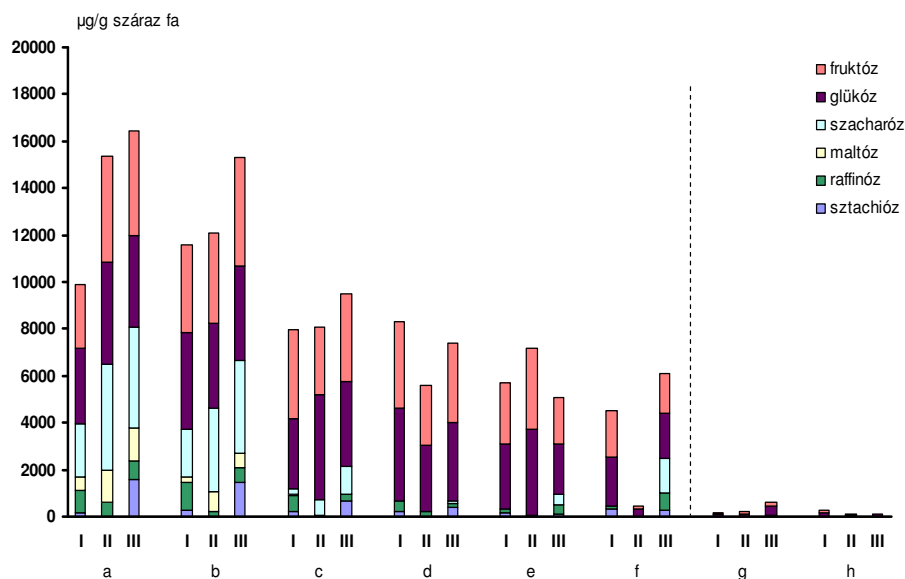
43. ábra Mono- és oligoszacharidok sugár irányú megoszlása *álgesztes* bükk szövetekben **a**: külső szíjács, **b**: belső szíjács, **d**: külső érett fa, **f**: határzóna (fehér), **g**: határzóna (színes), **h**: álgeszt belseje. Mintavétel: 2002. március.

A márciusban vett minták esetében a bükkben nagyobb a szénhidrátok mennyisége az álgesztes bükkhöz képest. (A kísérleti adatok statisztikai kiértékelését lásd az 4. sz. melléklet táblázataiban.)

Összehasonlítva a márciusi mintákat az októberben vett mintákkal (44. és 45. ábrák) megállapítható, hogy októberben -amikor a gesztelés aktív szakasza zajlik- a kéreg alatti szövetekben sokkal magasabb szénhidrát-tartalmak mérhetők. Októberben maltózt mutattam ki mind az egészséges, mind az álgesztes törzsek szíjácsában. (A mérési eredmények statisztikai kiértékelése a 7. sz. mellékletben található.)



44. ábra Mono- és oligoszacharidok sugár irányú megoszlása bükk szövetekben **a**: külső szíjács, **b**: belső szíjács, **c**: átmeneti zóna, **d**: külső érett fa, **e**: belső érett fa. Mintavétel: 2003. október.



45. ábra A mono- és oligoszacharid-tartalom sugár irányú megoszlása *álgesztes* bükk szövetekben **a**: külső szíjács, **b**: belső szíjács, **c**: átmeneti zóna, **d**: külső érett fa, **e**: belső érett fa **f**: határzóna (fehér), **g**: határzóna (színes), **h**: álgeszt belseje. Mintavétel: 2003. október.

A bükk korongok esetén a szíjács-szövetek cukortartalma a legmagasabb, befelé haladva az egyes cukrok mennyisége többnyire monoton csökkenő tendenciát mutat, nagymértékű csökkenés egyetlen anatómiai helyen sem mérhető.

A szíjács szövetek cukortartalma a legmagasabb *álgesztes* bükkben is, sugár irányban a bél felé az egészséges bükknél meghatározott módon csökken. A színhatár után a csökkenés drámai mind a márciusi, mind az októberi mintákban.

Szakirodalmi adatok szerint az erdei fák színes gesztesedése két úton valósul meg. Az egyiket *Robinia*-típusú gesztesedésnek, a másikat *Juglans*-típusú gesztesedésnek nevezik.

a. A *Robinia*-típusú gesztesedés első lépésében a tartalék tápanyagok (keményítő, trigliceridek) enzimatisz hidrolízise következik be (MAGEL *et al.*, 1997). Ezzel párhuzamosan szacharóz szállítódik a „száradó” határzónába, ami ott szintén enzimatisz hidrolízis (pl. szacharóz-szintáz enzim hatására) felbomlik, és termékei, a glükóz és a fruktóz kezdetben a sejtlégzésben, 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 gesztesedés aktív szakaszában mérhetők. Az intenzív szacharóz hidrolízis, valamint a kalkon-szintáz (CHS: EC 2.3.1.74) és fenilalanin-ammónia-liáz (PAL: EC 4.3.1.5) enzimek aktív működése a színhatáron fenoloidok *in situ* szintézisét bizonyítja. A gesztesedés aktív szakaszában (július-január) a határzónában megemelkedik a szacharóz és hidrolizált termékeinek koncentrációja (MAGEL, 2000).

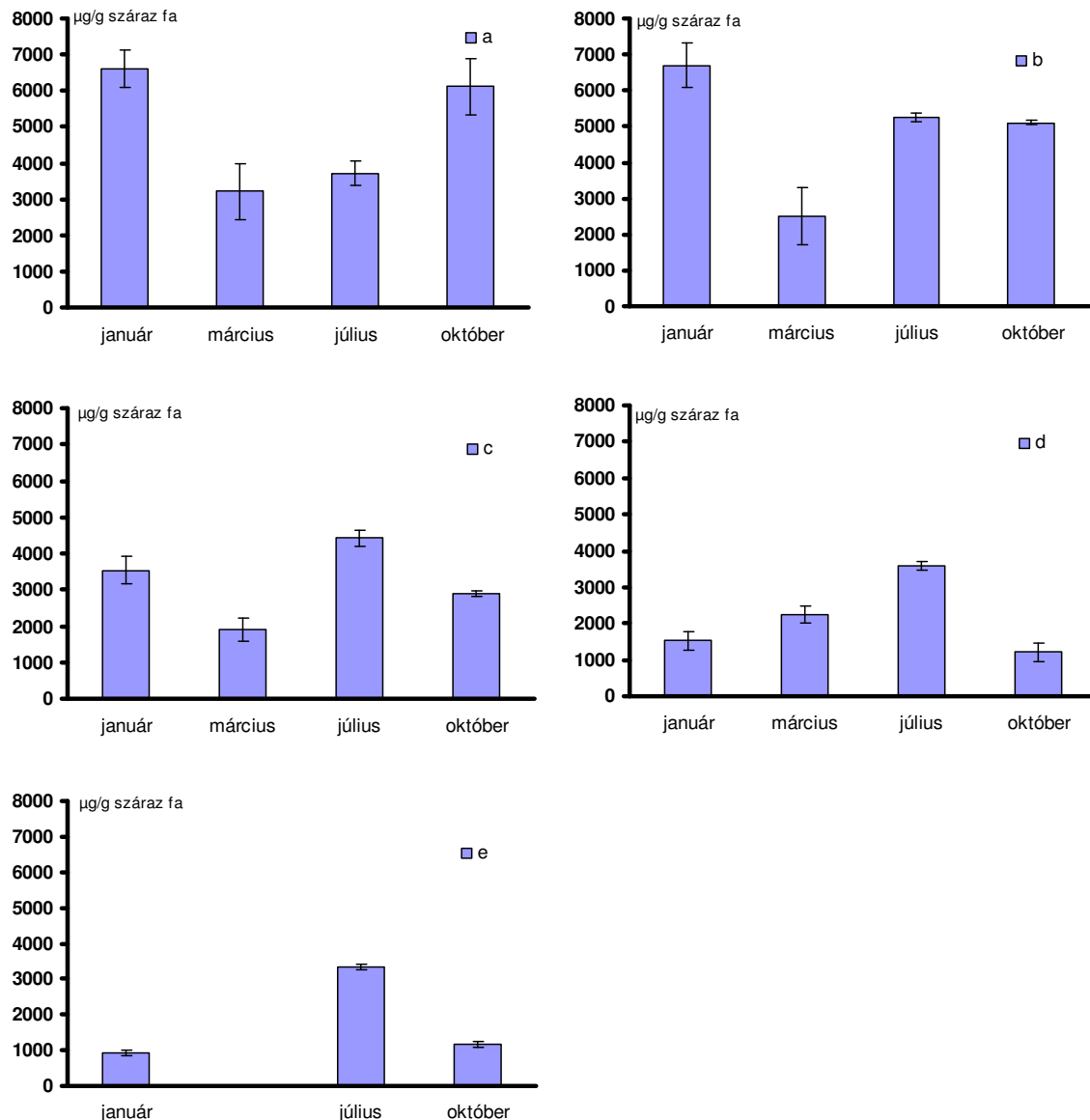
b. A *fekete dión* (*Juglans nigra* L.) végzett enzim-, valamint kioldható cukortartalom vizsgálatok (BURTIN *et al.*, 1998) kimutatták, hogy a szacharóz lebontás túlnyomórészt a szíjácsban valósul meg. A nyári hónapok folyamán keményítő akkumulálódik az érett szíjács szövetek parenchima sejtjeiben, 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. A savas invertáz enzimek aktivitása a belső faszövetekben (átmeneti zóna, külső geszt) magasabb, a belső gesztben viszont alig mérhető.

Az egyes mono-és oligoszacharidok sugár irányú mennyiségi tendenciáinak vizsgálata során megállapítottam, hogy *álgesztes bükk* törzsben a cukortartalom a szíjácstól a geszt irányába csökken. A színhatár előtt nem tapasztalható egyértelmű, karakterisztikusnak tekinthető, kimagasló mértékű koncentráció-emelkedés. Egyedül a III. korong határvonalában mérhető az előző szövetekhez képest kismértékű, de szignifikáns szacharóz koncentráció-emelkedés. A többi mintánál nem. Vagyis a kioldható szénhidrátok nem akkumulálódnak a határvonalában. Ennek függvényében kijelenthető, hogy az álgesztesedés során, a *Juglans*-típusú színes gesztesedéshez hasonlóan nem, vagy csak elenyésző mértékben játszódik le a kioldható szénhidrátok akkumulációja a határvonalában. Ez arra utal, hogy a bükk álgesztesedése a *Juglans*-típusú színes gesztesedéshez hasonlít. Az álgeszt határa után a cukortartalom hirtelen lecsökken, csak nyomokban mutathatók ki cukrok.

4.2.4.2 A mono- és oligoszacharidok mennyiségének megoszlása a vegetációs időszakban

Vizsgáltam három kioldható szénhidrát (szacharóz, glükóz, fruktóz) koncentrációjának sugár irányú megoszlását a vegetációs időszakban (január, március, július és október) bükk szövetekben.



46. ábra A szacharóz sugár irányú megoszlása bükk szövetekben a vegetációs időszakban (januártól októberig). **a:** külső szíjács, **b:** belső szíjács, **c:** átmeneti zóna, **d:** külső érett fa, **e:** belső érett fa. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. január, 2002. március, 2007. július, 2003. október.

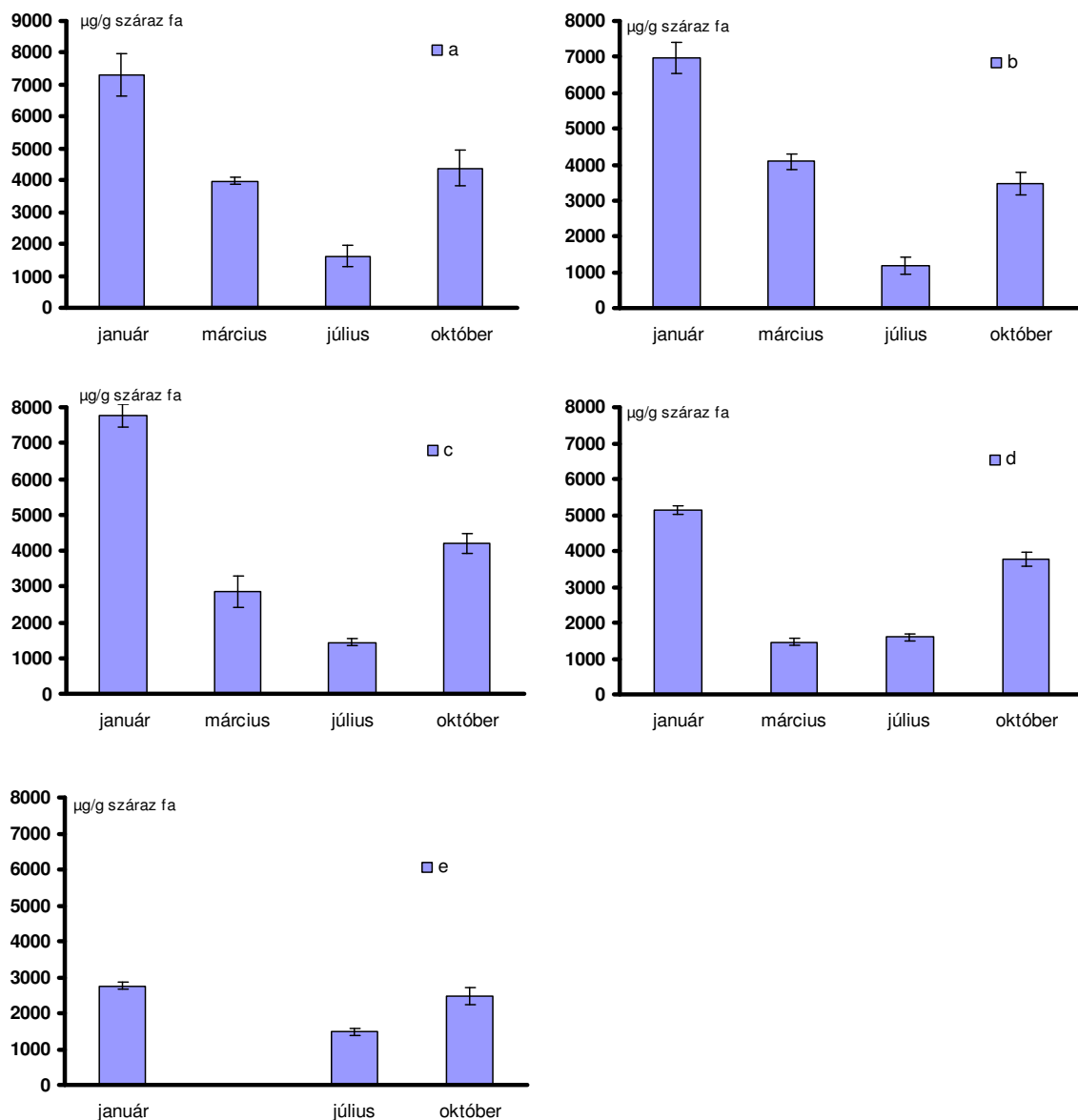
A bükk szíjács szöveiben (**a** és **b** szövet) októberben és januárban a legmagasabb a szacharóz koncentráció, márciusban a legalacsonyabb. Ez összhangban van a nyárfajoknál tapasztaltakkal, mely szerint a keményítő – és ezzel együtt feltételezhetőleg a többi anyagcserében részt vevő szénhidrát – szintézise tavasszal (március, április) indul be újra, amikor a környezeti hőmérséklet 5-10 °C fölé emelkedik.

Januárban a szíjácsban mért magas szacharóz koncentrációkat a hideghez való alkalmazkodás, a fagyás elleni védelem indokolja és magyarázza.

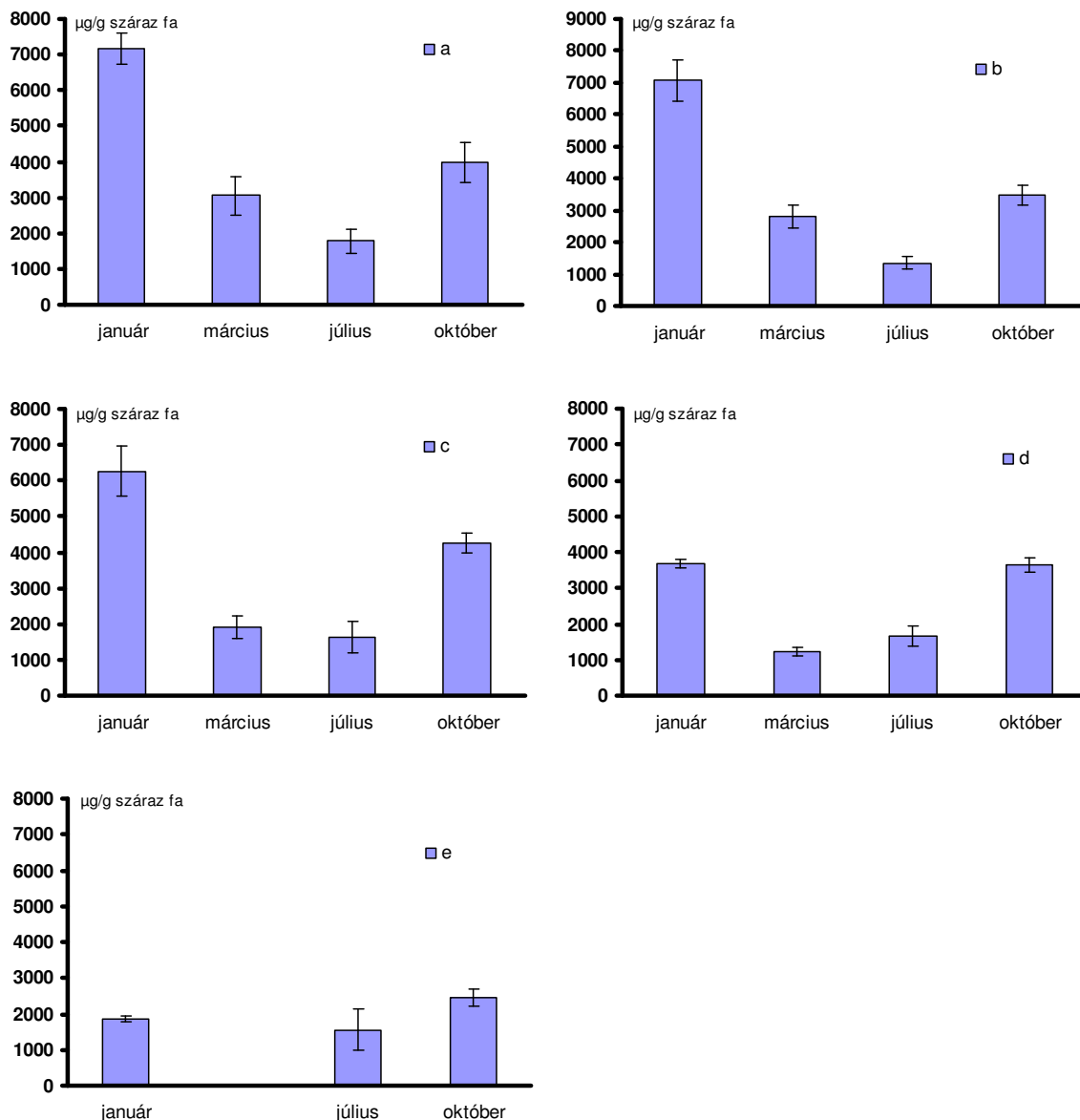
Júliusban magas szacharóz koncentrációkat mértem az érett fa irányába. A mérési eredmények azt indikálják, hogy a nyári hónapokban a bükk belső szöveteiben szacharóz akkumuláció zajlik.

A glükóz és a fruktóz tartalom januárban és októberben a legmagasabb minden szöveti sávban (47. és 48. ábra). Januártól júliusig mindkét monoszacharid koncentrációja csökken, majd ősszel ismét megnő. Ez a megállapítás igaz minden mintavételi helyre a kéregtől az érett fa szövetekig.

A nyári hónapokban a glükóz és a fruktóz koncentrációk alacsony értékei arra utalnak, hogy intenzív a monoszacharidok részvétele az anyagcserében, képződésük szacharózból visszaszorul.



47. ábra A glükóz sugár irányú megoszlása bükk szövetekben a vegetációs időszakban (januártól októberig). **a:** külső szíjács, **b:** belső szíjács, **c:** átmeneti zóna, **d:** külső érett fa, **e:** belső érett fa. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. január, 2002. március, 2007. július, 2003. október.



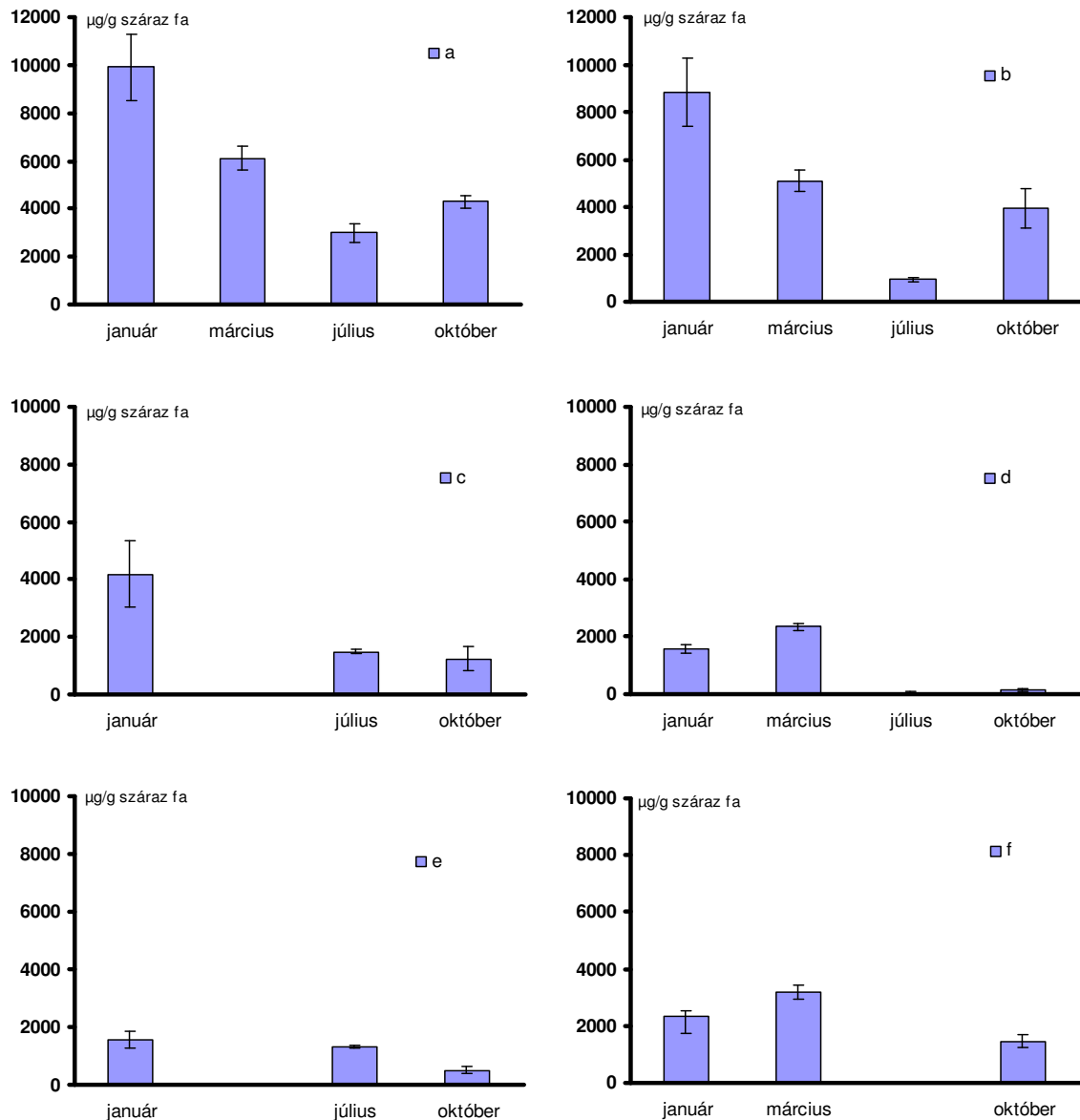
48. ábra A fruktóz sugár irányú megoszlása bükk szövetekben a vegetációs időszakban (januártól októberig). **a:** külső szíjács, **b:** belső szíjács, **c:** átmeneti zóna, **d:** külső érett fa, **e:** belső érett fa. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. január, 2002. március, 2007. július, 2003. október.

A glükóz-tartalom januárban a legmagasabb. Ennek oka feltételezhetőleg a szövetek fagyás elleni védekezése, melyhez a sejtnedvek magasabb glükóz-koncentrációja is hozzájárul. A fruktóz sugár irányú szezonális változása a glükóznál tapasztaltakhoz hasonló. Ez azt bizonyítja, hogy a két monoszacharid mennyiségi változásai összefüggésben vannak, és ez közvetlenül kapcsolatba hozható a szacharóz hidrolízisével.

4.2.4.3 A kioldható szénhidrátok mennyiségének megoszlása a vegetációs időszakban álgesztes bükkben

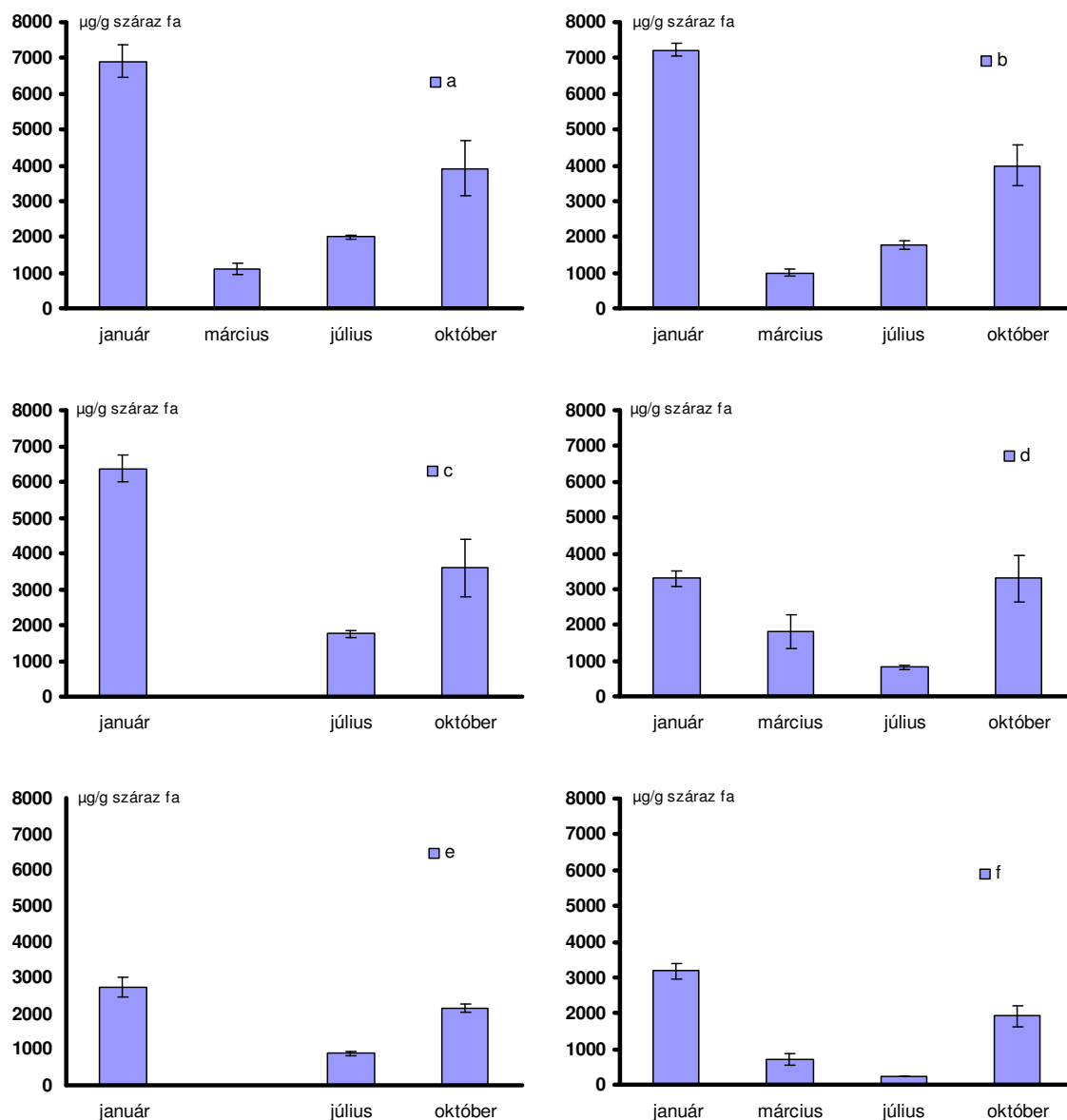
Vizsgáltam a gesztesedésben szerepet játszó három kioldható szénhidrát (szacharóz, glükóz, fruktóz) koncentrációjának sugár irányú megoszlásait álgesztes bükkben is a vegetációs időszakban. MAGEL *et al.*, (1994) *Robinia pseudoacacia* L. egyedek kioldható

szénhidrátjainak sugár irányú változásait vizsgálva azt tapasztalták, hogy januárban a kioldható cukrok mennyisége maximumot mutat minden szövetben.



49. ábra A szacharóz sugár irányú megoszlása *álgesztes* bükk szövetekben, a vegetációs időszakban (januártól októberig). **a:** külső szíjács, **b:** belső szíjács, **c:** átmeneti zóna, **d:** külső érett fa, **e:** belső érett fa, **f:** határzóna (fehér), **g:** határzóna (színes), **h:** álgeszt belseje. Hibásávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. január, 2002. március, 2007. július, 2003. október.

Szacharóz esetén a vegetációs időszakban, minden mintavételi időpontban elmondható, hogy a hánccs alatti szövetekben (**a:** külső szíjács, **b:** belső szíjács) magas koncentráció mérhető (49. ábra). Ez a szacharóz koncentráció fokozatosan csökken a kéregtől a külső geszt szövetekig (**d** és **e** szövet), majd a színhatár előtt enyhe koncentrációemelkedés figyelhető meg (49. ábra). A színhatár után a szacharóz eltűnik az álgesztből. A szacharóz mennyisége az egészséges bükk szövetekhez hasonlóan az álgesztes bükkben is januárban mutat maximális értékeket. A kéreg alatti szövetekből (**a** és **b** szövet) kétszer annyi szacharózt mértem, mint a **c** szövetből. Az egészséges bükknél tapasztalható júliusi szacharóz akkumuláció álgesztes bükkben nem figyelhető meg.



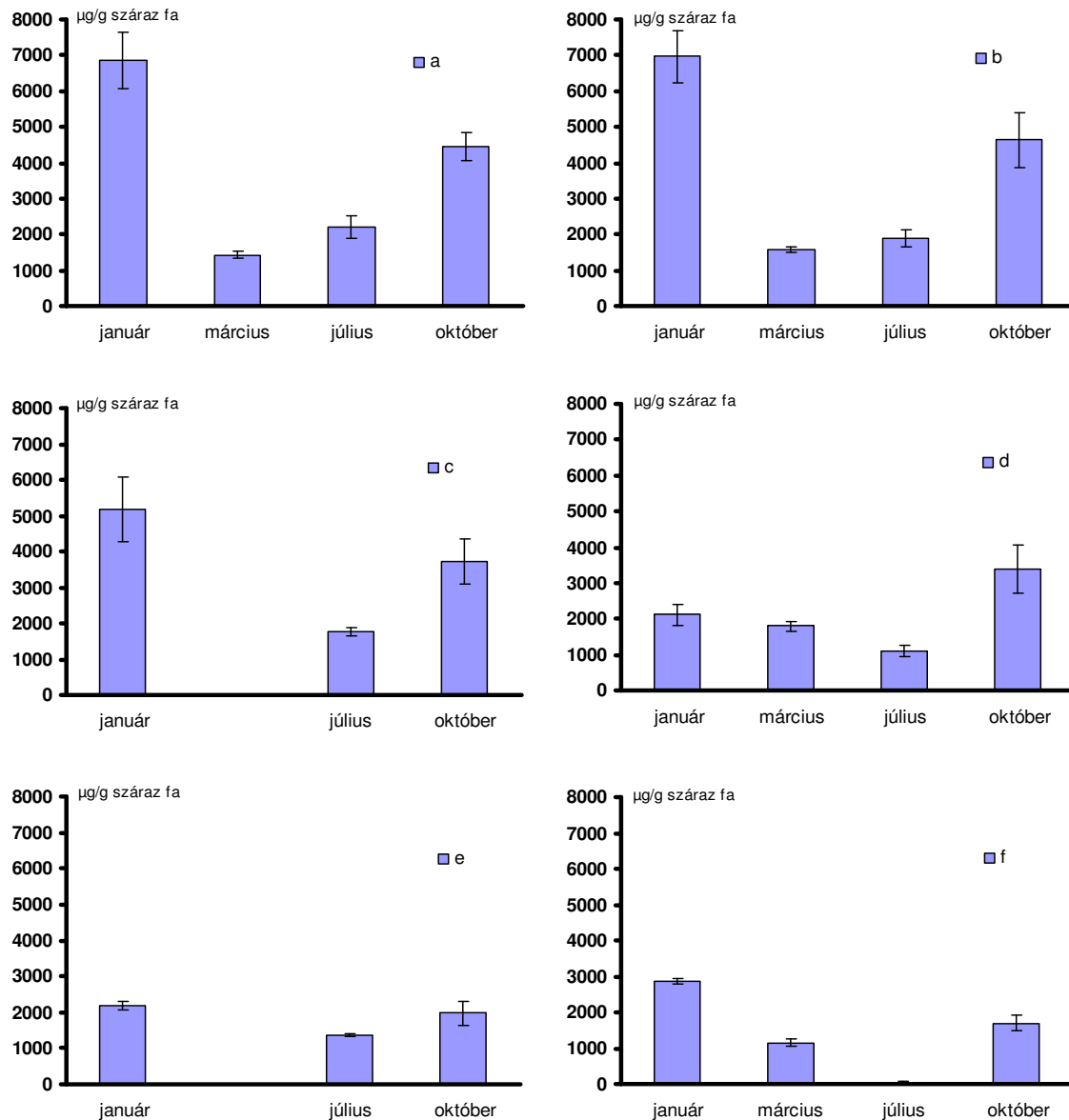
50. ábra A glükóz sugár irányú megoszlása *álgesztes* bükk szövetekben, a vegetációs időszakban (januártól októberig). **a:** külső szíjács, **b:** belső szíjács, **c:** átmeneti zóna, **d:** külső érett fa, **e:** belső érett fa, **f:** határzóna (fehér), **g:** határzóna (színes), **h:** álgeszt belseje. Hibásávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. január, 2002. március, 2007. július, 2003. október.

A glükóz mennyisége a szacharózhhoz hasonlóan januárban mutat magas értékeket (50. ábra). Az egészséges bükkhöz hasonlóan a glükóz és a fruktóz tartalom januárban és októberben a legmagasabb minden szöveti sávban (50. és 51. ábra). Januártól júliusig mindkét monoszacharid koncentrációjában csökkenés figyelhető meg, majd októberben ismét a monoszacharidok akkumulációja figyelhető meg minden szöveti sávban.

Azonban a szacharózzal ellentétben a glükóz koncentrációja nem csökken olyan egyértelműen a külső szövetekben (**a**→**c**). Az **a**, **b** és **c** szövetek glükóz tartalma nagyságrendileg megegyezik minden mintavételi hónapban. A glükóz koncentrációja a szíjácstól a geszt irányába csökkenést mutat. A márciusi minták *álgesztes* szöveteiben teljesen eltűnik a glükóz, a többi mintában kismértékben még jelen van (lásd a 10. számú melléklet ábrái).

Ugyanez a tendencia figyelhető meg a fruktóz vegetációbeli változásában is (51. ábra), annyi különbséggel, hogy fruktóz a színes határzónában és az álgesztben (**g** és **h** szövet) nem mérhető.

A januári minták glükóz és fruktóz koncentrációinak hasonlósága arra utal, hogy intenzív szacharóz hidrolízis zajlik. E tekintetben nincs különbség az álgesztes és az egészséges bükk szövetek között.



51. ábra A fruktóz sugár irányú megoszlása *álgesztes* bükk szövetekben, a vegetációs időszakban (januártól októberig). **a:** külső szíjács, **b:** belső szíjács, **c:** átmeneti zóna, **d:** külső érett fa, **e:** belső érett fa, **f:** határzóna (fehér), **g:** határzóna (színes), **h:** álgeszt belseje. Hibásávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. január, 2002. március, 2007. július, 2003. október.

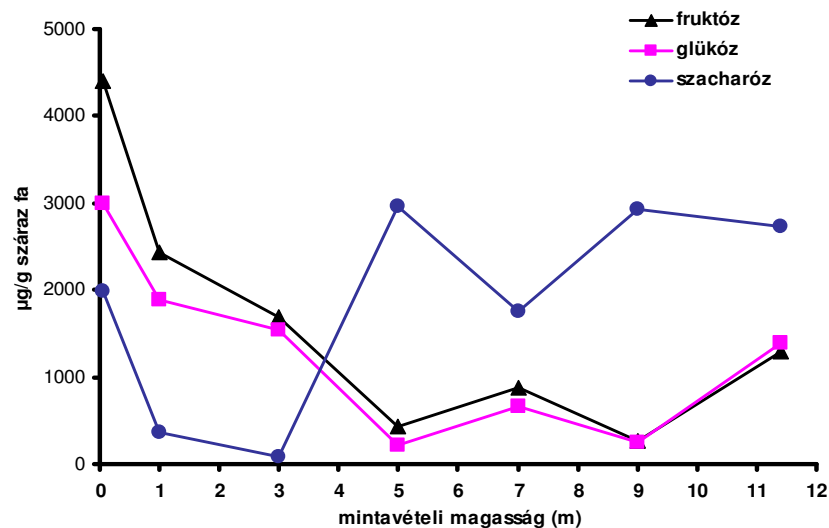
4.2.4.4 A mono- és oligoszacharidok magasság szerinti megoszlása

Megvizsgáltam az egyes kioldható cukrok magasság szerinti mennyiségi változásait egészséges és álgesztes bükkben. A fruktóz, a glükóz és a szacharóz mennyiségi változásait követtem nyomon. Mind a glükóz és fruktóz, mind a szacharóz koncentrációjának magasság

szerinti megoszlása a diszacharid és a két monoszacharid összehangolt koncentráció változásaira utal.

A kéreg alatti szövetekben (52. ábra) a glükóz és a fruktóz magas értékei a talajközeli magasságokban a tömentén felfelé haladva meredek csökkenést mutatnak az 5 méteres magassági szintig, azután állandósulnak, és 9 méter után enyhén növekednek. A szacharóz koncentrációja kisebb, mint a glükóz és fruktóz koncentrációk, a földközeli szinten 3 méterig gyorsan csökken, majd meredeken emelkedik a mennyisége, maximumát az 5 méteres szinten éri el. Azután kismértékű oszcillációval közel állandó értéken marad.

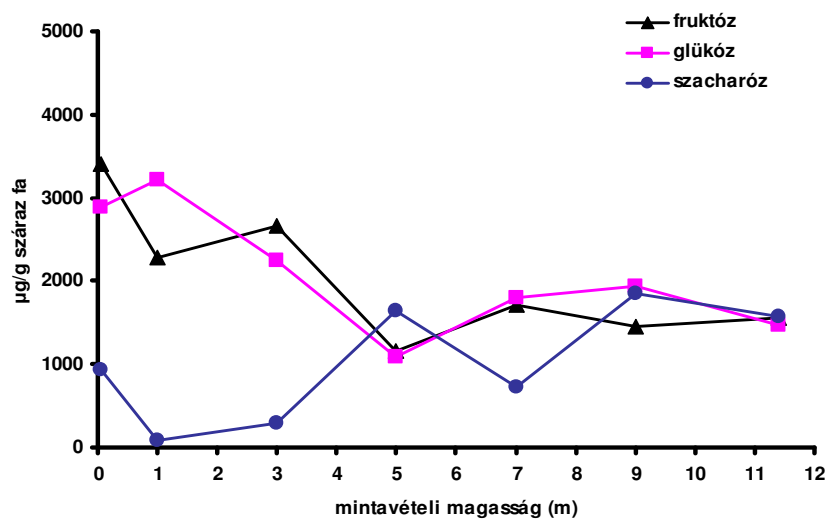
Megállapítható, hogy a glükóz-fruktóz valamint a szacharóz koncentrációk változásai az egyes magassági szinteken – kis eltérésekkel - tükörképei egymásnak. A glükóz és a fruktóz koncentrációk azonos lefutásúak, értékük közel azonos. Mindez arra utal, hogy februárban minden magassági szinten zajlik a szacharóz hidrolízise a bükk szíjács szöveiteiben.



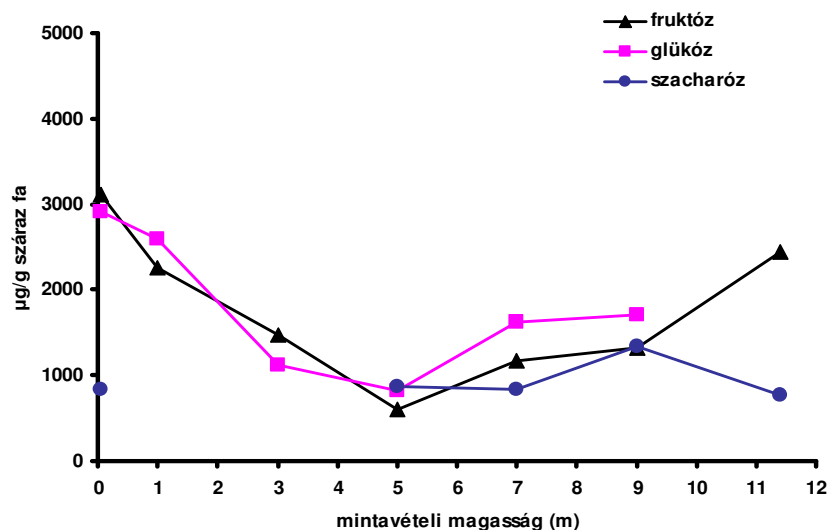
52. ábra A fruktóz, glükóz és szacharóz koncentrációjának magasság szerinti megoszlása bükk külső szíjács szöveiteiben. (a szövet). Mintavétel: 2001. február.

A glükóz és a fruktóz koncentráció-változása hasonló képet mutat az átmeneti zóna szöveiteiben is (53. ábra), de az 5 méteres szint fölött magasabb értékeken állandósul, mind a két monoszacharid mennyisége. 7 méter fölött nem mutatható ki szacharóz hidrolízis.

Az eredményeket összevetve a bükk víztartalmának magasság szerinti megoszlásával (RUMPF, 1994) kimutatható, hogy a fa azon magasságaiban, ahol a nedvességtartalom a legalacsonyabb (3-6 között) a szacharóz koncentrációja igen jelentősen megemelkedik a szíjács szöveiteiben. 9 méter fölött a glükóz és szacharóz-koncentráció megemelkedik, amit a lombkorona közelsége miatti megemelkedett víztartalommal és fiziológiás aktivitással lehet legkönnyebben összefüggésbe hozni.



53. ábra A fruktóz, glükóz és szacharóz koncentrációjának magasság szerinti megoszlása bükk átmeneti zóna szöveteiben. (c szövet). Mintavétel: 2001. február.

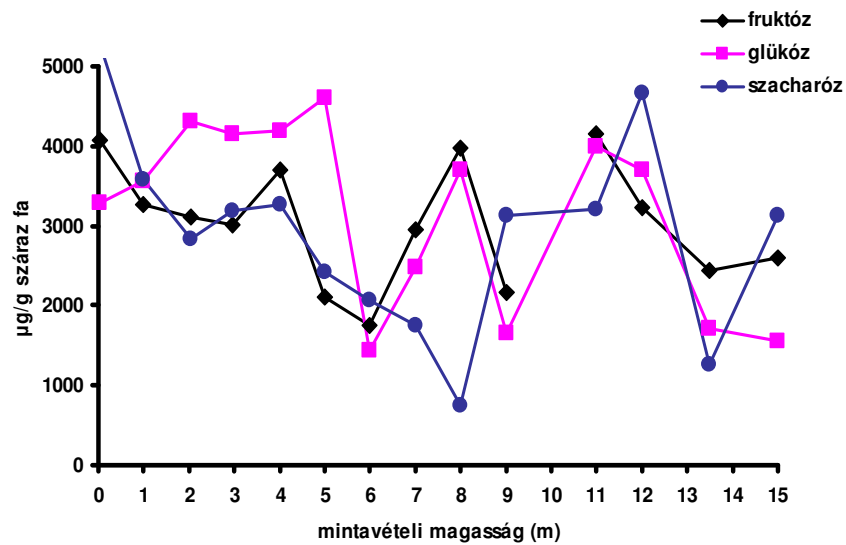


54. ábra A fruktóz, glükóz és szacharóz koncentrációjának magasság szerinti megoszlása bükk érett fa szöveteiben. (e szövet). Mintavétel: 2001. február.

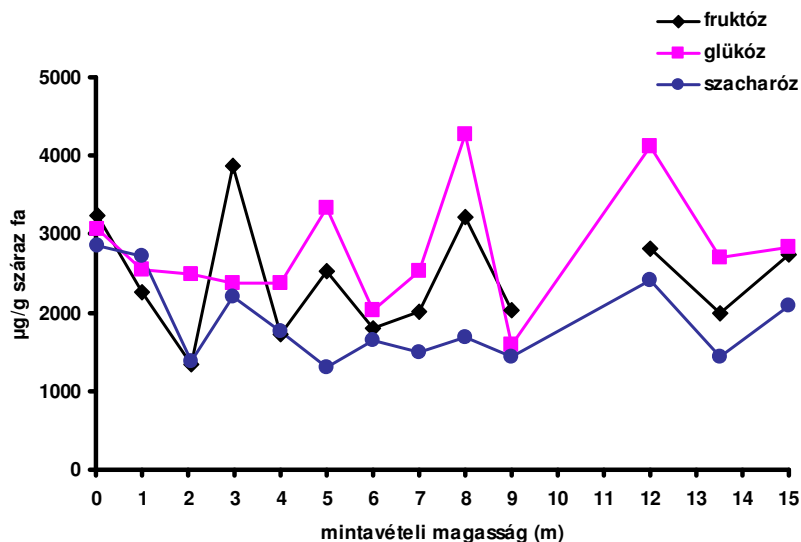
A bükk *érett fa* szöveteiben (54. ábra) mindhárom komponens koncentrációja csökken a töréstartól egészen a 6 méteres magasságig. A legszárazabb szöveteket tartalmazó magasságban (6 méter) a koncentrációk minimuma mérhető. E fölött, főleg a glükóz és a fruktóz tekintetében emelkedés tapasztalható, ami a lombkorona közelségével, és az ennek következtében megnövekedett nedvességtartalommal és fiziológiai aktivitással magyarázható.

Az *álgesztes bükkben* mind a három szacharid mennyisége a *külső szíjácsban* magas, széles határok között változik (55. ábra). A fruktóz és a glükóz koncentrációk nem párhuzamos lefutásúak. Az 1-5 méter magasságú tartományban magas glükóz értékekhez alacsony fruktóz értékek tartoznak. 5 méteres magasság után kimutatható, hogy a glükóz és a fruktóz koncentrációk összehangoltan változnak, 5 és 8 méter között nőnek, majd kisebb értékeket vesznek fel, azután ismét növekednek. Az *átmeneti zónában* csökken a szacharóz mennyisége, ami egyértelműen arra utal, hogy fruktózza és glükózra bomlik (56. ábra). A

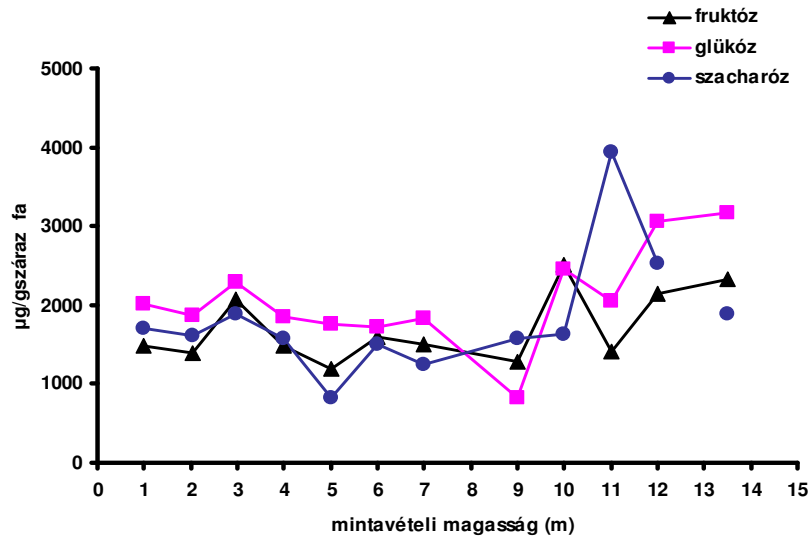
fruktóz és a glükóz mennyisége azonban nem nő meg szignifikánsan, ami azt mutatja, hogy ezek a monoszacharidok tovább alakulnak. A színhatár felé közeledve jelentősen csökken a fruktóz, glükóz és szacharóz koncentráció minden magasságban. A cukortartalom tovább csökken az **f** szövetekben (57. ábra). A glükóz és a fruktóz koncentrációk változásai tükörképei a szacharóz koncentrációknak. Figyelemreméltó az álgesztes bükk *határzónájának* cukor- (szacharóz, glükóz és fruktóz) tartalma, amely a 9 méteres magasság után jelentősen megemelkedik. Ez feltehetőleg a lombkorona közelségével magyarázható, amelynek magas fiziológiai aktivitása megnöveli a járulékos anyagok koncentrációját ezekben a magasságokban.



55. ábra A fruktóz, glükóz és szacharóz koncentrációjának magasság szerinti megoszlása *álgesztes* bükk külső szíjácsában (a szövet). Mintavétel: 2001. február.



56. ábra A fruktóz, glükóz és szacharóz koncentrációjának magasság szerinti megoszlása *álgesztes* bükk átmeneti zóna szöveiben (c szövet). Mintavétel: 2001. február.



57. ábra A fruktóz, glükóz és szacharóz koncentrációjának magasság szerinti megoszlása *álgesztes* bükk határzóna szöveteiben (f szövet). Mintavétel: 2001. február.

A gesztesedés és álgesztesedés szempontjából különösen fontos a határzónában, a színhatár előtti szövetekben lévő cukrok vizsgálata. A legfontosabb kioldható szénhidrát e tekintetben a szacharóz, amelyről kimutatták, hogy a gesztesedő *akác* határzónájában akkumulálódik, majd enzimatikusan (pl. szacharóz-szintáz enzim hatására) hidrolizál. A keletkezett termékek, a glükóz és a fruktóz kezdetben a sejtlegzésben, majd pedig a gesztesedésben, a polifenolok *in situ* szintézisében hasznosulnak (HÖLL és LENDZIAN, 1973).

A *bükk* szövetekkel végzett kísérletek igazolhatnák/vagy cáfolhatnák annak *Robinia*-típusú álgesztesedését, 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 koncentrációnövekedést az *álgesztes* bükk esetén nem tapasztaltam.

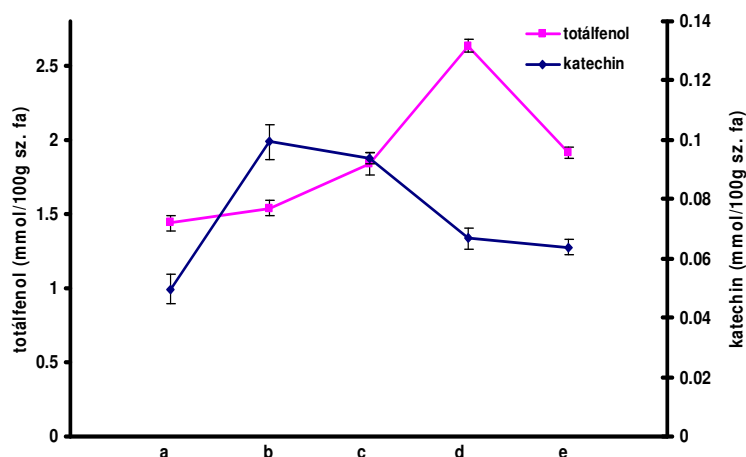
4.3 A polifenolok megoszlása

4.3.1 A totálfenol és a (+)-katechin tartalom sugár irányú megoszlása

A polifenolok és a kioldható szénhidrátok akkumulációjának és megoszlásának kérdéskörében összehasonlító vizsgálatokat végeztem a bükk és az álgesztes bükk között. Ezt indokolta az a tény, hogy ma már minden harmadik, negyedik bükk törzs álgesztes az állományban. A mérések eredményeiből következtetni lehet az álgesztesedés kémiai és biokémiai folyamataira is. Vizsgáltam a totálfenol és a színes polimer-képzésben részt vevő (+)-katechin (KOCH *et al.*, 2003; HOFMANN *et al.*, 2004) mennyiségek sugár irányú megoszlását.

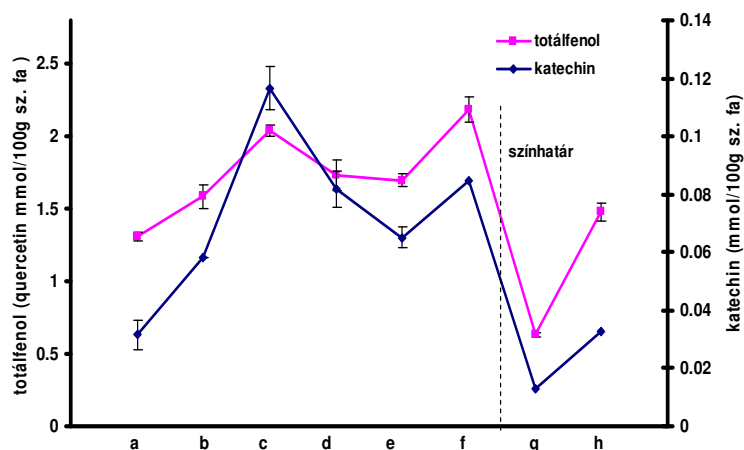
A totálfenol-tartalom a faszövetekben fellelhető összes fenolos komponens mennyiségét fejezi ki. Meghatározása az adott faszövetből kioldható komponensek fenolos OH-csoportjainak mérésén alapul (SINGLETON és ROSSI, 1965).

Bükk korongokban a totálfenol-tartalom a külső szíjácstól a belső érettfá szövetekig monoton növekvő, „telítődésszerű” koncentrációváltozást mutat (58. ábra). Az eredmények a fenolos komponensek akkumulációját bizonyítják. A belsőbb faszövetekben csökkenés tapasztalható.



58. ábra A bükk totálfenol és a (+)-katechin-tartalmának sugár irányú megoszlása. Hibasávok: konfidencia intervallum. Mintavétel: 2003. január.

Álgesztes bükk faszöveiteiben a totálfenol-tartalom a (+)-katechin tartalommal együtt a szíjácstól a színhatárig növekszik (59. ábra). A színhatár előtti szövetekben (f szövet) a koncentráció ugrásszerűen megemelkedik.



59. ábra Álgesztes bükk totálfenol és (+)-katechin-tartalmának sugár irányú megoszlása. Mintavétel: 2003. január.

Ez a polifenolkoncentráció-emelkedés arra utal, hogy bár kis mennyiségben *in situ* polifenol-szintézis is előfordulhat ezekben a szövetekben, a jellemző folyamat a fenoloidok lassú akkumulációja. A színhatár után a totálfenol-tartalom drámaian lecsökken, a polifenolok oxidálódnak, a keletkezett kinonok polimerizálódnak és színes gesztesítő anyagot képeznek (MAGEL *et al.*, 1994; KOCH *et al.*, HOFMANN *et al.*, 2004).

ÖSSZEFOGLALÁS

5. AZ ELVÉGZETT KÍSÉRLETES MUNKA ÖSSZEGZÉSE

1. Kísérleteim a bükk (*Fagus sylvatica* L.) célirányosan kiválasztott járulékos anyagai képződésének, megoszlásának és akkumulációjának vizsgálatára irányultak.

A legfontosabb anomália, az álgesztesedés következtében a bükk állomány 20-25 %-a jelentős értékvesztést szenved. A jelenség biokémiai, élettani háttere csak részben ismert. Ezért kutatásaimat kiterjesztettem az álgesztes törzsekre is, összehasonlító vizsgálatokat végeztem.

2. Tudományos érdeklődésem elsősorban a kioldható szénhidrátokra irányult. A nem-szerkezetalkotó szénhidrátok mind a primer, mind a szekunder anyagcsere fontos képviselői, összekapcsolják a két metabolizmust.

3. A kioldható szénhidrátok fontos szerepet töltenek be a polifenolok képződésében, a polifenol molekulák szénforrásai, prekursorai. A polifenolok szerepe bizonyított az erdei fák gesztesedésében és álgesztesedésében. Ennek a megfontolásnak az alapján kísérleteimet kiterjesztettem erre az anyagcsoportra is.

4. Megállapítottam, hogy az álgesztes bükk színhatár előtti szöveteiben a polifenol-tartalom magas, majd a színhatár után drámaian csökken. Valószínűsíthető, hogy a polifenolok a színhatár közelében oxidatív polimerizációban színes gesztesítő anyagokká alakulnak át.

5. Összehasonlítottam az egészséges bükk szabad-, kötött- és összessav-tartalmát az akác és kocsánytalan tölgy egyedekével. Megállapítottam, hogy a legalacsonyabb savtartalma a bükknek van, a legmagasabb savtartalommal a kocsánytalan tölgy rendelkezik. Ez a megállapítás mind a szíjács, mind a geszt vonatkozásában igaz. Az élő faszövet savtartalma alacsonyabb, mint a holt szöveté, a különbségek eltérő fafajok esetében jelentősek.

6. Rendszeres, tervezett kísérletes munkám során vizsgáltam a kioldható szénhidrátok megoszlását mind egészséges, mind álgesztes bükkökben:

- a kéregtől a bélíg, sugár irányban,
- különböző magassági szinteken, méterenként véve mintát a törzsekből,
- az összcukor tartalmak megoszlását,
- elválasztottam és azonosítottam a kioldható szénhidrátokat,
- minden magassági szinten elvégeztem a sugár irányú megoszlás vizsgálatát, összcukor tartalomra és az azonosított szénhidrátokra is,
- kísérleteket végeztem mind az összcukor-tartalom, mind az azonosított szénhidrátok megoszlására vonatkozóan az év különböző szakaiban, különös tekintettel az álgesztesedésre (szeptember- március).

7. A szakirodalom a járulékos anyagok kivonására faszövetekből több módszert is ajánl. Tekintettel a téma fontosságára, összehasonlítottam három módszert és megállapítottam, hogy melyik alkalmazása célszerű és megfelelő az én kísérleteimhez. A választásnál figyelembe vettem azt, hogy elsősorban *összehasonlító vizsgálatokat* céloztam meg.

8. A minták begyűjtése nehézségeket jelentett, mivel a bükköt a fülledés megakadályozásáért csak télen döntik. Az Erdőművelési Tanszék oktatóinak segítségével sikerült azonos erdőrészekből, a kísérleti célok eléréséhez alkalmas mintákat kapnom.

9. A kapott eredmények statisztikai elemzéséhez Statistica 6.1 szoftvercsomagot használtam. A szoftverrel végzett varianciánálízisben a *Tukey HSD* számolási módszert alkalmaztam, $p=0.05\%$ -os szignifikancia szinten kivitelezve a vizsgálatot.

Kísérleti eredményeim statisztikai feldolgozása során megállapításokat tettem, következtetéseket vontam le, amelyeket tézisszerűen az alábbiakban fogalmazok meg:

TÉZISEK

1. Elsőként vizsgáltam a kioldható szénhidrátok megoszlását a magyarországi egészséges bükk és álgesztes bükk szöveteiben.
2. Elválasztottam és azonosítottam mind az egészséges, mind az álgesztes bükk szövetekben a következő kioldható szénhidrátokat: szacharóz, glükóz, fruktóz, raffinóz, sztachióz és maltóz.
3. Mérésekkel bizonyítottam, hogy a kéregtől az érett fáig, ill. a kéregtől az álgeszt határáig, minden magassági szinten és minden anatómiai helyen a szacharóz, a glükóz és a fruktóz a domináns kioldható szénhidrát.
4. Megállapítottam, hogy több magassági szinten a fiatal sejtekben, a kéreg alatt és a külső szíjácsban a legmagasabb az összcukor-tartalom. Egészséges bükkben a bél irányában a koncentráció csökken, majd állandósul. Ez a megállapítás szacharóz, glükóz és a fruktóz esetében is helytálló.
5. Az álgesztes törzsek faanyagában a kioldható szénhidrátok megoszlása eltér az egészséges törzsekben mért értékektől. Ezt lehangsúlyosabban a színhatár közelében tapasztaltam: jelentős, drámainak nevezhető a csökkenés. Ezt bizonyítottam mind az összcukor, mind a szacharóz, glükóz és fruktóz esetében.
6. A kioldható szénhidrát-tartalom változik a magassággal, a törzs középső szakaszában a legalacsonyabb, ami a víztartalom változásával van összefüggésben.
7. Bizonyítottam, hogy a kioldható szénhidrát-tartalom jelentősen változik az év különböző szakaszaiban. Magas szacharóz, glükóz és fruktóz koncentrációkat mértem januárban egészséges bükk szíjács szöveteiben. Márciusban és júliusban alacsony értékeket kaptam glükózra és fruktózra. Júliusban a szacharóz akkumulációja zajlik.
8. Alacsony raffinóz és sztachióz értékeket mértem, ami gyors metabolikus átalakulásra utal. Ezek az eredmények megegyeznek a szakirodalmi adatokkal, más erdei fákban is bizonyították, hogy nem raktározódnak, a legmobilisabb szénhidrátok.
9. Maltózt csak októberben mutattam ki mind az egészséges, mind az álgesztes bükk szíjács szövetekben. A nyárra vonatkozóan ugyanez a megállapítás szerepel a szakirodalomban.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

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

Ezúton szeretném megköszönni témavezetőmnek, Dr. Albert Levente egyetemi tanárnak értékes és hasznos tanácsait, és fáradhatatlan emberi és szakmai támogatását.

Köszönettel tartozom Dr. Hofmann Tamás és Dr. Rétfalvi Tamás egyetemi docenseknek a mintafeldolgozás, a savtartalom, a pH mérések, valamint a fenoloid meghatározások területén nyújtott segítségükért és munkájukért.

Köszönöm a Nyugat-magyarországi Egyetem Erdőművelés Tanszéke, valamint Erdő- és Faanyagvédelmi Intézete vezetőinek, Dr. Koloszár József és Dr. Varga Szabolcs egyetemi tanároknak, 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 az összetett kérdéskört nem sikerült volna áttekintennem.

Köszönöm az egyes Erdészeteknek (TAEG Rt., Sopron; SEFAG Rt., Kaposvár), hogy a kutatásaimhoz mintakorongokat és törzseket szolgáltattak. Az ő segítségük nélkül ez a dolgozat csak elvi síkon jöhetett volna létre.

Szeretném megköszönni Dr. Sárdi Évának azt a pótolhatatlan segítséget és támogatást, melyet a kioldható szénhidrátok rétegekromatográfiás meghatározásának elsajátításához és a kísérletek egy részének elvégzéséhez nyújtott.

Köszönettel tartozom Dr. Oscar Faix professzor úrnak, hogy a kéthetes hamburgi tanulmányutamat a „Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft” Kémiai Intézetében támogatta és lehetővé tette számomra, hogy az Intézetben működő ionkromatográfot kutatásaimhoz használhassam.

Végül, de nem utolsósorban köszönöm a családom és barátaim támogatását, segítségét és türelmét, amely nélkül valószínűleg nem sikerült volna a disszertációm megírása.

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): Eltérések 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.
- 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.
- ASHWORTH, E. S., STIRM, V. E., VOLENEC, J. J. (1993): Seasonal variations in soluble sugars and starch within woody stems of *Cornus sericea* L., *Tree Physiology* 13: 379.
- 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.
- BARTHA, D., MÁTYÁS, CS. (1995): Erdei fa- és cserjefajok előfordulása Magyarországon, Sopron.
- 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.
- 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.
- 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.
- BLECHSCHMIDT-SCHNEIDER, S. (1990): Phloem transport in *Picea abies* (L.) Karst. in mid-winter. I Microautoradiographic studies on ¹⁴C-assimilate translocation in shoots, *Trees* 4: 179.
- BONDOR, A. (1986): A bükk, Akadémiai Kiadó, Budapest.
- BONICEL, A., HADDAD, G., GAGNAIRE, J. (1987): Seasonal variations of starch and major soluble sugars in the different organs of young poplars, *Plant Physiol. Biochem.* 25 (4): 451-459.
- BOSSHARD, H. H. (1967): Facultative formation of coloured heartwood, *Holz als Roh- und Werkstoff* 25 (11): 409-416.
- BOXLER-BALDOMA, C., HEUMANN, H. G. (1997): Forschungszentrum Karlsruhe, *FZKA-PEF* 165: 139.
- BURTIN, P., JAY-ALLEMAND, C., CHARPENTIER, J. P., JANIN, G. (2000): Modifications of hybrid walnut (*Juglans nigra* 23 x *Juglans regia*) wood colour and phenolic composition under various steaming conditions, *Holzforschung* 54: 33-38.

- CHANG, S. T., WANG, S.Y., SU, Y.C., HUANG, S.L., KUO, Y.H. (1999b): Chemical constituents and mechanisms of discoloration of *Taiwania* (*Taiwania cryptomerioides* Hayata) heartwood, *Holzforschung* 53: 142-146.
- CHOVANEC, D. (1990): Mozliwosci zapobiegania powstawania falszywej twardzieli w drewnie buka zwyczajnego, *Sprawozdania-nr 3-na lata 1986-1990*, 1990, 8-10.
- COLEMAN, M. D., DICKSON, R. E., ISEBRANDS, J. G., KARNOSKY, D. F. (1995): Carbon allocation and partitioning in aspen clones varying in sensitivity to tropospheric ozone, *Tree Physiology* 15: 593.
- CREGG, B. M., TESKEY, R. O., DOUGHERTY P., M. (1993): Effect of shade on growth, morphology and carbon dynamics of loblolly pine branches, *Trees* 7: 208.
- DAVIES, D. R. (1974): Some aspects of sucrose metabolism, *Ann. Proc. Phytochem. 10 (Plant Carbohyd. Biochem.)*: 145-164.
- 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.
- 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. et.al. (1988): Triebblängen - Messungen an Buchen, *Allgemeine Forstzeitschrift* 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.
- EGGER, B., EINIG, W., SCHLERETH, A., WALLEND, T., MAGEL, E., LOEWE, A., HAMPP, R. (1996): Carbohydrate metabolism in one- and two-year-old spruce needles, and stem carbohydrates from three months before until three months after bud break, *Physiol. Plant.* 96: 91.
- EGGER, B., HAMPP, R. (1996): Activities of enzymes of starch metabolism in developing Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] needles, *Trees* 11: 72.
- EINIG, W., EGGER, B., KOLBENSCHLAG, I., GROSCHUPP, C., HAMPP, R. (1995): Kationen, Chlorophyll und Intermediate des Kohlenhydrat- und Energiestoffwechsels in Nadeln unterschiedlich stark geschädigter Fichten: Jahres- und Tagesgänge, In: Bittlingmaier, L., Reinhardt, W., Siefermann-Harms, D.: Waldschaden im Schwarzwald, *Ergebnisse einer interdisziplinären Freilandstudie zur montanen Vergilbung am Standort Freudenstand/Schöllkopf*, ecomed, Landsberg, 155.
- EINIG, W., LAUXMANN, U., HAUCH, B., HAMPP, R. LANDOLT, W., MAURER, S., MATYSSEK, R. (1997): Ozone-induced accumulation of carbohydrates changes enzyme activities of carbohydrate metabolism in birch leaves, *New Phytol.* 137: 673.

- EINIG, W., MEHNE-JACOBS, B. (1997): The influence of magnesium *Pinus sylvestris* deficiency on carbohydrate concentrations in Norway spruce (*Picea abies*) needles, Forschungszentrum Karlsruhe, *FZKA-PEF* 165: 99.
- EINIG, W., HAMPP, R. (1990): Carbon partitioning in Norway spruce: amounts of fructose-2,6-bisphosphate and of intermediates of starch/sucrose synthesis in relation to needle age and degree of needle loss, *Trees* 4: 9.
- ENGEL, G. (1915): Dissertation, University of Göttingen.
- 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, 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): Chemisch-analytische Untersuchungen am Holz erkrankter Baume. Gelöste Substanzen im frischen Splintholz, *Holz als Roh- und Werkstoff* 45: 501-507.
- FENGEL, D., WEGENER, G. (1982): Wood. Chemistry, Ultrastructure, Reactions, de Gruyter, Berlin, pp. 612.
- FISCHER, C., HÖLL, W. (1992): Food reserves of Scots pine (L.) II. Seasonal changes in the carbohydrate and fat reserves in pine wood, *Trees* 6: 147-155.
- FISCHER, E. S., BUSSLER, W. (1988): Effects of Magnesium Deficiency on Carbohydrates in *Phaseolus vulgaris*, *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 151: 295.
- GADOW, W. (1989): Zielstarkennutzung und Buchenrotkern, *Forst und Holz*, 44 (14): 364.
- GÄUMANN, E. (1935): Der Stoffhaushalt der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im Laufe eines Jahres, *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 44: 157-333.
- GERHARDT, R., STITT, M., HELDT, H. W. (1987): Subcellular Metabolite Levels in Spinach Leaves: Regulation of Sucrose Synthesis during Diurnal Alterations in Photosynthetic Partitioning, *Plant Physiology* 83: 399.
- GOODMAN, R. N., KIRÁLY, Z., WOOD, K. R. (1991): A beteg növény biokémiája és élettana, Akadémiai kiadó, Budapest.
- GÜNTHARDT-GOERG, M., MATYSSEK, R., SCHEIDEGGER, C., KELLER, T. (1993): Differentiation and structural decline in the leaves and bark of birch (*Betula pendula*) under low ozone concentrations, *Trees* 7: 104.
- HALMER, P., BEWLEY, J. D. (1982): Control by external and internal factors over the mobilization of reserve carbohydrates in higher plants, In: Loewus, F. A., Tanner, W. (eds) *Encyclopedia of plant physiology, new series. Plant carbohydrates, I. Intracellular carbohydrates* Vol 13 A. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 748-793.
- HAMPP, R. (1992): Comparative evaluation of the effects of gaseous pollutants, acidic deposition, and mineral deficiencies on the carbohydrate metabolism of trees, *Agric. Ecosys. Environ.* 42: 333.
- HAMPP, R., EGGER, B., EFFENBERGER, S., EINIG, W. (1994): Carbon allocation in developing spruce needles. Enzymes and intermediates of sucrose metabolism, *Physiol. Plant.* 90: 299.
- HANSEN, J., TÜRK, R., VOGG, G., HEIM, R., BECK, E. (1997): Conifer carbohydrate physiology: updating classical views, In: Rennenberg, H., Eschrich, W., Ziegler, H. (eds) *Trees- Contributions to modern tree physiology*, Backhuys Publishers, Leiden, 97.
- HARMS, U., SAUTER, J. J. (1992): Changes in the content of starch, protein, fat and sugars in the branchwood of *Betula pendula* Roth during fall, *Holzforschung* 46: 455-461.
- HASEGAWA, M. (1958): Flavonoids contained in *Prunus* woods, *J. Jpn. For Soc.* 40: 111-121.

- HASEGAWA, M., SHIROYA, M. (1965): The formation of phenolic compound at the sapwood-heartwood boundary, *Proc. Meeting Section 41, IUFRO*, Melbourne, Vol. 1.
- HATHWAY, D. E. (1962): The condensed tannins, In: Wood Extractives, *Academic press USA*, pp. 219.
- HAUCH, S., MAGEL, E. A. (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* 207: 266.
- HELL, R. (2006): ginkgo.bot.uni-heidelberg.de/abt/4Molekulare_Biologie-der_Pflanzen/1Hell/dnlds/4_Dissimilation_2006.pdf
- HERGERT, H. L. (1992): The nature of non-proanthocyanidin units in condensed tannins in conifer wood and bark. In: Hemmingway, R. W., Lake, P. E. (eds) Plant Polyphenols, *Plenum Press* New York, p. 385-409.
- HERGERT, H. L., GOLDSCHMID, O. (1958): Biogenesis of heartwood and bark constituents. I. Taxifolin glucoside, *J. Org. Chem.* 23: 700-704.
- 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. (2000): The present state and problems in lignin biosynthesis, *Cellulose Chem. Technol.* 34: 79-100.
- HIGUCHI, T., SHIMADA, M. (1967): Biochemical studies on heartwood formation, *IUFRO Section 41*, München.
- 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. (1985): Biosynthesis of tannins. In: Higuchi, T. (ed) Biosynthesis and biodegradation of wood components, *Academic press USA*, p. 325-348.
- 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.
- HOCH, G., RICHTER, A., KÖRNER, Ch. (2003): Non-structural carbon compounds in temperate forest trees, *Plant, Cell and Environment* 26: 1067-1081.
- 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.
- HORVÁTH, GY. (1998): A bakonyi bükkösök álgesztességével összefüggő ökonómiai következtetések, *Erdészeti Lapok* 133 (2): 44-45
- HOSLI, J. P., OSUSKY, A. (1978): Das Verhalten der verthyllten Randzone von rotkernigem Buchenholz beim Abbau durch *Coniophora puteana* (Schum.) Fr. und *Trametes versicolor* (L. ex Fr.) Pilat, *Material-und-Organismen* 13: 1, 51-58.
- HOWECKE, B., MAHLER, G., VOSS, A., BRANDL, H. (1991): Untersuchungen zur Farbverkernung bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in Baden-Württemberg, *Mitteilungen der Forstlichen-Versuchs und Forschungsanstalt Baden-Württemberg* No. 158.
- HÖLL, W. (1972): Stärke und Stärkeenzyme im Holz von *Robinia pseudoacacia* L., *Holzforschung* 26: 41.

- HÖLL, W. (1981): Eine Dünnschichtchromatographische Darstellung des Jahresgangs löslicher Zucker im Stammholz von drei Angiospermen und eine Gymnosperme, *Holzforschung* 35: 173-175.
- HÖLL, W. (1985): Seasonal fluctuation of reserve materials in the trunkwood of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), *J. Plant Physiol.* 117: 355-362.
- HÖLL, W. (1997): Storage and mobilization of carbohydrates and lipids, In: Rennenberg, H., Eschrich, W., Ziegler, H. (eds) *Trees- Contributions to modern tree physiology* Backhuys Publishers, Leiden, 197.
- HÖLL, W. (2000): Distribution, fluctuation and metabolism of food reserves in the wood of trees, In: Savidge, R., Barnett, J., Napier, R. (eds) *Cell and molecular biology of wood formation* BIOS, Oxford, England, in press.
- HÖLL, W., LENDZIAN, K. (1973): Respiration in the sapwood and heartwood of *Robinia pseudoacacia*, *Can. J. Bot.* 52: 727-734.
- JEREMIAS, K. (1969): Zur winterlichen Zuckeranhaufung in vegetativen Pflanzenteilen, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 82: 87-97.
- KANDLER, O., DOVER, C., ZIEGLER, P. (1979): Kalteresistenz der Fichte, *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 92: 225.
- KANDLER, O., HOPF, H. (1982): Oligosaccharides based on sucrose (sucrosyl oligosaccharides). In: Loewus F. A., Tanner (eds) *Encyclopedia of plant physiology, new series. Plant carbohydrates I. Intracellular carbohydrates* Vol 13 A. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp 348-383.
- KARADZIC, D. (1981): Proucavanje uzroka nastanka laznog (crvenog) srca bukve, *Sumarstvo* 34 (1): 3-18.
- KOCH, G. (2003): Biologische und chemische Untersuchungen über Inhaltstoffe im Holzgewebe von Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Kirschbaum (*Prunus serotina* Borkh.) und deren Bedeutung für Holzverfärbungen, *Forschungsbericht* Hamburg.
- KOCH, G., BAUCH, J., PULS, J., SCHWAB, E., WELLING, J. (2000): Vorbeugung gegen Verfärbungen von Rotbuche, *Holz-Zentralblatt* 126: 74-75.
- KOCH, G., BAUCH, J., PULS, J., WELLING, J. (2002): Ursachen und wirtschaftliche Bedeutung von Holzverfärbungen, *AFZ-DerWald* 57: 315-318.
- KOCH, G., KLEIST, G. (2001): Application of scanning UV microspectrophotometry to localise lignins and phenolic extractives in plant cell walls, *Holzforschung* 55: 563-567.
- KOCH, G., PULS, J., BAUCH, J. (2003): Topochemical characterisation of phenolic extractives in discoloured beechwood (*Fagus sylvatica* L.), *Holzforschung* 57: 339-345.
- KOTAR, M. (1994): Gesetzmässigkeiten der Verbreitung des Rotkerns bei der Buche, *Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten, Sektion Forstliche Biometrie und Informatik. 7. Tagung, Ljubljana-Grosuplje, 20-24 September 1994* [herausgegeben von Kotar, M.; Quednau, H. D.] 1995: 197-224.
- KRILOV, A., LASANDER, W. H. (1988): Acidity of heartwood and sapwood in some *Eucalypt* species, *Holzforschung* 42: 253-258.
- KUCERA, L. J. et.al. (1991): Die Buche und ihr Holz, *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 142 (5): 363-442.
- LAMBUTH, A. L. (1967): Procedure for determining the pH and buffering capacity, LabTest Method No. 142. Monsanto Company Seattle USA.
- LANDOLT, W., GÜNTHARDT, GOERG, M., PFENNINGER, I., EINIG, W., HAMPP, R., MATYSSEK, R. (1997): Effect of fertilization on ozone-induced changes in the metabolism of birch (*Betula pendula*) leaves, *New phytology* 137: 389.
- LARSEN, P. (1943): Vinterkuldens Betydning for Kernerdannelse hos Bog, *Dansk Skovforen. Tidsskr* 28 (4): 141-157.

- LÁNG, F. (szerk.) (2008): Növényélettan, A növényi anyagcsere 1, 2, *Egyetemi Tankönyv* ELTE, Eötvös Kiadó, Budapest.
- LEWIS, N. G., DAVIN, L. B., SARKANEN, S. (1998): Lignin and lignan biosynthesis; distinctions and reconciliations, *American Chemical Society Chapter 1*: 1-27.
- LOEWE, A. (1998): Dissertation, University of Tübingen.
- MAGEL, E. A. (2000): Biochemistry and physiology of heartwood formation, In: Barnett, J., Napier, J., Savidge, R. (eds) *Molecular and Cell Biology of Wood Formation* 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., BLEUEL, H., HAMPP, R. (1995): Pyridine-Nucleotide levels and activities of dehydrogenases in cambial derivatives of *Robinia pseudoacacia* L., In: Bittlingmaier, L., Reinhardt, W., Siefermann-Harms, D. (eds) *Waldschaden im Schwarzwald* Ecomed, Landsberg, 194.
- 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., EINIG, W., HAMPP, R. (2000): Carbohydrates in trees, *Dev. In Crop Science* 26: 317-336.
- MAGEL, E. A., HILLINGER, C., HÖLL, W., ZIEGLER, H. (1997): Biochemistry and physiology of heartwood formation: Role of reserve substances, In: Rennenberg, H., Eschrich W., Ziegler, H. (eds) *Trees—Contribution to modern tree physiology* SFB Academic Publisher, The Hague, pp. 477-506.
- 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. A., 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.
- MARSCHNER, H. (1997): Mineral nutrition of higher plants, 2nd edition, Academic Press, London.
- MATYSSEK, R., REICH, P., OREN, R., WINNER, W. E. (1995): Response mechanisms of conifers to air pollutants, In: Smith, W. K., Hinckley, T. M. (eds) *Ecophysiology of coniferous forests* Academic Press, London, 255.
- MAURER, S., MATYSSEK, R., GÜNTHARDT-GOERG, M. S., LANDOLT, W., EINIG, W. (1997): Nutrition and the ozone sensitivity of birch (*Betula pendula*), I. Responses at the leaf level, *Trees* 12: 1.
- NAUMANN, A., JULICH, L. (1997): Berücksichtigung von Rot- und Spritzkernen bei der Holznutzung, *AFZ-Der Wald* 52 (3): 156-159.
- NECESANY, V. (1956): Trideni bukových jader, *Drevo* 11 (4): 93-98.
- NÉMETH, K. (1987): Der wasserlösliche und gebundene Säuregehalt des Holzstoffes, *Acta Facultatis Ligniensis* (?): 21-37.
- PACKMAN, D. F. (1960): The acidity of wood, *Holzforschung* 14: 178-183.
- PELL, E. J., SINN, J. P., JOHANSEN, C. V. (1995): Nitrogen supply as a limiting factor determining the sensitivity of *Populus tremuloides* Michx. to ozone stress, *New Phytol.* 130: 437.
- PETINOV, N. S., ABRAROV, A. A. (1966): Relative changes in alternative paths of respiration with increase of drought, *Fiziol. Rastenij.* 13: 479-486.
- POPP, M., LIED, W., BIERBAUM, U., GROSS, M., GROSSE-SCHULTE, T., HAMS, S., OLDENETTE, J., SCHÜLER, S., WIES, J. (1997): Cyclitols-stable osmotica in trees, In:

- Rennenberg, H., Eschrich, W., Ziegler, H. (eds) *Trees-Contributions to modern tree physiology*, Backhuys Publishers, Leiden, 257.
- 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, pp. 274.
- RÁCZ, J., SCHULZ, H., KNIGGE, W. (1961): Untersuchungen über das Auftreten des Buchen-rotkernes, *Forst- und Holzwirt.* 16 (19): 413- 417.
- RÉTFALVI T., ALBERT L., TOLVAJ, L., SZÓCS, É. (2003): Analysis of the acidity of the waste water originating at steaming of beech and black locust woods, WPP Chemical Technology of Wood, Pulp and Paper. Proceedings of the International Conference „Chemical Technology of Wood, Pulp and Paper” Bratislava, Slovak Republic. pp. 321-325.
- RICHTER, J. (1990): Kronentypen bei der Rotbuche, *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* 161 (1): 11-15.
- RIEDER, A. (1997): Einflussmöglichkeiten auf die Farbkernausbildung bei Rotbuche, *Österreichische Forstzeitung* 108 (5): 34-36.
- ROFFAEL, E., POBLETE, H., TORRES, M. (2000): Über die Acidität von Kern- und Splintholz der Kastanie (*Castanea sativa*) aus Chile, *Holz als Roh- und Werkstoff* 58: 120-122.
- RUMPF, J., MIHÁLY, S., TÓTH, F., GÓLYA, J., HEGYI, GY., JAGODITS, M. (1994): Bükk álgesztesedés vizsgálata 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.
- 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.
- SARANPÄÄ, P. (1988): Plastids and glycolipids in the stemwood of *Pinus sylvestris* L., *Trees* 2: 180-187.
- SARANPÄÄ, P., HÖLL, W. (1989): Soluble carbohydrates of *Pinus sylvestris* L. sapwood and heartwood, *Trees-Structure and Function* 3: 133-143.
- SAUTER, J. J., KLOTH, S. (1987): Changes in carbohydrates and ultrastructure in xylem ray cells of *Populus* in response to chilling, *Protoplasma* 137: 45-55.
- SAUTER, J. J., MARQUARDT, H. (1989): Untersuchungen zur Physiologie der Pappelholzstrahlen, *Holzforschung* 43: 421.
- SAUTER, J. J., VANCLEVE, B. (1993): Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat in the ray storage tissue of poplar trees, *J. Plant Physiology* 141: 248.
- SAUTER, J. J., WELLENKAMP, S. (1998): Seasonal changes in content of starch, protein and sugars in the twig wood of *Salix caprea* L., *Holzforschung* 52: 255.
- SAUTER, J. J., WITT, W. (1997): Structure and function of rays: storage, mobilisation, transport, In Rennenberg, H., Eschrich, W., Ziegler, H. (eds) *Trees- Contributions to modern tree physiology* Backhuys Publishers, Leiden, 177.
- 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.
- SCHÄFER, C., SIMPER, H., HOFMANN, B. (1992): Glucose feeding results in coordinated changes of chlorophyll content, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase activity and photosynthetic potential in photoautotrophic suspension cultured cells of *Chenopodium rubrum*, *Plant Cell and Environ.* 15: 343.
- SEELING, U. (1991): Abnorme Kernbildung bei Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.), *Dissertation* G. A. Universität Göttingen, p.143.

- SEELING, U., SACHSSE, H. (1992): Abnorme Kernbildung bei Rotbuche und ihr Einfluss auf holzbiologische und holztechnologische Kenngrößen, *Forst und Holz* 47 (8): 210-217.
- SENER, M., BECK, E. (1979): Frost hardness in spruce. II. Influence of photoperiod and temperature on the structure and the photochemical reactions of spruce chloroplasts, *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 92: 243.
- 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.
- SINNOTT, E. W. (1918): *Bot. Gaz.* 66: 162.
- STAHL, E. (1962): Dünnsicht-Chromatographie – Ein Laboratoriumshandbuch, Springer, Heidelberg, 1962.
- 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.
- SWAN, B., AKERBLUM, I. S. (1967): Wood extractives from *Eucalyptus globulus*, *Labill. Sven Papperstidn* 70: 239-244.
- SZABÓ, P.(szerk.) (1997): Magyarország erdőállományainak főbb adatai, Állami Erdészeti Szolgálat, HTSART Nyomda, Budapest.
- TISSUT, M. (1967): A spectrophotometric and chromatographic study of Beech flavonols, *Phytochemistry* 6 (9): 1291-1296.
- VASILJEVIC, J. (1974): Heartwood formation in Beech in the Zrinjska Gora region, *Sumarski List* 98 (12): 505-520.
- WALLENDÄ, T., SCHAEFFER, C., EINIG, W., WINGLER, A., HAMPP, R., SEITH, B., GEORGE, E., MARSCHNER, H. (1996): Effects of varied soil nitrogen supply on Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). 2. Carbon metabolism in needles and mycorrhizal roots, *Plant Soil* 186: 361.
- WALTER, M., KUCERA, L., BONSEN, K. (1991): Zur Frage der Nasskernbildung bei der Buche (*Fagus sylvatica* L.), *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 142: 435-442.
- WIKSTRÖM, F., ERICSSON, T. (1995): Allocation of mass in trees subject to nitrogen and magnesium limitation, *Tree Physiology* 15: 339.
- WINGLER, A., EINIG, W., SCHAEFFER, C., WALLENDÄ, T., HAMPP, R., WALLÄNDER, H., NYLUND, J., R. (1994): Einfluß von unterschiedlichen Nährstoffbedingungen auf die Regulation des Kohlenstoff-Metabolismus in Fichtenkeimlingen, *New Phytol.* 128: 323.
- XU, D. P., SUNG, S. J., LOBODA, T., KORMANIK, P. P., BLACK, C. C. (1989): Characterization of Sucrolysis via the Uridine Diphosphate and Pyrophosphate-Dependent Sucrose Synthase Pathway, *Plant Physiology* 90: 635.
- 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.
- ZIEGLER, H. (1968) Biologische Aspekte der Kernholzbildung, *Holz als Roh- und Werkstoff* 26: 61-68.

SAJÁT PUBLIKÁCIÓK

HOFMANN, T., ALBERT, L., RÉTFALVI, T., VISI-RAJCZI, E., BROLLY, G. (2007): TLC analysis of the *in Vitro* Reaction of Beech (*Fagus sylvatica* L.) Wood Enzyme Extract With Catechins, *J. planar chromatogr.* (közlésre elfogadva). IF 1,153.

VISI-RAJCZI, E., ALBERT, L., HOFMANN, T., SÁRDI, É., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., CSEPREGI, I. (2003): Storage and accumulation of nonstructural carbohydrates in trunks of *Fagus sylvatica* L. in relation to discoloured wood, *International Conference on Chemical Technology of Wood, Pulp and Paper*, Bratislava, Slovak Republic, pp. 330-334.

VISI-RAJCZI, E., ALBERT, L., HOFMANN, T., SÁRDI, É., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., CSEPREGI, I. (2003): Storage and accumulation of nonstructural carbohydrates in trunks of *Fagus sylvatica* L. in relation to discoloured wood, *International Conference on Chemical Technology of Wood, Pulp and Paper*, Bratislava, Slovak Republic, Poszter.

VISINÉ RAJCZI, E., ALBERT, L., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., CSEPREGI, I., SÁRDI, É. (2002): Az álgesztes bükk (*Fagus sylvatica* L.) kioldható szénhidráttartalmának vizsgálata, A Kémiai Intézet tudományos ülészsaka, Sopron, pp. 97-101.

VISINÉ RAJCZI, E., ALBERT, L., KOLOSZÁR, J., VARGA, SZ., CSEPREGI, I., SÁRDI, É. (2002): Az álgesztes bükk (*Fagus sylvatica* L.) kioldható szénhidráttartalmának vizsgálata, A Kémiai Intézet tudományos ülészsaka, Sopron, Szóbeli előadás.

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., 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., RÉTFALVI, T., HOFMANN, T., VISI-RAJCZI, E., NÉMETH, ZS. I., BÖRCÖK, 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, Poszter.

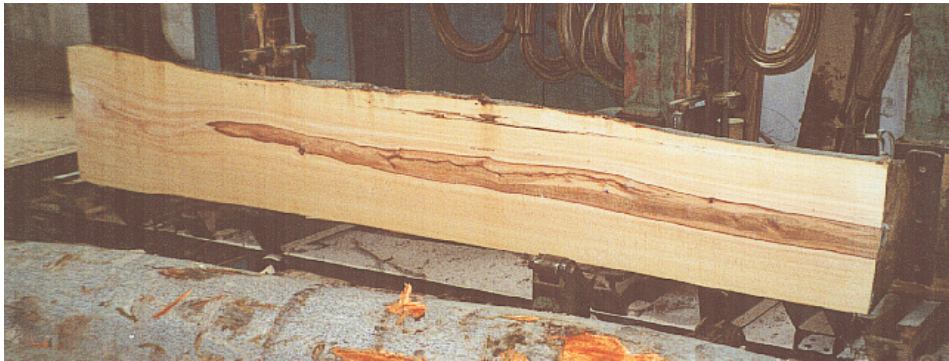
RÉTFALVI, T., HOFMANN, T., VISI-RAJCZI, E., TAKÁTS, P., ALBERT, L., MARKÓ, G. (2004): The acidity of red-heartwooded beech and its effects on the mechanical features of the chipboard, 7th European Workshop on Lignocellulosics and Pulp, Riga, Lettország, pp. 547-550.

RÉTFALVI, T., HOFMANN, T., VISI-RAJCZI, E., TAKÁTS, P., ALBERT, L., MARKÓ, G. (2004): The acidity of red-heartwooded beech and its effects on the mechanical features of the chipboard, 7th European Workshop on Lignocellulosics and Pulp, Riga, Lettország, Poszter.

MELLÉKLETEK

1. melléklet

A magasság szerint vizsgált álgesztes bükk törzs 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

A 2002. januárjában vett mintakorongok összcukor, valamint kioldható szénhidrátjainak koncentrációja mg/g ill. µg/g száraz fa mértékegységben kifejezve.

1. Táblázat Az álgesztes korongok összcukor-tartalma.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
1. korong	31,8108 ₃ ^a	28,6643 ₃ ^b	21,8234 ₃ ^c	21,9887 ₃ ^c	17,0425 ₃ ^d	17,9047 ₃ ^d	6,64075 ₃ ^c	6,60246 ₃ ^c
2. korong	35,4566 ₃ ^b	30,0253 ₃ ^b	22,6959 ₃ ^c	20,7721 ₃ ^{cd}	19,0446 ₃ ^{dc}	17,1018 ₃ ^c	4,70579 ₃ ^f	4,43421 ₃ ^f
3. korong	29,6496 ₃ ^a	26,6257 ₃ ^{ab}	27,2329 ₃ ^{ab}	24,7107 ₃ ^{bd}	20,1002 ₃ ^c	22,9461 ₃ ^{cd}	6,36881 ₃ ^c	3,37821 ₃ ^c

2. Táblázat Az 1. álgesztes bükk 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>
Fruktóz	10342,00 ₃ ^a	9597,22 ₃ ^a	6794,80 ₃ ^b	5159,73 ₃ ^b	3797,01 ₃ ^b	4255,82 ₃ ^b	0,00 ₃ ^c	0,00 ₃ ^c
Glükóz	9405,91 ₃ ^a	8800,26 ₃ ^a	6459,08 ₃ ^b	5304,90 ₃ ^{bc}	4508,23 ₃ ^{cd}	3110,68 ₃ ^d	0,00 ₃ ^e	0,00 ₃ ^e
Szacharóz	4082,90 ₃ ^a	2196,24 ₃ ^b	1221,76 ₃ ^c	2842,65 ₃ ^b	659,56 ₃ ^{cd}	2447,29 ₃ ^b	0,00 ₃ ^d	0,00 ₃ ^d
Raffinóz	907,27 ₃ ^a	1008,37 ₃ ^a	798,25 ₃ ^a	1261,60 ₃ ^a	759,71 ₃ ^a	872,38 ₃ ^a	0,00 ₃ ^b	0,00 ₃ ^b

3. Táblázat A 2. álgesztes bükk 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>
Fruktóz	14429,00 ₃ ^a	9653,41 ₃ ^b	7750,08 ₃ ^c	3093,54 ₃ ^{de}	3937,41 ₃ ^e	1852,30 ₃ ^d	0,00 ₃ ^f	0,00 ₃ ^f
Glükóz	13684,80 ₃ ^a	8887,30 ₃ ^b	7442,99 ₃ ^b	3651,96 ₃ ^c	4223,00 ₃ ^c	1978,10 ₃ ^d	0,00 ₃ ^e	0,00 ₃ ^e
Szacharóz	4854,28 ₃ ^a	3042,37 ₃ ^b	596,99 ₃ ^c	221,93 ₃ ^c	112,95 ₃ ^c	1486,50 ₃ ^d	0,00 ₃ ^c	0,00 ₃ ^c
Raffinóz	1821,93 ₃ ^a	1386,38 ₃ ^b	705,44 ₃ ^c	381,68 ₃ ^d	148,24 ₃ ^{de}	296,14 ₃ ^{de}	0,00 ₃ ^e	0,00 ₃ ^e

4. Táblázat A 3. álgesztes bükk 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>
Fruktóz	8737,12 ₃ ^a	5959,04 ₃ ^b	5498,43 ₃ ^b	4898,68 ₃ ^{bc}	3949,17 ₃ ^c	4268,62 ₃ ^c	0,00 ₃ ^d	0,00 ₃ ^d
Glükóz	8992,83 ₃ ^a	7242,18 ₃ ^b	6218,50 ₃ ^{bc}	5908,01 ₃ ^c	4543,23 ₃ ^d	4653,45 ₃ ^d	0,00 ₃ ^e	0,00 ₃ ^e
Szacharóz	311,18 ₃ ^a	103,73 ₃ ^{ab}	0,00 ₃ ^b	0,00 ₃ ^b	0,00 ₃ ^b	0,00 ₃ ^b	0,00 ₃ ^b	0,00 ₃ ^b
Raffinóz	871,04 ₃ ^a	863,28 ₃ ^a	377,55 ₃ ^{bc}	234,64 ₃ ^{cd}	331,29 ₃ ^{bc}	535,72 ₃ ^b	0,00 ₃ ^d	0,00 ₃ ^d

Különböző kisbetűk egy soron belül (sugár irány) szignifikáns különbséget jelentenek $p=0,05$ valószínűségi szinten. Az alsó indexben a párhuzamos mérések számát adtam meg.

3. melléklet

A 2002. márciusában vett mintakorongokban mért összecukor koncentrációja mg/g száraz fa mértékegységben kifejezve.

1. Táblázat A bükk korongok összecukor-tartalma.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
IV. korong	21,2444 ₃ ^a	19,6720 ₃ ^a	17,2474 ₃ ^a	17,9970 ₃ ^a
V. korong	24,7269 ₃ ^a	25,6333 ₃ ^a	19,2401 ₃ ^a	19,3022 ₃ ^a
VI. korong	14,0856 ₃ ^a	15,9161 ₃ ^{ab}	19,3659 ₃ ^b	19,4857 ₃ ^b

2. Táblázat Az álgesztes bükk korongok összecukor-tartalma.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
I. korong	26,9483 ₃ ^a	24,1033 ₃ ^a	17,9944 ₃ ^b	14,9117 ₃ ^b	7,67711 ₃ ^c	8,01372 ₃ ^c
II. korong	20,4693 ₃ ^{ab}	21,1993 ₃ ^a	18,8011 ₃ ^{bc}	17,5462 ₃ ^c	6,06953 ₃ ^d	2,64627 ₃ ^c
III. korong	18,1390 ₃ ^a	18,3566 ₃ ^a	15,1181 ₃ ^b	18,7756 ₃ ^a	5,43315 ₃ ^c	5,33040 ₃ ^c

Különböző kisbetűk egy soron belül (sugár irány) szignifikáns különbséget jelentenek p= 0,05 valószínűségi szinten. Az alsó indexben a párhuzamos mérések számát adtam meg.

4. melléklet

A 2002. márciusában vett mintakorongok kioldható szénhidrátjainak koncentrációja $\mu\text{g/g}$ száraz fa mértékegységben kifejezve.

1. Táblázat Az IV. bükk korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Fruktóz	2830,77 ₃ ^a	2797,79 ₃ ^a	1917,72 ₃ ^b	1236,89 ₃ ^c
Glükóz	3813,36 ₃ ^a	4091,24 ₃ ^a	2854,37 ₃ ^b	1458,48 ₃ ^c
Szacharóz	3135,29 ₃ ^a	2491,69 ₃ ^b	1890,66 ₃ ^c	2252,33 ₃ ^b
Raffinóz	522,26 ₃ ^a	561,43 ₃ ^{ab}	470,74 ₃ ^a	736,98 ₃ ^b

2. Táblázat Az V. bükk korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Fruktóz	4632,46 ₃ ^a	4214,37 ₃ ^a	2778,36 ₃ ^b	1836,50 ₃ ^c
Glükóz	4029,14 ₃ ^a	4321,90 ₃ ^a	2616,05 ₃ ^b	1939,68 ₃ ^c
Szacharóz	9612,36 ₃ ^a	7439,78 ₃ ^b	3444,72 ₃ ^c	3002,88 ₃ ^c
Raffinóz	1355,79 ₃ ^a	1043,74 ₃ ^a	1452,39 ₃ ^a	1098,58 ₃ ^a

3. Táblázat Az VI. bükk korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Fruktóz	1931,63 ₃ ^a	3189,01 ₃ ^b	2228,59 ₃ ^a	2024,24 ₃ ^a
Glükóz	1024,05 ₃ ^a	2055,91 ₃ ^b	1629,83 ₃ ^c	1609,96 ₃ ^c
Szacharóz	5568,02 ₃ ^a	4371,46 ₃ ^b	2306,29 ₃ ^c	2104,32 ₃ ^c
Raffinóz	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a

4. Táblázat Az I. álgesztes bükk korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
Fruktóz	1112,90 ₃ ^a	2360,57 ₃ ^b	2099,66 ₃ ^b	951,88 ₃ ^a	0,00 ₃ ^c	0,00 ₃ ^c
Glükóz	1368,31 ₃ ^a	2272,66 ₃ ^b	2590,59 ₃ ^b	1132,30 ₃ ^a	0,00 ₃ ^c	0,00 ₃ ^c
Szacharóz	3839,67 ₃ ^{ab}	4392,43 ₃ ^b	4392,43 ₃ ^{cd}	2090,71 ₃ ^{ad}	0,00 ₃ ^c	0,00 ₃ ^c
Raffinóz	0,00 ₃ ^a	542,97 ₃ ^b	0,00 ₃ ^a	427,21 ₃ ^c	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a

5. Táblázat Az II. álgesztes bükk korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
Fruktóz	875,94 ₃ ^a	1591,14 ₃ ^b	1795,29 ₃ ^b	1149,55 ₃ ^a	0,00 ₃ ^c	0,00 ₃ ^c
Glükóz	693,18 ₃ ^a	1002,94 ₃ ^b	1817,26 ₃ ^c	723,39 ₃ ^a	0,00 ₃ ^c	0,00 ₃ ^c
Szacharóz	5162,15 ₃ ^a	5102,83 ₃ ^a	2345,91 ₃ ^b	3186,13 ₃ ^c	0,00 ₃ ^d	0,00 ₃ ^d
Raffinóz	145,67 ₃ ^a	0,00 ₃ ^b	129,08 ₃ ^a	114,30 ₃ ^a	0,00 ₃ ^b	0,00 ₃ ^b

6. Táblázat Az III. álgesztes bükk korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>d</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>
Fruktóz	2188,61 ₃ ^a	2073,31 ₃ ^a	1446,80 ₃ ^b	1286,86 ₃ ^b	0,00 ₃ ^c	0,00 ₃ ^c
Glükóz	1998,60 ₃ ^a	1763,70 ₃ ^a	1268,48 ₃ ^b	794,19 ₃ ^c	0,00 ₃ ^d	0,00 ₃ ^d
Szacharóz	2087,11 ₃ ^{ab}	2415,01 ₃ ^b	931,45 ₃ ^c	1844,66 ₃ ^a	0,00 ₃ ^d	0,00 ₃ ^d
Raffinóz	90,86 ₃ ^{ab}	167,74 ₃ ^b	84,47 ₃ ^{ab}	105,42 ₃ ^{ab}	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

5. melléklet

A 2003. januárjában vett mintakorongok összcukor, valamint kioldható szénhidrátjainak koncentrációja mg/g ill. µg/g száraz fa mértékegységben kifejezve.

1. Táblázat A bükk korongok összcukor-tartalma.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
II. korong	36,0941 ₃ ^a	32,4986 ₃ ^{ab}	27,8347 ₃ ^{bc}	22,9131 ₃ ^c	13,3023 ₃ ^d

2. Táblázat Az álgesztes bükk korongok összcukor-tartalma.

	<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. korong	41,1544 ₃ ^a	35,3428 ₃ ^b	27,2121 ₃ ^c	14,7600 ₃ ^d	14,8853 ₃ ^d	19,2076 ₃ ^d	2,54905 ₃ ^c	5,01747 ₃ ^c

3. Táblázat A bükk korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
Fruktóz	7160,77 ₃ ^a	7073,56 ₃ ^{ab}	6260,07 ₃ ^b	3671,81 ₃ ^c	1871,91 ₃ ^d
Glükóz	7308,99 ₃ ^a	6977,93 ₃ ^a	7748,89 ₃ ^a	5130,14 ₃ ^b	2747,88 ₃ ^c
Szacharóz	6602,59 ₃ ^a	6702,72 ₃ ^a	3542,49 ₃ ^b	1522,18 ₃ ^c	908,39 ₃ ^c
Raffinóz	1692,24 ₃ ^a	1622,97 ₃ ^{ab}	1904,28 ₃ ^a	1294,89 ₃ ^b	617,04 ₃ ^c
Sztachióz	1244,53 ₃ ^a	549,12 ₃ ^b	474,07 ₃ ^{bc}	702,37 ₃ ^d	469,87 ₃ ^c

4. Táblázat Az álgesztes bükk 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>
Fruktóz	6856,20 ₃ ^a	6962,76 ₃ ^a	5188,48 ₃ ^b	2126,07 ₃ ^c	2186,69 ₃ ^c	2868,84 ₃ ^d	42,53 ₃ ^c	33,38 ₃ ^c
Glükóz	6912,77 ₃ ^a	7230,51 ₃ ^b	6361,74 ₃ ^c	3294,08 ₃ ^d	2723,86 ₃ ^e	3190,29 ₃ ^d	202,38 ₃ ^f	438,55 ₃ ^f
Szacharóz	9915,44 ₃ ^a	8825,28 ₃ ^b	4190,22 ₃ ^c	1588,77 ₃ ^d	1548,77 ₃ ^d	2333,50 ₃ ^d	7,69 ₃ ^e	0,00 ₃ ^e
Raffinóz	2105,73 ₃ ^a	1288,69 ₃ ^b	2052,55 ₃ ^a	727,65 ₃ ^c	476,42 ₃ ^d	632,44 ₃ ^{cd}	0,00 ₃ ^e	0,00 ₃ ^e
Sztachióz	1930,58 ₃ ^a	964,84 ₃ ^b	738,82 ₃ ^c	536,01 ₃ ^c	299,62 ₃ ^d	591,79 ₃ ^c	0,00 ₃ ^e	0,00 ₃ ^e

Különböző kisbetűk egy soron belül (sugár irány) szignifikáns különbséget jelentenek $p=0,05$ valószínűségi szinten. Az alsó indexben a párhuzamos mérések számát adtam meg.

6. melléklet

A 2003. októberében vett mintakorongokban mért összecukor koncentrációja mg/g száraz fa mértékegységben kifejezve.

1. Táblázat A bükk korongok összecukor-tartalma.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
IV. korong	23,9553 ₃ ^a	18,8121 ₃ ^{bc}	25,2240 ₃ ^a	21,3327 ₃ ^{ac}	14,4411 ₃ ^b
V. korong	34,5994 ₃ ^a	28,5170 ₃ ^b	21,1038 ₃ ^c	19,8357 ₃ ^c	15,3417 ₃ ^d
VI. korong	13,6364 ₃ ^a	19,4502 ₃ ^b	18,1610 ₃ ^b	16,4803 ₃ ^{ab}	14,0815 ₃ ^a

2. Táblázat Az álgesztes bükk korongok összecukor-tartalma.

	<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. korong	18,5712 ₃ ^{abc}	16,2501 ₃ ^c	20,3220 ₃ ^b	17,5302 ₃ ^{ac}	19,7407 ₃ ^{ab}	19,6606 ₃ ^{ab}	5,13163 ₃ ^d	6,82001 ₃ ^d
II. korong	28,2823 ₃ ^a	27,0121 ₃ ^a	27,6641 ₃ ^a	26,0841 ₃ ^a	29,3334 ₃ ^a	8,65543 ₃ ^c	6,77960 ₃ ^{bc}	3,15123 ₃ ^b
III. korong	23,7645 ₃ ^a	23,5534 ₃ ^a	19,5171 ₃ ^b	18,5708 ₃ ^b	14,1632 ₃ ^c	17,1531 ₃ ^{bc}	6,42381 ₃ ^d	4,18983 ₃ ^d

Különböző kisbetűk egy soron belül (sugár irány) szignifikáns különbséget jelentenek $p = 0,05$ valószínűségi szinten. Az alsó indexben a párhuzamos mérések számát adtam meg.

7. melléklet

A 2003. októberében vett mintakorongokban mért szénhidrátok koncentrációja $\mu\text{g/g}$ száraz fa mértékegységben kifejezve

1. Táblázat A IV. bükk korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
Fruktóz	3982,59 ^c	3482,31 ^b	4268,63 ^c	3638,39 ^b	2469,87 ^a
Glükóz	4376,13 ^c	3459,24 ^b	4198,36 ^c	3768,89 ^b	2483,72 ^a
Szacharóz	6110,06 ^d	5108,45 ^c	2890,43 ^b	1209,08 ^a	1181,47 ^a
Maltóz	1340,38 ^b	55,14 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a
Raffinóz	1942,85 ^d	1537,43 ^c	1086,55 ^b	765,00 ^a	611,80 ^a
Sztachióz	468,11 ^c	167,35 ^a	378,65 ^{bc}	335,53 ^b	351,80 ^{bc}

2. Táblázat Az V. bükk korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
Fruktóz	4058,55 ^c	4067,58 ^c	2619,21 ^b	2755,15 ^b	1602,32 ^a
Glükóz	4701,97 ^d	3919,12 ^c	2607,98 ^b	2863,87 ^b	1642,25 ^a
Szacharóz	8355,61 ^d	5721,68 ^c	3568,23 ^b	3586,17 ^b	2092,70 ^a
Maltóz	733,60 ^b	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a
Raffinóz	1589,92 ^d	1073,03 ^c	572,22 ^b	700,51 ^b	215,92 ^a
Sztachióz	355,89 ^c	18,86 ^a	0,00 ^a	97,991	155,04 ^b

Különböző kisbetűk egy soron belül (sugár irány) szignifikáns különbséget jelentenek $p = 0,05$ valószínűségi szinten.

3. Táblázat A VI. bükk korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
Fruktóz	2803,57 ^b	3272,28 ^c	2957,37 ^{bc}	3080,82 ^{bc}	2158,04 ^a
Glükóz	2889,36 ^a	3830,67 ^b	3519,35 ^b	3621,22 ^b	2539,62 ^a
Szacharóz	2242,74 ^d	2335,22 ^d	1454,52 ^c	890,00 ^b	600,92 ^a
Maltóz	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a
Raffinóz	939,89 ^c	535,51 ^b	175,64 ^a	132,28 ^a	167,64 ^a
Sztachióz	74,26 ^a	69,15 ^a	52,25 ^a	105,38 ^a	332,42 ^b

Az alsó indexben a párhuzamos mérések számát adtam meg.

4. Táblázat Az I. álgesztes bükk 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>
Fruktóz	2703,26 ^c	3764,37 ^d	3794,93 ^d	3638,73 ^d	2552,35 ^c	1945,09 ^b	56,67 ^a	102,68 ^a
Glükóz	3246,35 ^{cd}	4130,59 ^e	2952,44 ^e	3955,77 ^{de}	2794,19 ^{bc}	2089,69 ^b	106,36 ^a	175,49 ^a
Szacharóz	2252,61 ^d	1996,92 ^c	269,86 ^b	16,02 ^a	15,69 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a
Maltóz	592,24 ^c	218,57 ^b	29,15 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a
Raffinóz	924,74 ^d	1217,81 ^e	666,33 ^c	436,63 ^b	162,60 ^a	104,95 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a
Sztachióz	180,58 ^a	277,34 ^{ab}	243,18 ^{ab}	232,63 ^{ab}	173,32 ^a	362,44 ^b	0,00 ^c	0,00 ^c

5. Táblázat A II. álgesztes bükk 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>
Fruktóz	4486,22 ^e	3829,71 ^{de}	2912,63 ^{bc}	2509,22 ^b	3448,56 ^{cd}	126,54 ^a	77,99 ^a	31,78 ^a
Glükóz	4360,93 ^c	3641,76 ^{bc}	3634,41 ^{bc}	2863,21 ^b	3676,58 ^{bc}	326,28 ^a	121,38 ^a	50,05 ^a
Szacharóz	4510,87 ^d	3521,35 ^c	680,80 ^b	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	11,45 ^{ab}
Maltóz	1346,86 ^c	861,83 ^b	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a
Raffinóz	637,55 ^c	233,84 ^b	71,55 ^a	202,60 ^b	61,81 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a
Sztachióz	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a

6. Táblázat A III. álgesztes bükk 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>
Fruktóz	4457,19 ^d	4635,49 ^d	3719,16 ^c	3383,80 ^c	1971,25 ^b	1704,92 ^b	170,52 ^a	29,31 ^a
Glükóz	3917,94 ^d	3999,39 ^d	3598,76 ^{cd}	3297,34 ^c	2139,02 ^b	1916,07 ^b	390,48 ^a	100,97 ^a
Szacharóz	4291,53 ^c	3963,95 ^c	1232,89 ^b	149,11 ^a	499,49 ^a	1448,42 ^b	42,70 ^a	0,00 ^a
Maltóz	1398,40 ^c	594,50 ^b	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a	0,00 ^a
Raffinóz	793,00 ^e	611,67 ^d	277,55 ^{bc}	182,89 ^b	377,85 ^c	772,35 ^e	0,00 ^a	0,00 ^a
Sztachióz	1582,52 ^e	1490,77 ^e	663,34 ^d	370,02 ^c	108,77 ^{ab}	257,27 ^{bc}	0,00 ^a	0,00 ^a

8. melléklet

A 2007. júliusában vett mintakorongokban mért szénhidrátok koncentrációja $\mu\text{g/g}$ száraz fa mértékegységben kifejezve.

1. Táblázat Bükk korong szöveteiben mérhető cukrok.

	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
Fruktóz	1774,29 ₃ ^a	1358,33 ₃ ^b	1626,76 ₃ ^c	1652,21 ₃ ^c	1563,49 ₃ ^c
Glükóz	1620,72 ₃ ^a	1182,59 ₃ ^b	1443,51 ₃ ^a	1589,21 ₃ ^a	1484,91 ₃ ^a
Szacharóz	3714,86 ₃ ^a	5267,93 ₃ ^b	4418,54 ₃ ^c	3575,72 ₃ ^{ad}	3325,63 ₃ ^d
Raffinóz	18,15 ₃ ^a	29,46 ₃ ^a	49,22 ₃ ^a	189,74 ₃ ^b	156,04 ₃ ^c
Sztachióz	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a	0,00 ₃ ^a

2. Táblázat Álgesztes bükk 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>
Fruktóz	2210,18 ₃ ^a	1890,87 ₃ ^b	1755,50 ₃ ^c	1100,92 ₃ ^d	1371,03 ₃ ^e	41,319 ₃ ^f	13,82 ₃ ^f
Glükóz	1997,55 ₃ ^a	1771,04 ₃ ^b	1761,61 ₃ ^b	808,24 ₃ ^c	882,17 ₃ ^d	239,43 ₃ ^e	393,11 ₃ ^f
Szacharóz	2670,10 ₃ ^a	932,15 ₃ ^b	1474,81 ₃ ^c	30,614 ₃ ^d	1316,61 ₃ ^c	0,00 ₃ ^d	0,00 ₃ ^d
Raffinóz	113,67 ₃ ^a	113,89 ₃ ^a	234,02 ₃ ^b	213,31 ₃ ^c	175,01 ₃ ^d	0,00 ₃ ^e	0,00 ₃ ^e
Sztachióz	17,457 ₃ ^a	113,18 ₃ ^b	203,36 ₃ ^{cd}	180,85 ₃ ^c	226,51 ₃ ^d	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.

1. Táblázat Összcukor-tartalom magasság szerinti változása bükk törzsbén.

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 ^{ABCbc}	16,8822 ₃ ^{Aa}	18,3759 ₃ ^{ABbc}	20,9577 ₃ ^{ABCbc}
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 ^{ABCabc}	19,2529 ₃ ^{ABCa}	17,6339 ₃ ^{ABbc}	19,6992 ₃ ^{ABCbc}
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}

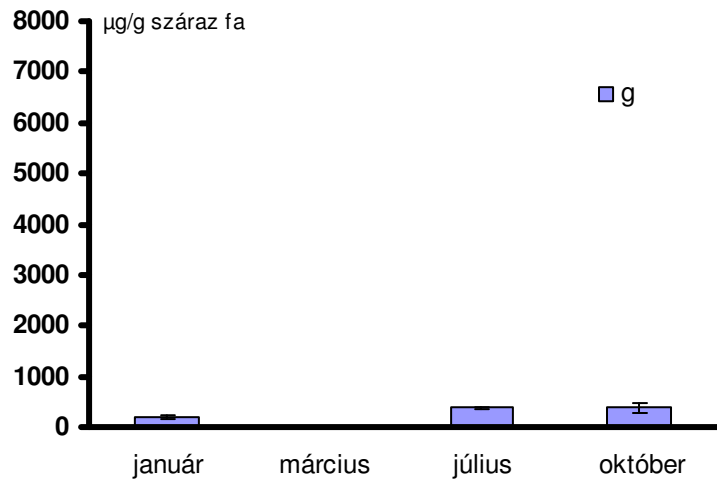
h (m)	10	11,4
a	22,2637 ₃ ^{CDEFa}	22,8123 ₃ ^{CDEFa}
b	27,3833 ₃ ^{BCa}	26,0680 ₃ ^{ABCa}
c	26,4997 ₃ ^{DEa}	33,1418 ₃ ^{Fb}
d	25,9363 ₃ ^{Ca}	22,9326 ₃ ^{ABCa}
e	24,9969 ₃ ^{BCa}	24,1448 ₃ ^{ABCa}

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 (sugár irány) szignifikáns különbséget jeleznek $P = 0,05$ %-os szinten.

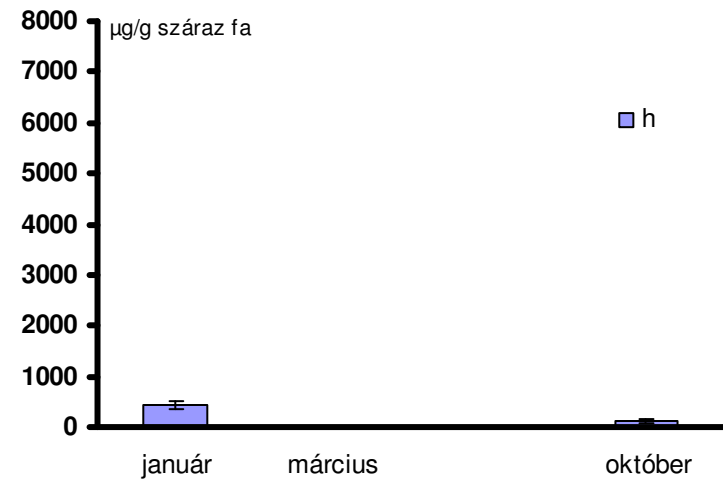
2. Táblázat Összcukor-tartalom magasság szerinti változása az álgesztes törzsbén.

h (m)	0,04	1	2,05	2,96	4	5	6	7	8
a	39,7717 ₃ ^{EFab}	46,5820 ₃ ^{Ff}	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 ^{ABCbc}	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 ^{ABCbc}	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 ^{BCDbc}	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}		



A glükóz megoszlása *álgesztes* bükk határozóna (vörös) szövetében (**g**) a vegetációs időszakban (januártól októberig). Mintavétel: 2003. január, 2002. március, 2007. július, 2003. október. Hibasávok: konfidencia intervallum.



A glükóz megoszlása *álgesztes* bükk álgeszt szövetében (**h**) a vegetációs időszakban (januártól októberig). Mintavétel: 2003. január, 2002. március, 2007. július, 2003. október. Hibasávok: konfidencia intervallum.

