

A természetes génkészlet megőrzése¹

Tartalom

A génmegőrzés általános céljai és stratégiája

A génmegőrzés megvalósításának általános szempontjai

A legkisebb életképes populációméret („LÉP”) koncepciója

Az erdei fás növények génmegőrzése

Az erdészeti génmegőrzési stratégiát meghatározó szempontok

A génmegőrzésben alkalmazott módszerek

Statikus megőrzés: ex situ gyűjtemények, génbankok

Dinamikus génmegőrzés

Génrezervátumok

A génmegőrzés nemzetközi együttműködési kerete

„A Húsvét-szigetek trópusi paradicsomát a polinéziai bevándorlók 800 év leforgása alatt teljesen tönkretették. Az európaiak érkezésére egy kietlen, erdőtakarójától megfosztott sziklaszirt maradt, ahol egy maroknyi kannibál egymást vadászta a túlélés reményében. A Húsvét-szigetek természeti gazdagsága összeomlott a túl sok fogyasztó terhe alatt. Ami maradt, azok a megfejthetetlen feliratok és a magányos, büszke szobrok...

... Nem tehetjük meg, hogy gyermekeinknek, unokáinknak patkányokhoz sem méltó életet hagyjunk örökül...”

Jacques Cousteau a riói Föld Csúcson tartott beszédéből, 1992.

A génmegőrzés általános céljai és stratégiája

Az 1980-as évekig a természetvédelem stratégiájának meghatározó szempontjai a faji összetétel és az ökológiai veszélyeztetettség voltak, ezek mellett konkrét genetikai megfontolások csak alárendelt helyet kaptak. Aránylag új keletű az a felismerés, hogy a fajok szintjén működő kölcsönkapcsolatok szintje alatt, a fajokon belül működő *genetikai szabályzási szint természetvédelmi szempontból is fontos, mert egyrészt az egyed, a populáció ökológiai „finombeállításáért” (alkalmazkodásáért) felelős, másrészt hordozza a faj tárgyiasult emlékezetét (a genomot), amely fenntartja a faj integritását, azonosságát – de ugyanakkor jövőbeni átalakulásának előfeltétele is.*

Ez a szabályzási változatosság a domesztikáció jövője szempontjából is lényeges. A gabonafélék házasítása mintegy 9000 évvel ezelőtt, a szőlő- és a gyümölcsfajoké kb. 5500 évvel ezelőtt kezdődött el. Mégis, az első komoly próbálkozás a természetű növényfajták vad rokonainak felkutatására és megőrzésére N. I. Vavilov (1887–1943) nevéhez fűződik. Tevékenysége a génmegőrzés feladatainak – elsősorban emberközpontú – megfogalmazásához vezetett (l. szövegdobozban).

¹ Forrás: Mátyás Cs. (2002): Erdészeti - természetvédelmi genetika, Mezőgazda Kiadó, Budapest.
Internetes megjelenés: <http://ngt-erdeszet.nyme.emk.hu>



Fontos

A genetikai erőforrások megőrzésének alapvető célkitűzései:

- *Gazdaságilag előnyös tulajdonságok megőrzése*
- Bizonyos egyedek, populációk megőrzési célú kiválasztását a pillanatnyi gazdasági érdekek és szükségletek erősen befolyásolják. A döntés tehát a múltbeli, illetve jelenkori szempontok figyelembevételén alapul. Ide tartoznak azok az indokok is, amelyek szerint a genetikai diverzitás fenntartása olyan tulajdonságok, gének megőrzését is szolgálja, amelyek ma még érdektelenek vagy nem ismertek, de a jövőben kiaknázhatóvá válhatnak (pl. gyógyszerhatóanyagok).
- *Az alkalmazkodóképesség megőrzése*
- A fajok hosszú távú fennmaradásának előfeltétele a genetikai változatosság, a diverzitás megőrzése, mivel változó környezeti feltételek mellett az alkalmazkodás csak akkor lehet eredményes, ha kellően változatos genotípusok kínálatára támaszkodhat. Emellett a diverzitás bizonyos mértékű biztosítékot jelent a patogének, a rovarok- és más fogyasztó szervezetek túlszaporodásával és mértéktelen károsításával szemben.
- *A genetikai változatosság megőrzése általában*
- A szorosan vett gyakorlati érvek mellett sokan a változatosságot önmagában is értéknek tekintik. A cél ez esetben tehát a genetikai változatosság általános megőrzésére irányul, függetlenül attól, hogy ez a változatosság ismert-e illetve, hogy értékesnek minősül-e. Ez alapvetően eltér az első szemponttól. Az esetleges gazdasági szempontokon túl itt már a környezetét mértéktelenül igénybevevő *Homo sapiens* etikai-erkölcsi kötelezettsége is megjelenik. Jól felfogott túlélési ösztöne is azt kell diktálja, hogy az Élet több milliárd éves sokszínűségének felszámolása semmilyen észérvel sem igazolható.

A konzervációbiológiában a génmegőrzés általánosan érvényes céljaként az elmúlt évtizedekben a beltenyésztés elkerülése és a genetikai változatosság fenntartása kristályosodott ki. Ezekkel a kérdésekkel a populációgenetika elmélete foglalkozik, amelyet eredetileg az állat- és növénynevelés igényeinek szolgálatára dolgoztak ki. Alkalmazása a génmegőrzés területére új, korábban kevésbé figyelembevett kérdések felmerülését eredményezte, mint pl. a kisméretű populációkban lejátszódó véletlen folyamatok, a természetes fajok genetikai strukturálódása, a génáramlás jelentősége stb. A megjelent alpműveket (pl. Falk – Holsinger, 1991; Frankel – Hawkes, 1991) azonban az egyes szakterületeken még nem követték szintézisek. Jellemző, hogy az erdészeti területén, ahol a vizsgált fajcsoportokról valószínűleg a legtöbb használható információ gyűlt össze, eddig világviszonylatban egyetlen génmegőrzéssel is foglalkozó genetikai monográfia jelent meg (Young et al., 2000).

Az általános természetvédelmi biológiai elveken túl a genetikai szempontok figyelembevételét a következő okok indokolják:

- A megőrizni szándékozott populáció fennmaradását az élőhely és a szükséges egyedszám megőrzése egyedül nem szavatolja. A kipusztulást a populáción belüli párosodás zavarai, a fajok közötti kölcsönkapcsolatok megszakadása (pl. beporzó vektor hiánya vagy megfogyatkozása) és a génkészlet erodálódása is kiválthatja.
- A populációk jól jellemezhető genetikai struktúrával rendelkeznek, amelynek fenntartása a rátermettség és alkalmazkodóképesség megőrzése érdekében fontos.
- A faj elterjedési területén belül általában evolúciósan kialakult térbeli mintázat ismerhető fel, amelynek fenntartása ugyanazon indokokkal támasztható alá, mint a faji diverzitásé.
- A gyakorlati konzervációbiológia viszont a genetikai információk nehéz hozzáférhetősége miatt elsősorban az alábbiakra összpontosít:
- Védelemre érdemes élőhelyek kiválasztása és megőrzése, amely nem igényel genetikai információt.
- Optimális rezervátumterületek meghatározása: ebben a demográfia és a genetika szempontjainak egyaránt fontos szerepet kellene játszaniuk;



- A legkisebb életképes populációméret meghatározása, azaz a leghatékonyabb párosodási rendszer fenntartása. Ehhez alapos genetikai ismeretekre volna szükség, ami csak kivételesen, egyes veszélyeztetett állatfajok esetében áll rendelkezésre.

Nem lehet véletlen, hogy a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer leírásában a több mint ezer oldalnyi terjedelemből alig néhány oldal tárgyal genetikai kérdéseket, ott is csak az állatpopulációk vonatkozásában (Csorba – Pecsénye, 1997).

A génmegőrzés konkrét feladatai

A génmegőrzés feladata a **genetikai erőforrások** (röviden: génforrások) védelme. *Egy adott faj genetikai erőforrásai alatt mindazokat a természetes előfordulású populációkat és egyedeket, valamint mesterségesen létrehozott ültetvényeket és gyűjteményeket értjük, amelyek aktuálisan vagy potenciálisan hasznos genetikai információt hordoznak, ezért védelmük ökonómiai vagy ökológiai okokból, vagy egyszerűen a faji genetikai diverzitás fenntartása miatt szükségesnek látszik.* A génmegőrzés a biodiverzitás szintjei (tájszerkezeti, társulási, faji és genetikai) közül a legalapvetőbb, az átörökítést érintő szinttel foglalkozik.

Fontos

Génmegőrzéssel érintett növényanyagok köre

Az FM 92/1997 sz. rendelete meghatározza azon növényanyagokat, amelyeket a haszonnövények körében *génforrásként meg kell őrizni.* (Génforrás alatt a megőrzésre kiválasztott növényanyagot kell érteni, amely lehet faj, populáció, fajta vagy klón, esetleg egy adott gént hordozó organizmus is). Ezek a következők:

- a magyar származású fajták, a magyar tájfajták helyi változatai és ökotípusok;
- a belföldi flóra mezőgazdasági, kertészeti és erdészeti szempontból jelentősfajai (haszonnövény rokon fajok, takarmányértékű fajok, gyógy- és dísnövényfajok, gyümölcs- és szőlő-, valamint erdészeti hasznosítású fajok) veszélyeztetett állományai;
- a magyar haszonnövények vad rokonfajai, amelyekből a génátvitel hagyományos és géntechnológiai módszerekkel lehetséges;
- a magyar növénytermesztés, növénynevelés, oktatás, illetve a magyar haszonnövény-alap kutatás és alkalmazott kutatás számára értékes tulajdonságokat hordozó fajták, törzsek, vonalak és klónok;
- a termesztésbe vonás, a növénynevelés, az oktatás, a kutatás és a választékbővítés céljából jelentős, a nemzetközi génbank-együttműködési rendszer keretében be nem szerezhető külföldi eredetű génforrások;
- azon erdészeti fajok, amelyekből állami elismerésben részesített vagy állami elismerésre bejelentett fajta van. Ez a megközelítés nyilván bővítésre szorul. *Génmegőrzési tevékenységet igényelnek mindazok a fajok, amelyek génkészletét akár az erdőgazdálkodás, akár más emberi tevékenység veszélyezteti.*

A gyűjteményes megőrzés korlátai

A mezőgazdaságban évtizedek óta végzett génmegőrzési munka elsősorban gyűjtemények (génbankok) létesítésére összpontosult. Nem ritkán ezek a gyűjtemények oly nagyok, hogy rendszeres fenntartásuk nehézségekbe ütközik, ami viszont éppen céljukat és létjogosultságukat kérdőjelezheti meg. Egyes gazdaságilag fontos, termesztett növényfajból a gyűjteményben elhelyezett, ill. tárolt minták (ún. akcessziók) száma a százezret is meghaladhatja. A világ mintegy 1500 botanikus kertjében pedig közel hárommillió tételt tartanak nyilván. A meglehetősen költség- és helyigényes erdei fás növényekből Magyarországon mintegy 3000 tételt tartanak fenn, elsősorban az Erdészeti Tudományos Intézetben. A gyűjtemények bővülése nyilván abból az igényből táplálkozik, hogy minél több értékes



genotípust, populációt őrizzenek meg, ill. hasznosítsanak a nemesítésben, termesztésben. Mindent megőrizni azonban nemcsak lehetetlen, hanem szükségtelen is.

A probléma tehát az, hogy meg kell találni a génmegőrzés genetikailag optimális megoldását, amely figyelembe veszi a gazdaságosság, a biztonság és a kezelhetőség szempontjait. Emellett el kell dönteni, hogy a megőrzésben mekkora súlyt kapjon az értékes genotípusok tételes megőrzése, illetőleg a jövőbeni evolúciós képesség fenntartása. A két koncepció összeegyeztetéséhez a faj evolúciós stratégiáját, genetikai rendszerét is figyelembe kell venni.

A génmegőrzés megvalósításának általános szempontjai

Nyilvánvaló, hogy a hatásos génkészlet-védelem érdekében a hagyományos faj- (ill. faállomány-) centrikus szemlélet helyett komplexebb, ökoszisztéma-orientált szemléletre van szükség. Egy populáció megőrzése, változatosságának fenntartása szempontjából több körülmény mérlegelése lényeges:

- a populáció nagysága;
- a faj evolúciós múltja;
- a faj szaporodásbiológiai jellegzetességei;
- a környezeti-termőhelyi feltételek;
- a populációt tartalmazó társulás fajgazdagsága.

A *populáció nagysága*, vagyis az egyedszám egyrészt a működőképes szaporodási közösség fenntartása szempontjából fontos. Másrészt minél korlátozottabb a populáció, annál kisebb az esély arra, hogy a ritkább alélok a rekombináció során fennmaradnak, ugyanakkor egyre nő a beltenyésztés és véletlenszerű génösszetétel-változás (drift) valószínűsége.

A *faj evolúciós múltja* a beltenyésztés szempontjából játszik szerepet. Amennyiben a faj természetűl diszperz előfordulású, valószínűleg kisebb életképes populációméret mellett is fenntartható.

A megőrzendő faj *szaporodásbiológiája* alapvetően meghatározza az alkalmazandó eljárást. E tekintetben elsősorban a populáción belüli párosodás módja (rovar- vagy szélbeporzás, egy- vagy kétlakiaság, idegenbeporzás mértéke, önbeporzás, ill. beltenyésztés lehetősége), a génáramlás feltételei a populáción belül (pollenterjedés hatékonysága, a virágzási időszak hossza, a hím- és nővirágzás gyakorisága és bősége stb.) valamint a fajok között (idegen faj hibridizálásának, introgressziójának lehetősége és előfordulási gyakorisága) érdemel fokozott figyelmet. Fontos annak ismerete is, hogy a faj szaporítóképletei és virágpóra milyen hatékonysággal képesek nagyobb távolságot megtenni, azaz az egymástól nagyobb távolságra lévő azonos fajú előfordulások (a metapopuláció) képesek-e génkicserélődésre.

A *termőhely változatossága* is összefügg a genetikai változatosság fenntarthatóságával. Szélsőségesen kedvezőtlen hatások beszűkítik, elszegényítik a génkészletet. Általában a kedvezőbb, változatos feltételek nagyobb, kedvezőtlenebbek kisebb diverzitás fenntartását teszik lehetővé (Mátyás Cs., 1986; 1996).

A teljes ökoszisztémát tekintve a *fajgazdagság* (fajdiverzitás) hasonló hatású, mint a termőhelyi változatosság, és a genetikai változatosság növelése irányába hat. Ennek az a magyarázata, hogy a kölcsönhatások sokrétűsége és kiszámíthatatlansága nagyobb változatosságot tart fenn. Ebben a fajt tápnövényként fogyasztó szervezetek (konzumensek), valamint kompetíciót jelentő növényfajok egyaránt szerepet játszanak. A társulás fajgazdagsága szerepet játszik a faj diszpergáltságának mértékében (egyedsűrűség, elegyarány), amely az egyedszám mellett a párosodási feltételekre is kihat. *A génmegőrzés szempontjából legkedvezőbb adottságok tehát aránylag kedvező, változatos termőhelyi viszonyok között tenyésző, nagy egyedszámú populációk esetében vannak meg, ahol nemcsak a faji sokféleség nagymértékű (ún. kompozicionális és trofikus diverzitás), hanem kedvezően változatos az életközösség térbeli struktúrája (szintezettség, mozaikosság).* A szaporodásbiológiai szempontokból következik, hogy a génmegőrzés stratégiájának kidolgozásakor ismerni kellene az *effektív* és az *életképes populációméretet* is, amely hosszú távon fenntartható; ez adott esetben a populáció határain messze túlterjedő környezet figyelembevételét is szükségessé teszi.



Az elterjedési struktúra figyelembevétele a génmegőrzésben

A legtöbb faj térben többé-kevésbé tagolt populációkban fordul elő, amelyek metapopulációs rendszert alkotnak. A populációgenetikát régóta foglalkoztatja, hogy a tagoltságnak milyen következményei lehetnek, illetőleg hogy a tagoltság hogyan járul hozzá a genetikai polimorfizmus fenntartásához.

A természetvédelem és a génmegőrzés központi kérdése, hogy rezervátum céljára inkább kevés nagy, vagy sok kis egységet jelöljenek ki. A kérdést demográfiai szempontból szemlélve, a nagy méretű egységek jobbnak tűnnek, mivel a megőrzés biztonsága így a legnagyobb. Pusztán a genetikai diverzitást tekintve, optimális megoldásnak a sok kis egység kijelölése lenne, mivel a részpopulációkat eltérő szelektív hatások érik, így fajszinten nagyobb diverzitás tartható fenn. A nagyobb egységek kialakítása mellett szól azok drifttel és más véletlenszerű hatásokkal szembeni jobb ellenállósága.

Adaptívan egységes körzetek kijelölése génmegőrzés tervezéséhez

A génmegőrzés egyik központi problémája (és ez nemcsak a fákra érvényes), hogy nagyon nehéz definiálni az area azon részterületeit, amelyeken belül megőrzési egységeket érdemes létrehozni. Erre a célra az adaptívan egységes körzetek elve a legalkalmasabb.

Adaptívan egységes körzet alatt azt a populációkollektívumot értjük, amelyen belül a populációk alkalmazkodottsága számottevően nem tér el, és feltételezhető, hogy génkészlete hasonló. A körzet nagyság meghatározására legtöbbször genetikai markereket alkalmaznak, és a megállapítható genetikai távolság alapján határozzák meg azokat a populációkat, amelyek már eléggé eltérőek ahhoz, hogy külön gondoskodjanak megőrzésükről. Ez a módszer azonban nem feltétlenül célravezető, mert elsősorban a véletlen genetikai hatásokra érzékeny, az adaptív tulajdonságok viszont alig játszanak szerepet. A markerekkel kimutatott távolságok ezért inkább a lehetséges maximális körzetméreteket érzékeltethetik.

A legkisebb életképes populációméret („LÉP”) koncepciója

A **legkisebb életképes populáció** („LÉP”; MVP: minimum viable population) az az egyedszám, amely elegendő a populáció tartós fennmaradására egy adott élőhelyen (National Research Council 1991). Genetikai értelmezésben ez magában foglalja az alkalmazkodóképesség hosszú távú fennmaradását is. A „LÉP” elegendő nagy kell legyen mind az evolúcióképességnek, mind pedig a genetikai diverzitásnak a megőrzéséhez. A legkisebb életképes populáció nagyságát a fajra jellemző genetikai rendszer, a demográfiai viszonyok és a sok tekintetben jósolhatatlan környezeti feltételek határozzák meg. Ehhez nem elegendő egy adott mértékű diverzitás fenntartásához szükséges egyedszámot alapul venni. Az effektív populációmérettel kapcsolatos számításokból tudjuk, hogy a kiegyensúlyozatlan párosodási feltételek miatt a figyelembe vehető effektív egyedszámok a tényleges (ivarérett) egyedszámnál általában egy nagyságrenddel kisebbek.

A legkisebb életképes populációméret (LÉP) levezetése genetikai adatokból

Az életképes populációméret meghatározása genetikai paraméterekkel háromféle módon vezethető le, mindhárom elsősorban gyors generációváltást produkáló állatfajokra dolgozták ki (Loeschke et al., 1994):

- Kiszámítható a heterozigózis csökkenése alapján (*beltenyésztési LÉP-méret, N_f*), amikor a heterozigóta egyedek fogyását veszik figyelembe adott populáció-létszám mellett.
- Kiszámítható a variancia ill. diverzitás alapján (*variancia LÉP-méret, N_{var}*); ez a módszer az allélvesztést, a genetikai variancia fogyását veszi figyelembe. Amennyiben a cél a géndiverzitás megőrzése, ez a létszám az, amelyet figyelembe kell venni.



- Kiszámítható a populáció fennmaradása, perzisztenciája alapján (kihalási *effektív méret*, N_{ext}); ez esetben a szegregálódó, azaz még polimorfizmust felmutató lokuszok számának csökkenését veszik alapul (ezt a lehetőséget a továbbiakban nem tárgyaljuk).

A többféle megközelítés normális körülmények között hasonló eredményeket szolgáltat. Meg kell azonban azt is említeni, hogy valamennyi esetben az érintett génhelyeket semleges hatásúnak tételezzük fel. Ha azonban adaptív hatású génhelyek változatosságára is kiterjed az értékelés, ez utóbbiak minden bizonnyal nagyobb súllyal kell latba essenek (pl. rezisztencia-lokuszok változatossága).

A LÉP-méret számításával kapcsolatban ki kell térni még arra is, hogy a populáció genetikai identitása megőrzésének az is feltétele, hogy a *génkészletet külső genetikai hatások se torzítsák* migráció, introgresszió révén. Mindazon fajok esetében, ahol a génáramlás számottevő, ezzel a tényezővel is komolyan számolni kell.

A LÉP-méret meghatározása a beltenyésztés alapján

A beltenyésztési együttható segítségével (l. 6. fejezetben) különböző populációméretekre kiszámítható a várható beltenyésztettség adott számú generáció múlva (66. táblázat). (Fás növények esetében bőségesen elegendő a 10 generációra számított értékek figyelembevétele.)

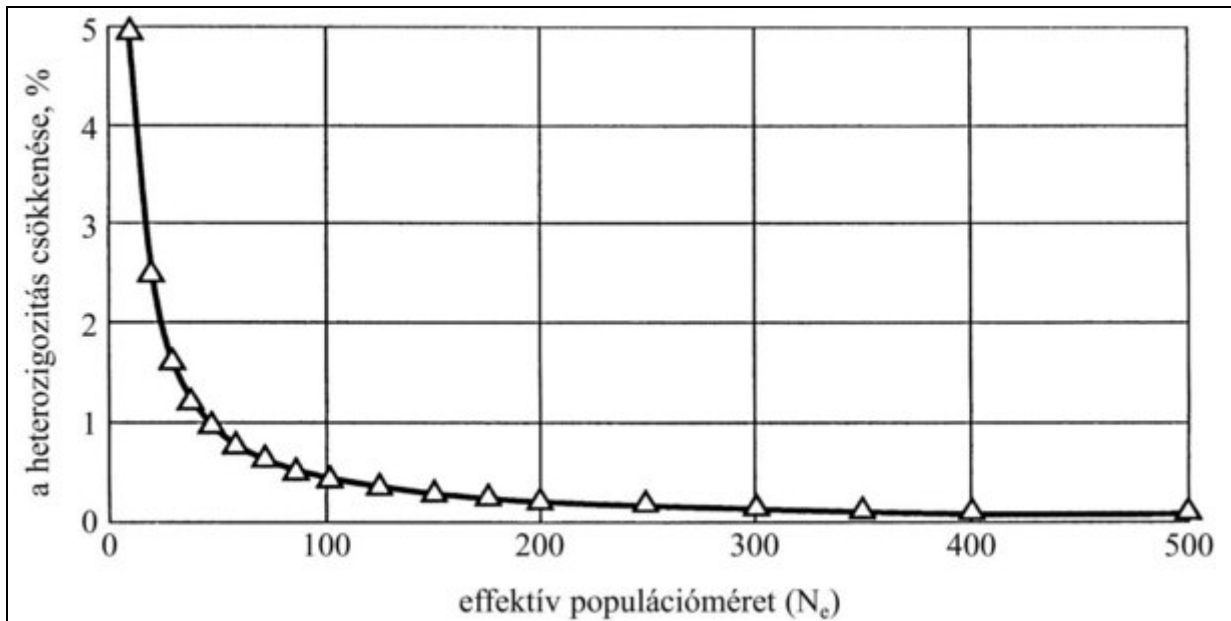
N_e	10	100
	generáció után	
5	0,65	0,99
10	0,40	0,99
25	0,18	0,86
50	0,09	0,63
100	0,05	0,39
250	0,01	0,18

66. táblázat - A beltenyésztési koefficiens (F) nagysága 10, ill. 100 generáció után az effektív populációméret (N_e) függvényében (vö. a 101. ábrával!)

Eszerint – szigorúan csak a beltenyésztettséget figyelembe véve – 10 generációra számolva már 100–200 egyed nagyságú effektív populáció elegendő, különösen ha számolhatunk külső eredetű génáramlással is.

Az állattenyésztésben az „effektív populációméret” alatt a tenyésztési állományban (azaz a populációban) egymással rokoni kapcsolatban nem álló egyedek számát értik (Dohy, 1999), amelynek jelentős szerepe van a nem kívánt beltenyésztési hatások elkerülésében. A definícióból kivehető, hogy az állattenyésztők számára a kérdés az, hogy mekkora az a fenntartható és továbbtenyésztésre alkalmas populációméret, amely mellett a káros rokontenyésztés még elkerülhető. Ez esetben is tehát a minimális életképes populáció beltenyésztés útján való meghatározásáról van szó (101. ábra). (Meg kell említeni, hogy a konzervációbiológiában is gyakran az „életképes populáció” helyett az „effektív populáció” kifejezést használják.)

Az állattenyésztésben a heterozigotitás csökkenésének figyelembevételével a minimális populációméretet megközelítőleg 200 körüli, egymással nem rokonságban álló egyednek adják meg. Ez esetben a beltenyésztettség elhanyagolható, mintegy 0,2 százalékos ütemben növekszik generációról generációra. A heterozigotitás csökkenésével jellemzett rokontenyésztettség viszont már generációnként 0,5, 0,9, illetve 1,8 százalékkal növekszik, ha a populáció létszáma 100, 50 illetve 25 egyedre csökken (101. ábra, 66. táblázat).



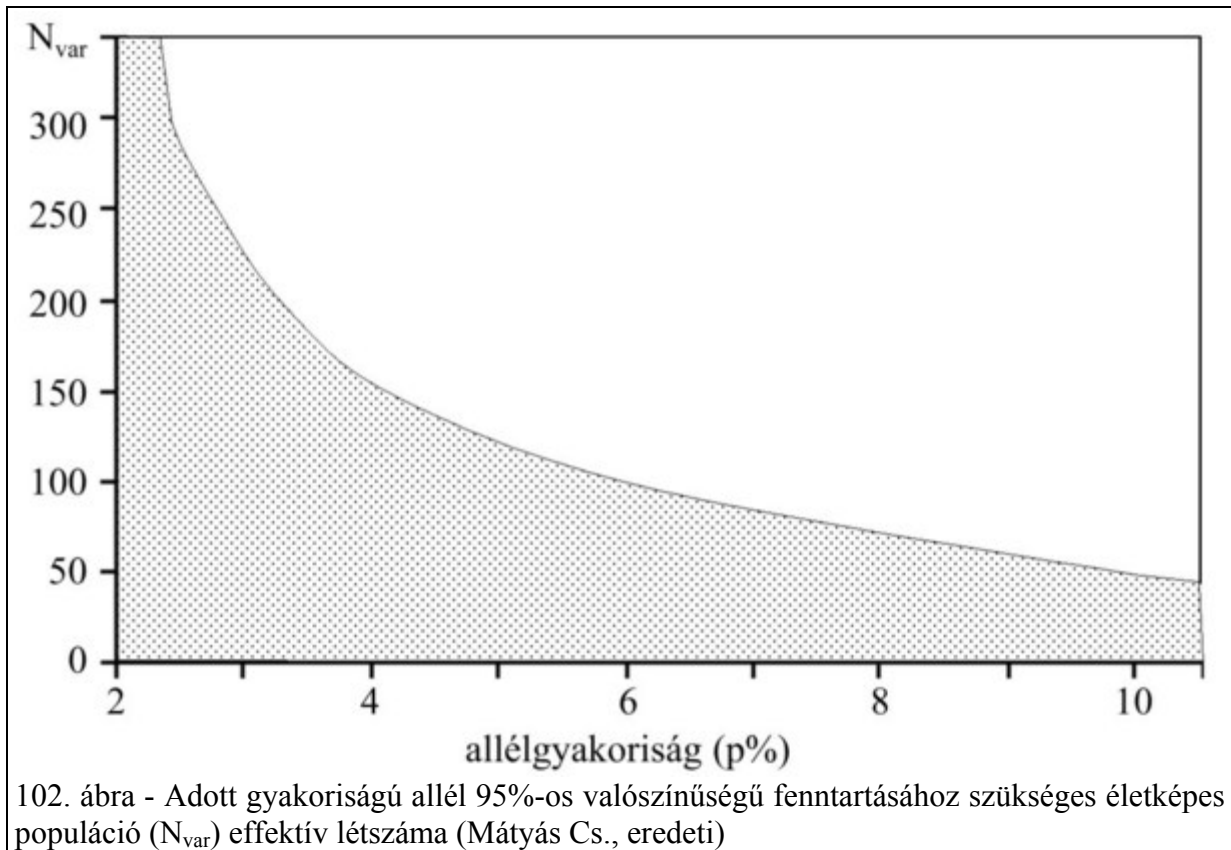
101. ábra - A heterozigóták nemzedékenkénti csökkenése (százalékban) az „effektív populációméret” függvényében (Wright nyomán, in: Dohy, 1999)

Terepi vizsgálatok a konzervációbiológiailag elfogadható minimum-létszámokra általában állatfajokra állnak rendelkezésre. Ezek a számok meglehetősen alacsonyak; a kanadai vadjuhra pl. már 100 egyed feletti létszámot megfelelőnek találtak egy 70 éves vizsgálatban, azonban genetikai elemzések nélkül (Standovár – Primack, 2001). Ugyanez a forrás azonban ismerteti Lande eredményeit is, aki gerincesekre az 5000-es létszámot tartja hosszú távon valóban reálisnak, a természettől erősen hullámzó egyedszámú gerinctelen fajokra és egynyáriakra pedig 10 000 db-ot tart biztonságos egyedszámnak.

LÉP-méret meghatározása allélvesztés-valószínűség alapján

A populációban bekövetkezett párosodás nyomán létrejövő utódnemzedék génkészlete a szülő-nemzedék génkészletéből vett véletlen „genetikai minta”. Minél kisebb a populáció létszáma, annál inkább nő a „mintavételi hiba”, azaz a véletlen sodródás, allélvesztés valószínűsége. Az életképes populáció nagysága tehát levezethető az allélok elvesztésének statisztikai valószínűségéből is.

A hatásos génmegőrzéshez szükséges terület nagysága és a megőrzött genetikai változatosság közötti exponenciális kapcsolat lehetetlenné teszi a „teljes” variancia megőrzését. Látni kell azonban azt is, hogy ezt a természet sem teszi: a természetes genetikai sodródás nem más, mint az elégtelen mintavétel okozta génkészlet-vesztés. *Egy adott allél fenntartásához szükséges effektív populációlétszám a gyakoriság (p) csökkenésével exponenciálisan nő* (102. ábra)



102. ábra - Adott gyakoriságú allél 95%-os valószínűségű fenntartásához szükséges életképes populáció (N_{var}) effektív létszáma (Mátyás Cs., eredeti)

A ritka allélek elvesztésének kockázatát a következőképpen vezethetjük le. Amennyiben egy adott génhelyen egy allél q gyakorisággal fordul elő, akkor annak a valószínűsége, hogy a populációból véletlenszerűen kiválasztott egyed nem hordozza az adott allélt

$$P = (1 - q)^2$$

N egyedszámú mintára pedig

$$P = (1 - q)^{2N}$$

Minél kisebb a kérdéses q gyakoriság, természetesen annál nagyobb N értékre lesz szükség. Krusche és Geburek (1990) szerint az allélvesztés-valószínűség alapján kalkulált legkisebb életképes populáció nagysága az

$$N_{var} = \log(1 - [1 - P]^{1/M}) / \log(1 - q)$$

képlet szerint alakul, ahol

$1 - P$ = annak valószínűsége, hogy a mintában a q -nál gyakoribb allélek legalább egyszer előfordulnak,

M = a ritka allélek összege (valamennyi számításba vett génhelyen), és

q = a ritka allélek gyakorisági határa.

A 67. táblázat alapján megállapítható, hogy aránylag szigorú feltételek mellett is néhány ezer egyed nagy számú ritka allél megőrzésére képes.



P	q	Egyedszám (N_{nr})			
		$M = 1$	$M = 10$	$M = 100$	$M = 1000$
0,01	0,05	90	135	180	225
	0,01	459	687	916	1146
	0,005	919	1378	1837	2296
0,005	0,05	104	149	193	238
	0,01	528	757	986	1243
	0,005	1058	1516	1976	2435

67. táblázat - Legkisebb életképes populációméret (N_{var}) meghatározása P allévesztési valószínűségekre (Krusche – Geburek, 1990)

A táblázat három gyakorisági minimumra (q) adja meg az egyedszámot, eltérő számú ritka alléli (M) esetére. Előfeltétel, hogy valamennyi genotípus homozigóta a populációban. Amennyiben Hardy-Weinberg-egyensúly áll fenn, az egyedszámok felezendők.

A többféle megközelítés alapján megállapítható, hogy a meghatározott kockázati tényezőktől és előfeltételektől függően, effektív populációméretben számítva is *több százra tehető az életképes populáció minimum-létszáma. Természetes fás populációk esetén ennél egy nagyságrenddel nagyobb tényleges létszámmal számolhatunk.*

A fajok között a genetikai rendszer tekintetében lényeges különbségek vannak. Ezért *az életképes populációméret nagyságát nem lehet a faj sajátosságai nélkül, sematikusán meghatározni.*

Minőségi és mennyiségi (mono- és poligénes) bélyegek eltérő érzékenysége

A legkisebb életképes populációméret megállapításakor figyelembe kell venni az antropogén és más szelekciós hatásokkal szembeni érzékenységet is. Újszerű (pl. savas esők) vagy szokásosnál erősebb ökológiai változásokra (pl. éghajlatváltozás) a semleges vagy poligénes öröklődésű és az egygénis öröklődésű tulajdonságok eltérően reagálnak. Leggyorsabb változásra monogén öröklődésű tulajdonság esetén számíthatunk, domináns allél esetén egyetlen generáció is elég lehet az eltűnéséhez, ahogy azt a természetes szelekcióval kapcsolatban bemutattuk. A poligénes öröklődésű szelektív tulajdonságok módosulása csak fokozatosan lehetséges. Ebből az következik, hogy amennyiben a génmegőrzés elsősorban kvantitatív tulajdonságokra irányul, a véletlen környezetváltozások hatásával kevésbé kell számolni, mint minőségi bélyegek esetén.

Az erdei fás növények génmegőrzése

A génmegőrzés általános célja az erdei fás növények tekintetében – hasonlóan más élőlénycsoportokhoz – a genetikai változatosság, az alkalmazkodóképesség, tágabb értelemben az evolúciós képesség fenntartása, amely a fajok és populációk hosszú távú fennmaradásának lényeges előfeltétele.

A génmegőrzés előzményei az erdőszetben

Csak a második világháború utáni évtizedekben vált általánossá a felismerés, hogy az erdei fafajok természetének biztonsága is génkészletük megőrzésétől függ (Bánó – Mátyás, 1973; Mátyás Cs., 1979). Világossá vált, hogy a „genetikai tartamosság” eléréséhez aktív génmegőrzési rendszabályok szükségesek. Magyarországon a gazdaságilag jelentős fafajok génmegőrzését elvileg évtizedek óta a tartamos erdőgazdálkodás előfeltételének tekintették. A hazai erdőszeti nemesítő tevékenység „aranykorában” (1960-as, 1970-es években) jelentős erőfeszítések történtek a fatermesztés szempontjából értékes genetikai erőforrások megőrzésére (származási kísérletek, magtermelő állományok, génbankok révén).



Az erdei fafajok genetikai jellegzetességeinek és a genetikai erőforrások állapotának hiányos ismerete miatt azonban kifejezetten génmegőrzésre irányuló módszerek alkalmazására a nemesítés tevékenységi körén kívül csak korlátozottan kerülhetett sor. Ki kell emelni a magtermelő állományok kijelölésével kapcsolatos munkát (Mátyás V. 1958, 1960; Mátyás Cs. – Palotás, 1979), amelynek során fontos szempont volt a kiváló genetikai adottságú populációk védelme és fenntartása. A magtermelő állományokon belül egy külön kategóriát különítettek el, amely elsődlegesen génmegőrzési célokat szolgált. A nyolcvanas évek elejére kialakult – mai szemmel is teljesen korszerűnek tekinthető – koncepció részletes ismertetése Tompa – Sziklai (1981) Erdészeti növénynemesítés c. könyvében található (91–94. o.). Sajnálatos módon az elképzelések gyakorlati megvalósítására az akkori gazdasági környezetben nem került sor. A gazdaságilag alárendelt szerepet játszó elegyfajok, másodrendű fák és cserjék esetében a génmegőrzés passzív (faj-)védelemre korlátozódott. Ritka kivételt képeztek a termesztett gyümölcsfajok vad rokonai; e tekintetben kiemelendő Terpó András, a hazai vadkörte fajok feltárása és archiválása terén végzett széles körű tevékenysége (Terpó, 1963).

A természetvédelem és a génmegőrzés kapcsolata

A védett növény- és állatfajok, az általuk alkotott ökoszisztémák fennmaradása érdekében hozott erőfeszítések hosszú távon csak akkor lehetnek eredményesek, ha elkerülhető a populációk genetikai összetételének nem kívánt megváltozása, azaz a védeni kívánt fajok identitása megőrizhető. Ebből nyilvánvaló, hogy *a természetvédelem végső soron genetikai kérdés is*, a génmegőrzés szempontjainak figyelembevétele a gyakorlati természetvédelmi teendőket alapozza meg.

A természetvédelem és a génmegőrzés szempontjai közötti különbség inkább csak szemléleti, a célok és feladatok sok tekintetben azonosak. Míg a hagyományos természetvédelem a biodiverzitás védelmét taxonómiai oldalról közelítette meg (meghatározott fajok, változatok képezték a védelem tárgyát), addig a génmegőrzés a faji, faj alatti bélyegek eredendő forrását, magukat a géneket helyezi a figyelem középpontjába. A természetvédelmi megközelítés elsősorban a természetes vagy természet szerű ökoszisztémák őshonos fajaira összpontosít, míg a génmegőrzés tevékenysége a gazdaságilag hasznosított kultúrfajok felől indult. Ma már azonban egyre kisebb a különbség a védelemre érdemesültség megítélésében: a természetvédelmi törekvések egyre inkább magukévá tették a dinamikus szemléletet, és az őshonos fajok és ökoszisztémák mellett a kultúrfajok, ill. kultúrhatás alatti élő rendszerek is egyre nagyobb figyelmet kapnak. A természetvédelem dinamikus szemléletének terjedésével a célok és eszközök közeledése állapítható meg. Kijelenthető, hogy korszerű természetvédelem a genetikai szempontok figyelembevétele nélkül nem is valósítható meg.

Magyarországon az erdőterületen belül védettséget élvező területek aránya európai viszonylatban kiemelkedő. Pusztán területi statisztikai alapon úgy tűnhet, hogy a kijelölt területek az erdei fafajok genetikai diverzitásának fenntartására elegendők, ill. ezt a szerepet is betöltik. Látni kell azonban, hogy a szigorú védettséget élvező területek zöme szélsőséges vagy ritka élőhelyekkel kapcsolatos, sokszor jellegzetes lágyszárú életközösségek, vagy éppen „karizmatikus megafauna” (fekete gólya, tűzok) védelmére irányul. Egyes esetekben éppen jellegzetes kultúrhatás alatti területek állnak védelem alatt (Hortobágy, Balaton-felvidéki kaszálók, szentgyörgyvölgyi szálalóerdő).

Egyéb konvencionális funkcióik mellett a természetvédelem alatt álló területek génmegőrzésre is alkalmasak lehetnek. A passzív védelem azonban, mint már említettük, nem teljesen elégíti ki a követelményeket. Ennek két oka van:

- A természetvédelmi területek más szempontok szerint lettek kiválasztva és legtöbb esetben valamilyen különleges vagy ritka környezetre, élőhelyre terjednek ki, és a gazdasági erdők ökológiai feltételeit nem reprezentálják.
- Jogi akadályai lehetnek annak, hogy a területen szaporítóanyagot gyűjtsenek, vagy a populációk fennmaradása érdekében mesterségesen segítsék a felújulást, vagy módosítsák a területet. Ezért a természetvédelmi területek lehetőségeit gondosan meg kell vizsgálni, de semmiképpen sem nyújthatnak teljes körű megoldást a kérdésben.

Az aktívan kezelt *in situ* erdészeti génrezervátumokban a fenti problémák elkerülhetők.



Az erdészeti génmegőrzési stratégiát meghatározó szempontok

Erdei fajok LÉP-mérete

Ha az effektív populációmérettel jellemzett minimális egyedszámot kb. 1000 egyedben határozzuk meg, ez legalább 10 000 egyedet feltételez a legkisebb életképes populációban. Ekkora egyedszám fenntartásához legalább 10 ha-os területre van szükség.

A megőrzés másik feltételének, a külső eredetű genetikai hatások minimalizálásának azonban ez a méret a legtöbb faj esetében alig tesz eleget. A génáramlási adatokból ismeretes, hogy az 10–20 ha-os állománynagyságnál is még számottevő lehet. Ez mindaddig nem jelent gondot, amíg a rezervátum környezetében hasonló génkészletű, természetes állományok találhatóak. Idegen származás, genetikailag leromlott állomány vagy introgresszióra képes rokon faj szomszédsága azonban egyáltalán nem kívánatos. A LÉP-nagyság szempontjából eltérő elbírálást igényelnek azok a fajok, amelyek eleve alacsony egyedsűrűségben fordulnak elő (pl. berkenyék), illetve azok, amelyeknél a vegetatív szaporodás jelentős szerepet játszik (fehér nyár, akác).

Genetikai markerek felhasználása a megőrzési stratégia tervezéséhez

Az erdészeti génmegőrzés stratégiája a fajra jellemző, közös allélok és a helyi alkalmazkodás során fontosnak bizonyult allélok megőrzésére kell irányuljon. Az adaptív tulajdonságok genetikai változatosságára vonatkozó adatok azonban csak ritkán állnak rendelkezésre. A szakemberek többsége határozottan támogatja a többségében semleges izoenzimekkel, DNS markerekkel megalapozott génmegőrzési stratégiákat. Ebben közrejátsszik, hogy az említett vizsgálatok a terepi kísérletekhez képest gyorsan és olcsón, kis személyzettel elvégezhetőek. Ennek a megközelítésnek a korlátait a 7. fejezetben részletesen tárgyaltuk.

A megőrzendő populációk száma

A megőrzési stratégia eldöntésénél alapvető szempont, hogy az intraspecifikus diverzitás mennyire oszlik meg a metapopulációk, populációk között. Egyes szerzők, így pl. Rehfeldt (1989) a duglászfenyő fenológiai és kvantitatív változatosságát elemezve addig elmennek, hogy a faj teljes genetikai változatosságát szinte teljes egészében képviselve látják egyetlen populációban, míg a kutatók többsége lokálisan adaptálódott populációstruktúrában gondolkodik.

Genetikai szempontból a fenntartandó populációszámot az határozza meg, hogy a genetikai változatosság mekkora hányada található a populációkon belül, illetve azok között. Erre vonatkozólag a G_{ST} , illetve F_{ST} értékek adnak eligazítást (legalábbis a vizsgálható allélok tekintetében). Mivel a populációk közötti differenciáltság mértéke sok egyéb tényező mellett a faji elterjedés mintázatától is függ (összefüggő vagy többé-kevésbé fragmentált vagy alacsony egyedsűrűséggel elegyes stb.), ezért arra a kérdésre, hogy hány populációt célszerű megőrizni egy adott térségben (pl. nagytájban) szinte lehetetlen általános érvényű választ adni. Az bizonyos, hogy még hatékony génáramlást biztosító, összefüggő elterjedést mutató fajok esetében is célszerű az adaptívan egységes körzeten, tájsoporton belül legalább 2–3 populációt kiválasztani. Ugyanakkor a termőhelyek kiválasztásánál törekedni kell eltérő adottságú (kitettség, alapközet, vízgazdálkodás stb.) helyszínek kiválasztására.

Ritkább fajok esetében a megőrzés korlátait éppen az arra alkalmas helyszínek kis száma fogja jelenteni. Alacsony egyedsűrűségű fajok esetében egy-egy összevontan kezelt „populáció” több községhatárra is kiterjedhet.



A génmegőrzésben alkalmazott módszerek

Statikus megőrzés: ex situ gyűjtemények, génbankok

Az alkalmazandó megőrzési módszert eldönti, hogy pontosan *mit* akarunk megőrizni. Ha *meghatározott egyedek (genotípusok) változatlan formában való megőrzése a cél*, akkor **statikus génmegőrzéshez** kell folyamodni. Ugyancsak statikus módszereket kívánnak azok a veszélyeztetett igen kis létszámú (1 10–50 egyed) populációk, amelyek természetközeli (erdészeti) módszerekkel nem őrizhetők meg, vagy létüket hirtelen fellépő, katasztrófaszerű hatások veszélyeztetik. Statikus módszerekkel tartják fenn a mezőgazdaságban előállított fajtákat és egyéb fajta jellegű növényanyagokat is. Az erre a célra szolgáló ún. *bázisgyűjtemények* feladata legtöbbször nem korlátozódik a génforrások hosszú távú fenntartására, hanem magában foglalja a növényanyag felszaporítását, értékelő vizsgálatát és közreadását is. Az ilyen típusú, hasznosítást is megvalósító gyűjteményeket **aktív gyűjteménynek** nevezik.

Fontos
<p>In situ (lat. „helybeni”) génmegőrzés: a génkészlet fenntartása döntően a természetes szelektációs erők révén, legtöbbször a faj eredeti élőhelyén. A <i>dinamikus</i> (változást engedő) módszer lehetőséget ad a mikroevolúciós folyamatok akadálytalan érvényesülésére.</p> <p>Ex situ (lat. „élőhelytől távoli”) génmegőrzés: genotípusok, esetleg populációk <i>statikus</i> (változatlan formában való) fenntartása a természetes élőhelytől távol, általában mesterséges feltételek között pl. tárolt mag formájában, klóngyűjteményekben; állatok esetében tenyésztő telepeken, állatkertekben stb. Az in situ génmegőrzéssel szemben hátránya, hogy kizárja a természetes evolúciós folyamatokat, és intenzív módszerek alkalmazása esetén (pl. szövettenyésztés, DNS-könyvtár) a spontán genetikai változások valószínűsége is megnövekszik.</p>

A gyűjteményszerű elhelyezés mindenfajta szelektációs munka kezdőlépése, így az ex situ statikus módszerek meghonosodása a növénynemesítési munka intézményesülésének velejárója. Hazai vonatkozásban ki kell emelni a Jánossi Andor akadémikus által Tápiószelén létrehozott Agrobotanikai Intézetet, amely az agrárgénforrások központi, aktív gyűjteménye. Erdészeti vonatkozásban elsősorban az ERTI hozott létre a legfontosabb erdészeti fajokból gyűjteményeket, az 1950-es évek elejétől Sárváron, Szombathelyen, Kisunyomban, Gödöllőn és más helyeken. Az aktív gyűjtemények alaptípusai a következők:

Mag- (és pollen-) bank: a magtárolás az egynyári mezőgazdasági növények esetében jól bevált eljárás. Előnye, hogy kis helyigényű, így aránylag olcsón üzemeltethető. A tárolt magtétel életképességétől függően, 8–10 évenként tenyészkeri utántermesztés szükséges. Erdészeti fajok esetén a fafajok életkorához képest aránylag csekély tárolhatósági időtartam (10–15 év) nem jár döntő előnnyel; ráadásul egyes fajok mindössze 1–2 évig tárolhatók (tölgy, bükk). Mindezek miatt a magbank az erdészeti fajok génmegőrzésében csak alárendelt szerepet játszhat, egyes speciális esetektől eltekintve (pl. veszélyeztetett populációk magjának átmeneti tárolása, valamint egyes, hosszú távú, több évtizedes tárolásra alkalmas fajok esetében). A nemzetközi erdészeti gyakorlatban sokféle megtalálható „magbankok” a hosszú távú génmegőrzés funkciójának alig felelnek meg, sokkal inkább magtárolóként szolgálnak. Itt kell megemlíteni a pollen formájában való tárolás lehetőségét is, ami egyes szélbeporzó fajoknál (elsősorban fenyőknél) lehetséges megoldás. A biztonságos tárolás tartama azonban a tíz évet itt sem haladja meg.

Klónbank (klónarchívum, bázisültetvény, törzsgyűjtemény): lehetőséget ad a kiválasztott egyedek genetikailag változatlan megőrzésére dugványozott egyed, anyató vagy oltvány formájában, viszont hely- és költségigényes. Anyatelepszerű fenntartás esetén nincs mód érett korú (termő) egyedek nevelésére. Dugványozással (autovegetatív módon) nem szaporítható fajok esetében szaporítási módként – az intenzívebb biotechnológiai eljárásoktól eltekintve – csak a heterovegetatív



szaporítás, azaz a költséges oltás jöhet számításba (fenyők, keménylombos fajok). A klónbank a szigorúan vett génmegőrzési feladatok mellett más, a nemesítés szempontjából is fontos funkciót is elláthat (szaporítóanyag-forrás, klónvizsgálatra vagy előzetes szelekcióra alkalmas kísérleti terület), ezért az egyedfenntartás nélkülözhetetlen és általánosan elterjedt eszköze. Tekintettel a magas költségekre, klónbankokban elsősorban azon egyedek elhelyezése történhet meg, amelyek gazdasági szempontból előnyöket ígérnek, azaz a klónbank az eddigiekben szinte kizárólagosan a fatermesztést és a dekoratív fajták előállítását szolgáló nemesítés bázisa volt. A jelenleg folyamatban lévő génmegőrzési program keretében a veszélyeztetett fajok egyedeit is klónbankban helyezik el.

In vitro génbank: az *in vitro* (laboratóriumi) eljárások bér- és helytakarékosak, de eszközigényük magas. A technológiai igényesség mellett zavaró külső hatásokra is érzékeny megoldás, mert pl. egy hosszabb áramkimaradás évek munkáját teheti tönkre. Erdészeti fajok esetében a teljes növény regenerálása még nem problémamentes, emellett számolni kell a tárolás alatti genetikai változásokkal is (szomaklónos variánsok létrejötte). Így a módszer ígéretes ugyan, de egyelőre nem alkalmazható széles körben. Ugyanez mondható el a ma már technikailag lehetséges DNS-könyvtárakkal kapcsolatban is. Technikailag a DNS vagy szakaszai etanolban vagy plazmidban eltarthatók. A jövő lehetősége a szekvenált DNS-szakasz bázissorrendjének digitális archiválása is.

Fafaj	Genotípusok (db)
Populus álba	164
<i>Populus nigra</i>	148
<i>Populus canescens</i>	6
<i>Populus tremula</i>	11
<i>Salix álba</i>	320
<i>Fraxinus angustifolia</i> ssp. <i>pannonica</i>	52
<i>Picea abies</i>	1200
<i>Robinia pseudoacaáa</i>	300
<i>Pyrus</i> sp.	40
<i>Sorbus</i> sp.	150
<i>Pinus nigra</i>	200
<i>Pinus sylvestris</i>	648
<i>Larix decidua</i>	197

68. táblázat - A hazai erdészeti génbankokban őrzött genotípusok száma* (OMMI adatai)

Fontos
<i>Klónbankok létesítésének általános követelményei</i> A klónbankban a fenntartást úgy kell megtervezni, hogy előre nem látható elemi károk, katasztrófák, területhasznosítási változások, kártételek a fenntartott egyedek megőrzését ne veszélyeztessék. Törzs- (bázis-)gyűjteményt lehetőleg állami tulajdonban lévő területen kell létrehozni. A hazai gyakorlatban a legalább két helyszínen, minimum három-három egyed megőrzése vált be. A génforrások védelme érdekében a terület bekerítése feltétlenül szükséges. A klónbankok a kezdeti jelentős beruházás és néhány évi intenzív ápolás után extenzív módszerekkel hosszú ideig fenntarthatók. Fontos előfeltétel, hogy a pótlások szakszerűen, klónazonos anyaggal történjenek meg, és a a klónarchívum leírását, klónjegyzékét folyamatosan aktualizálják. Ehhez rendszeres szemlézésre van szükség. A klónbank dokumentációját legalább két, egymástól független szervezetnél kell elhelyezni (OMMI, felelős nemesítő, gazdálkodó). A tapasztalatok szerint a helyi kezelő szervezetek – megfelelő források biztosítása esetén – az aktuális fenntartási munkákat ellátnak, de a dokumentációk aktualizálására, hosszú távú megőrzésére a gyakori személyi változások miatt nem alkalmasak.



Génmegőrzés *ex situ* ültetvényekben

Egy populáció eredeti előfordulási helytől távoli, azaz *ex situ megőrzésére* különböző okokból kerülhet sor. Indokolhatja a megőrzendő populáció helyszíni felújításának nehézsége, valamint a környezeti feltételek megváltozása. *Ex situ* megőrzést igényelhetnek az idegenhonos fajok értékes populációi, valamint az őshonos fajok veszélyeztetett származásai. Ilyen esetekben akár génrezervátumok *ex situ* telepítése is számításba jöhet; ezek a dinamikus génmegőrzés különleges esetei.

Mesterséges beavatkozás szükséges azon esetekben is, amikor környezeti kár, így pl. légszennyezés vagy műszaki beavatkozás (pl. útépités) veszélyezteti a populációt. A Közép-Európában számottevő légszennyezés miatt pl. a Cseh- és Német-Érc-hegység pusztuló lucfenyveseit és még fellelhető jegenyefenyőit átfogó program keretében *evakuálták* kevésbé veszélyeztetett, alacsonyabb tengerszint feletti magasságú ültetvényekre.

A nemesítési és szaporítóanyag-termesztési tevékenység során létrehozott objektumok többsége, ha megszorításokkal is, a génmegőrzés bázisaiként veendő figyelembe. Ezt elsősorban a génmegőrzéssel járó magas költségek és korlátozások indokolják: amennyiben egy más célra telepített objektumban a génmegőrzés valamely részfeladata megvalósul, azt érdemes számításba venni. Ilyen típusú ültetvények a következők:

- utódállományok, azaz ismert származású szaporítóanyagból, a származás génkészletének megőrzése vagy kimentése (evakuálása) érdekében létrehozott faállományok;
- származási kísérletek, azaz nagyobb számú, ismert származásból, statisztikailag értékelhető elrendezésben telepített kísérletek;
- utódvizsgálatok, azaz ismert leszármazású utódnemzedékek ismétléses telepítései;
- klónkísérletek, azaz azonosított klónok (többnyire statisztikailag értékelhető elrendezésben telepített) ültetvényei;
- magtermesztő ültetvények, azaz azonosított klónokkal, esetleg magoncokkal létrehozott törzsültetvények.

Mintagyűjtés genetikai vizsgálathoz, összehasonlító elemzéshez

Amennyiben nem genotípusokat, hanem populációkat kívánunk *ex situ* megőrizni, a magot, ill. dugványt/oltógallyat valamilyen mintavételi elv szerint kell begyűjteni. A megfelelően reprezentatív mintához elvileg ismerni kellene a faj genetikai strukturáltságát, az egységesnek tekinthető effektív populációméretet, a fajra jellemző génáramlás mértékét, a párosodás rendszerét stb. Ezek az adatok csak nagyon kevés faj esetében állnak rendelkezésre, ennek ellenére a begyűjtött minta – a rendelkezésre álló idő és anyagi források függvényében – legyen lehetőleg genetikailag reprezentatív, és maximális genetikai változatosságot kellene tartalmazzon. A továbbiakban a mintavételezés elveit ismertetjük azzal, hogy ezek *nemcsak a génmegőrzésnél, hanem a természetközeli szaporítóanyag-gazdálkodás során is alkalmazhatók, alkalmazandók.*



A populáció genetikai jellemzéséhez szükséges egyed-(minta-)szám

A mintavétel célja ez esetben a populáció genetikai diverzitásjellemzőinek meghatározása. A „megfelelő” mintavétel meghatározásához statisztikai küszöbértékeket kell definiálni. A szükséges mintanagyságot (S) egy lokuszra számítva, a következő közelítő képlet adja meg (Guarino et al., 1995 nyomán módosítva):

$$S \approx \frac{r + 1,65\sqrt{r + 0,5}}{2q}$$

ahol

q = a figyelembe vett allélgyakoriság alsó határa,

r = a legritkább allélból elvárt darabszám a mintában.

A képlet $q = 0,05$ és $r = 1$ esetére minimálisan 30 körüli egyedszámot ad meg; hangsúlyozni kell azonban, hogy ez a mintaszám egyetlen lokuszra van vonatkoztatva.

A mintázás biztonságát némileg megnövelve (több lokusszal számolva) a populációnkénti mintavétel alsó határát 50 egyed kiválasztásánál adhatjuk meg. Ezt a mintaszámot alkalmazzák pl. az allozimatiszós változatosság vizsgálata során.

Ennél lényegesen kevesebb egyedet kell megvizsgálni akkor, ha olyan genetikai jellemzőről van szó, amely populáción belül elvileg változatlan (cpDNS haplotípusok). Erre 10-nél kevesebb egyed is elegendő lehet.

Populációt reprezentáló magminta begyűjtése

Ha összehasonlítás céljából a populációt egy begyűjtött magtétellel akarjuk jellemezni, 50-nél kevesebb egyed elegendő, hiszen a szabad beporzás miatt a magtételben a nem mintavételezett, de porzópartnerként szolgáló egyedek is képviselve vannak. A források általában megegyeznek abban, hogy minimálisan mintegy (10–) 15 egyedről gyűjtött magminta (fánként legalább 25–30 szem) már kielégíti a feltételeket a genetikai reprezentáció tekintetében. Ha lehetséges, inkább több egyedről kevesebb, mintsem kevés egyedről sok magot gyűjtünk. Természetesen újult állományban a kiválasztott egyedek között lehetőleg minél nagyobb távolság tartása célszerű, az esetleges rokoni kapcsolat elkerülése érdekében. (Génrezervátumok felújításához ennél alaposabb mintavételre van szükség, l. ott.)

Dinamikus génmegőrzés

Genetikai értelemben egy kiválasztott populáció dinamikus megőrzése a szaporodási közösség fenntartását, (azaz a rekombináció lehetőségének a megőrzését), és ezen keresztül a diverzitás optimális szinten tartását jelenti.

Dinamikus módszer akkor alkalmazható, ha a populáció az eredeti (in situ) vagy termőhelyileg hasonló helyszínen (ex situ) természetközeli módszerekkel fenntartható és megújítható. A **dinamikus génmegőrzés nem kiválasztott egyedek (genotípusok), hanem a populáció aktuális génkészletének megőrzésére irányul.** Világos, hogy ezt a stratégiát az alkalmazkodóképesség, ill. általában a genetikai változatosság megőrzése céljából alkalmazzuk. A megőrzés sohasem lehet teljes körű, egyrészt mivel az ivaros szaporodás miatt (szegregáció, rekombináció, mutáció és migráció révén) folyamatosan új genotípusok állnak elő, másrészt pedig a térben-időben változó környezet szelekciós nyomása irányítottan módosítja a génkészletet.

A dinamikus génmegőrzés során a génkészlet megőrzését a természetes megújulási folyamatokra bizzuk, vagyis teret engedünk a mikroevolúciós és szukcessziós folyamatoknak. Ebből a módszer problematikussága is rögtön kiviláglik: a szukcessziós sorok elején elhelyezkedő társulások fafajainak beavatkozás nélküli fenntartása csak akkor lehetséges, hogyha a szukcesszió előrehaladását valamilyen kedvezőtlen termőhelyi tényező megakadályozza. A dinamikus génmegőrzés ezért



általában nem jelentheti a kiválasztott populációk magára hagyását, annak igény szerinti fennmaradása érdekében időszakos beavatkozások szükségesek.

Génmegőrzés *in situ*

Az *in situ*, azaz eredeti termőhelyen történő génmegőrzés feladata erdei fafajok esetében legtöbbször a meglévő változatosság populáció-mintákban való megőrzéseként definiálható. A cél nem a jelenlegi populációk génkészletének, az összes fellelhető génváltozatnak (allélnak) minden áron változatlan formában, mintegy múzeumként való fenntartása, hanem sokkal inkább az *alkalmazkodóképesség, az evolúciós képesség igen hosszú időtartamra tervezett megőrzését jelenti.*

Ez a megőrzési típus, ahogy azt már említettük, részben átfed a természetvédelem feladataival. A *védettség* valamely fokát élvező területek a génmegőrzés követelményeinek akkor felelnek meg, ha a kérdéses fafaj esetében a populáció génkészletének hosszú távú, változatlan megőrzése biztosított. Alkalmatlan a védett terület a génmegőrzésre akkor, ha az aktív génmegőrzés olyan beavatkozásokat igényel, amelyek az előírásokkal összeegyeztethetetlenek, így pl. elegyarány-szabályzó gyérítések, felújító vágások, mag és egyéb szaporítóanyag gyűjtése. Ez elsősorban a szigorúan védett területeken, az erdő- és bioszféra-rezervátumokban okozhat nehézséget.

Nem szavatolható a génkészlet megőrzése a *magtermelő állományok* esetében sem, hiszen azok megfelelő felújítása, utódállományok létrehozása kívánatos ugyan, de üzemtervileg nem előírt feladat. Az *in situ* génmegőrzés céljára ezért külön erre a célra létrehozott területekre, a *génrezervátumokra* is szükség van.

Génrezervátumok

A génrezervátum kiválasztásának általános szempontjai

A genetikai változatosság részletes ismerete hiányában a megőrzendő populációk kiválasztásánál az alábbi szempontokat célszerű figyelembe venni.

- A kijelölést adaptívan egységesként kezelhető körzetekre kell alapozni.
- Különös tekintettel kell lenni a veszélyeztetett előfordulásokra.
- Egyedi elbírálást igényelnek a fő elterjedési területtől távol eső, esetleg különleges ökológiai szituációban tenyésző populációk.

A génkészlet hosszú távú fenntartásának, és a lehetőségek határain belül külső befolyásoktól mentes öntörvényű dinamizmusának biztosítása a génrezervátumot minden más, génmegőrzésre hasznosított objektumtól és eljárástól megkülönbözteti. A génrezervátumnak elegendő nagyságúnak kell lennie ahhoz, hogy megfelelő biztonsággal szavatolni lehessen a populáció túlélését, a mikroevolúciós és alkalmazkodási folyamatok háborítatlanságát, azaz el kell érje a legkisebb életképes populáció méretét.

Migráció, introgresszió és szelekciós drift kizárása génrezervátumokban

Ha a génrezervátumba irányuló génáramlás kedvezőtlen tulajdonságokat hordozó allélok felszaporodásával és esetleges fixációjával jár, ezt meg kell előzni. Ugyanígy korlátozandó az emberi szelekcióval érintett allélok visszaszorulása. Egyes vélemények szerint a nem kívánatos allélok hordozó egyedek megfelelően sűrű újulat esetén kiszelektálódnak.

A migrációs és szelekciós hatások egybevetésekor azonban kimutattuk, hogy a szelekció hatékonysága a génáramlással érkező allélokkal szemben gyenge. Emellett bizonyos allélok szelekciós előnnyel is rendelkezhetnek (pl. böhöncösséget²² meghatározó allélok), introgresszió esetén pedig a létrejött nem kívánatos fajhibridek hibridfölnnyel rendelkezhetnek.



Összességében tehát a kívülről jövő migrációt korlátozni célszerű, és a génrezervátumokat úgy kell kezelni, hogy a szelekció hatása a hosszú távú alkalmazkodóképességet ne érintse. Ezt egyrészt a rezervátum megfelelő helykiválasztása és nagysága útján, valamint célirányos erdőművelési beavatkozásokkal segíthetjük elő.

Területnagyság a migrációs hatások figyelembevételével

A génrezervátum előnye, hogy kijelöléssel haladék nélkül létrehozható, beruházást nem igényel. A nehézségek a megfelelő állományok kiválasztásánál és a fenntartás biztosításánál jelennek meg. Nem szabad elfelejteni, hogy az eddig alaposabban vizsgált fajokaink mindegyike elég hatékony megporzó ahhoz, hogy ne lehessen egy kiválasztott, kiemelkedően jó állományt önmagában, környezetétől elvonatkoztatva szemlélni. Jelenlegi ismereteink szerint egy átlagos méretű, néhány hektáros erdőrészlet megporzása akár 50 százalékban is külső forrásokból származhat, ha azonos fajú állományok veszik körül.

Persze ilyen esetben is az utódok génkészletének 3/4 része (50 + 25%) még mindig a kiválasztott populációt képviseli, hiszen az anyák – ahogy a latin közmondás is tartja – biztosak, csak az apák bizonytalanok. Nagy kiterjedésű őshonos előfordulások esetén természetesen a kívülről jövő beporzásnak semmilyen nemkívánatos hatása sincs, a közeli idegen eredetű, ill. más fajú, de hibridizálásra képes populációk viszont károsak a helybeni génmegőrzés szempontjából (pl. fekete nyár vagy a vadgyümölcsök esetében).

Fontos

Génrezervátum-kijelölés és kezelés gyakorlati követelményei

- Alapvető követelmény, hogy a létrehozott génrezervátum hálózat elegendően le kell fedje az ország területén belül megállapított vagy feltételezhető térségi genetikai változatosságot, azaz az egyes tájak közötti genetikai különbségeket;
- Az egyes rezervátumok területe elegendően nagy kell legyen ahhoz, hogy az érintett fafaj helyi génkészletének reprezentatív mintája legyen;
- A kiválasztott állomány(ok) elsősorban őshonos eredetűek legyenek, illetőleg a kiválasztott területen egységes eredetű és génkészletű populációk legyenek. Amennyiben beékelődve idegen génkészletű populáció fordul elő, azt tervszerűen, fokozatosan el kell távolítani és a génrezervátum anyagával felújítani. A génrezerváció nem kell elegendően állomány legyen, és több, eltérő korú erdőrészletet is tartalmazhat.
- Összefüggő, nagy területen elterjedt fafaj esetén a rezervátum ideális mérete 100 ha körül van. A legkisebb átmérő lehetőleg 300–400 m-nél ne legyen kevesebb. A terület más fafajokat is tartalmazhat. Kisebb területek is elfogadhatók, különösen ha kevésbé tömegesen előforduló faj(ok)ról van szó; célszerű azonban, ha van lehetőség a terület távlati bővítésére. A minimális terület egyedi elbírálás kérdése, de aligha lehet 2 ha-nál kisebb.
- A legkritikusabb a populációk tartós, igen hosszú időtartamú megőrzése. Ez azt jelenti, hogy a génrezervátum tartós tulajdonban kell legyen; eseti kivételektől eltekintve csak állami erdő jöhet szóba. A terület kiválasztásakor gondosan meg kell vizsgálni, hogy valamilyen fejlesztés (útépítés, urbanizálás stb.) nem fenyegeti-e létét. Lehetőleg egyéb veszélyeket is minimalizálni kell (pl. légszennyező emittens a közelben, tűzveszély stb.).
- A rezervátumot a tulajdonossal (kezelővel) egyeztetett kijelölés után megfelelően regisztrálni kell, térképi jelölése nemcsak az üzemtervekben szükséges, hanem a regionális fejlesztési térképeken is fel kell tüntetni.
- A rezervátum kezelése elsődlegesen a populáció tartós fennmaradását, az evolúcióképesség megőrzését kell szolgálja. Az állománynevelési, növedékfokozási beavatkozások ennek célnak kell alárendelve legyenek. Ennek megfelelően csak mérsékelt gyérítés javasolható.
- A génrezervátum felújítását oly módon kell megoldani, hogy az utódnemzedék döntően a kijelölt génrezervátumon belüli egyedek minél szélesebb körű párosodása révén jöjjön létre. A felújító vágást lehetőleg hosszabb ideig elnyújtva, mozaikszerűen kell végezni. Kis



területű tarvágások megengedhetők. Ha a természetes felújítás nem lehetséges, a rezervátum saját anyagával mesterséges úton is felújítható.

Jelenlegi ismereteink szerint az ideális az lenne, ha az ilyen célra létrehozott rezervátum területe meghaladná a 100 hektárt. Ekkora területek csak nemzeti parkokban, nagyobb védett területeken képzelhetők el, hazánkban még ott is nehezen.

Nagyon alacsony egyedsűrűség vagy kis populációk mellett – ahol a génáramlás jóval kisebb szerepet játszik – az allélvesztési valószínűség alapján számított, 1–2 ezres egyedszámok (l. a 67. táblázatban) is problémát okozhatnak, hiszen ha a hektáronkénti egyedszám átlagosan 10–20 körül mozog, ismét csak 100 ha-nyi területre volna szükség. Tehát mindkét megközelítés esetében feltehetőleg kompromisszumokra szorulunk, amit úgy lehet kiegyenlíteni, hogy a génrezervátumot nem csak egyetlen helyen, hanem több helyszínen hozzuk létre, lehetőleg eltérő ökológiai feltételek (feltételezhetően eltérő géngyakoriságok) mellett.

Helykiválasztás

A migrációs hatások minimalizálása érdekében a legmegfelelőbb a génrezervátum elhelyezése, ha természetszerű, helyi származású populációk veszik körül. Sajnos ez a kívánalom csak egy-két faj esetében teljesíthető (pl. bükk).

Védőzóna

Amennyiben a génrezervátumot nem hasonló, autochton állományok veszik körül, a legjobb az lenne, ha környezetében csak más fajú állományok fordulnának elő. A védőzónával elérhető izoláltság mértékére és célszerűségére vonatkozóan ma még csak kevés és ellentmondó adattal rendelkezünk. Emellett még az abszolút minimálisnak tekinthető védőzóna-szélesség is viszonylag nagy területeket érint. Egy 25 ha-os négyzet alakú génrezervátumot csupán 200 m szélességben védő terület nagysága 56 ha lenne. Mivel egy ilyen típusú védelem hatékonysága amúgy is megkérdőjelezhető, szigorú megkötések nem érdemes megfogalmazni a védőzónában történő gazdálkodásra. Introgresszióra hajlamos fajok telepítése, illetve fajazonos nemesített szaporítóanyag felhasználása a védőzónában mindenképpen kerülendő.

A magtermesztő ültetvényekben végzett vizsgálatok szerint a legminimálisabb izolációs távolság szélirányban 500–1000 m. Az áramlási viszonyok szempontjából kedvezőbb, ha a védőzónában zárt erdőállományok vannak. Bőséges pollenmennyiséget termelő fajok esetében ez a távolság sem nyújt kielégítő biztonságot. A leghatékonyabb korlátozási mód – magtermesztő ültetvények és génrezervátumok esetében egyaránt – a terület lehetséges maximumra növelése, és a virágzás feltételeinek javítása.

A génrezervátum egyéb funkciói

A génrezervátumok fenntartása általában a gazdálkodói tevékenységgel összeegyeztethető. Emellett a génrezervátumok többféle hasznos funkciót is betölthetnek, így:

- Kiemelt értékű magforrásként, *magtermelő állományként szolgálhatnak*, ahol a koncentráció, nagyobb területesség miatt egyébként gazdaságtalan, magtermést segítő kezelések is végrehajthatók. A génrezervátum termése, újulata begyűjthető, sőt ez egyenesen kívánatos, amíg a felújulást nem zavarja.
- A génrezervátumok *referencia-populációként* szolgálnak, anyaguk a legmegfelelőbb kontroll vagy összehasonlító kísérleti anyag genetikai jellegű vizsgálatokhoz, nemesítési tesztekhez, de alkalmas minden olyan biológiai kutatás számára is, amelynek genetikai aspektusai is vannak.
- A további nemesítő munka bázisaivá válhatnak, ahol kedvező adottságú genotípusok szelektálhatók.



Utódállományok létrehozása (génrezervátumok felújítása)

A génmegőrzési célból létrehozott *utódállományok, génrezervátumok* esetében a maggyűjtést lehetőség szerint legalább 50, de inkább 100 fáról kell végezni. A kiválasztott fák természetes eredetű állomány esetén megfelelő távolságban legyenek egymástól (30–50 m).

Mesterséges eredetű állományok esetében ennek nincs jelentősége. A mintafa kiválasztásánál a fatermesztési szempontok mellett (méret, törzsalak) a változatosság, pl. fenológiai eltérések, megfelelő reprezentáltságát is minél nagyobb mértékben figyelembe kell venni.

A külső eredetű háttérpollen hatásának mérsékelése elsősorban a tömeges virágzású és magtermésű évek kihasználása révén érhető el. Ilyenkor a legalacsonyabb a migrációs ráta, így a begyűjtött mag génkészlete aránylag közel lesz az anyaállományhoz.

Az azonos fajú környező állományok hatása csökkenthető, ha azokat korábban újítjuk fel. A csemetenevelést extenzív körülmények között kell folytatni, a csemeték szelektálását lehetőleg mellőzni kell. Az erdőfelújításhoz a szokásos darabszám többszörösét kell használni.

Az utódállomány területe az 5 ha-t (minimálisan 2 ha-t) haladja meg. Elegyes állomány létrehozása is megengedhető, amennyiben az elegyfaj a fenntartani kívánt génforrás anyagával nem hibridizál és attól könnyen megkülönböztethető.

Populációt reprezentáló klóngyűjtemény létesítése esetén is a kívánatos szelektálandó egyedszám a legalább 100 faegyed (genotípus).

Génrezervátum-hálózat Magyarországon

Génrezervátumok kijelölése eddig csak néhány európai országban történt meg. Magyarországon a kijelölés a Növényi Génbank Tanács Erdészeti Munkabizottsága irányításával 2000-ben indult meg. A területek nyilvántartását az Állami Erdészeti Szolgálat végzi. A végleges hálózat kialakítása néhány éven belül várható.

Génmegőrzés megvalósítása az ökoszisztéma-szemléletű gazdálkodás keretében

Összességében megállapítható, hogy a génrezervátum kezelése nem tér el jelentősen a gazdálkodás amúgy is a természetesebb módszereket előtérbe helyező módszereitől, így – az alapelvek és a kezelés módjának tisztázása után – a helyi szakemberek a megfelelő kezeléstről, fenntartásról gondoskodni tudnak.

Nagy jelentőséget kell tulajdonítani a génrezervátum fontossága és szerepe minél szélesebb körben való megismertetésének, mivel a hosszú távú megőrzés csak széles körű társadalmi és szakmai támogatottság mellett képzelhető el. Komplex, sok fajtát tartalmazó erdei ökoszisztémákban ökológiai és ökonómiai indokok egyaránt azt kívánják meg, hogy az egyes fajok génkészletének megőrzése váljon a gazdálkodási feladatok részévé.

A génmegőrzés nemzetközi együttműködési kerete

A legtöbb gazdasági jelentőségű fafajra érvényes, hogy kiterjedt áréájukból következően nemcsak nemesítésük, hanem génmegőrzésük is csak nemzetközi együttműködésben valósítható meg hatékonyan.

A génmegőrzéssel kapcsolatos kezdeményezések felerősödése Európa-szerte a környezeti terhelések és éghajlati anomáliák következtében fellépett tömeges erdőkárokkal függ össze.

Génmegőrzési programokat egyes európai országokban már a nyolcvanas évek végén kezdeményeztek (pl. Weisgerber et al., 1985; Anon, 1989). Az 1992-es Rio-i UNCED konferencia előkészületi fázisában az erdőgazdálkodásért felelős európai (földművelésügyi) miniszterek 1990 decemberében Strassbourgban egyezményt kötöttek az európai erdők védelméről. A konferencián



megállapodtak abban, hogy hat kiemelt területen rendszeres találkozók keretében fogják egyeztetni és ellenőrizni az előrehaladást. A hat terület között második helyen szerepelt (S2 kódjellel) az *európai genetikai erőforrások* védelme.

Fontos
<p>Soproni határozatok (Az EUFORGEN szervezet első nemzetközi tanácskozásán, 1995-ben Sopronban elfogadott ajánlások, rövidítve)</p> <p>A Rio de Janeiro-i Föld Csúcs és a Növényi Genetikai Erőforrások Világkonferenciája tapasztalatai alapján európai szintű együttműködés kívánatos az alábbi pontokban:</p> <ul style="list-style-type: none">• az EUFORGEN szervezetnek a globális génmegőrzési program európai koordinátorává kell válnia az erdészet területén, együttműködésben más nemzetközi szervezetekkel (FAO, IUFRO);• minden európai országnak ki kell dolgoznia erdészeti genetikai erőforrásai megőrzésének stratégiáját;• a nemzeti stratégiákba bele kell foglalni az országok által közösen elhatározott teendőket;• összhangba kell hozni a tartamos gazdálkodás, az in situ génmegőrzés és a természetvédelmi oltalom alatt álló területek kezelésének elveit és gyakorlatát;• a genetikai erőforrások védelme elvét a lehető legnagyobb mértékben érvényesíteni kell az erdőművelésben és az erdőgazdálkodás szabályzóiban;• mivel az erdészeti génmegőrzés hatásos megoldásának egyik akadálya az ismeretek hiánya, az erdészeti genetikai kutatások nemzetközi koordinálása, az erdészeti szaporítóanyagforrások genetikai leltározása, az erdőművelési eljárások fejlesztése elősegítendő;• megfelelő képviselőket igényel az erdészeti érdekek megjelenítése a nemzetközi biodiverzitás-védelmi tanácskozásokon;• az erdészeti genetikai oktatását, továbbképző szaktanfolyamok tartását, és a célok minél szélesebb körű nyilvánosságra hozását szorgalmazni kell.• Forrás: Turok et al., 1998

A 31 ratifikáló ország az alábbi állásfoglalást szövegezte meg: „... *egy funkcionális, de önkéntes nemzetközi együttműködési lehetőséget kell létrehozni a meglévő intézményi keretek felhasználásával, annak érdekében, hogy elősegítsük és koordináljunk 1. az in situ és ex situ génmegőrzési módszerek alkalmazását, 2. a szaporítóanyagok cseréjét, 3. valamint az elért előrehaladás ellenőrzését...*”

A strassbourgi konferenciát követő 1993-as helsinki miniszteri találkozón megerősítették, ill. átdolgozták a korábban hozott elveket, a 2. sz. határozatot „az európai erdők biodiverzitásának védelme” témára szélesítették. A konferencia elhatározta az Európai Erdészeti Genetikai Erőforrások Program (EUFORGEN) elindítását, amely a Nemzetközi Növényi Genetikai Erőforrások Intézete (IPGRI, Róma) szervezeti keretében jött létre. Finanszírozását a résztvevő tagállamok hozzájárulása biztosítja. A szervezet első ülésén, amelyre 1995-ben, Sopronban került sor, lefektették a működés alapelveit és a fő munkaterületeket. Az EUFORGEN hálózatos együttműködés formájában tevékenykedik, néhány fafajcsoportra koncentrálna, amelyben az európai tagállamok érdeklődési területeik szerint vesznek részt. A jelenleg működő öt munkacsoport a fekete és fehér nyár, a fenyők, a mediterrán tölgyek, az értékes elegyfák és a bükk-tölgy hálózat (Mátyás Cs., 2000).



-
- [1] IRODALOM:
Magnitude and implications of gene flow in gene conservation reseves. T.Adams BurczykJ. In: Young et al. 2000 2000 215–224
- [2] *Relationships among five populations of European Black pine (Pinus nigra Arn.) using morphometric and isozyme markers.* I.Aguinagalde LlorenteF. BenitoC. *Silvae Genetica* 46: (1997 1–5
- [3] *Somatic cell genesis and molecular genetics of trees.* J.Ahuja BoerjanW. NealeD. Kluwer Acad. PublDordrecht 1996
- [4] *Cone and seed studies in Norway spruce (Picea abies [L.] Karst).* E.Anderssson Stud. Forest. Suec. 23 (1965
- [5] *Konzept zur Erhaltung forstlicher Genressourcen in der Bundesrepublik Deutschland.* Anon. Forst und Holz, 4: 15 1989 379–404
- [6] *The effects of a heterogeneous environment on the genetics of natural populations.* J.Antonovics Amer. Scient. 59: (1971 593–599
- [7] *An evolutionary dilemma: fitness of genotypes versus fitness of populations.* R. J.Ayala Canad. J. Genet. Cytol. 11: 1969 439–456
- [8] *Fafajválasztás és szaporítóanyag-ellátás gazdasági célú erdőtelepítésekben.* I.Bach Cs.Mátyás In: Erdészeti Fórum, 2001: Az erdőtelepítés perspektívái. ERTI Kiadványai 16: (2001 39–56
- [9] *Mating system and assymetric hybridization in a mixed stand of European oaks.* R.Bacilieri DucousoA. PetitR. KremerA. *Evolution*, 50: 1996 900–908
- [10] *Molekuláris növénybiológia.* E.Balázs D.Dudits Akadémiai KiadóBudapest (1999
- [11] *Conifer seed orchards in Hungary.* I.Bánó Erd. Kutatások, 67: 2 1971 81–109
- [12] *A termesztett fenyők dendrológiai ismertetése.* I.Bánó J.Jankó Cs.Mátyás J.Retkes In: Keresztesi B.–Solymos R. (szerk.) 1978 (1978 25–54
- [13] *A génmegőrzés helyzete és feladatai az erdőgazdálkodásban.* I.Bánó Cs.Mátyás *Agrobotanika*, XV: (1973 81–89
- [14] *A fenyők nemesítése.* I.Bánó Cs.Mátyás In: Keresztesi B.–Solymos R. 1978 (1978 116–156
- [15] *A magtermesztés.* I.Bánó Cs.Mátyás L.Tuskó In: Keresztesi B.–Solymos R. 1978 1978 159–165
- [16] *Klónjellemező rendellenességek erdeifenyőkön.* I.Bánó J.Retkes Erd. Kutatások 64: 1–3 1968 135–140
- [17] *Terpene markers.* Ph.Baradat MarpeauA. WalterJ. In: Müller-Starck,–G. M. Ziehe (eds.) 1991 1991 40–66
- [18] *Utility of terpenes to assess population structure and matig patterns in conifers.* Ph.Baradat MaillartM. MarpeauA. F. SlakM. YaniA. PastuszkaP. In: Baradat, Ph., et al. (eds.) 1995 (1995 5–29
- [19] *Stability of genotypic expression for monoterpene synthesis in clones of Scots pine growing on different sites.* Ph.Baradat YazdaniR. Scand. J. Forest. 3: 1987 21–36
- [20] *Population genetics and genetic conservation of forest trees.* Ph.Baradat T. AdamsW. Müller-Starck (eds.)G. SPB Academic PublishingAmsterdam 1995
- [21] *Gibt es Bodenrassen bei der Weisspappel?* D.Bartha Allg. Forstztg. 17: 1991 877
- [22] *Reproductive biology and genetics of tropical trees in relation to conservation and management.* K. S.Bawa L. KrugmanS. UNESCO In: Gomez-Pompa, A.–T. Whitmore, M. Hadley (eds.) 1991, Rainforest regeneration and management. ParthenonParis 1991 119–136
- [23] *Isozyme gene markers.* F.Bergmann In: Müller-Starck, G., Ziehe, M. (ed.) 1991 1991 67–78
- [24] *Ecogeographical distribution and thermostability of isocitrate dehidrogenase (IDH-A) alloenzymes in European silver fir.* F.Bergmann R. GregoriusH. *Biochem. System. and Ecology* 21: 1993 597–605
- [25] *Levels of genetic variation in European silver fir (Abies alba).* F.Bergmann R. GregoriusH. B. LarsenJ. Are they related to the species' decline? *Genetica* 82: (1990 1–10
- [26] *Isozyme genetic variation and heterozigosity in random tree samples and selected orchard clones from the same Norway spruce populations.* F.Bergmann RuetzW. For. Ecol. Manage. 46: (1991 39–47



- [27] *Can sympatric speciation via host or habitat shift be proven from phylogenetic and biogeographic evidence?* S. H. Berlocher Oxford Univ. Press In: Howard, S.H.–D.J. Berlocher. (ed.): Species and speciation Oxford 1998 99–113
- [28] *Adaptation to climatic changes of the timing of bud burst in populations of Pinus sylvestris and Picea abies.* E. Beuker Tree Physiology 14: (1994) 961–970
- [29] *Adaptation of tree populations to climate as reflected by aged provenance tests.* E. Beuker In: Mátyás, Cs. (ed) 1997 1997 103–108
- [30] *Ecotypic variability.* S. Bia³obok PAN In: Bialobok, S.–I. Zelawski (ed.): Outline of physiology of Scots pine Warszawa 1976
- [31] *Genetic consequences of man-made change.* J. A. Bishop M. Cook L. Academic Press London 1981
- [32] *Genetic differentiation by RAPD-markers of oak species in Hungary.* S. Bordács Burg K. Diversity and Adaptation in Oak Species. II. Conference of IUFRO Working Party on Genetics of Quercus, State College, Pennsylvania, USA 12–17 October, 1997 1997 121–131
- [33] *Chloroplast DNA variation of white oaks in northern Balkans and in the Carpathian Basin.* S. Bordács Popescu F. Slade D. M. Csai I. U. Lesur I. Borovics A. Kézdy P. O. König A. Gömörly D. Brewer S. Burg K. J. Petit R. Forest Ecology and Management 156: (2002) 197–209
- [34] *Genetic diversity of natural populations and gene bank of black poplar in Hungary.* S. Bordács A. Borovics I. Bach In: van Dam, B. C.–S. Bordács (eds.) 2002, id. mű 2002 93–106
- [35] *A kocsánytalan tölgyek levélmorfológiai vizsgálata.* A. Borovics Erd. Kutatások 86–87: (1997) 125–142
- [36] A. (1998) Borovics Erd. Kutatások 88 223–235 Keresztezési kísérletek őshonos tölgyfajaink között.
- [37] *Keresztezési kísérletek és taxonómiai vizsgálatok az őshonos tölgyek hazai alakkörében.* A. Borovics Doktori (Ph. D.) értekezés, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron 2000
- [38] *A fekete nyár génmegőrzésben elért eredmények.* A. Borovics J. Gergác S. Bordács I. Bach G. Bagaméry E. Gabnai Erd. Kutatások 89: (1999) 135–148
- [39] *Cytogenetic studies of forest trees and shrub species.* Z. Borzan E. Schlarbaum (eds.) S. Proc. 1st meeting, IUFRO Cytogenetics W.P., Brijuni, Fac, Forestry, Zagreb 1997
- [40] *Estimates of outcrossing rates in six populations of black spruce in central New Brunswick.* T. J. B. Boyle K. Morgenstern E. Silvae Genetica 35: (1986) 102–106
- [41] *Population structure and the effects of isolation and selection.* A. D. Bradshaw In: Frankel, O. H.–J. K. Hawkes 1975 1975 37–51
- [42] *Assessing the genetic divergence of Pinus leucodermis Ant. endangered species: use of molecular markers for conservation purposes.* G. Bucci G. Vendramin G. Lelli L. Vicario F. Theor. Appl. Genet. 95: (1997) 1138–1146
- [43] *A DNS metilációjának szerepe a növényi génműködés szabályozásában.* N. Bucherna I. Nagy L. Heszký Növénytermelés 44: 2 1995 193–200
- [44] *Az ivar genetikája kétlaki növényekben.* N. Bucherna H. Homoki O. Törjék E. Kiss L. Heszký Növénytermelés 50: 2–3 2001 359–366
- [45] *Mapped genetic variation of Douglas-fir to guide seed transfer in southwest Oregon.* R. K. Campbell Silvae Genetica 35: (1986) 85–96
- [46] *Experimental studies on the nature of species.* J. Clausen D. Keck D. W. Hiesey W. Vol. I–IV (a további kötetek 1945, 1948, 1958-ban). Carnegie Inst. Publ. Nr 520 (564, 581, 615), Washington, D. C 1940
- [47] *Genetic variation in beech populations along the Alp chain and in the Hungarian Basin.* B. Comps Mátyás Cs. Geburek T. Letouzey J. Forest Genetics 5: 1 1998 1–9
- [48] *Emlősök és a genetikai sokféleség monitorozása.* G. Csorba K. Pecsénye In: Horváth F.–Korsós Z.–K. Láng E.–Matskási Z. (1997): Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer X. köt (1997) 35–47
- [49] *The origin of species.* Ch. Darwin J. Murray London 1872
- [50] *A fajok eredete.* Fordította Kampis György. Ch. Darwin Typotex Kiadó (2001)
- [51] *Strategies to identify genes involved in forest tree defense.* J. M. Davis D. Lawrence S. Forest Genetics 1(4): (1994) 219–226



- [52] *Quaternary history and stability of forest communities*. M. B. Davis In: West, D. C.–H. H. Shugart–D. B. Botkin (eds.) 1981. *Forest succession: concepts and applications*. Springer Verlag, New York 1981 132–153
- [53] *Spatial genetic differentiation among populations of European beech in western Germany as identified by geostatistical methods*. B. Degen Scholz F. *Forest Genetics* 5: 3: 1998 191–199
- [54] *Random amplified polymorphic DNA markers linked to gene for resistance to white pine blister rust in sugar pine*. M. Devey Delfino–Mix A. Kinloch B. Neale D. *Proc. Natl. Acad. Sci* 1995 92
- [55] *Lower planetary boundary layer profiles of atmospheric conifer pollen above a seed orchard in northern Ontario, Canada*. F. Di-Giovanni G. Kevan P. Arnold J. *Forest Ecology and Manage.* 83 1996 87–97
- [56] *Factors affecting pollen dynamics and its importance to pollen contamination: a review*. F. Di-Giovanni G. Kevan P. *Can. J. For. Res.* 21: (1991) 1155–70
- [57] *Genetika állattenyésztőknek*. J. Dohy Mezőgazda Kiadó Budapest 1999
- [58] *Genome evolution*. G. A. Dover B. Flavell R. Academic Press London (1982)
- [59] *Population structure and mating system of bur oak, characterised by DNA microsatellite analysis*. B. D. Dow V. Ashley M. In: *Diversity and adaptation in oak species*. Proc., 2nd Conf. IUFRO W. P. on Genetics of Quercus, State College, Pennsylvania, USA (1997) 1–8
- [60] *Növényi biotechnológia és géntechnológia*. D. Dudits L. Heszky Agroiinform Kiadó Budapest (1999)
- [61] *Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent*. S. Dumoulin-Lapégue Demesure B. Fineschi S. Le Corre V. Petit R. *Genetics* 146: 1997 1475–1487
- [62] *Butterflies and plants: a study in coevolution*. P. R. Ehrlich H. Raven P. *Evolution* 18: 1964 586–608
- [63] *An introduction to forest genetics*. G. Eriksson Ekberg I. Dept. of Forest Genetics, SLU, Uppsala 2002
- [64] *Severity index and transfer effects on survival and volume production of Pinus sylvestris in northern Sweden*. G. Eriksson Andersson S. Eiche V. Ifver J. Persson A. *Studia For. Suecica* 156 1980
- [65] *Introduction to quantitative genetics*. D. S. Falconer Oliver and Boyd London (1961)
- [66] *Genetics and conservation of rare plants*. D. A. Falk E. Holsinger (eds.) K. Oxford University Press 1991
- [67] *Gerinces állatok védelme*. S. (szerk.) Faragó NyME kiadó Sopron 2000
- [68] *Genetika – génetika*. A. (szerk.) Ferenczi Beszélgetések. Harmat Kiadó Budapest 1999
- [69] *Assessment of population history and adaptive potential by means of gene markers*. R. Finkeldey Mátyás G. In: Mátyás Cs. (ed.) (1999): 1999 91–104
- [70] *Tobozkárosítók elleni rezisztenciára nemesítés lehetőségeinek vizsgálata*. S. Fodor FCP Tud. Ülésszak., Budapest (1974) 61–63
- [71] *Genetic structure after forest fragmentation: a landscape ecology perspective on Acer saccharum*. S. A. Foré J. Hickey R. L. Vancat J. *Can. Journ. of Botany* 70: 1992 1659–1668
- [72] *Effects of inbreeding in red pine II*. D. P. Fowler *Silvae Genetica* 14: (1965) 12–23
- [73] *Restricted genetic diversity in red pine: evidence of low gene heterozygosity*. D. P. Fowler W. Morris R. *Can. J. For. Res.* 7: (1977) 343–47
- [74] *Természet – erdő – gazdálkodás*. T. (szerk.) Frank MMTE és ProSilva Hungaria kiadó Eger 2000
- [75] *Crop genetic resources for today and tomorrow*. O. H. Frankel G. Hawkes J. Cambridge University Press (1991)
- [76] *Microevolution of the photosynthetic temperature optimum in relation to the elevational complex gradient*. J. H. Fryer T. Ledig F. *Can. Journ. Of Botany*. 50: (1972) 1231–35
- [77] *Coevolution*. D. J. Futuyama Slatkin M. Sinauer Sunderland (1983)
- [78] *Use of cortical oleoresins to discriminate Pinus brutia, Pinus halepensis and their hybrids*. A. T. Gallis P. Panetsos K. *Silvae Genetica* 46: 2–3 1997 82–88
- [79] *Some results of inbreeding depression in Serbian spruce (Picea omorika [Panc.] Purk.)*. T. Geburek *Silvae Genetica* 35: 1986 169–72
- [80] *Geographic variation in terpene composition of Pinus nigra Arn.*. S. M. Gerber Baradat Ph. Marpeau A. Arbez M. *Forest Genetics* 2: (1995) 1–10



- [81] *A rezisztenciára nemesítés erdészeti lehetőségei hazai tapasztalatok alapján.* J.Gergác Az Erdő, 20: 7 1971 326–331
- [82] *Genetyka.* In: *Bialobok, S. (ed): Swierk pospolity Picea abies [L.] Karst.* M.Giertych Nasze Drzewa Lesne Warszawa–Poznan, 5: 1977 287–331
- [83] *Genetics of Scots pine.* M.Giertych Mátyás (eds.)Cs. Elsevier Sc. Publishers, Amsterdam, Akadémiai Kiadó Budapest (közös kiadás) 1991
- [84] *Genetic mapping of allozyme loci in four two-needle pine species of Europe.* G. G.Goncharenko E. Padutov A. V. Khotyljova L. Forest Genetics 5: 1998 103–118
- [85] *Relationship between dispersal ability and levels of gene flow in plants.* D. R.Govindaraju Oikos 52: (1988 31–35
- [86] *Genetics of flowering plants.* V.Grant Columbia Univ. Press New York 1975
- [87] *The evolutionary origins of organelles.* M. W.Gray Trends in Genetics 5: (1989 294–299
- [88] *Gene conservation and preservation of adaptability.* H. R.Gregorius In: Seitz, A.–V. Loeschke (eds.) (1991): Species conservation: a population biological approach. Birkhäuser Verl., Basel (1991 31–47
- [89] *The attribution of phenotypic variation to genetic or environmental variation in ecological studies.* H. R.Gregorius In: Scholtz, F. et al. (eds.) 1989. Genetic effects of air pollutants in forest tree populations. Springer Verl 1989 3–15
- [90] *Analysis of isoenzyme genetic profiles observed in forest tree populations.* H. R.Gregorius Bergmann F. In: Baradat, Ph. et al. (eds.) 1995 1995 79–98
- [91] *Effect of inbreeding on production of filled seed in Pinus radiata.* A. R.Griffin Lindgren D. Theor. Appl. Genet. 71: (1985 334–343
- [92] *Collecting plant genetic diversity: Technical Guidelines.* L.Guarino V. Rao R. Read (eds.) R. CAB International Wallingford 1995
- [93] *Genetic structure of populations and differentiation in forest trees.* R. P.Guries T. Ledig F. In: Isozymes of North American forest trees and forest insects. U.S. For. Serv. Gen. Tech. Rep. PSW–48 1981 42–47
- [94] *Cytogenetic studies of forest trees and shrubs.* H.Guttenberger Borzan Z. Schlarbaum S.E. Hoffmann (eds.) T.P.V. Proc. 2nd IUFRO Cytogen. W.P. Symp., Graz, Arbora Publ., Zvolen 2000
- [95] *Genetikai variabilitás a növény nemesítésben.* Márta (szerk.) Hajós né-Novák Mezőgazda Kiadó Bp 1999
- [96] *Major observations in examination of characteristics of wood of graft clones of Scotch pine.* Zs.Halupáné-Grósz Cs.Mátyás Erd. Kutatások 71, 2: 1975 149–161
- [97] *Genetic variation and longevity.* In: *Solbrig, O. T. (ed): Topics in plant population biology.* J. L.Hamrick Columbia Press New York 1979 84–113
- [98] *Allozyme diversity in plant species.* J. L.Hamrick J. W. Godt M. In: Brown A. H. D. et al. (eds) 1989. Plant population genetics, breeding and genetic resources. Sinauer Assoc., Sunderland 1989 43–63
- [99] *Factors influencing levels of genetic diversity in woody plants.* J. L.Hamrick W. Godt J. L. Sherman-Broyles S. New Forests 6: 1992 95–124
- [100] *Gene flow in forest trees.* J. L.Hamrick D. Nason J. In: Young et al. (eds.) 2000 2000 81–90
- [101] *Correlation between species traits and allozyme diversity: Implications for conservation biology.* J. L.Hamrick Godt M. Murawski D. Loveless M. Oxford University Press In: Falk, D.–K. Holsinger (eds.): Genetics and conservation of rare plants (1991
- [102] *Austribsverhalten von Fichtenklonen in unterschiedlichen geographischen Gebieten.* R.Hanhart-Rosch Kleinschmit J. Allg. Forst- u. Jagdztg. 162 (2): 1991 25–28
- [103] *Applications of terpene analysis in forest genetics.* J. W.Hanover New Forests 6: 1992 159–178
- [104] *The relationship between cross success and spatial proximity of Eucalyptus globulus parents.* C. G.Hardner M. Potts B. I. Gore P. Evolution 52: 2 (1998 614–618
- [105] *Külföldi erdeifenyő származások növekedése egy bugaci kísérletben.* L.Harkai Cs.Mátyás Az Erdő 27: 7 1978 307–310. p
- [106] *After description.* In: *Newman, E. (ed.): The plant community as working mechanism.* J. L.Harper Blackwell Publ Oxford 1982 11–25



- [107] *A primer of population genetics*. D. L.Hartl Sinauer AssocSunderland, Mass 1981
- [108] *Einführung in die Genetik für Studierende der Forstwissenschaft*. H. H.Hattemer BergmannF. ZieheM. SauerlaenderFrankfurt/M 1993
- [109] *A PCR marker for a Populus deltoides allele and its use in studying introgression with native European Populus nigra*. B.Heinze Belgian J. Botany 129: 1997 123–130
- [110] *Molekulargenetische Unterscheidung und Identifizierung von Schwarzpappeln und Hybridpappelklonen*. B.Heinze FBVA-Berichte (Schriftenreihe der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien/Vienna) 1998 105
- [111] *Dynamics of biological invasions*. R.Hengeveld Chapman and HallLondon, New York 1997
- [112] *Genetikai terminológia*. L.Heszky Kézirat (egy. jegyzet) Gödöllő, SZIE 1998
- [113] *Organelle genomes in conifers: structure, evolution and diversity*. V. D.Hipkins V. KrutovskiiK. H. StraussS. Forest Genetics 1(4): 1994 179–189
- [114] *Molecular genetic ecology*. A. R.Hoelzel A. DoverG. IRL PressOxford (1992)
- [115] *Zur Identifizierung von Fichtenherkünften (Picea abies [L.] Karst.)* K.Holzer Silvae Genetica 24: 1975 169–75
- [116] *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0–13000 years ago*. B.Huntley J. B. BirksH. Cambridge UnivPress 1983
- [117] *Untersuchungen zur Bewirtschaftung von Weisstannen- und Buchenbeständen unter dem Aspekt der Erhaltung genetischer Variation*. E.Hussendorfer KonnertM. For. Snow Landsc. Res. 75: 1–2 (2000) 187–204
- [118] *Population structure and the effects of breeding system*. S. K.Jain In: Frankel, O. H.–J. K. Hawkes (eds.) 1975 (1975 15–36
- [119] *Artbestimmung von Schwarzpappeln (Populus nigra L.) mit Hilfe von Isoenzymmuster und Überprüfung der Methode an Altbaumen, Absaate von kontrollierten Kreuzungen und freien Abblüten sowie Naturverjüngungen*. A.Janssen Forsch. Ber. Hessische Landesanst. f. Forsteinr., Waldforsch. u. Waldökol. 24: (1998) 32–42
- [120] *Evolution of insect/host plant relationships*. T.Jermy American Naturalist 124: (1984) 609–630
- [121] *Az evolúciós gondolat*. P.Juhász-Nagy In: Vida G. (szerk.) 1981 1981 7–25
- [122] *Szupraindividuais organizáció*. P.Juhász-Nagy G.Vida Medicina In: Csaba Gy. (szerk.) 1978. A biológiai szabályozásBudapest (1978) 339–402
- [123] *Lethal equivalents in willow, Salix viminalis*. H.Kang HardnerC. GullbergU. Silvae Genetica 41: (1992) 110–17
- [124] *Die Sorbus-Arten Ungarns und der angrenzenden Gebiete*. Z.Kárpáti Feddes Repertorium 62: 1960 71–334
- [125] *Genetic structure of marginally located Pinus nigra var. pallasiana populations in Central Turkey*. Z.Kaya TemeritA. Silvae Genetica 43: (1994) 272–277
- [126] *A statistical analysis of karyotypes of European Black pine (Pinus nigra Arnold) from different sources*. Z.Kaya K. ChingK. StaffordS.G. Silvae Genetica 34: (1985) 148–156
- [127] *An introduction to genetic statistics*. O.Kempthorne Iowa State Univ. PressAmes 1969
- [128] *A fenyők termesztése és fenyőfagazdálkodás*. B.Keresztesi R. (szerk.)Solymos Mezőgazdasági KiadóBudapest 1978
- [129] *The neutral theory of molecular evolution*. M.Kimura Cambridge Univ. Press (1983)
- [130] *Variation anpassungsrelevanter, phänotypischer Merkmale*. J.Kleinschmit SvolbaJ. R. G. KleinschmitJ. In: Müller-Starck, G. (ed.) 1996 1996 38–59
- [131] *Feketefenyő klónok fogékonysága a Sphaeropsis sapinea és Dothistroma septospora kórokozók fertőzésével szemben*. A.Koltay L.Nagy Erd. Kutatások 89: 1999 151–162
- [132] *Genetische Strukturen einer Saatgut-Partie; Einflussfaktoren und Einflussmöglichkeiten*. M.Konnert BehmA. Beitr. F. Forstw. 33: 4 1999 152–155
- [133] *Indukált nyár és akác poliploidok jelentősége a gyors növekedésű fafajok nemesítésében*. F.Kopecky Erd. Kutatások 1–3 1966 161–175
- [134] *A study of pollen dispersal as a mechanism of gene flow in conifers*. V.Koski Comm. Inst. For. Fenn. 70.4 (1970)



- [135] *Embryonic lethals of Picea abies and Pinus sylvestris*. V.Koski Comm. Inst. For. Fenn. 75.3 (1971)
- [136] *On self-pollination, genetic load and subsequent inbreeding in some conifers*. V.Koski Comm. Inst. For. Fenn. 78.10 (1973)
- [137] *How to study the rate of inbreeding in populations of Pinus sylvestris and Picea abies*. V.Koski Silva Fennica 16: 2 1982 83–87
- [138] *Long geographic transfers eliminating pollen contamination in seed orchards of Pinus sylvestris*. V.Koski For. Ecol. And Manage. 19: 1987 267–271
- [139] *Timing of growth cessation in relation to variations in the growing season*. V.Koski SievänenR. Helsinki Univ. Press In: Tigerstedt, P. M. A.–P. Puttonen–V. Koski (eds.): Crop physiology of forest trees Helsinki (1985 167–93
- [140] *Technical guidelines for genetic conservation of Norway spruce (Picea abies Karst)*. V.Koski SkroppaT. PauleL. WolfH. TurokJ. IPGRIRome 1997
- [141] *Honnan jöttél Cameraria?* Z.Kovács F.Lakatos Növényvédelem 37 (2): 2001 71–72
- [142] *DNA fingerprint and RFLP analysis as tools to study genetic diversity in populations of fir, spruce and oak*. J.Kreike BurgK. ZechmeisterM. HaiderT. GlösslJ. In: Müller-Starck G.–M. Ziehe (eds.) 1991 1991 95–109
- [143] *General trends of variation of genetic diversity in Quercus petraea (Matt.) Liebl.* A.Kremer PetitR. DucousoA. LeCorreV. Proc. Conf. IUFRO W.P. Genetics of Quercus, State College, PA, USA 12–17 October, 1997 1998 81–89
- [144] *Population differentiation for adaptive traits and their underlying loci in forest trees: theoretical predictions and experimental results*. A.Kremer LeCorreV. MarietteS. In: Mátyás Cs. (ed.) 1999 (1999 59–74
- [145] *Nuclear and organelle gene diversity in Quercus robur and Qu. petraea*. A.Kremer PetitR. ZanettoA. In: Müller-Starck, G.–M. Ziehe. (ed.) (1991): (1991 141–166
- [146] *Überlegungen zur Erhaltung forstlicher Genressourcen unter besonderer Berücksichtigung der Stichprobengrösse*. D.Krusche GeburekT. Mitt. Bundesforschungsanst. f. Forst- u. Holzwirtsch. Hamburg, Nr. 164: 1990 67–81
- [147] *Isozyme study of population genetic structure, mating system and phylogenetic relationships of the five stone pine species*. K. V.Krutovskii V. PolitovD. P. AltukhovY. In: Baradat et al. (eds.) 1995 (1995 279–304
- [148] *Genetic variation of Norway spruce and Siberian spruce species and their zone of introgressive hybridization studied by isozyme loci*. K. V.Krutovskii BergmanF. Proceedings of IUFRO Symp. on Norway spruce Provenances and Breeding, Riga, Latvia 1993 93–99
- [149] *The IUFRO 1964/68 Provenance Test with Norway spruce (Picea abies [L.]Karst.)* P.Krutzsch Silvae Genetica, 23: 1974 58–62
- [150] *Juvenile-mature correlations in Pinaceae and implications for early selection*. C.Lambeth Forest Science 26: 4 1980 571–580
- [151] *Genetics and demography in biological conservation*. R.Lande Science 241: (1988 1455–1460
- [152] *Two hundred years genecology*. O.Langlet Taxon 20: 1971 653–722
- [153] *Eine Mendelspaltung bei Aurea-Formen von Picea abies als Mittel zur Klärung der Befruchtungsverhältnisse im Walde*. W.Langner Zschr. f. Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung 2 (1953 49–51
- [154] *Heterozygosity, heterosis and fitness in outbreeding plants*. F. T.Ledig In: Soulé M. (ed.) 1986. Conservation biology. Sinauer Assoc 1986 77–104
- [155] *Recent evolution and divergence among populations of a rare Mexican endemic, Chihuahua spruce*. F. T.Ledig Jacob-CervantesV. D. HodgekissP. Egiluz-PiedraT. Evolution 51: (1997 1808–1814
- [156] *Recommendations for riparian ecosystem management based on the general frame defined in EUFORGEN and results from EUROPOP*. F.Lefèvre BordácsS. CottrellJ. GebhardtK. J. M. SmuldersM. vanden BroeckA. In: van Dam, B. C.–S. Bordács (eds.) 2002, id. mű (2002 157–162
- [157] *Sexual and asexual reproduction in natural stands of Populus nigra*. A.Legionnet Faivre-RampantP. VillarM. LefèvreF. Botanica Acta 110: 1997 257–263



- [158] *Increment and nutrition of one year old beech seedlings from different provenances on natural acid substrate and the same substrate added with lime.* B.Lepoutre Teissier du CrosE. Ann. Sci. For. 36: 1979 239–262
- [159] *Evolution in changing environment.* R.Levins Princeton University PressPrinceton, N. J 1968
- [160] *Detecting population differences in quantitative characters as opposed to gene frequencies.* R.-C.Lewontin Am. Natural. 13: 1984 115–124
- [161] *Population genetics.* C. C.Li U. of Chicago PressChicago 1955
- [162] *Mitigating some consequences on in-situ genetic conservation.* W. J.Libby In: Baradat, Ph. et al. (eds.) 1995 1995 399–405
- [163] *Inbreeding depression in selfs of redwood.* W. J.Libby G. McCutchanB. I. MillarC. Silvae Genetica 30: (1981) 16–25
- [164] *Provenance-environment interactions of Norway spruce (Picea abies [L.]Karst.) on German and Hungarian test sites.* M.Liesebach KönigA. Ujvári-JármayÉ. In: Müller-Starck, G.–R. Schubert (eds.) 2001 (2001) 353–363
- [165] *Can viable pollen carry Scots pine genes over long distances?* D.Lindgren PauleL. XihuanS. R.Yazdani SegerströmU. E. WallinJ. L. Lejdebrom. Grana 34: 1995 64–69
- [166] *Genetics in Swedish forestry practice.* B.Lindquist Svenska Skogsvardsföreningens FörlagStockholm 1948
- [167] *Conservation genetics.* V.Loeschke TomiukJ. K. JainS. Birkhäuser VerlBasel (1994)
- [168] *Genetic structure in natural and cultivated forest tree populations.* K.Lundkvist Silva Fennica 16: 2 1982 141–148
- [169] *Genetics and silviculture of beech.* S. (ed.)Madsen Forskningserien 11. FSL HörsholmDenmark 1995
- [170] *Erd. Kutatások 60: 1–3, 5–31.* P. (1964)Magyar Erdeifenyő származási kísérletek Bugacon.
- [171] *A bakonyaljai erdeifenyő tű- és tobozmérete.* A.Majer EFE Tud. Közl. 2 1984 5–24
- [172] *Fenyves a Bakonyalján.* A.Majer Akadémiai KiadóBp 1988
- [173] *Comparison of isozyme and RAPD variability of black locust (Robinia pseudoacacia) clones selected for silvicultural objectives.* A.Major E. MalvoltiM. CannataF. J. Genet. and Breed. 52: (1998) 49–62
- [174] *The influence of temperature on the cessation of height growth of Sitka spruce (Picea sitchensis [Bong.] Carr.) provenances.* D. C.Malcolm F. PymarC. Silvae Genetica 24: 1975 129–132
- [175] *Marcatori biochimichi nella tassonomia del pioppo (Biokémiai markerek a nyárák taxonómiájában).* M. E.Malvolti BocconeA. FineschiS. PaciucciM. Monti e Boschi 1: (1991) 49–56
- [176] *Genetic variation in the phenology of flowering in Black pine.* D. I.Matziris Silvae Genetica 43: (1994) 321–328
- [177] *Erdeifenyő utódpopulációk kvantitatív genetikai vizsgálata.* Cs.Mátyás Erd. Kutatások 69: 2 (1973) 115–124
- [178] *Az örökölhetőség fogalma és becslése az erdészeti nemesítésben.* Cs.Mátyás Erd. Kutatások 70: 1 1974a 207–218
- [179] *Ivarosan szaporított fafajok utódvizsgálata, különös tekintettel az erdeifenyőre.* Cs.Mátyás Erd. Faip. Egy., Sopron (jegyzet) 1974b
- [180] *A hazai erdeifenyő-nemesítés távlati lehetőségei az utódvizsgálatok eddigi eredményei alapján.* Cs.Mátyás Erd. Kutatások, 71, 1: 1975 347–354
- [181] *Hazai erdeifenyő állományok öröklődő növekedési tulajdonságai.* Cs.Mátyás Kandidátusi értekezés. Szombathely 1979a
- [182] *Erdeink géntartalékai. In: Sterbetz I.1979. Élő örökségünk / generáció / génbank.* Cs.Mátyás Mezőgazdasági KiadóBudapest 1979b 79–94
- [183] *Kelet-európai erdeifenyő származások fenológiai változékonysága.* Cs.Mátyás Erd. Kutatások 74: (1981) 71–79
- [184] *Nemesített szaporítóanyag-termesztés.* Cs.Mátyás Akadémiai KiadóBudapest 1986
- [185] *Adaptációs folyamatok erdei fák populációiban.* Cs.Mátyás Tud. doktora értekezés, MTA Budapest 1987



- [186] *Adaptation lag: a general feature of natural populations*. Cs.Mátyás Invited lecture. Proc., WFGA-IUFRO Symp. Olympia, Wash., Paper 2 (1990) 226
- [187] *Seed orchards*. Cs.Mátyás In: Giertych, M.–Mátyás Cs. (eds.) 1991 (1991) 125–146
- [188] *Új kezdeményezés szaporítóanyag származási körzetek kialakítására*. Cs.Mátyás Erdészeti szakmai konf. előadásai Sopron, 1993. május 6–7 1993 105–110
- [189] *Egy megújítható erőforrás hasznosításának évszázados tanulságai*. Cs.Mátyás Magyar Tudomány 10: 1994 1184–1188
- [190] *Erdészeti ökológia*. Cs. (szerk.)Mátyás Mezőgazdasági KiadóBudapest 1996
- [191] *Perspectives of forest genetics and tree breeding in a changing world*. Cs. (ed.)Mátyás IUFRO World Series 6, Vienna 1997
- [192] *A pannon térség őserdeinek utolsó tanúi, a szlavóniai tölgyesek*. Cs.Mátyás Erd. Lapok 133: 11 1998a 353
- [193] *A feltételezett klímaváltozáshoz adaptálódás genetikai és migrációs feltételei és korlátai. II*. Cs.Mátyás Erdő és klíma konferencia, Sopron, 1997. jún. 4 (1998b) 18–24
- [194] *Forest genetics and sustainability*. Cs. (ed.)Mátyás Forestry Sciences Vol. 63, Kluwer, Dordrecht 1999
- [195] *Páneurópai kezdeményezés az erdők védelmére*. Cs. (szerk.)Mátyás MTA Erd. Biz. / FVM Erd. Hiv. kiadóBudapest–Sopron 2000
- [196] *A genetika hozzájárulása a tartamos erdőgazdálkodáshoz*. Cs.Mátyás MTA Agrártud. Oszt. 2000. évi tájékoztatója 2001 325–327
- [197] *Erhaltung forstgenetischer Ressourcen in Ungarn mit besonderer Berücksichtigung von seltenen und bedrohten Mischlaubholzarten*. Cs.Mátyás BachI. In: Geburek, T. (ed.) (1998): Erhaltung genetischer Ressourcen im Wald. Ecomed Verl., Landsberg 1998 170–177
- [198] *Erdészeti génmegőrzési program kidolgozását kezdeményezi a Növényi Génbank Tanács Erdészeti Munkabizottsága*. Cs.Mátyás S.Bordács Erd. Lapok 132: 4 1997 114–115
- [199] *Egyes fafajok nemesítésével kapcsolatos eredmények*. Cs.Mátyás F.Palotás Az Erdő 3: 1979 124–127
- [200] *Effect of age on selected wood quality traits of Populus clones*. Cs.Mátyás PeszlenI. Silvae Genetica 46: 2–3 1997 64–72
- [201] *Effect of intra-specific competition on tree architecture and aboveground dry matter allocation in Scots pine*. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales. 1*. Cs.Mátyás G.Varga Silviculture and Biodiversity of Scots pine forests in Europe. (Különszám) INIA Madrid 2000 111–120
- [202] *A magassági növekedés adaptív változatosságának vizsgálata Pinus banksiana populációkban*. Cs.Mátyás W. YeatmanC. EFE Tud. Közl. 1–2 (1987) 191–197
- [203] *Erdészeti Maggazdálkodási Utasítás*. V.Mátyás OEFBudapest (1958)
- [204] *Magtermelő állományaink célja, értelme és kezelése*. V.Mátyás Az Erdő 9: 5 (1960) 183–191
- [205] *Ökológiai megjegyzések a tölgy és bükk termésének időszakosságához*. V.Mátyás Erd. Kutatások 61: 1–3 1965 99–121
- [206] *A tölgy és bükk virágzás fokozása műtrágyázással és ennek összefüggése az időjárással*. V.Mátyás Erd. Kutatások 2–3: 1969 161–181
- [207] *Einführung in die Kenntniss der Eichenarten Ungarns*. V.Mátyás Erd. Kutatások 66: 1970a 61–68
- [208] *Taxa nova quercuum Hungariae*. V.Mátyás Acta Botanica Ac. Sci. Hung. 16 (3–4): 1970b 329–361
- [209] *A csonkamagyarországi erdeifenyőtelepítések származástani problémái a magvizsgálat szempontjából*. Z.Mayer-Mihályi Doktori értekezés, Sopron, Műgyetem Kiadv (1936)
- [210] *Az evolúció nagy lépései*. J.Maynard Smith E.Szathmáry Scientia KiadóBudapest (1997)
- [211] *Population genetics of plant pathogenic fungi*. B. A.McDonald M. McDermottJ. Bio Science 43: 1993 311–319
- [212] *Ecological genetics*. D. J.Merrell Univ. of Minnesota PressMinneapolis (1981)
- [213] *Population genetics and evolution*. L. E.Mettler G. GreggT. E. SchafferH. Prentice Hall2nd ed. Englewood Cliffs, NJ (1988)



- [214] *Genetic differentiation in ponderosa pine along a steep elevational transect.* J. B. Mitton B. Sturgeon K. L. Davis M. Silva *Genetica* 29: (1980) 100–103
- [215] *Associations between heterozygosity and growth rate variables in three western forest trees.* J. B. Mitton Knowles P. B. Sturgeon K. B. Linhardt Y. L. Davis M. In: Conkle, M. T. (ed.) 1981. *Isozymes of North American forest trees and forest insects.* Pac. SW. For. Range Expt. Stn. USDA, Berkeley, Calif (1981) 27–34
- [216] *Geographic variation in forest trees.* E. K. Morgenstern UBC Press Vancouver 1996
- [217] *Red pine: a model for the loss of genetic diversity in trees.* A. Mosseler In: Baradat et al. (eds.) 1995 1995 359–370
- [218] *Potential causes for multilocus structure in predominantly outcrossing populations.* O. Muona *Silva Fennica* 16: 2 1982 107–114
- [219] *Effective population sizes, genetic variability and mating system in natural stands and seed orchards of Pinus sylvestris.* O. Muona Harju A. *Silva Genetica* 38: 1989 221–228
- [220] *Mating system analysis in a central and northern European population of Picea abies.* O. Muona Paule L. Szmidt A. Kärkkäinen K. *Scand. Jour. For. Res.* 5: 1990 97–102
- [221] *Basic genetics.* B. G. Murray Young A. Boyle T. In: Young et al. 2000 2000 7–20
- [222] *Untersuchungen über die natürliche Selbstbefruchtung in Beständen der Fichte (Picea abies [L.] Karst.) und Kiefer (Pinus sylvestris L.)* G. Müller *Silva Genetica*, 26: (1977) 207–217
- [223] *Clonal gametic contributions to the offspring of a Scots pine seed orchard.* G. Müller-Starck *Silva Fennica* 16: 2 (1982) 99–106
- [224] *Survey of genetic variation as inferred from enzyme gene markers.* G. Müller-Starck In: G. Müller-Starck–M. Ziehe (eds.) 1991 (1991) 20–37
- [225] *Protection of genetic variability in forest trees.* G. Müller-Starck *Forest Genetics* 3: (1995) 121–124
- [226] *Biodiversität und nachhaltige Forstwirtschaft.* G. (ed.) Müller-Starck Ecomed Landsberg 1996
- [227] *Genetic variation in European populations of forest trees.* G. Müller-Starck Ziehe (eds.) M. Sauerlaender's Verlag Frankfurt/M 1991
- [228] *Genetic markers as a tool for bioindication in forest ecosystems.* G. Müller-Starck Schubert R. In: Young et al. 2000 (2000) 227–238
- [229] *Genetic response of forest systems to changing environmental conditions.* G. Müller-Starck Schubert (eds.) R. Kluwer Acad. Publ 2001
- [230] *Tree breeding: principles and strategies.* G. Namkoong C. Kang H. S. Brouard J. Springer-Verlag New York (1988)
- [231] *Forest genetics: pattern and complexity.* G. Namkoong *Can. J. Forest Res.* 31: 2001 623–632
- [232] *Managing global genetic resources of forest trees.* Research Council National Academy Press Washington D. C 1991
- [233] *Restriction fragment length polymorphism mapping in conifers and applications to forest genetics and tree improvement.* D. B. Neale G. Williams C. *Can. J. For. Res.* 21: (1991) 545–554
- [234] *Genetic mapping and DNA sequencing of the loblolly pine genome.* D. B. Neale S. Kinlaw C. M. Sewell M. *Forest Genetics* 1: 4 (1994) 197–206
- [235] *Molecular population genetics and evolution.* M. Nei North-Holland Amsterdam 1975
- [236] *The bottleneck effect and population variability.* M. Nei Maruyama T. Chakraborty R. *Evolution* 29: (1975) 1–10
- [237] *Erdészeti növénynevelés.* E. Nemky Mezőgazdasági Kiadó Budapest 1968
- [238] *Fragmented plant populations and their lost interactions.* J. M. Olesen K. Jain S. In: Loeschke, V. et al. (eds.) 1994 (1994) 417–426
- [239] *Forest stand dynamics.* C. D. Oliver C. Larson B. McGraw Hill Inc New York (1990)
- [240] *Inbreeding to the S2 generation in Douglas-fir.* A. L. Orr-Ewing *Proc. Second World Cons. Forest Tree Breeding*, August 1969; Washington, DC. FO-FTB-69-8/6 1969 1–13
- [241] *Bibliography: Isozymes and forest trees.* *Inst. för Skoglig Genetik och Växtfysiologi, Rapport 9* L. Paule Swedish University of Agricultural Sciences, Umea 1990
- [242] *Gene conservation in European beech.* L. Paule *Forest Genetics* 2: 3 1995 161–170
- [243] *Az első növényi géntérkép.* T. Pécsi *Természetbúvár* 3: (2001) 18–19



- [244] *Geographic structure of chloroplast DNA polymorphisms in European oaks*. R. J.Petit KremerA. B. WagnerD. Theor. Appl. Genet. 87: (1993 122–128
- [245] *Chloroplast DNA variation in European white oaks: synthesis based on data from over 2,600 populations*. R. J.Petit M. CsaiklU. BordácsS. BurgK. MátyásG. Kremer (és további 21 szerző)A. Forest Ecology and Management 156: 2002a 5–26
- [246] *Identification of refugia and postglacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence*. R. J.Petit BrewerS. BordácsS. BurgK. MátyásG. Kremer (és további 20 szerző)A. Forest Ecology and Management 156: 2002b 27–40
- [247] *Polymorphic SSR regions in chloroplast genomes: applications to the population genetics of pines*. W.Powell MorganteM. McDevittR. VendraminG. RafalskiJ. Proc. Natl. Ac. Sci. USA 94: (1995 9996–10 001
- [248] *Szoszna obiknovennaja*. L. F.Pravdin Izd. NaukaMoszkva 1964
- [249] *Chloroplast DNA variation in Populus. I. Intraspecific restriction fragment diversity within Populus deltoides, P. nigra and P. maximowiczii*. O. P.Rajora P. DancikB. Theor and Appl Genet. 90: (1995 317–323
- [250] *A model for genetic flexibility*. In: Lindgren, D. (ed) 1986. *Provenances and forest tree breeding for high latitudes*. C. A.Raymond LindgrenD. SLU Umea 1986 159–177
- [251] *Genetic flexibility—a model for determining the range of suitable environments for a seed source*. C.A.Raymond LindgrenD. Silvae Genetica 39: (1990 112–120
- [252] *Genetika*. Gy.Rédei Mezög. és Gondolat KiadóBudapest 1987
- [253] *Seed transfer guidelines for Douglas-fir in Central Idaho*. G. E.Rehfeldt U.S. For. Serv. Res. Note INT–337 1983a
- [254] *Adaptation of Pinus contorta populations to heterogeneous environments in northern Idaho*. G. E.Rehfeldt Can. J. For. Res. 13: 1983b 405–411
- [255] *Ecological adaptations in Douglas fir: a synthesis*. G. E.Rehfeldt For. Ecol. Manage. 28: (1989 203–215
- [256] *Specialization and flexibility in genetic systems of forest trees*. G. E.Rehfeldt T. LesterD. Silvae Genetica 18: (1969 118–123
- [257] *Height response functions for white ash provenances grown at different latitudes*. J. H.Roberds O. HyunJ. NamkoongG. RinkG. Silvae Genetica, 38: 3–4 (1990 121–129
- [258] *The status of temperate North American forest genetic resources*. D.Rogers T. LedigF. USDA Forest Service Rep. 16, Davis, CA 1996
- [259] *Beziehungen zwischen Frucht- und Samenerzeugung und Holzerzeugung der Baume*. E.Rohmeder Allg. Forstzeitschr. 14 (1967 756–760
- [260] E.Röhrig UlrichB. *Temperate ecosystems of the world*. Elsevier 635 p (1991
- [261] *Genetic structure of open pollinated progenies from a seed orchard of Pinus sylvestris*. D.Rudin EkbergJ. Silva Fennica 16: 2 1982 87–93
- [262] *Investigations of the flowering and seed crop of Pinus sylvestris*. R.Sarvas Comm. Inst. For Fenn. 53: 1962 198
- [263] *Pines beyond the polar circle: adaptation to stress conditions*. O.Savolainen Kluwer Acad. Publ In: P. M. A. Tigerstedt (ed.) 1997. *Adaptation in plant breeding*. Developments in Plant Breeding, Vol. 4Dordrecht (1997 153–159
- [264] *Small population processes*. O.Savolainen KuittinenH. In: Young et al. 2000 2000 91–100
- [265] *The evolution of phenotypic plasticity in plants*. C. D.Schlichting Ann. Rev. Ecol. Systematics 17: 1986 667–693
- [266] *Neue Wege der Rassenforschung und Kiefernenerkennung*. W.Schmidt Proc. IX. Kongr. IUFRO, Budapest (1936
- [267] *Die Fichte. Band I*. H.Schmidt-Vogt Verlag Paul PareyHamburg, Berlin (1977
- [268] *Understanding the population genetic structure of Gleditsia triacanthos L.: the scale and pattern of pollen gene flow*. A.Schnabel L. HamrickJ. Evolution 49: (1995 921–931
- [269] *Cone characteristics in a jack pine seed source plantation*. R. E.Schoenike D. RudolphT. Schantz-HansenT. Minn. For. Notes 76 1959



- [270] *The molecular structure and evolutionary relationships of a 16.9 kDa heat shock protein from Norway spruce*. R.Schubert Müller-StarckG. SandermanH. ErnstD. HägerK.-P. *Forest Genetics* 4: (1997) 131–138
- [271] *Implications of genomic science for forest genetics*. R.Sederoff IUFRO Conf. on Eucalypt Breeding and Silviculture, Bahia, Brazil, Vol. 2 1997 5–7
- [272] *Isozyme heterozygosity in adult and open-pollinated embryo samples of Douglas fir*. D. W.Shaw AllardR.W. Silva Fennica 16: 2 (1982) 115–121
- [273] *The impact of genotype-environment interactions on tree improvement programs*. C. J. A.Shelbourne K. CampbellR. In: IUFRO Joint meeting on advanced generation breeding; 14–18 June 1976; Bordeaux (1976) 73–96
- [274] *RAPD markers linked to major genes behind field resistance against the green spruce aphid*. E.Skov WellendorfH. *Forest Genetics* 7: 3 2000 233–246
- [275] *A critical evaluation of methods available to estimate the genotype × environment interaction*. T.Skroppa *Studia Forestalia Suec.* 166: (1984) 3–14
- [276] *A database for the IUFRO 1964/68 Provenance Experiment with Norway spruce*. T.Skroppa PerssonB. PerssonA. *Proceedings of IUFRO Symposium on Norway spruce provenances and breeding*. Riga, Latvia 1993 141–146
- [277] *The genetic response of plant populations to a changing environment: the case of non-Mendelian processes*. T.Skroppa JohnsenO. In: Boyle, T. J. B.–C. E. B. Boyle (eds.) 1994. *Biodiversity, temperate ecosystems and global change*. Nato ASI Series, Vol. I. 20: 1994 184–199
- [278] *The roles of polyembryony and embryo vitality in the genetic system of conifers*. F.Sorensen *Evolution* 36: 4 (1982) 725–733
- [279] *Viable populations for conservation*. M. E.Soulé Cambridge University Press (1987)
- [280] *Analysis of monoterpenes of conifers by gas-liquid chromatography*. A. E.Squillace Springer Verl In: Miksche, J. P. (ed.) 1976. *Modern methods in forest genetics*Berlin 1976 120–137
- [281] *Evidences of the inheritance of turpentine composition in slash pine*. A. E.Squillace S. FisherG. *USDA For. Serv. Res. Pap. NC–6* (1966) 53–60
- [282] *Genetic variation and breeding of Scots pine in the Netherlands*. A. E.Squillace G. la BastideJ. H. van VredenburgL. *Forest Science* 21: 4 (1975) 341–352
- [283] *A természetvédelmi biológia alapjai*. T.Standovár PrimackR. Nemzeti TankönyvkiadóBudapest 2001
- [284] *Die Reproduktion der Buche unter verschiedenen waldbaulichen Gegebenheiten*. R.Starke In: Müller-Starck, G. (ed.) 1996 196 135–159
- [285] *Phylogeography and postglacial colonisation routes of Ips typographus L. (Coleoptera, Scolytidae)*. Ch.Stauffer F.Lakatos HewittG. *Molecular Ecology* 8: 1999 763–773
- [286] *The phylogenetic relationships of seven European Ips (Scolytidae: Ipinae) species*. Ch.Stauffer F.Lakatos G.Hewitt *Insect Molecular Biology* 6: 3 1997 233–240
- [287] *The evolutionary significance of phenotypic plasticity*. S. C.Stearns *Bio. Science* 39: (1989) 436–445
- [288] *Fifty years of plant evolution*. G. L.Stebbins In: Solbrig, O. T.–S. Jain–G. B. Johnson–P. R. Raven (eds.) 1979. *Topics in plant population biology* (1979) 18–41
- [289] *Die Intensität der natürlichen Auslese entlang eines Altudinalklins*. K.Stern Sauerlaender In: Schmidt-Vogt, H. (ed.) 1964. *Forstsamengewinnung und Pflanzenanzucht für das Hochgebirge*Frankfurt 1964 139–146
- [290] *Genetics of forest ecosystems*. K.Stern RocheL. Springer VerlBerlin (1974)
- [291] *The flower biology of the Meliaceae and its bearing on tree breeding*. B. T.Styles *Silvae Genetica* 21: 1972 175–182
- [292] *Citogenetika*. J.Sutka Mezőgazdasági KiadóBudapest (1980)
- [293] *A populációgenetika alapjai*. J.Sváb Mezőgazdasági KiadóBudapest 1971
- [294] *Daday Hunor (1922–1987), a génökológia előfutára az egyetemes és a magyar tudományban*. T. A.Szabó BioTár Electronic AbstractaSzombathely 1999
- [295] *DNA markers in forest genetics*. A. E.Szmidt R. WangX. In: Müller-Starck, G.–M. Ziehe (eds.) 1991 (1991) 79–94



- [296] *International (IUFRO) Norway spruce provenance trial*. L.Szőnyi F.Ujvári Erd. Kutatások 66: 1970 47–59
- [297] *Vadgyümölcs-fajok taxonómiai kutatása Magyarországon*. A.Terpó Kertészeti és Szőlészeti Foiskola Évkönyve 27: (1963 243–271
- [298] *Competition and neighbouring effect in a naturally regenerating population of Scots pine*. P. M. A.Tigerstedt RudinD. NiemeläT. TammissolaJ. Silva Fennica 16: 2 (1982 122–129
- [299] *Genetic structure of Black pine (Pinus nigra Arnold subspecies pallasiana) populations sampled from the Bolkar Mountains*. A. A.Tolun VelioğluE. ÇengelB. KayaZ. Silvae Genetica 49: 2000 113–119
- [300] *Erdészeti növénynevelés*. K.Tompa Egy. jegyzet, Sopron 1977
- [301] *Erdészeti növénynevelés*. K.Tompa O.Sziklai Mezőgazdasági KiadóBudapest 1981
- [302] *Essentials of ecology*. C. R.Townsend L. HarperJ. BegonM. Blackwell Science Inc 2000
- [303] *Evaluation of genetic diversity of poplar genotypes by RAPD and AP-PCR analysis*. O.Törjék E.Kiss M.Kondrák G.Gyulai J.Gergác L.Heszky Acta Biologica Hungarica 52: 2–3 2001 345–354
- [304] *A feketefenyő nemesítése*. T.Trombitás S.Faragó In: Keresztesi B.–Solymos R. (szerk.) 1978 1978 138–143
- [305] *Conservation of forest genetic resources of Europe*. J.Turok Palmberg-LercheC. SkroppaT. S. Ouédraogo (eds.)A. IPGRI Rome 1998
- [306] *Lucfenyő populációk génökölógiai elemzése*. Jármay É.Ujváriné F.Ujvári Erd. és Faip. Tud. Közl. 38–39: (1992–93 59–75
- [307] *Genetic diversity in river populations of European Black Poplar – implications for riparian ecosystem management*. B. C.van Dam Bordács (eds.)S. Csiszár Nyomda Proc. intern. symp. Szekszárd, Hungary, 16–20 MayBudapest 2001
- [308] *EUROPOP: genetic diversity in river populations of European black poplar for evaluation of biodiversity, conservation strategies, nature development and genetic improvement. First synthesis of the project*. B. C.van Dam In: van Dam, B. C.–S. Bordács (eds.) 2002 2002 15–32
- [309] *The evolution of mutualism*. J.Vandermeer Leeds, Blackwell In: B. Shorrocks (ed) 1982. Evolutionary Ecology. 23rd. Symp. British Ecol. SocLondon 1982 221–232
- [310] *Növénygenetika. I.* (szerk.)Velich Mezőgazda KiadóBudapest 2001
- [311] *Az evolúció genetikai alapjai*. G. (szerk.)Vida NaturaBudapest 1981
- [312] *Általános genetika*. G.Vida TankönyvkiadóBudapest 1991
- [313] *Global issues of genetic diversity*. G.Vida In: Loeschke, V. et al. (eds.) 1994 1994 9–19
- [314] *Genetics of European Black pine (Pinus nigra Arn.)*. M.Vidakoviæ Ann. Forestales Zagreb 6: (1974 57–86
- [315] *Cetinjace, morfologija i variabilnost*. M.Vidakoviæ Jugosl. Akad. ZnanostiZagreb (1982
- [316] *Relation of self-fertilisation and interspecific incompatibility between Pinus nigra and P. sylvestris*. M.Vidakoviæ Ann. Forestales 12: 1 (1986 1–14
- [317] *A szelídesztenye-kéreggrák elleni biológiai védekezés lehetőségei a Soproni-hegyvidéken*. H.Vidóczy M.Varga I.Szabó L.Radócz Növényvédelem 36: 2 (2000 53–59
- [318] *Genetic diversity and fitness in small populations*. R. C.Vrijenhoek In: Loeschke, V. et al. (eds.) 1994 1994 37–52
- [319] *Chloroplast DNA-based phylogeny of Asian Pinus species*. X. R.Wang SzmidaA. Plant Syst. and Evol. 188: 1993 197–211
- [320] *Beitrag zur Existenz von Ökotypen bei gemeiner Esche (Fraxinus excelsior L.)* F.Weiser Forstarchiv 66: 1995 251–257
- [321] *Ergebnisse 10-jähriger vergleichender Anbauversuche mit generativen Nachkommenschaften von Eschen (Fraxinus excelsior L.) trockener Kalkstandorte und grundwassernaher Standorte*. F.Weiser Beitr. f. d. Forstwirtschaft 1: 1974 11–16
- [322] *Bedrohung der genetischen Vielfalt unserer Waelder durch Immissionen*. H.Weisgerber AlbrechtJ. BohnensJ. KechelH. RauH.-M. SchulzkeR. Forst und Holz 40: 1985 235–238
- [323] *Results of the southwide pine seed source study through 1968–69*. O. O.Wells Proc. 10th South. For Tree Improv. Conf 1969 117–129



- [324] *Developing seed transfer zones*. R. D. Westfall Kluwer In: Fins, L.–S. T. Friedman–J. V. Brotschol (eds.) 1992. Handbook of quantitative forest genetics Dordrecht (1992 313–398
- [325] *Framework linkage maps of Pinus radiata based on pseudotestcross markers*. P. L. Wilcox E. Richardson (és 5 további szerző) T. Forest Genetics 8: 2 2001 109–117
- [326] *Natural selection. Domains, levels, and challenges*. G. C. Williams Oxford University Press 1992
- [327] *The full-glacial forests of Central and Southeastern Europe*. K. I. Willis Rudner E. Sümeği P. Quaternary Research 53: (2000 203–213
- [328] *A primer of population biology*. E. D. Wilson Bossert W. H. Sinauer Associates Sunderland, MA 1971
- [329] *Biodiversity*. E. O. (ed.) Wilson National Academic Press Washington, D. C 1988
- [330] *Genetic effects of classical silviculture*. W. Wilusz Giertych M. In: Genetics of Scots pine. IUFRO Intern. Symp. Papers, Warszawa- Kornik (1973 1–7
- [331] *Genetics of forest tree improvement*. J. W. Wright FAO, Roma, Forestry and For. Prod. Studies 16 1962
- [332] *Performance of Scotch pine varieties in the North Central Region*. J. W. Wright Silvae Genetica 15: 4 1966 101–110
- [333] *Introduction to forest genetics*. J. W. Wright Academic Press New York (1976
- [334] *Geographic variation in Scotch pine*. J. W. Wright W. Bull. Silvae Genetica 12: 1 1963 1–25
- [335] *Species hybridization in the hard pines, series Sylvestres*. W. J. Wright J. Gabriel W. Silvae Genetica 7: (1958 109–115
- [336] *The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating*. S. Wright Evolution 19: (1965 395–420
- [337] *Evolution and the genetics of populations. Vol. 3*. S. Wright Univ. Chicago Press Experimental results and evolutionary deductions Chicago 1977
- [338] *Genetiken bakom självföringing av tall [Az erdeifenyő természetes újulatának genetikája]*. R. Yazdani SLU Umeå, Plant Phys. Dept. Rapp. 4 1985 20
- [339] *Population genetics*. F. Yeh In: Young et al. (eds.) 2000 (2000 21–38
- [340] *The population structure of Larix laricina in New Brunswick, Canada*. L. Ying K. Morgenstern E. Silvae Genetica 40: 1991 180–184
- [341] *Forest conservation genetics*. A. Young Boshier D. Boyle (eds.) T. CSIRO Publishers Collingwood, Au