



Néhány fafaj genetikai jellemzése¹

Tartalom

Tölgyek (Bordács Sándor – Borovics Attila – Mátyás Csaba)

A tölgyek genetikai változatosságát meghatározó fontosabb külső tényezők

A tölgyek genetikai diverzitása

Bükk

Fajon belüli változatosság

Fekete nyár (Bordács Sándor – Borovics Attila)

Erdeifenyő

Fajon belüli változatosság

Feketefenyő (Nagy László)

Hibridizáció

Fajon belüli változatosság

Lucfenyő (Ujváriné Jármay Éva)

Fajon belüli változatosság

„Gyakorlati feladatot megfelelő alaptudás nélkül megoldani olyan, mint iránytű és kormány nélkül tengerre szállni”

Leonardo da Vinci

Az erdei fafajokra vonatkozó genetikai ismeretek még ma is csak néhány, gazdaságilag jelentős, és könnyen vizsgálható fajra, fajcsoportra korlátozódnak. Különösen hiányosak az ismeretek a kvantitatív tulajdonságok genetikai változatossága vonatkozásában.

Ezért ebben a fejezetben csak néhány fafaj ismertetésére vállalkozunk, amelyekről elegendő genetikai információ áll már rendelkezésre, a hazai erdőművelésben betöltött szerepüktől jobbra függetlenül.

Nagy gazdasági jelentőségük és könnyebb vizsgálhatóságuk miatt a fenyő fajok jobban feltártak, ezért hazai jelentőségüknél szélesebben tárgyaljuk őket. A fenti okok miatt a tárgyalásmód egységességétől is el kellett tekinteni. Mindenesetre a tárgyalt fajok között nagyon eltérő elterjedésű, eltérő genetikai rendszerű fajok vannak, ami lehetővé teszi az óvatos következtetést a nem tárgyalt fajok genetikai változatosságára is.

Tölgyek (Bordács Sándor – Borovics Attila – Mátyás Csaba)

A tölgyek (*Quercus* L.) mintegy 400–450 fajjal Földünk északi féltekéjének egyik nagy zárvatermő nemzetségét alkotják.

A nemzetség fajszerkezetét illetően jelentős eltérések találhatók a szakirodalomban, amely egyrészt a trópusi alakköröktől történő problematikus leválasztás, másrészt a nemzetségen

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



belül még ma is tapasztalható, ellentmondásokkal terhelt rendszertani felosztás következménye.

A tradicionális fajkonceptió által fajnak minősített evolúciós egységek között az esetek jelentős részében nem alakult ki hatékony izolációs gát, így a fajok közötti introgressziót általánosan elterjedtnek tekintik.

Kromoszómaszám

Gyakorlatilag a tölgyfajok mindegyike $2n = 24$ kromoszómával rendelkezik. Kivétel ez alól a *Qu. dentata*, amely természetes poliploid lehet $2n = 48$ kromoszómaszámmal.

Az általánosan kimutatható 12 pár kromoszóma mellett kimutattak egy páratlan 13., ún. B-kromoszómát² is három erdészetileg fontos tölgy faj – *Qu. robur*, *Qu. petraea*, *Qu. rubra* – esetében.

Virágzásbiológiai jellemzők

A tölgyek egylakiak, váltivarú virágzataik vannak. Szélporzók, bár a porzós virágokat sok rovar is látogatja. A tölgyek virágai a virágzást megelőző év nyarán differenciálódnak, és a lombfakadással, illetve hajtásmegnyúlással egy időben nyílnak. A beporzáskor a magház még nem teljesen fejlődött ki. Teljes fejlettségét a virágzást követő 1–2 hónapban (a *Qu. cerris* esetében 12 hónappal) éri el. Általánosan elfogadott nézet szerint késleltetett megtermékenyítés történik, azaz a megporzás és a megtermékenyülés között mintegy 6–8 hetes időszak telik el.

A tölgyek esetében is jelentős populáción belüli változatosság mutatkozik a virágzókéesség tekintetében, ugyanakkor egyedszinten a virágrügyfejlődést és a virágzókéességet az egyes évjáratok nem befolyásolják jelentősen. A tölgy virágzás- és termésbiológiájával részletesen foglalkozó Mátyás V. (1965) megállapítása szerint a megtermékenyítés sikerességét és a magkezdemények fejlődését számos abiotikus összetevő befolyásolja károsan a kései fagyoktól, a hűvös, csapadékos megtermékenyítési időszakon át, az aszályos időjárásig. Emellett igen jelentős a biotikus károsítók (rovarok, gombák) száma is. A felsorolt hatások szerencsés vagy szerencsétlen kombinációi is okozhatják, hogy a tölgyek jellemzően időszakosan, rendszertelenül teremnek, így a párosodás feltételei meg sem közelítik az ideális párosodási körülményeket (l. a 4. fejezetben, 19. táblázat).

A tölgyfajok elkülönülése és hibridizálódása

A mai tölgyfajok speciációja a közép-eocén arktotercier flórájára vezethető vissza (Kremer et al., 1991). A speciáció jelentős éghajlati és földtani változásokat (kontinensszétválás, éghajlati zónák eltolódása) követve viszonylag gyors volt. A tölgyek által elfoglalt ökológiai nichek különbözősége a fajok morfológiai és fiziológiai elkülönüléséhez vezetett, a fajok genetikai távolsága azonban még nem ért el olyan mértéket, hogy a fajok közötti génáramlás lehetetlenné váljon. A tölgy taxonok közötti távolság, illetőleg az esetleges

² A B-kromoszóma számflelti, általában a többi kromoszómánál kisebb, morfológiailag eltérő kromoszóma, amely növény- és állatfajokban egyaránt előfordul. A lágyszárú virágos növényekhez képest (1,9%) a mérsékelt övi fás növényeknél kétszeri gyakorisággal (3,9%) fordul elő ez a típusú kromoszóma. Feltételezhetően a B-kromoszómák speciális növekedési tulajdonságokért felelősek, pontos funkciójuk nem tisztázott.



introgresszió (fajok közötti hibridizálódás) mértéke egyedül morfológiai alapokon véglegesen nem dönthető el. Sokszor a genetikai vizsgálatok – izoenzim, nukleáris DNS, organellum DNS – alapján is feltűnően csekély különbség mutatkozik a kereszteződésre képes rokon tölgy fajok között. Számos kutató által végzett keresztezési kísérletek alátámasztják a tölgyfajok közötti géncsere lehetőségét, ezt igazolják az introgresszióval megemlített eredmények is (l. 8. fejezetben; forrásokat l. Borovics, 1998; 2000). A kutatásokkal egyértelműen sikerült kimutatni, hogy a nemes (fehér) tölgy fajok egymással keresztezhetők, bár minden esetben alacsonyabb termékenységgel, mint a fajon belüli kombinációkban. Másrészt viszont bizonyítottan tekintik, hogy a két év alatt termést érlelő *Qu. cerris* nem képes a többi, egy év alatt érő tölgyeinkkel kereszteződni.

A széles körű hibridizációra két magyarázat adható: evolúciósan fiatal, azaz viszonylag frissen szétvált fajokról van szó, illetve a fajok között folyamatos és erőteljes génáramlás van. Ez lehet az oka annak, hogy a jelenlegi ismereteink szerint nincsenek specifikus, a tölgyfajokat egyértelműen szétválasztó enzim vagy DNS markerek (l. még a 2. fejezetben is).

A hibridizálás morfológiai bizonyítékai

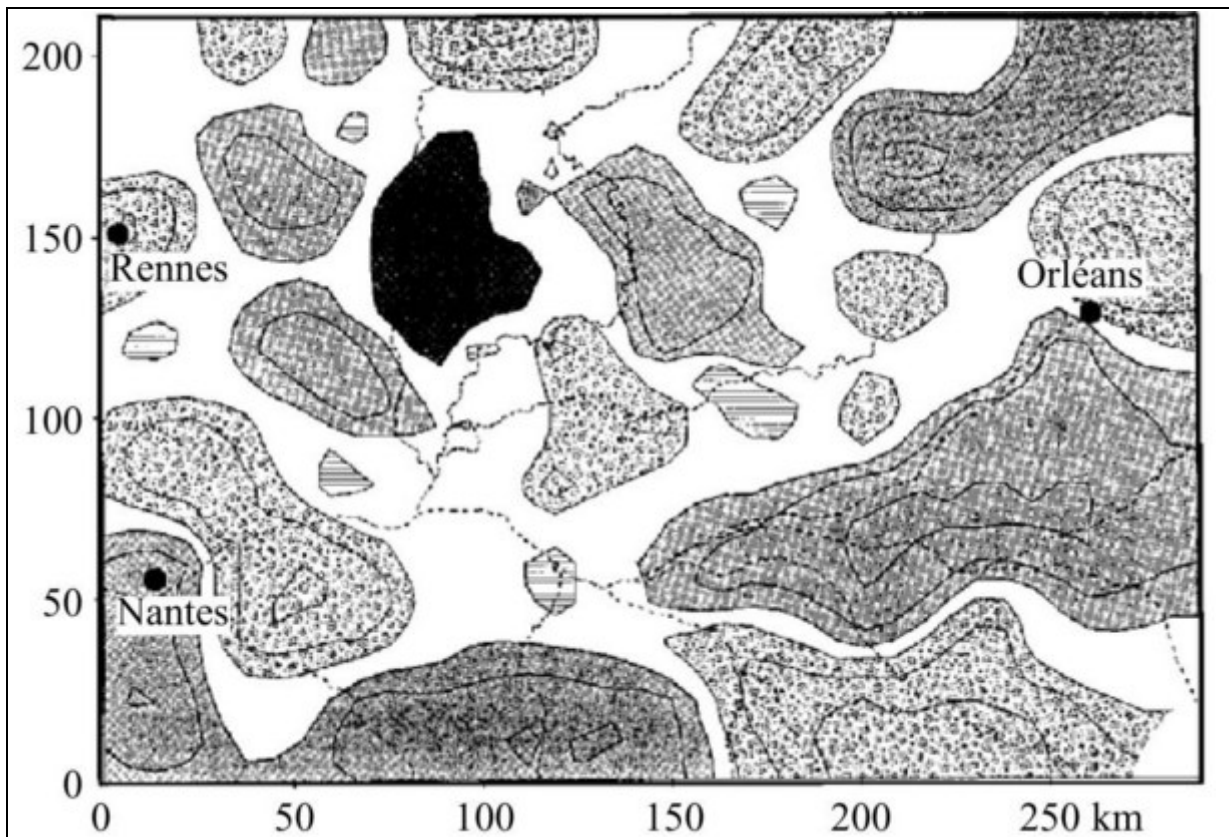
Morfológiai alapon számos taxonómus kimutatta a kocsányos és kocsánytalan tölgy hibridizálásainak nyomait (Magyarországon Mátyás Vilmos munkássága emelendő ki: pl. Mátyás V., 1970a; b). Napjainkban Borovics (2000) mutatott rá arra, hogy amíg Nyugat-Európában a *Qu. robur* és *Qu. petraea* elválasztása jelent tudományos problémát, addig a Kárpát-medencében morfológiailag jobban elválják egymástól a két faj. Kis gyakorisággal találhatók azonban átmeneti formaképzésű, feltételezhetően hibridogén egyedek is (68. ábra). Ennek oka a kontinentálisabb klímában és az ebből fakadó élesebb ökológiai elkülönülésben keresendő. A két faj hibridizálását az introgresszióval részletesebben tárgyaltuk (8. fejezetben).

A molyhos tölgy a kocsányostól morfológiailag jól elválik, viszont a molyhos tölgyön belüli, szűken értelmezett faji rangú taxonok (*Qu. pubescens* s. str. és *Qu. virgiliana*) elkülönítése nem egyszerű feladat. Numerikus taxonómiai módszerekkel (klasszifikációs függvényekkel) mindenesetre a kisfajok esetében is célt érhetünk (Borovics, 2000).

Ma már egyre kevesebb azon termőhelyek száma, ahol a molyhos tölgyek és kocsányos tölgy elegyedése elképzelhető. Ezek közül a Duna–Tisza közének néhány állománya érdemel kiemelt figyelmet (Jánoshalma, Monor, Csévharaszt), ahol minden valószínűség szerint természetes körülmények között is kialakulhatnak a molyhos tölgy × kocsányos tölgy hibridek, és visszakereszteződött introgresszáns formák. Sokszor hallani a lesújtó megállapítást, hogy a talajvíz lesüllyedése miatt a tölgykultúra nem hozható vissza az Alföldre. Ha a talajvizet nem tudjuk megemelni, akkor olyan tölgyekkel kellene próbálkoznunk, amelyek a szárazabb viszonyokat is elviselik. Minden bizonnyal ezek közé tartoznak a Borbás, Simonkai és Mátyás által sokszor idézett, molyhos vagy szőrös fonákú kocsányos tölgy-alakok, vagy a molyhos tölgy × kocsányos tölgy hibridek, introgresszált formák.

A tölgyfajok közötti génkicserélődés cpDNS-elemzések alapján

A cpDNS a zárvatermőknél anyai úton (vagyis tölgyek esetében a viszonylag lassan terjedő makkok révén) öröklődik. Evolúciós léptékben rendkívül konzervatívan viselkedik, új genotípusok kialakulásának esélye kevés, és így különösen alkalmas a fajok közötti génáramlás, azaz az introgresszió kimutatására is.



103. ábra - Kloroplaszt haplotípus csoportok Franciaország középső részén, a Loire völgyében (Petit et al., 1996). Egy-egy azonosan árnyékolt területen azonos haplotípusok mutathatók ki az ott előforduló mindhárom tölgyfaj esetében

Petit és mtsai (1996) Franciaország középső részén, a Loire vízgyűjtőjében kijelölt 200×250 km-es mintaterületen a kocsányos, a kocsánytalan és molyhos tölgy kloroplaszt-DNS-ének (cpDNS) változatait elemezték. A vizsgálat meglepő eredménye az volt, hogy *a három faj meglehetősen nagy méretű foltokban azonos haplotípusokon osztozott. Ez azért különös, mert azt jelzi, hogy a szóban forgó körzeteken belül a három fajhoz tartozó tölgyek faji hovatartozástól függetlenül közös anyai leszármazást mutatnak, vagyis a fajok közötti génkicserélődés mértéke jelentős – legalábbis számos generációt figyelembevéve.* Az időközben nagyobb térségekre elvégzett genetikai leltározások (Petit et al., 2002a; Bordács et al., 2002) a jelenséget Nyugat- és Délkelet-Európára is megerősítették. A jelenség végleges, megnyugtató magyarázatával a kutatók még adósok.



A tölgyek genetikai változatosságát meghatározó fontosabb külső tényezők

A posztglaciális fajvándorlás hatása a cpDNS-vizsgálatok alapján

A tölgyek cpDNS-ének nagy területű, európai léptékű vizsgálata jellegzetes mintázatot tárt fel, amely felhasználható a jégkorszakot követő rekolonizációs útvonalak rekonstruálására is (Petit et al., 2002a; 2002b; III/a színes ábra). Erről részletesebb kifejtés a 7. fejezetben található. A II/a színes ábrán a jelenleg ismert legrészletesebb, mintegy 2600 populáció vizsgálatával készült cpDNS-haplotípus elterjedési térképe látható. A térképen jól kivehető az egyes refúgium-területek rekolonizációs hatása. A Balkánról, ill. a mai Olaszország felől történő rekolonizáció hatása a Kárpát-medencei haplotípus-elemzésekben is igazolható (l. a II/b színes ábrát).

Gyakorlati szempontból különösen figyelemre méltó, hogy nagyobb földrajzi lépték (100 kilométeres távolságok) esetében a származás a haplotípusokkal jellemezhető, hiszen az atlantikus területeken más típusokat találunk, mint a kontinentális területeken. Ez lehetőséget ad a szaporítóanyag-kereskedelem ellenőrzésére is.

Antropogén tényezők hatása a genetikai mintázatra

A fajon belüli genetikai mintázat alakulásában fontos elem az ember általi terjesztés. Egyes kutatók feltételezik, hogy a tölgyfajokat az ember már a neolitikumban is terjesztette, erre utalhat a tölgyfajok elterjedése a fontosabb alpesi hágók mentén. Igazi jelentőséget az emberi terjesztés a XIX. századtól kapott, mivel a tölgyek a minőségre törekvő erdőgazdálkodás középpontjában álltak. Ma már lehetetlen feladatnak tűnik pl. a kocsányos tölgyeseink eredetét kinyomozni, mivel az őshonos kocsányos tölgyes erdőtülszálások a mezőgazdaság expanziójának és a kiterjedt vízrendezéseknek és a folyószabályozásoknak nagyrészt áldozatul estek. A kocsánytalan tölgyesek esetében a nehezebben hozzáférhető, hegyvidéki körzetekben inkább feltételezhető a természeteshez közel álló genetikai mintázatok fennmaradása. Legbiztosabb források e tekintetben a többször sarjztatott, idős kocsánytalan tölgyesek, ahol idegen eredetű makk vagy csemete behozatala nem valószínűsíthető. A feltételezést a hazai tölgyállományokban végzett vizsgálatok cpDNS eredményei is alátámasztják (Bordács et al., 2002).

Nem elhanyagolható az erdőművelés esetenként negatív vagy pozitív hatása sem, bár az erre vonatkozó konkrét adatok ma még ritkák (l. 9. fejezetben). A gazdaságilag kevésbé jelentős molyhos tölgy génkészlete esetében viszont magának a fajnak a kocsánytalan tölgy javára történő visszaszorítása vezethetett leromláshoz. Míg az általában véderdőként számon tartott karsztbokorerdők szerkezetét az erdőgazdálkodás kevésbé alakította át, addig feltételezhető, hogy a záródó lombkoronaszintű xerotherm tölgyesekben a molyhos tölgy részaránya csökkent, mivel a vele együtt előforduló más tölgyfajoktól jobb növekedést reméltek. Ezt figyelembe véve, a hazai molyhos tölgyek jelenlegi génkészlete szintén erodálódhatott a természetes állapotokhoz képest.

A tölgyek genetikai diverzitása

A tölgyfajok esetében, különösen a *Lepidobalanus* szekcióban a fás növények átlagánál lényegesen magasabb diverzitás értékeket találtak, ide tartozik a kocsányos és a kocsánytalan tölgy is(vö. a 70. és a 48. táblázatot). Az állélszám területtől függően változó, Kremer és



mtsai (1991) pl. Franciaországban 2,41-es átlagos allélszámot találtak, ami rendkívül magas. 15 izoenzimlokusz átlagában a diverzitás (H_{ES}) mindkét faj esetében 0,26 felett volt. Ennél magasabb diverzitásértékeket csak az akácnál találtak. A populációk differenciáltsága (G_{ST}) is magasabb az átlagnál.

A genetikai variancia megoszlása a fajon belül

A kocsányos és a kocsánytalan tölgy populációit egységes fajkomplexnek tekintve, a fajon belüli allozimatus genetikai diverzitásnak mindössze 3–4 százalékát lehet a populációk közötti szintre visszavezetni (69. táblázat). A cpDNS vizsgálatok ugyanakkor ettől lényegesen eltérő eredményeket szolgáltatottak: a kloroplaszt DNS-ből meghatározott diverzitásnak mindössze 9%-a korlátozódik a populáción belül kimutatható változatosságra, a többi populációk közötti különbségekben mutatkozik. Ez az organellumok anyai öröklődésével függ össze és igazolja a cpDNS haplotípusok szintjén mutatkozó fajon belüli elkülönülést (103. ábra). A cpDNS elemzés alapján kirajzolódó, aránylag kis területű haplotípus-körzetek ökológiai nem értelmezhetők, de regionális (származási körzet) szintű azonosításra alkalmasak lehetnek (Petit et al., 1993).

Lokusz	Teljes géndiverzitás (heterozigózis) H_{ET}	A diverzitás komponensei (%)		
		G_S egyedek	G_{GT} fajok	G_{ST} populációk
		között		
<i>Allozimatus diverzitás</i>				
Savas foszfatáz (ACP)	0,487	94,7	4,8	0,5
Diaforáz (DIA)	0,567	93,6	4,7	1,7
Foszfo-gluko- izomeráz (PGI)	0,241	92,6	2,7	4,7
Foszfo-gloko- mutáz (PGM)	0,323	84,3	7,9	7,8
Átlag	0,404	91,3	5,0	3,7
<i>cpDNS-diverzitás</i> (restrikciós-enzim lokuszok)				
Aval	0,489	7,5	4,2	88,3
Cfol	0,489	7,5	4,2	88,3
Hindui	0,461	11,5	0,05	88,5
Átlag	0,480	8,8	2,8	88,4

69. táblázat - A kocsánytalan és kocsányos tölgy (*Quercus petraea* és *Qu. robur*) fajkomplex allozimatus és kloroplaszt-DNS diverzitásának komponensei (Kremer et al., 1991)

Megjegyzés: a diverzitás-értékeket a két faj összevont adataiból számították. H_{ET} = a lokuszon talált allélgörököségéből számított teljes diverzitás mértéke; G_S = a populáción belül, egyedek között mért diverzitás aránya (%); G_{GT} = a fajok közötti különbség okozta diverzitás aránya (%); G_{ST} = a fajon belül, populációk közötti különbségek okozta diverzitás aránya (%)



Kocsányos és kocsánytalan tölgy diverzitása és genetikai elkülönülése

A két faj elkülönülése sem allozimatus, sem kloroplaszt-DNS differenciálódás alapján nem látszik nagymértékűnek.

A 69. táblázatban látható adatok alapján a differenciálódás fajok közötti komponense (G_{GT}) a vizsgált 4 enzim átlagában 5%, a három kloroplaszt-DNS restrikciós enzimre pedig 3%.

A két faj sejtmag-genomját vizsgálva is rendkívül alacsony szintű eltérés mutatható ki: átlagosan 0,5% és csak a legjobban elkülönülő területeken éri el a 3,3%-ot (Bodénés et al., 1997).

A két faj diverzitásának egybevetése is nagyon hasonló viszonyokat mutat, ahogy azt a 70. táblázat adatai érzékeltetik. Sem az allozimatus, sem a cpDNS diverzitásadatai nem térnek el egymástól a két fajban. A két faj párosodási, génáramlási jellemzői tehát nagyon hasonlóak.



Génlokusz	Effektív allélszám (A_{ES})	Genetikai diverzitás (H_{ES})	Effektív allélszám (A_{es})	Genetikai diverzitás (H_{es})
	Kocsánytalan tölgy		Kocsányos tölgy	
<i>Allozimátikus diverzitás</i>				
Alanin-amino-peptidáz (AAP)	2,25	0,556	2,87	0,652
Savas foszfatáz (ACP)	1,98	0,495	1,73	0,421
Diaforáz (DIA)	2,38	0,579	2,20	0,546
Malát-dehidrogenáz 1.lokuszt(MDH1)	1,00	0,000	1,00	0,000
Malát-dehidrogenáz 2. lokuszt(MDH2)	1,00	0,000	1,00	0,000
Foszfo-gluko-izomeráz (PGI)	1,35	0,260	1,28	0,221
Foszfo-gluko-mutáz (PGM)	1,27	0,212	1,38	0,275
15 allozim lokuszt átlagában	1,48	0,266	1,50	0,264
<i>cpDNS-diverzitás (restrikciós-enzim lokusztok)</i>				
Aval	1,80	0,444	1,99	0,498
Cfol	1,80	0,44	1,99	0,498
Hindin	1,88	0,469	1,82	0,451

70. táblázat - Kocsányos és kocsánytalan tölgy genetikai diverzitásának összehasonlítása (Kremer et al., 1991)

A genetikai változatosság földrajzi mintázata

A kocsánytalan tölgy változatossága földrajzi mintázatának jellemzésére Kremer és mtsai (1998) a populáción belüli diverzitási együtthatók és három földrajzi változó (földr. hosszúság és szélesség, tengerszint feletti magasság) közötti kapcsolatot vizsgálták. A négy diverzitási koefficiens mindegyike korrelált vagy a hosszúsággal, vagy a szélességgel, demonstrálva, hogy a tölgyeknél a genetikai változatosság térbeli elhelyezkedése nem véletlen. Az alábbi kapcsolatokat találták a szignifikánsnak:

- a rügyfakadás sokkal változatosabb a nyugati származásokban és magasabb fekvésben;
- a déli populációk fakadása korábbi, mint az északabbiaké;
- a magassági növekedés változatosabb a déli populációkban;
- a lokuszonkénti allélszám növekszik keleti irányban;
- az egyensúlyi heterozigózis nyugati irányban nő és a magassági fekvéssel csökken.

A két utolsó pontban említett izoenzim adatok földrajzi hosszúsággal való erős korrelációjával kapcsolatban figyelemre méltó, hogy a két diverzitási paraméternél (allélszám



és heterozigócia) ellentétes irányú a kelet-nyugati trend. Ennek magyarázatára szolgálhat az a feltételezés, hogy a jégkorszak alatt az Ibériai-félszigeten a refúgium-populációk mérete kisebb volt, mint az Appenni-félszigeten vagy a Balkánon. A valószínűsíthető drift egyenes következménye, hogy kevesebb allél található az Ibériai-félsziget hatásterületéhez tartozó nyugat-európai populációkban. A heterozigózis esetében viszont úgy tűnik, hogy azok a régiók mutatják a legmagasabb értéket, amelyek a faj termőhelyi optimumát képezik és amelyek túlnyomóan Nyugat-Európában találhatók (Kremer et al., 1998). Emiatt a heterozigózis kelet felé csökken.

A tölgyek esetében is kimutatható, hogy a mennyiségi tulajdonságok populációk közötti különbségei lényegesen nagyobbak az izoenzim- vagy DNS-alapú génmarkerek szolgáltatotta értékeknél, ahogy ez el is várható. Az eddigi tapasztalatok szerint az elterjedési terület központi részének populációi mutatják a legjobb növekedést, amelyet csak részben lehet a termőhelyi optimumon tapasztalható kiélezettebb kompetíciós hatásokkal magyarázni. Ebben egyes feltételezések szerint a rendszeres erdőművelési tevékenység is szerepet játszhat.

Krahl-Urban 1950-ben, az alsó-szászországi Bramwaldban létesített kocsányos és kocsánytalan tölgy származási kísérletének eredményei fél évszázad után meggyőzően mutatják nemcsak a növekedésben kimutatható populációk közötti különbségeket, hanem a rezisztencia eltéréseit is. A területet erőteljes rovarkár érte, amit jelentős pusztulás követett, egyes származások szinte teljesen kigyérültek, míg mások érintetlenek maradtak (III/b, c színes ábrák). A vizsgálatok szerint a származások közötti különbségeket erősen befolyásolta a populáció fakadási ideje: a korábban fakadókat nagyobb károsítás érte. (A későn fakadókat a rovargradáció megkímélte). A kocsányos tölgy származások átlagban korábban fakadtak, de az átfedés a kocsánytalan tölgyvel nagy, mindkét csoportban vannak ellenállóbb és érzékeny származások.

A déli populációk magassági növekedésében tapasztalható nagyobb változatosság egyrészt a mediterrán, lassúbb növekedésű fajokkal (pl. *Qu. pubescens*) történő hibridizációra vezethető vissza, másrészt feltételezhető, hogy a magassági növekedés jelentősége az egyedi fitness szempontjából dél felé csökken más tulajdonságok javára (pl. szárazságtűrés).

Három európai léptékű, tölgy származásvizsgálattal foglalkozó tanulmány is megállapítja, hogy a *déli populációk (a bükkhöz hasonlóan) korábban fakadnak*, amely azért érdemel külön figyelmet, mert számos jól dokumentált esetben (pl. fenyőféléknél, észak-amerikai tölgyfajoknál) a déli származások éppen későn fakadásukkal tűnnek ki. A jelenség arra utal, hogy a tölgyeknél, és talán a bükknél is, a fenológiai ciklus szabályzásában *a termoperiódus helyett a nedvességi viszonyok játsszák a fontosabb szerepet*, ami a tölgyek élőhelyének ismeretében nem is lenne meglepő. Ez az elképzelés még bizonyításra vár.

Bükk

A bükk (*Fagus sylvatica*) diploid faj ($2n = 24$), poliploidjai nem ismertek. Szélbeporzó, egylaki, váltivarú virágokkal. Jól ismert, hogy a bükk terméshozása rapszódikus, akár 10 éves időszakok is eltelhetnek megfelelően tömeges termés nélkül. A termés mennyiségét a virágkezdemények kialakulása idején uralkodó klimatikus tényezők határozzák meg (Mátyás V., 1965; 1969). A bükkmakk állatok révén történő távolsági terjesztése sokkal kevésbé jelentős, mint a tölgy esetében.

A bükk döntően idegenbeporzó (allogám) faj: pollenje jól repül és nagyobb térségek között képes génáramlást fenntartani. Mindamellet virágportermése mérsékelt, mint pl. a fenyőké, így csekélyebb mérvű génáramlás feltételezhető.



Elterjedésének ökológiai határai

Az európai bükk a kontinens mérsékelt atlanti-szubatlanti klímájú, középső részén összefüggő elterjedést mutat. Míg Dél-Angliában és Dél-Svédországban sík vidéken éri el északi határait, Dél-Európában előfordulása felszakadozott, montán jellegű. A Pireneusokban, az Appenineken, de az Ukrán- és Déli-Kárpátokban (Fogaras) is 1400–1600 m között erdőhatárt alkot. A bükk elterjedésének határát a légnedvesség és a kontinentalitás jelöli ki. Bár jól tűri a téli hideget, a kései fagyokra érzékeny (emiatt hiányzik a fagyzugos völgykatlanokból). Az európai bükk klímaoptimuma kb. 10 °C évi és 18 °C júliusi középhőmérséklet, 800–1000 mm csapadék mellett.

Magyarországon elterjedésének súlypontja a kontinentálisabb Északi-Középhegységben 18,5 °C júliusi középhőmérséklet mellett mindössze évi 650 mm csapadékú hegyvidékre esik. A csapadékosabb (évi 700-800 mm) Dunántúlon 19 °C, sőt a Dél-Dunántúlon (Zselicség) 20,5 °C júliusi átlaghőmérséklet mellett is még előfordul, ez egyben elterjedési határát is kijelöli.

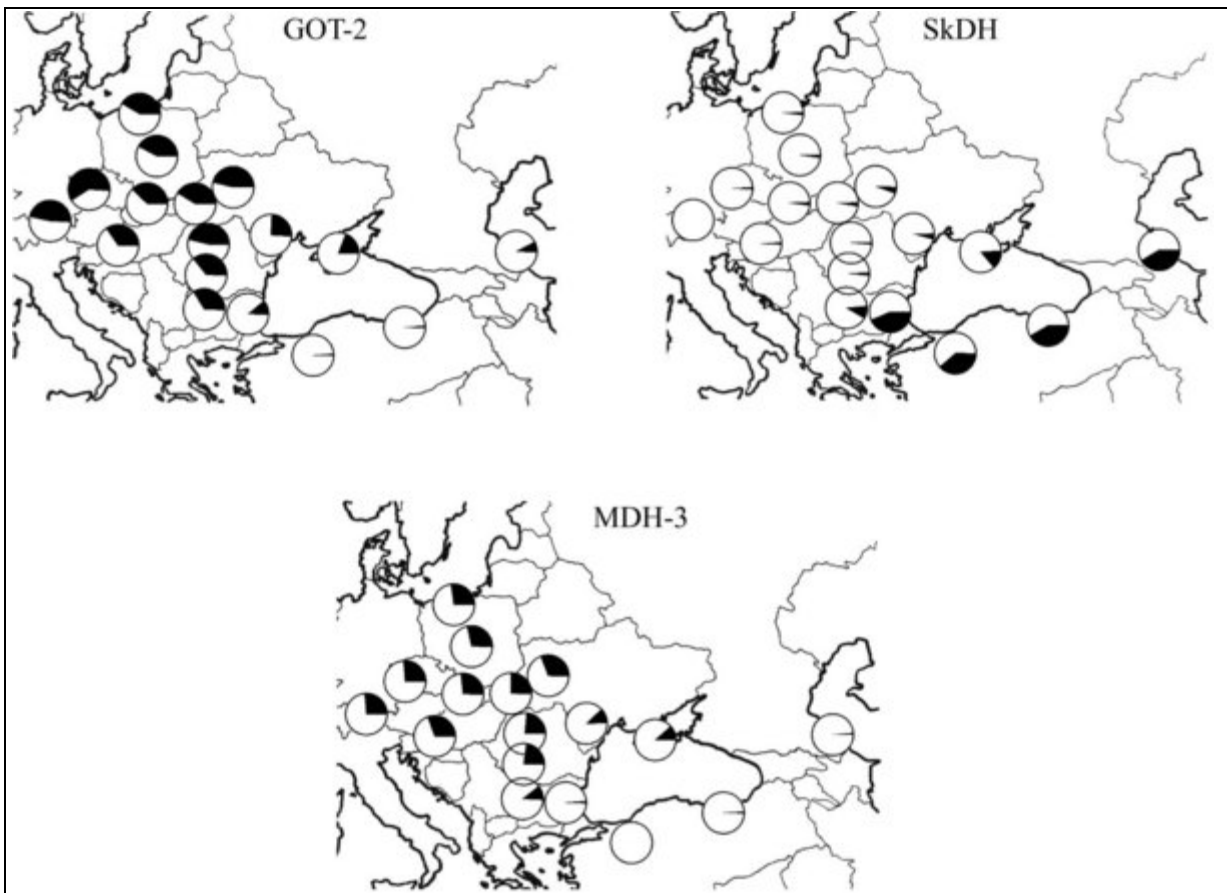
A keleti bükk (*Fagus orientalis*) elterjedésének súlypontja a Fekete-tenger kis-ázsiai partvidéke és a Kaukázus, de Iránban (Elburz) és Szíriában is vannak elszórt előfordulásai. Az európai és keleti bükk elkülönülésére a továbbiakban visszatérünk. A két faj együttes területe 17 és 20 millió ha között van, az előbbi faj Európában a teljes erdőterület mintegy 10 százalékát foglalja el.

Taxonómiai elkülönítés és genetikai változatosság az áréában

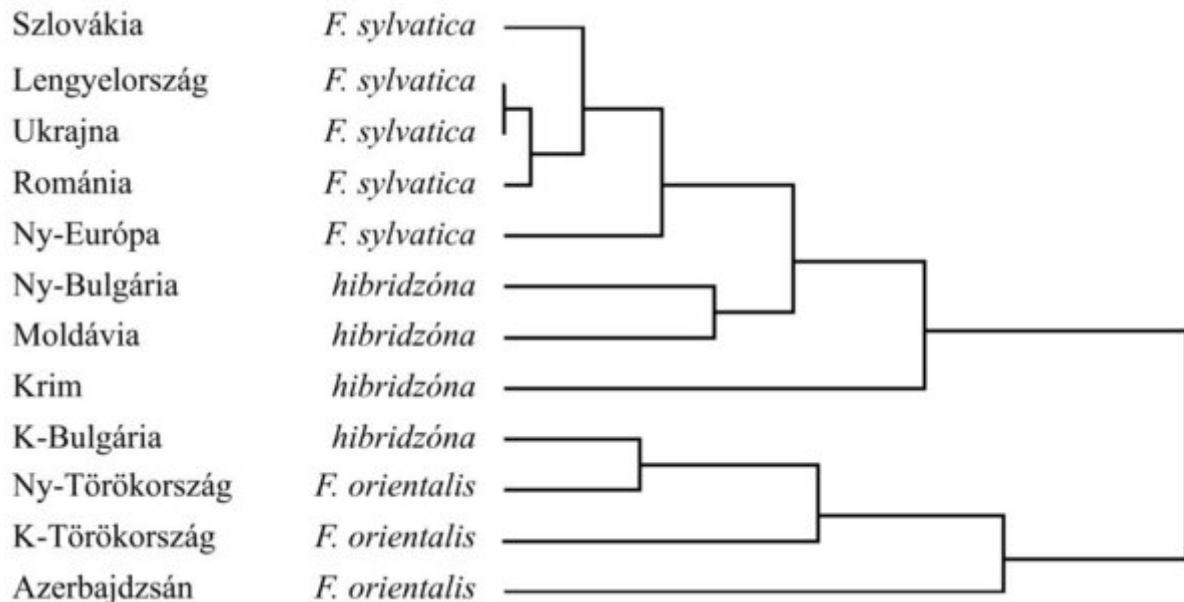
Az európai (*F. sylvatica*) és a keleti bükk (*F. orientalis*) elhatárolása nem egyértelmű. A két faj közötti átmenetet, a *F. moesiaca*-t a Balkán-félszigeten egyesek alfajként, mások harmadkori reliktumként, mint önálló fajt tartják nyilván. Ugyanígy néhányan külön fajnak tartják a Krím-félszigeten előforduló populációkat *F. taurica* néven. A krími bükk előfordulását a Közel-Kelet egyes pontjairól is leírták.

A taxonómiai felosztás ellenőrzésének egyik lehetősége az izoenzim-vizsgálat, amely a genetikai távolság becslésére ad lehetőséget. L. Paule (in: Madsen, 1995) 12 enzimlokusz vizsgálata alapján kísérelte meg a két alapfaj (*F. sylvatica* és *orientalis*) elkülönítését.

A genetikai távolság értékek alapján megállapítható, hogy az európai bükk áréán belül kisebb a differenciálódás mértéke, mint a keleti bükk áréájában. Ez utóbbi faj előfordulásai erősebben fragmentáltak. A két faj közötti választóvonal Bulgárián át Thesszáliáig húzódik. Míg a kelet-bulgáriai Sztrandzsa-hegység bükkösei a keleti bükkhöz sorolhatók, a Rodope- és Rila-hegységben már az európai bükk fordul elő. A keleti bükkre jellemző allélok egyes déli-kárpátoki és moldáviai bükkösökben is megtalálhatók. A két faj introgressziós zónája Nyugat-Bulgária és Macedónia területén található. A krími bükk az izoenzim-elemzések szerint egyértelműen köztes helyzetet foglal el (104., 105. ábra).



104. ábra - A bükk földrajzi genetikai mintázata Kelet-Európában 3 enzimrendszer allégyakorisága alapján. Mindhárom lókuszt (GOT-2, SkDH, MDH-3) esetében 2-2 allél fordult elő számottevő mértékben (Paule, 1995)



105. ábra - A bükk nagyobb elterjedési körzetei genetikai távolsága izoenzim elemzés alapján. A hibrid zónaként szereplő területek közül a Krim és Moldávia nem sorolható a *F. moesiaca* előfordulásaihoz (Paule, 1995)



Jégkorszaki vándorlása

A faj posztglaciális (utolsó jégkorszak utáni) vándorlása a fajon belüli változatossági mintázat alakításában szerepet játszhatott. Általában elfogadják, hogy a mai elterjedési terület populációi több jégkorszaki refúgiumból vándoroltak vissza. A fő európai refúgiuma pollentérképek tanúsága szerint a felső Adria partvidékén, a mai Horvátország és Veneto vidékén, részben jelenleg tengerrel előtört területen (vö. a 74. ábrával) tételezhető fel, ezen kívül néhány kisebb, másodlagos refúgiumpopulációt feltételeznek Délnyugat-Európában is (Huntley – Birks, 1992; Comps et al., 1991). A mikrofosziliák elemzése alapján a Kárpát-medencei bükkösök korát Észak-Magyarországon 5000 évre tehetjük (76. ábra), megjelenésük a Délnyugat-Dunántúlon feltehetőleg korábbi, 6000 évvel ezelőtti. A Balkán helyett az észak-adriai térségi bevándorlás mellett szólnak az első cpDNS-vizsgálatok, amelyek szerint nagyon feltűnő különbség van a *Fagus sylvatica*-ként számontartott taxon és a *F. orientalis* között. Ez megkérdőjelezi a Kárpát-medencei bükkpopulációk sokak által feltételezett balkáni eredetét. A *F. moesiaca* előfordulási helyét a keletről, illetve nyugatról visszavándorló bükkfajok találkozási zónájaként értelmezhetjük.

Antropogén hatások

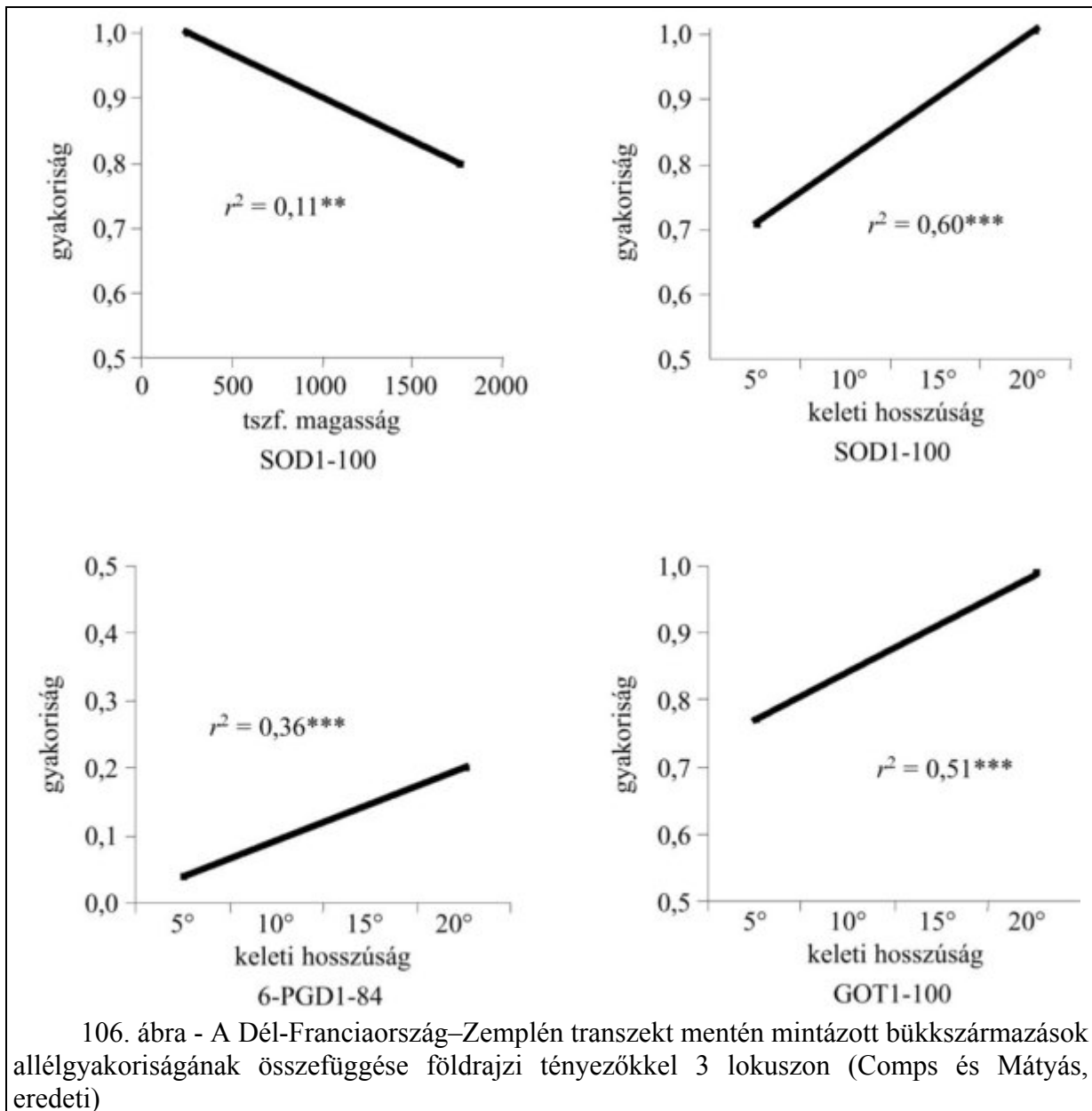
A bükk a korábbi évszázadokban fülledékenysége miatt nem tartozott a megbecsült fajok közé, tűzifának, faszénnek dolgozták fel, vagy hamuzsirt főztek belőle. Emiatt csemetenevelésével, mesterséges felújításával kevesebbet foglalkoztak, mint a tölgy esetében. Így a jelenlegi populációk aránylag a legkevésbé bolygatottak a gazdasági fafajok közül, és feltételezhető, hogy viszonylag jól őrzik a természetes genetikai mintázatot. Hazánkban az üzemtervek a Bakonyban a bükk területének mérsékelt növekedésére utalnak a múlt század óta (Mátyás Cs., 1986), és ez a Dél-Dunántúlon is helyenként valószínűsíthető. (Ugyanakkor Németországban, Lengyelországban nagy területeken a bükköt fenyvesekkel cserélték fel.)

Fajon belüli változatosság

A bükk allozimatus változatossága Közép-Európában

A bükk teljes európai áréáját több nemzetközi projekt keretében elemezték izoenzim-változatosságra. Paule (1995) elemzése az európai populációkon kívül a kisázsiai és kaukázusi keleti bükk előfordulásokra is kiterjedt (104. ábra). Comps, Mátyás, Geburek és Letouzey (1998) egy Dél-Franciaországtól a Zempléni-hegységig terjedő transzekt mentén elemezték 11 enzimrendszert, ebben a magyar populációk is kielégítő alapossággal meg vannak mintázva. A 11 izoenzim-lokuszt adatai alapján a magyarországi populációk a kelet-ausztriaiakkal közös csoportba sorolhatók. Ez arra utal, hogy a populációk közötti génkicserélődés hatékony, illetőleg az egyes bükk-körzetek elkülönülése újabb keletű lehet. Mindez természetesen nem jelenti azt, hogy más lokuszokon nem lehet differenciálódás, ezért helytelen volna az újabban kialakított származási körzeteket figyelmen kívül hagyni.

A magyar-keletosztrák populációk nagy valószínűséggel evolúciósan idősebbek, mint a belső-ausztriai vagy délnémet populációk, ugyanis a géndiverzitás mértéke az Alpok mentén nyugati irányban csökken. A mintázott transzekt mentén több lokuszra a keleti hosszúsággal korreláló allélgyakoriság volt kimutatható, ami a vándorlás tényét erősíti meg. Egyes lokuszok esetében a tszf. magassággal változó allélfrekvencia is jelentkezik, ez az allélek ökológiai jelentőségére utal (106. ábra).



Összefoglalva, az izoenzim vizsgálatok általános tapasztalata, hogy a bükk áréáján belül felismerhető egyfajta földrajzi mintázat. Általánosságban a differenciáltság mértéke populáción belül és populációk között is dél felé növekszik. A mediterrán térség populációi emellett magasabb polimorfizmust (több allélt) mutatnak egyes lokuszokon. Mindez a posztglaciális vándorlásra, azaz a földközi tengeri populációk régebbi eredetére, valamint a mediterrán bükk áréa nagyobb mérvű fragmentáltságára vezethető vissza.

Növekedés és a törzsalak változatossága

A legkorábbi származás-összehasonlító kísérleteket a Göttingeni Egyetem erdőművelés professzora, Krahl-Urban létesítette 1951 és 1959 között. A közel négy évtizedes megfigyelések megerősítették, hogy a bükk esetében a magassági növekedés ritmusa változó, a kezdeti évek-évtizedek eredményei nincsenek szoros korrelációban a későbbi növekedéssel. Ez a bükk közismerten plasztikus viselkedése mellett összefügghet azzal is, hogy a fafaj



speciális ökológiai igényei miatt a felső koronaszint védelme nélkül létrehozott telepítések a kezdeti években sokat szenvednek a számukra kedvezőtlen körülményektől (kései fagyok, vad- és egérkár, gyomkonkurencia stb.). Ez évtizedekre visszavetheti az öröklött tulajdonságok érvényesülését (71. táblázat).

Kor (év)	2	3	5	7	11	17	28
2	1,00						
3	0,93	1,00					
5	0,70	0,73	1,00				
7	0,54	0,61	0,77	1,00			
11	0,07	0,19	0,42	0,81	1,00		
17	0,18	0,32	0,47	0,82	0,80	1,00	
28	-0,14	-0,05	0,04	0,17	0,26	0,41	1,00
32	0,20	0,19	0,35	0,25	0,01	0,24	0,52

71. táblázat - Kor-korrelációs mátrix bükk származások magassági növekedésére, Krahl-Urban kísérletében (Kleinschmitin: Madsen, 1995)

Krahl-Urban kísérleteiben 30 éves korra 25–30%-os eltérés mutatkozott az egyes német származások magassági növekedése között. A különbségek azonban nem köthetők sem földrajzi klínákhoz, sem tszf. magassághoz: a legjobban növekedő populációk között sík vidéki és középhegységi származások is vannak (IV/a, b, c színes ábrák). Gyakorta aránylag közeli származások is nagyon eltérő teljesítményt nyújtanak. Egyes tájakban azonban a jó növekedésű származások többségben vannak, így Németországban a Fekete-erdő és a Bayerische Wald területén (Kleinschmit in: Madsen, 1995).

Nemzetközi összehasonlításban a délkelet-európai populációk kiemelkedően jó kezdeti növekedést mutatnak. A délkelet-európai populációk jellegzetessége még a csemetekori, viszonylag nagy rügy- és hajtásszám vagy levélfelület. A levelek mérete észak felé és a tszf. magassággal csökken, ugyanakkor a déli származások levélvastagsága nagyobb, transzspirációjuk erősebb.

A törzsegyenesség geográfiai mintázatát többen elemezték. A villásodás és a törzsegyenesség sem mutat egyértelmű földrajzi trendet, bár a szlovák, a horvát és a romániai származások általában kedvezőbb alakúak, mint a németországi vagy a svájci populációk. Egy adott régió belül nagyon eltérő minőségű állományok fordulhatnak elő, egyes populációkból hiányozhatnak a jó törzsalakú genotípusok. A legjobb alakú populációk eltérő régiókból származnak. Figyelemre méltó, hogy a genotípus–termőhely kölcsönhatás az alaki tulajdonságokra is kiterjed. Így pl. kimutatható, hogy a villásodást mikrotermőhelyi tényezők befolyásolják (feltételezhető pl. a kései fagyok hatása).

A növekedés és a törzsalak genetikai mintázata mozaikos kistérségi változatosságra enged következtetni, amit csak akkor lehet ökotípusosnak nevezni, ha sikerül a mintázatot ökológiai tényezőkkel összefüggésbe hozni: ez eddig még nem bizonyított.

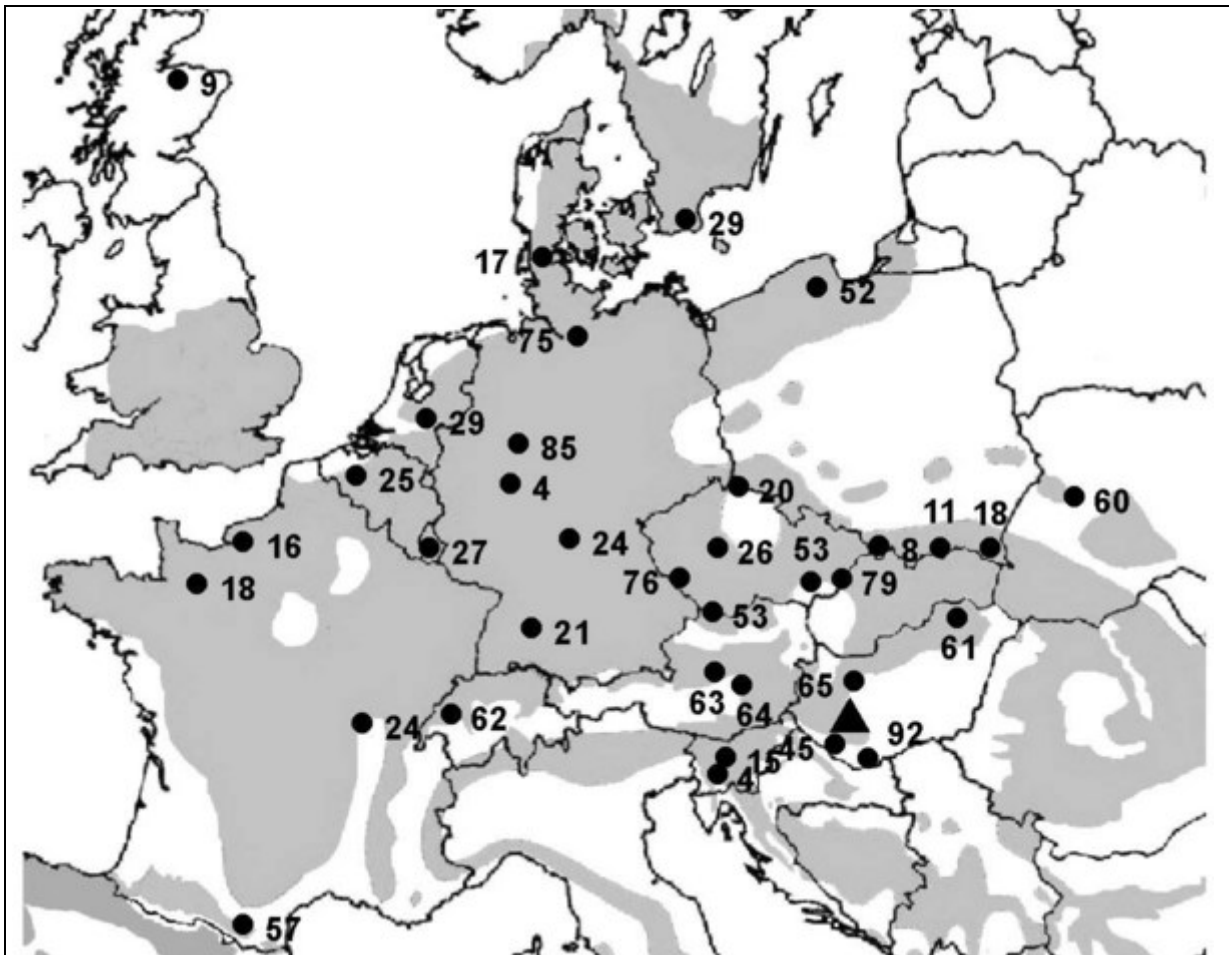
Fenológiai eltérések az áréán belül

A bükk származási kísérletek adataiból ismert, hogy a rügyfakadás időpontja jól öröklődő tulajdonság (V. színes tábla). A fakadási időpont kísérleti helyszíntől és évektől függetlenül konzisztens, a származások sorrendje nem változik jelentősen. A fakadás és a csapadék között nem állapítható meg kapcsolat, azonban a *hőmérséklettel* igen. A nemzetközi



IUFRO származási kísérletben a fenofázis és az eredeti helyszín évi középhőmérséklete $P = 5\%$ szinten szignifikáns kapcsolatot mutat (Madsen, 1995). A hőmérséklet jelentőségét bizonyítja a tszf. magasság hatása is. Eszerint egy nap fakadási vagy lombszínűzési különbség mintegy 120 m magassági eltérésnek felel meg (Brinar *in*: Paule, 1995).

A bucsutai (Zala m.) származási kísérletben végzett megfigyelések jól értelmezhető *fenológiai földrajzi mintázatot* mutattak ki Közép-Európára. Eszerint a Német-Lengyel-síkság és -dombvidék származásai általában későn fakadók. Különösen késői fakadásúak a délkelet-lengyelországi származások, amelyek a Beszkidek, ill. Kárpátok északi lejtőiről származnak. Ugyanakkor a cseh–morva, valamint az alpesi származások hasonlóan korai fakadásúnak bizonyultak, mint a hazai dunántúli, ill. zempléni populációk. A mediterrán peremterületen és az atlanti térségben (Anglia, Németalföld) ugyancsak későn vagy igen későn fakadó populációk találhatók (107. ábra). Megállapítható azonban, hogy egyes populációk jelentős mértékben eltérhetnek az általános trendtől, aminek a magyarázatát feltehetőleg a származási hely mikroklimatikus körülményeiben kell keresni. Ezeket az összefüggéseket más nemzetközi kísérletek is megerősítik (Wühlisch et al. *in*: Madsen, 1995).



107. ábra - A magyarországi bükk származási kísérletben, Bucsután megállapított fenológiai eltérések a populációk átlagában. Az ábra a telepítés utáni évben, a 14. héten kihajtott bükkcsemeték százalékos arányát mutatja az eredeti származási helyekre vetítve. A kísérlet helyszínét háromszög jelzi (Horváth V. adatai alapján szerk. Mátyás Cs.; a háttérként használt áre térkép Geburek, Bonfils, Stephan és Nebenführ munkája)



Összefoglalva megállapítható, hogy a fenológiai viselkedés a bükk esetében *kontinentális trendet* mutat, az atlanti populációk későn fakadnak, később fejezik be vegetációjukat, azaz az éves ciklusban magasabb hősszeg-küszöbértékekhez adaptálódtak. A kontinentális helyszínek, ill. montán fekvések populációi korán fakadók, vegetációjukat korábban fejezik be. Itt is ki kell emelni, hogy a tölgyhöz hasonlóan ez a fenyőknél tapasztalt fenológiai mintázattól eltér.

A nagytérsegi trenden belül aránylag kisebb távolságra is eltérő viselkedésű populációk fordulhatnak elő. A különbségeket a mezoklimában mutatkozó eltérésekkel csak részben lehet magyarázni.

Fekete nyár (Bordács Sándor – Borovics Attila)

Európa nagy részén már eltűntek azok az erdőtársulások, amelyekben a fekete nyár (európai fekete nyár, *Populus nigra*) fennmaradása, természetes evolúciója biztosított volt. Ennek egyik oka a 19. század közepén elkezdődött folyószabályozások, árvízmentesítési munkák, lecsapolások által okozott drasztikus termőhelyi átalakulás. Ezek következményeként a puhafás ligeterdők termőhelyeinek jelentős része a hullámtereken kívül került, szárazzá vált, a helyüket pedig szántóföldi művelés foglalta el. A 20. században a megmaradt fekete nyár termőhelyeken további térvesztéséhez vezetett a nemesített nyár fajták elterjedése.

A másik ok egy észak-amerikai közelrokon faj, az amerikai fekete nyár (*Populus deltoides*) introgressziója. A *P. deltoides* a hibridnyárok előállításakor a legelterjedtebb keresztezési partnere az őshonos fekete nyárnak. A két faj és hibridjeik (azaz a köztermesztésben lévő nemesnyár fajták többsége) kölcsönösen megtermékenyíthetik egymást. Mindez komolyan fenyegeti az élőhelyének megfogyatkozása miatt amúgy is veszélyeztetett fekete nyár fajazonosságát. A szórványban megmaradt populációk felújulása is nehézségekbe ütközik, mert a környezetükben – általában nagy tömegben – lévő nemesnyár ültetvényekből idegen pollen érkezik és így a fekete nyárok természetes újulatában spontán fajhibridek jelennek meg, amellyel tovább csökken a „tisza” fekete nyár egyedek száma (Borovics et al., 1999). A fekete nyár genetikai vizsgálatai elsősorban az introgresszió problémájának feltárására irányultak, a továbbiakban elsősorban erre térünk ki.

A faj taxonómiai és genetikai elemzése markerek segítségével

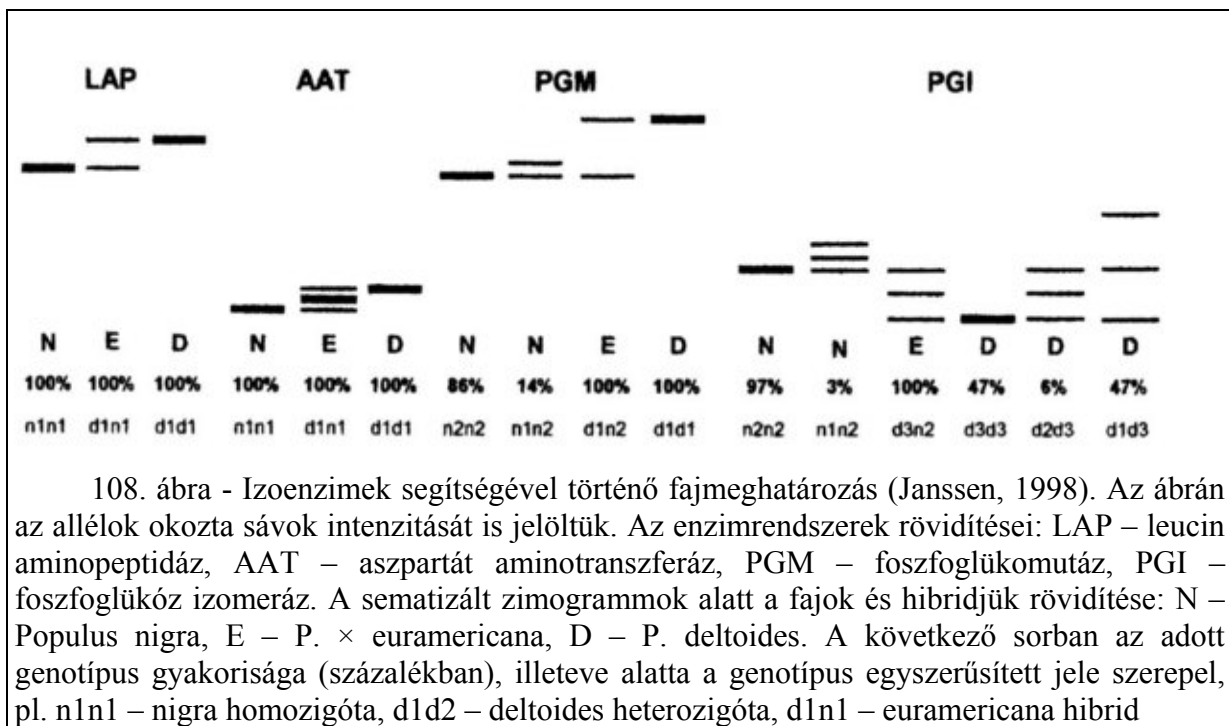
Az európai fekete nyár taxonómiai státusza még ma sem teljesen tisztázott. Egyes bélyegek az amerikai fekete nyárra (*Populus deltoides*), mások a balzsamos nyárokra (*Tacamahaca* szekció) emlékeztetnek. A *P. deltoides*-el való kapcsolatának és attól történő elkülöníthetőségének elemzése azért fontos feladat, mivel a hibrid nyárfajták többsége a *P. deltoides* × *Populus nigra* keresztezési kombinációból kerül ki (*P. × euramericana*). A két fekete nyár faj évmilliókkal ezelőtt elvált egymástól. Ennek ellenére a kereszteződés a két faj között lehetséges. A *P. deltoides* csaknem 300 éve került Európába, és nem kizárt, hogy az introgresszió a fekete nyár genomját az elterjedési terület egy részén már befolyásolta. Ezért a két faj elkülönítésére használható markereket akkor tekinthetjük fajspecifikusnak, ha mindkét faj reprezentatív mintáiban és az egész elterjedési területre vonatkozóan kimutathatók.



Biokémiai markerek

Számos szerző alkalmazott biokémiai markereket nyár hibridek elkülönítésére. Például Malvolti et al. (1991) a *Populus deltoides* × *Populus nigra* ellenőrzött keresztezésekben papírkromatográfiás elválasztással el tudta különíteni a hibrideket a szülőfajoktól, de klónazonosításra már nem volt alkalmas az eljárás.

Izoenzim-markerekre alapozott genetikai vizsgálatokkal egyértelműen el lehet különíteni az amerikai feketenyár (*Populus deltoides*) egyedeit az európai feketenyárakétól (*Populus nigra*) (Janssen, 1998). A módszer ebből következően alkalmas a hibridek kimutatására is. Mivel az izoenzimek esetében több egymástól függetlenül öröklődő lókuszt is rendelkezésre áll a hibridizáció kimutatására (108. ábra), ezért ez esélyt adhat arra, hogy nem csupán a hibrideket azonosítsuk, hanem az introgressziós, visszakereszteződési folyamatokat is nyomon kövessük.



DNS változatosság

Ahogy erre már a 2. fejezetben is utaltunk, a faji hovatartozás azonosításában a DNS markerek is jól használhatónak mutatkoztak. Rajora és Dancik (1995) már intraspecifikus variációt is ki tudott mutatni a *P. nigra*, *P. deltoides* és *P. maximowiczii* esetében. Például a feltehetően belső-ázsiai eredetű *P. nigra* 'Italica' egyértelműen elkülöníthető volt más fekete nyár klónoktól. Hazánkban Törjék és mtsai (2001) mutatták ki a RAPD markerek alkalmasságát klónok azonosítására (l. 2. fejezetben).

Heinze (1997, 1998) ismertetett olyan PCR-markeren alapuló eljárást, amely specifikus a *P. deltoides*-re és a *P. nigra*-ra. Ezek a markerek lehetőséget biztosítanak a *P. nigra* fajtisztaságának genetikai ellenőrzésére, illetve a *P. deltoides* hibridek (*P. × euramericana* klónok) elkülönítésére. A módszer egyszerűsége révén alkalmas rutin jellegű, nagyszorozatú tesztekre is.



A fekete nyár európai genetikai leltározásának eredményei

A fekete nyár természetes hibridizációjának ill. introgressziós fenyegetettségének mértéke molekuláris markerek segítségével, azok kombinált elemzésével jól becsülhető. Ezt felismerve végezte el egy európai kutatócsoport (EUROPOP) 9 ország 6 folyórendszere mentén az európai fekete nyár populációk genetikai állapotleltározását (van Dam, 2002). A projekt keretében specifikus izoenzim, cpDNS, mikroszatellit és AFLP markerek fejlesztésére és nagy mintaszámon elvégzett tesztelésére került sor. A vizsgálatba a résztvevő országok génbankjaiban elhelyezett közel 1000 fekete nyár klónt és 23 természetközeli populációt vontak be. A legfontosabb eredményeket a 72. táblázat összegzi.

	Megfigyelt heterozigózis	Számított heterozigózis	(egyensúlyi)
<i>7 mikroszatellit lokusz alapján</i>			
Populációk átlaga	0,7670	0,7932	
Génbankok átlaga	0,7398	0,7799	
<i>8 izoenzim lokusz alapján</i>			
Populációk átlaga	0,1091	0,1260	
Génbankok átlaga	0,0682	0,0799	
	Genetikai differenciáltság*		
	F_{st}	fit	pst
<i>8 izoenzim lokusz alapján</i>			
Populációk átlaga	-0,0481	0,2372	0,2722
Génbankok átlaga	0,0120	0,2151	0,2056
<i>7 mikroszatellit lokusz alapján</i>			
Populációk átlaga	-0,0910	0,2511	0,3136
Génbankok átlaga	-0,0862	0,2975	0,4578

72. táblázat - A természetes és a génbankban tárolt génkészlet egybevetése az EUROPOP program keretében vizsgált fekete nyár populációk és klónok adatai alapján. Az eredmények arra utalnak, hogy a klónok kiválasztásakor érvényesülő szelekció során a klónok heterozigózisa csökkent, a differenciáltság elfogadható (van Dam – Bordács, 2002)

* A differenciáltságot jellemző F értékek magyarázatát 1. 2. fejezetben

Az EUROPOP program keretében magyar populációkban is folytak vizsgálatok. A Duna mentén két természetes idős állomány maradványa és azok újulatának, valamint az Erdészeti Tudományos Intézet által az ötvenes években létesített sárvári ex situ klóngyűjtemény vizsgálatáról számoltak be Bordács és mtsai (2002). A minták taxonómiai besorolását Heinze-féle PCR marker, hibridspecifikus izoenzim (a 108. ábrán látható LAP, PGI, AAT, PGM) és cpDNS markerek alapján végezték.



A Magyarországon talált 8 cpDNS haplotípusból 6 újnak bizonyult (az eddigi nyugat-európai vizsgálatokból hiányoznak). Ez a hazai populációk génmegőrzésének fontosságát hangsúlyozza. A kétlakiság érdekes következménye, hogy amennyiben egy-egy ritka cpDNS haplotípust csak hímivarú szülők hordoznak, a generatív utódok nem képesek megőrizni azokat a maternális öröklésment miatt. A cpDNS és izoenzim markerek együttes elemzésével mind az apai, mind az anyai introgresszió mértéke megállapítható.

A vizsgálatok szerint a természetes újulatban kimutathatók a nemesnyár szülők és a fekete nyár hibridjei. Például az Alsó-Duna ártéren (Kölked) 26%-os részarányt tettek ki a hibridek. Az izoenzim vizsgálatok kimutatták azt is, hogy az utódpopulációban megjelenhetnek, de el is veszhetnek allélok. Ugyancsak figyelemre méltó adalék, hogy az 1950-es években szelektált fekete nyár klónok között is kimutatható már a *P. deltoides* introgressziója.

Ha az európai országok hasonló vizsgálatait összegezzük (Lefèvre et al., 2002), azt találjuk, hogy lényeges különbség mutatkozik az egyes országokban és folyórendszerek mentén található fekete nyár populációk genetikai szerkezetében. Sőt egy folyórendszer mentén is eltérések találhatók a faj populációinak genetikai szerkezetében. A genetikai változatosság a folyók folyásirányában haladva nem növekszik, mivel folyásiránnyal ellentétesen is érvényesül a génáramlás.

A populációkban gyakoriak a genetikailag azonos sarjcsoportok, ezek száma populációról populációra változhat. Bár a vegetatív szaporodás (gyökérsarjadás) fontos szerepet tölt be a fekete nyár populációk fennmaradásában és terjedésében, az ivaros utón létrejött utódok a biztosítékai a genetikai diverzitás fenntartásának. A nyár fajok közötti introgresszió lehetősége bizonyítottan fennáll, de jelentősége szerencsére kisebb a korábban feltételezetténél, az összefüggő, nagyobb állományokban nem jelentős. A *P. deltoides* és *P. trichocarpa* keresztezési partnerekkel előállított nemesnyár klónok egyaránt introgressziós veszélyforrást jelentenek a *P. nigra* populációkra. Természetes újulatokban a legmagasabb az introgresszált egyedek száma (környezettől függően általában 5–10% lehet), a középkorú állományokban mérsékelt, az idősebb korú természetes hibrid egyedek ritkák.

Mindez a hibridek versenyképességének korlátozottságára utal. Az introgresszió helyi mértékét a virágzó kort elért hímivarú fekete nyárak egyedszáma kimutathatóan befolyásolja. A legmagasabb introgressziós szint magányosan álló, nőivarú fekete nyárak újulatában tapasztalható.

A reproduktív hozzájárulás egyenlőtlenségét ezek a vizsgálatok is igazolták. Az egyes hímivarú egyedek eltérő eséllyel vesznek részt a termékenyítésben, közülük csak néhány génkészlete öröklődik egy-egy évjárat utódnemzedékében. A változó irányú szél által meghatározott pollen- és magterjedés miatt a génáramlás iránya is véletlenszerű.

Erdeifenyő

Elterjedésének ökológiai határai

Igénytelen és klímaközömbös fajként a holarktikus fafajok közül a legnagyobb áréával rendelkezik, amely K–NY irányban (Andalúziától az Ohotszki tengerig – Ibériától Szibériáig) mintegy 14 000 km terjedelmű. Legészakibb elterjedését Skandináviában, 70° 20' szélességen, a legdélebbit 37° szélességen, a Granada melletti Sierra Nevadában éri el. A szubarktikus erdőhatáron mindössze 1200 °C hőmérsékletösszeggel, illetve 300 mm évi csapadékkal is megelégszik. Az área déli szegélyét a vízhiány jelöli ki a turáni-délorosz pusztákon: itt előfordulásai a többletvízhatású termőhelyekre korlátozódnak. Európában a legdélibb



előfordulások kivétel nélkül a montán övben vannak; a Balkán-hegységben 2200, a Kaukázusban 2700 m-ig felhatol.

Tipikus pionír (*r*-stratégista) faj, amely csak kifejezetten kedvezőtlen termőhelyeken képes tartósan fenntartani populációit, így pl. száraz homokon, sziklakibúvásokon, lápokon, illetve az área peremvidékein: az arktikus vagy montán erdőhatáron vagy a belső-ázsiai füves puszták szegélyén.

Taxonómiai elkülönítése

Az erdeifenyő feltehetőleg Kelet-Ázsiából vándorolt be Európába, ahol már a harmadkorban elterjedt volt. A jégkorszakok során bekövetkezett vándorlások következtében az área déli szegélye felszakadozott. Ezeket az izolált előfordulásokat jégkorszaki reliktumnak tartják, többet külön fajként is leírtak, így a Kaukázus térségében pl. *P. hamata* (Stev.) Sosn., *P. armena* Koch, *P. sosnowskyi* Nakai néven. Az összefüggő área taxonómiai felosztására számos kísérlet történt, ezzel nemcsak botanikusok, hanem erdészeti genetikusok is (Wright – Bull, 1963; Bia³obok, 1976) újra és újra próbálkoztak, az utóbbiak ehhez származási kísérleteket is felhasználtak.

Az elkülönítés morfológiai bélyegek alapján, valamint esetenként a növekedési ritmus figyelembevételével történt. Az elemzéseket áttekintve megállapítható, hogy a taxonok elkülönítése annál könnyebb, minél ritkább a mintavétel, vagyis a különböző, vélt elkülönítő bélyegek inkább a mintavétel tökéletlenségét tükrözik. A genetikai változatosság mintázatában az összefüggő área területén egyértelmű diszkontinuitást fellelni nem lehet. A fenológiai viselkedés, növekedés alapján kirajzolódó jellegzetes nagyobb körzetek (pl. Baltikum) esetében is ökotípus helyett inkább klímátípusról beszélhetünk, hiszen az elkülönülést döntően éghajlati tényezők határozzák meg.

Citogenetikai jellemzése

A kromoszómák száma $2n = 24$. A *Pinus* fajok kromoszómái a szám, nagyság és a centromér elhelyezkedése tekintetében meglepően egyöntetűek. Nincsenek természetes poliploidok és aneuploidok sem. Az egyes kromoszómák elkülönítése a méret és a másodlagos befűződések (konstriktciók) alapján lehetséges. Az interspecifikus hasonlóság miatt a kromoszóma-eltérések nem lehetnek okai az erdeifenyő nehéz keresztezhetőségének, pl. erdei- és feketefenyő között (6. ábra).

Természetes és mesterséges hibridizálódás

Az erdeifenyő természetes körülmények között csak elvétve hibridizál más, a *Diploxylon* szekcióhoz tartozó fajokkal. A fekete- és henyeifenyővel léteznek spontán hibridjei. Az ellenőrzött fajkeresztezések során elsősorban a feketefenyővel keresztezték (Vidakoviæ, 1986; hazánkban Retkes J.). A kapott hibridek nem mutatnak hibridfölellyt, inkább intermedier jellegűek. A *P. nigra*, *P. densiflora* és *P. mugo* fajokon kívül az erdeifenyő igen erőteljes hibrid-inkompatibilitást (összeférhetetlenséget) mutat.

Szaporodásbiológiája

Egylaki, szélbeporzó, váltivarú virágokkal (pontosabban strobilusokkal). Az erdeifenyő gyakori és bőséges virágzása és magtermése miatt szaporodásbiológiai szempontból valószínűleg a legjobban feltárt fafaj. Szaporodásbiológiája hasonló a feketefenyőéhez, ott



kissé részletesebben tárgyaljuk. A virágzás, megtermékenyülés folyamatát Szarvas (1962) tárta fel alapvető munkájában. Érdekességgént említhető, hogy a virágzásfenológia és a hőmérséklet kapcsolatára már Reaumur 1735-ben rámutatott. (A termoperiódus szabályzó szerepét részletesen a 7. fejezet tárgyalja.)

A szélbeporzás miatt a megfelelő pollensűrűség biztosításához óriási virágpormennyiséget termel az erdeifenyő. A virágporszemcse súlya mindössze kb. 10^{-8} g, mégis finn mérések szerint hektáronként 30–130 kg pollen termelődhet, ami meghaladhatja a hektáronkénti magtermés súlyát – hazai mérések szerint ez utóbbi 30–100 kg között ingadozik.

Az ismertett adatok alapján az erdeifenyő esetében rendkívül hatékony génáramlást, és az adaptív tulajdonságok esetében klinális változatosságot feltételezhetünk, amit a fajon belüli genetikai mintázatok megerősítenek.



Fajon belüli változatosság

Izoenzim-változatosság

Az erdeifenyő esetében több mint 40 enzimrendszert elemeztek eddig, ezek közül 26 esetében az öröklésmenet tisztázott (73. táblázat).

<i>Enzimrendszer megnevezése</i>	<i>Meghatározó lokuszok száma</i>	<i>Allélok száma lokuszonként</i>
Észteráz (EST)	3	5,4,2
Glutamát-oxalát-transzamináz	4	3, 5, 3, 1
(GÓT)	2	5,6
Leucin amino-peptidáz (LAP)	1	7
Kataláz (CAT)	1	3
Akonitáz (ACO)		

73. táblázat - Néhány enzimrendszer örökítése az erdeifenyő esetében (Giertych – Mátyás, 1991 adataiból)

Az erdeifenyő allozimatisz változatossága a vizsgálatok szerint kiemelkedő polimorfizmust mutat. A változatosság döntően, 95–98%-ban populáción belül mutatkozik. A faj átlagos heterozigóciája $H_{ET} = 0,34$ (74. táblázat). Az áréán belül genetikailag egyértelműen differenciálódott körzetek nem mutathatók ki.

<i>Mintázott térség</i>	<i>Populációk száma</i>	<i>Vizsgált lokuszok száma</i>	<i>A</i>	<i>hét</i>	<i>f_{st}</i>
Délkelet-Európa	19	3	8,60	0,312	-
Svédország	9	9	4,36	0,307	- 0,005
Nyugat-Európa	18	g	4,25	0,361	0,033
Szovjetunió	14	g	4,00	0,366	0,017
Németország	7	g	3,36	0,339	- 0,009
Lengyelország	13	g	3,50	0,385	0,033
Átlag			4,67	0,345	0,014

74. táblázat - Erdeifenyő populációk genetikai jellemzői izoenzim-vizsgálatok alapján (Giertych – Mátyás, 1991)

Terpének

A monoterpének arányai az áréán belül földrajzi mintázatot mutatnak. Így pl. az alfa-pinén az área déli szegélyén magas koncentrációban van jelen, míg a 3-karén tartalom elsősorban az északi populációkra jellemző.

A dél-európai–kiszásiai izolált populációk jellegzetesen különálló mintázatokat mutatnak, amelyek a speciációra és a fajvándorlás körülményeire is utalnak. A skandináviai, sűrűbb mintavételi pontokra támaszkodó vizsgálatok a monoterpének egyértelműen klinális, az éghajlati feltételekkel párhuzamos mintázatát erősítették meg.



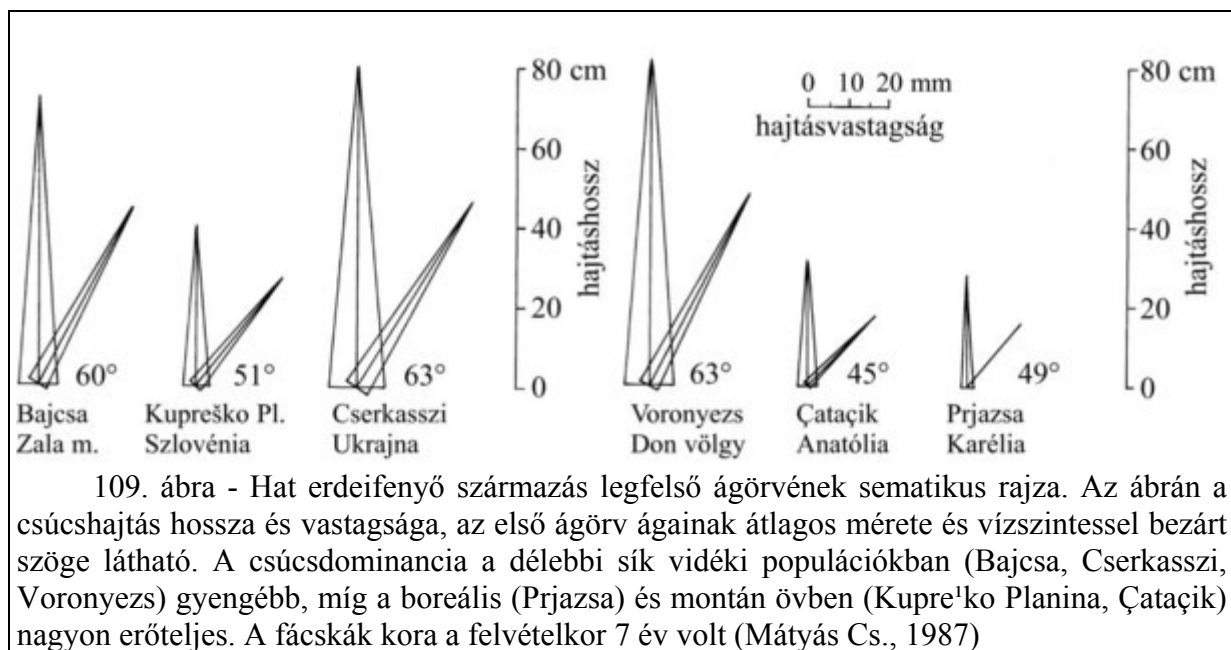
Fenológiai változatosság

Valamennyi közös tenyészkerti kísérletben kimutatható az északi származások korábbi fakadása és a vegetáció korábbi befejezése. Az észak-déli klín mellett egy kelet-nyugati is kimutatható Európában, amikor is az atlanti származások későbbi fakadónak mutatkoztak. Az északi (illetve magashegységi) származások melegebb, azaz délebbi környezetben előbb fakadnak, és emiatt a kései fagyokra érzékenyebbek. A hidegebb környezetbe áttelepített, hosszú vegetációs idejű származások esetében viszont megállapítható, hogy a korai fagyokra érzékenyek lehetnek (ez csak az erdőhatár közelében válik gyakorlati problémává). A fenológia és a termoperiódus szoros kapcsolata különösen a kelet-európai árearészben tanulmányozható jól (l. a 62. és 72. ábrákat).

Törzsminőség és koronalak

A törzs egyenessége a geotropizmus erősségével, míg a koronaalak az oldalágak szögével és növekedésük intenzitásával függ össze. Ezt a vezérhajtás hormonális hatása, a **csúcsdominancia** szabályozza.

A hazai (Magyar, 1964; Mátyás Cs., 1987) és a nemzetközi származási kísérletek értékelése alapján igazolható, hogy a csúcsdominancia a montán és boreális populációkban erős, míg a sík vidéki, déli származásokban gyenge, azaz utóbbiaknál az oldalág növekedése erőteljesebb, a vízszintessel bezárt szög nagyobb, az egyedek villásodásra hajlamosabbak (109. ábra).



A skandináv és észak-orosz térségre rendkívül kedvező törzs- és koronaalak jellemző, a populációk növekedése azonban Közép-Európában messze elmarad a helyi származásokétól.



Hasonlóan jó koronalakot, de ugyancsak lassú növekedést mutatnak a dél-európai montán előfordulások (Spanyolország, Balkán). Közép-Európa sík vidékein az alaki tulajdonságok kedvezőtlenebbek, jó növekedés mellett. Kiemelkedően rossz törzsalakot és ágszerkezetet mutatnak a Rajna menti (Darmstadt környéki) és a magyar kultúrpopulációk, ami a két térség közötti kapcsolatot erősíti meg: a magyar populációk egy része nagy valószínűséggel a darmstadti magpergetőkből importált magból származik (110. ábra, l. még a 85. és 86. ábrákat is).



110. ábra - Tizenöt éves erdeifenyő-populációk a csehországi Plzen-Bolevec-i arborétumban. Balra fent: rossz törzsalakú, de jó növekedésű közép-európai kultúrpopuláció (Zselicség); jobbra fent: jó növekedésű és jó törzsalakú kelet-európai populáció (Voronyezs, Oroszország); balra lent: jó törzs- és koronaalakú, lassú növekedésű boreális származás (Perm, Ural, Oroszország); jobbra lent: az elterjedés északi határáról származó Troms (É-Norvégia) nagyon eltérő ökológiai igényei miatt növekedésében gátolt (fotó: Mátyás Cs.)



Rovar- és gombarezisztencia

Az erdeifenyő esetében a legalaposabban a tűkarcgomba- (*Lophodermium seditiosum*) rezisztenciát vizsgálták. Mátyás Cs. (1987) adatai szerint a fertőzésre legérzékenyebbek a mediterrán és a turáni populációk (Kazahsztán). Rezisztenciát mutatnak Nyugat-Európa, a Baltikum és a kelet-európai térség atlanti klímahatás alatti részei. Az összefüggés a fertőzésre való érzékenység és a helyi csapadék- és páratartalmi viszonyok között nyilvánvaló (VI. színes tábla). A hazai klón- és utódvizsgálatokban végzett alapos erdővédelmi vizsgálatok során az is megállapítható volt, hogy a rovarrezisztenciában is különbségek mutathatók ki az utódnemzedékek, ill. klónok között.

A bugaci származási kísérletben Magyar P. (1964) megfigyelése szerint az északi, balti populációk ellenállóbbak, míg a németalföldi és Rajna vidékiek rezisztenciája gyenge a fenyőilonca (*Rhyacionia buoliana*) károsítással szemben. A magyar populáció közepes ellenálló képességű. Érdekes módon egy Amerikában végzett kísérletben (Wright, 1966) nagyon hasonló eredményeket kaptak a fenyődarázs- (*Neodiprion sertifer*) fertőzőtségre is.

Skandináv megfigyelések szerint a nagyemlősök (ott: jávorszarvas) táplálkozásuk során kimutathatóan válogatnak a genotípusok között. Hazai megfigyelések ezt alátámasztják: egy Vas megyei klóngyűjteményben a téli őz-rágáskár elsősorban az északkelet-európai klónokat érintette. Ennek oka nagy valószínűséggel az északi genotípusok levélzetének télen magasabb cukortartalma.

Növekedés, fatermés

A többi kvantitatív tulajdonsághoz hasonló, klón-jellegű változatossági mintázatot mutat a növekedés is. A hazai származási kísérletben legalábbis a hazai kommersz erdeifenyővel azonos növekedésűnek, de törzsalak szempontjából kedvezőbbnek mutatkoznak az ukrán és orosz erdőssztyep-, illetve sztyep zóna populációi (Cserkasszi, Voronyezs).

Az erdeifenyő gazdag irodalmából jól ismert a balti populációk jó szereplése. A IUFRO származási kísérletek értékelése alapján úgy tűnik, hogy európai viszonylatban a legkedvezőbb adottságokkal rendelkező övezet az egykori Kelet-Poroszországtól nyugat felé, az atlanti partokig húzódik. Hazai honosítás, ill. szaporítóanyag-behozatal szempontjából az említett térség Észak-Németországra eső része látszik a legígéretesebbnek. Sok jel mutat arra, hogy a hazai állományok között kiemelkedő pornóapáti származás is innen ered.

A magyarországi állományok genetikai értékelése

Az évszázados termesztés és szaporítóanyag-behozatal miatt a hazai erdeifenyvesek közismerten heterogének. Ezt a tényt az utódvizsgálatok eredményei is alátámasztják, hiszen a magassági növekedés származási helyek közötti varianciája a magyar utódvizsgálatokban magasabb, mint más összehasonlító, külföldi kísérletben (Mátyás Cs., 1987).

Ennek ellenére a hazai erdeifenyő-populációk összességükben jól jellemezhetők: a Délnyugat-Magyarországon elterjedt populációk (Vas, Zala, Somogy megye) fatermőképessége jó, jellegzetesen sűrű koronával, sajnos görbülésre hajlamos törzzsel. A vezérhajtás apikális dominanciája csekély, azaz a korona kúpossága gyengén érvényesül, az oldalágak a törzzsel hegyesszöget zárnak be.

Ezek a tulajdonságok a külföldi összehasonlító kísérletekben is hasonló módon jelentkeznek (pl. Wright, 1966). Bár a magyar populációk növekedése még nagyon távoli



helyeken, pl. Michigan államban is jó, törzsalakjuk kedvezőtlen. Egyértelműen bizonyított tehát, hogy a hazai erdeifenyvesek törzsalakja nemcsak termőhelyi, hanem genetikai okokra is visszavezethető.

A hazai botanikai és erdőművelési irodalom szerint (Majer, 1984) a fenyőfői előfordulás őshonos. Majer ezt a „pínea típusú” erdeifenyőt a var. *pannonica* (Schott) Pk. legkeletibb ökotípusának tartja. A klón- és utódvizsgálatokban a fenyőfői származás nem mutat kiugró tulajdonságokat. Törzsalakja nem annyira kedvezőtlen, mint azt a fenyőfői „rettenetes fenyők” fenotípusa alapján gondolni lehetne.

Kifejezetten gyenge teljesítményt nyújtanak az utódvizsgálatokban az alföldi eredetű törzsfák utódai. Ez esetben bizonyosan idegen eredetű, a helyi kedvezőtlen feltételek által genetikailag elszegényített populációkról van szó.

Összességében megállapítható, hogy a hazai előfordulások heterogén eredetűtől függetlenül bizonyos közös jellegzetességekkel rendelkeznek, ami alapján a dunántúli erdeifenyőt a helyi feltételekhez alkalmazkodott kultúrpopulációnak (land race) lehet tekinteni. A kedvezőtlen törzsalak és koronaszerkezet a hazai ökológiai feltételek mellett jobbra természetesnek tekinthető és beleillik a változatosság európai mintázatába: a hosszú vegetációs idő, magas hőösszeg, aránylag kedvező tápanyag-ellátottság és a lombos fafajok erőteljes kompetíciója ezeknek a genotípusoknak kedvez. Emiatt a gazdaságilag kedvezőtlen alaki tulajdonságok teljes kiküszöbölése nem is lehetséges.

Feketefenyő (Nagy László)

Elterjedés

Szubmediterrán, montán fafaj. Izolált, szigetszerű előfordulásokból álló areája a Földközi-tenger medencéjében helyezkedik el, a kontinentálisabb területre csak az Alpok keleti peremén hatol mélyebben.

Természetes előfordulásának keleti határa a Krím-félszigeten, a nyugati a Pireneusokban található. Legészakibb előfordulása a Bécsi-erdő szóránya, déli irányban az Atlasz-hegység északi oldaláig húzódik le.

Elterjedési területének északi részén, Ausztriában, Szlovéniában 300–750 m magasságban, a Pireneusokban 250–800 m között található meg. Európa déli országaiiban (Spanyolország, Olaszország, Törökország, Görögország, Ciprus), valamint az Atlasz-hegységben magasabbra húzódik, itt 800–2000 m között fordul elő.

Taxonómia, morfológiai változatosság

A faj izolált előfordulásai mind morfológiailag, mind genetikailag jelentős mértékben különböznek. A tapasztalható változatosság olyan mértékű, hogy a korai szakirodalomban ezeket az előfordulásokat gyakran külön fajként írták le. A hetvenes évek végére kialakult konszenzus szerint a hagyományos értelemben vett feketefenyő polimorf faj, földrajzilag is elkülönülő populációi alfajokat, illetve változatokat képviselnek (Vidakoviæ, 1974). Napjainkban sem egyértelmű viszont a feketefenyő faj alatti taxonómiája. A hazai erdészeti szakirodalom az alábbi felosztást használja a feketefenyő európai alakkörére (Bánó et al., 1978; az idézett forrásműben az alfajok habitusképei is megtalálhatók).

P. nigra ssp. *nigra* – Robusztus habitusú, széles, kúpos, tömött koronájú, vastagon ágas. Tüi 8-14 cm hosszúak, merevek, sötétzöldek. A legnagyobb elterjedési területtel rendelkező alfaj, hazai állományaink döntő többségét is ez alkotja. Az Appenin-félsziget északi részén, a



Balkán-félsziget középső részén él, a Dinári-hegység nyugati lejtőitől egészen Görögországig, Bulgáriáig húzódik keletre. A Keleti-Alpokon áthúzódva a Bécsi-erdőben éri el elterjedésének északi peremét. Délen areája kiterjed a dalmát szigetekre is. Az itt élő típust rövidebb tűi, szövettani és fenológiai eltérések alapján egyes flóraművek külön alfajként – *P. nigra* ssp. *dalmatica* – említik.

P. nigra ssp. *laricio* – Nyúlánk, koronája keskeny, ágai vékonyak. A tűk 10–16 cm hosszúak, hajlékonyak, élénkzöldek. Viszonylag szűk areájú alfaj, Kalábriában, Szicílián és Korzikán honos. Leggyakrabban vulkanikus kőzeteken kialakult talajokon, 400–1800 m magasságban tenyészik.

P. nigra ssp. *pallasiana* – Széles, idősebb korban ellaposodó, magasra tolódó koronát fejleszt, ágai vastagok. Hajtásai jellegzetesen sárgállók, tűi 12–18 cm hosszúak, merevek, szürkészöldek. A ssp. *nigra* és ssp. *pallasiana* elterjedési területe részben fedi egymást, ezeken a területeken köztes formák is előfordulnak. Általánosságban elmondható, hogy Bulgária, Görögország erdeiben már a ssp. *pallasiana* dominál, míg szórványai Boszniáig húzódnak nyugatra. Cipruson, Törökországon át Kis-Ázsiáig hatol, valamint kiterjedt állományait találjuk a Krím-félszigeten.

P. nigra ssp. *salzmannii* – Keskeny koronájú, finomabb ágszerkezetű alfaj. Tűi 10–18 cm hosszúak, hajlékonyak, hajtása narancssárga. Areája magában foglalja a Spanyolország keleti felét a Pireneusok keleti és középső részével, valamint Dél-Franciaországot a Cevennek keleti oldaláig.

Citogenetikai jellemzése

A *Pinus* nemzetségre jellemzően kromoszómaszáma ugyancsak $2n = 24$. A kromoszómák mérete valamivel nagyobb, mint az erdeifenyő esetében (6. ábra). Az egyes származások között kromoszóma-morfológiai különbségek tapasztalhatók a kromoszóma-karok hosszában, arányában, a másodlagos befűződések és a szatellit-kromoszómák számában, helyzetében.

A nyugati alakkörből kikerülő származások esetében egyetlen – a 12-es – kromoszóma szubmetacentrikus (azaz a centroméra nem a kromoszóma közepén helyezkedik el, hanem az egyik terminális felé tolódik), míg a keletiek esetében a 11-es is (Kaya et al., 1985). A fentiekben említett változatosság esetleges adaptív értéke feltáratlan.

Izoenzimlokuszok genetikai térképezése alapján elmondható, hogy a vizsgált kapcsolódási csoportok felépítése – sorrendje, távolsága – a *P. nigra*, *P. sylvestris*, *P. mugo* és a *P. brutia* esetében nagyfokú hasonlóságot mutat. Ez valószínűsíti, hogy a fent említett fajok szétválása után a térképezett régiókban nem következett be, illetve nem fixálódott jelentős kromoszóma-mutáció (Goncharenko et al., 1998).

Szaporodásbiológiája

Egylaki, szélporozta, anemochor faj. Termős virága a friss hajtások csúcsán, míg a porzósak azok tövénél fejlődnek. Az önporzás esélyét csökkentti, hogy a tobozvirágzatok a korona felső részében, míg a porzósak inkább az alsó harmadban fejlődnek. Korlátozott mértékben képes önporzásra, azonban az így képződött magok többsége léha.

A termős strobilusok teljes kifejlődésüket követően mintegy három (2–8) napig képesek pollent fogadni. A megtermékenyítés a megporzás utáni 13. hónapban történik. Két év alatt kifejlődő tobozában a magok a második év októberében érnek, tél végén peregnek ki. Termőkorát 15–30 évesen éri el. Évente rendszeresen terem, bő termést 3–4 évente hoz.



Hibridizáció

Az első ismert spontán *P. nigra* × *P. sylvestris* hibridet 1867-ben írták le Ausztriából. Vidakoviæ (1974) megállapítása szerint a növények köztes morfológiai, szövettani és citológiai jellemzőket mutatnak a szülőkhöz viszonyítva, míg magassági és átmérő-növekedésükben meghaladják azokat. Citogenetikai vizsgálatai szerint az F₁ növényeken életképes pollen képződik, a redukciós osztódás normális. Hasonlóképp köztes tulajdonságot mutatnak a spontán *P. nigra* × *P. heldreichii* hibridek is.

Mesterséges keresztezési kísérletek során sikerült létrehozni életképes hibrid növényeket *P. sylvestris*, *P. resinosa*, *P. densiflora*, *P. thunbergiana*, *P. tabulaeformis*, *P. taiwanensis* egyedek felhasználásával, mindkét keresztezési irányban (a hivatkozásokat illetően lásd Wright – Gabriel, 1958; illetve Vidakoviæ, 1974). Az F₁ nemzedék morfológiai és szövettani bélyegek alapján minden esetben jól megkülönböztethető a szülőktől.

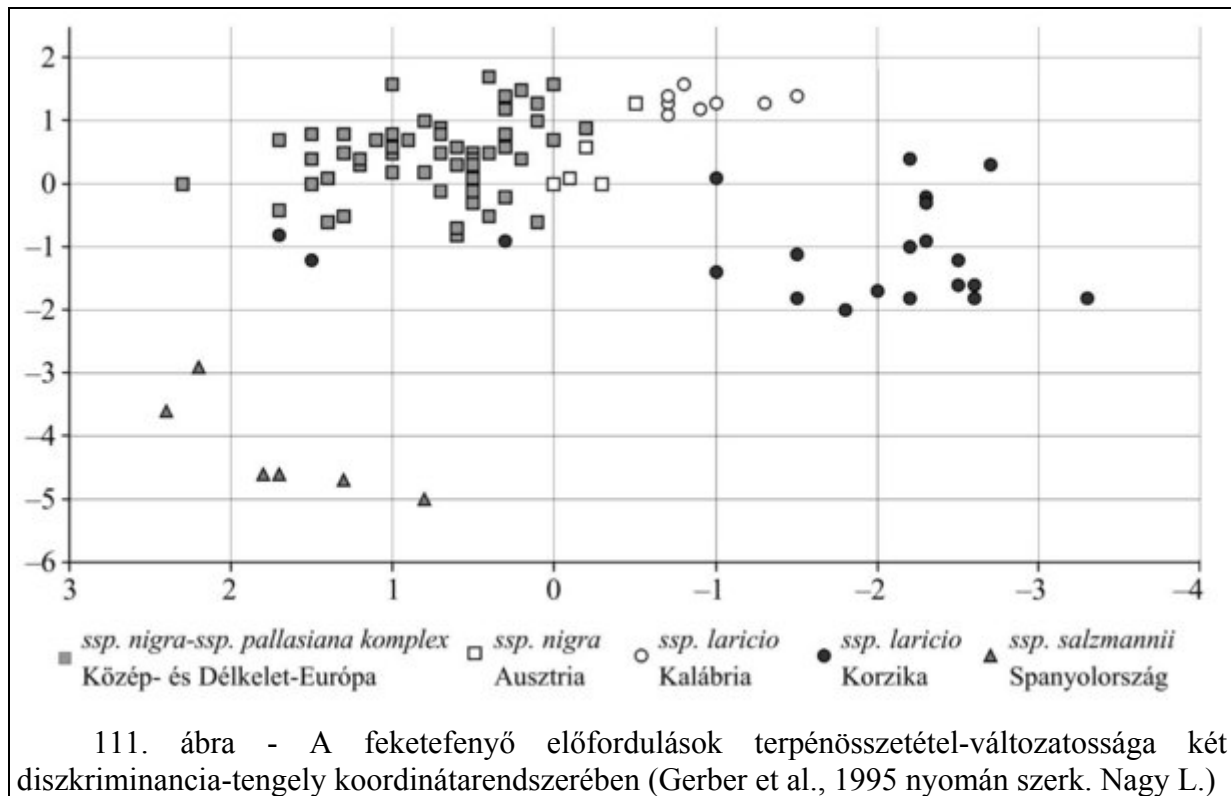
Növekedésük legalább a *P. nigra* szülőénél gyorsabb. A nem *P. nigra* szülővel végzett visszakeresztezésekből származó utódok növekedése kimagaslóan jó.

Hazánkban Retkes József állított elő *P. sylvestris* × *P. nigra* hibrideket a hatvanas évek elején. Három, napjainkban már életképes magot termő példánya a Kámoni Arborétumban található.

Fajon belüli változatosság

Terpénösszetétel

A faj taxonómiai problémáinak megoldásához a biokémiai markerezési módszerek további segítséget nyújthatnak. Gerber és mtsárai (1995) 83 populáció terpén-összetételét vizsgálva kimutatta, hogy a keleti alakkör alfajai (ssp. *nigra* és ssp. *pallasiana*) kevésbé különböznek el egymástól, mint a nyugatiaktól. A ssp. *laricio* erős elkülönülését a terpén adatok is megfelelően alátámasztják, azonban az alfajon belül is határozottan szétválnak a korzikai és a kalábriai származások. Ugyanígy jelentős különbségek mutatkoznak a ssp. *salzmannii*-n belül a spanyol és a francia származások között (111. ábra).



A fentiek alapján a nyugati alakkör további differenciálását ajánlják a következők szerint:

- | | |
|------------------------|---|
| <i>ssp. laricio</i> | – <i>ssp. calabrica</i> (Kalábria, Dél-Olaszország) |
| | – <i>ssp. poiretiana</i> (Korzika) |
| <i>ssp. salzmannii</i> | – <i>ssp. salzmannii</i> (Franciaország) |
| | – <i>ssp. pyrenaica</i> (Spanyolország) |

Izoenzim polimorfizmus

A terpén adatokhoz hasonlóan az izoenzim-analízisek is a *ssp. laricio* erős elkülönülését, illetve ezen belül a kalábriai és a korzikai származások szétválását jelzik. Az izoláció hatásának betudhatóan a korzikai származások alacsony változatosságot hordoznak (Aguinagalde et al., 1997). A legjelentősebb alfajon belüli változatosságot a *ssp. nigra* hordozza. Az alfajok között megbízható elkülönítés izoenzim-markerral nem lehetséges.

Kvantitatív tulajdonságok

Fenológiai változatosság

Matziris (1994) virágzásfenológiai jellemzőket vizsgálva jelentős egyedek közötti változatosságról számol be. A rügyfakadás és a pollenreceptivitás kezdete genetikailag erősen meghatározott (0,67–0,70 heritabilitás). A pollenfogadás és a virágzás hossza gyengébb genetikai kontroll alatt áll (0,34–0,36 heritabilitás). A marginális helyzetű anatóliai populációk növekedése, mag- és toboztömege, a rügyfakadás és a rügyképződés ideje (Kaya –



Temerit, 1994), illetve izoenzim-változatossága (Tolun et al., 2000) alapján elmondható, hogy a marginalizálódott populációkon belül tapasztalt változatosság alig alacsonyabb, mint a természetes areán belüli előfordulásoké.

Növekedés és fatermés

A kiterjedt származási kísérletek eredményei szerint a feketefenyő klimatikus optimumán a korzikai ssp. *laricio* és a francia ssp. *salzmannii* származások mutatnak kiemelkedő teljesítményt, míg az alatt a fagyűrőbb keleti alakok megmaradása, növekedése kedvezőbb. Hazai kísérleteinkben a legjobb teljesítményt egyes hazai ssp. *nigra* és ssp. *laricio*, valamint balkáni és krími ssp. *pallasiana* származások nyújtották. A hazai és az eredeti termőhelyéről származó ssp. *laricio* populációk növekedése között jelentősek az eltérések. Magyarázható ez azzal, hogy a hazai állományokból a fagyérzékeny alakok már eliminálódtak (Trombitás – Faragó, 1978).

Rezisztencia

Észak-amerikai kísérletekben a fagyérzékenység tekintetében határozott észak-déli irányú klín mutatkozott; a korzikai és dél-francia származások szélsőségesen fagyérzékenyek, míg a keleti alakkör gyakorlatilag télálló. Jelentős különbség mutatkozik fagyűrés tekintetében is a korzikai és a kalábriai ssp. *laricio* származások között. Erős, és hasonló klinális változatosságot találtak a rovarkárosítások (*Dioryctria zimmermannii*, *Neodiprion sertifer* és *Rhyacionia buoliana*) megoszlásában, valamint gombafertőzésekkel (*Dothistroma septospora*, *Cenangium ferroginosum*) szembeni ellenálló-képességben.

Ez utóbbi esetben általános rezisztencia meglétére lehetne következtetni abból, hogy a két kórokozóra való fogékonyság mértéke között enyhe pozitív korreláció mutatható ki. Koltay – Nagy (1999) hazai vizsgálatai erős változatosságot, de gyenge negatív korrelációt mutattak ki a *D. septospora* és a *Sphaeropsis sapinea* fertőzéssel szembeni ellenálló képesség tekintetében. Az általános rezisztencia kérdése tovább vizsgálendő, ugyanis mindkét fenti esetben voltak olyan tényezők, amelyek a kapott eredmények pontosságát befolyásolhatták. Az észak-amerikai kísérletekben a súlyos, sorozatos fagykárok miatt gyenge fiziológiai állapotban levő származásokat támadta erősebben mindkét gomba, a hazaiakban pedig a két tűfogyasztó faj egymás táplálék-konkurensként léphetett fel.

Lucfenyő (Ujváriné Jármai Éva)

Taxonómia

A *Picea* nemzetségen belül a különböző szerzők 30–50 fajt írnak le. Erdőgazdasági szem-pontból a legjelentősebb a közönséges lucfenyő (*Picea abies*). A faj, illetve a faj alatti egységek rendszerbe sorolásával kapcsolatos vita, mely a múlt század közepén kezdődött, még napjainkban is tart. A szibériai lucfenyő (*P. obovata*) például egyesek szerint önálló faj, mások szerint változat, illetve alfaj. Pravdin az egykori Szovjetunió területén három *Picea* fajt említ, melyek: *P. abies*, *P. obovata* és *P. fennica*.

Az Európában elfogadott taxonómia szerint a lucfenyő egyetlen faj, ugyanakkor a tobozpickely alapján három változatot különítenek el (Schmidt-Vogt, 1977): *P. abies* var. *acuminata*; var. *europaea*; és var. *obovata*.



Előfordulása

A lucfenyő eurázsiai fafaj. Természetes elterjedési területe Nyugat-Európától (Franciaország) az 5. hosszúsági foktól – Szibérián keresztül – keleten a 140°-ig terjed. Észak-déli irányban ugyancsak széles sávban fordul elő. Európában a déli határa Görögországban, a 41. szélességi fok körül van, északon a Lappföldön a 68° környékén még zárt állományt alkot.

Vertikális elterjedése a földrajzi szélesség szerint változik. Skandináviában mintegy 400 m tengerszint feletti magasságig húzódik, Közép-Európában többnyire 600 és 1200 m tszf. magasság között található, de az Alpokban, Kárpátokban 2000 m-ig zárt állományokat alkot. Dél-Európában a magas hegységekben az 1000–1800 m közötti magasság jelenti számára az optimumot, de a Rila-, Pirin-, valamint a Rodope-hegységekben 2200 m-ig is felmegy. Hatalmas természetes elterjedési területe miatt formagazdagsága jelentős.

Kloroplasztisz-mikroszatellit (SSR) vizsgálatok segítségével a luc esetében is jól követhetően kirajzolódik a populációk jégkorszak utáni visszavándorlása. Ezt részletesen a 7. fejezetben tárgyaljuk.

Citogenetikája és szaporodásbiológiája

A lucfenyő haploid kromoszómaszáma $2n = 24$. Triploid, ill. poliploid genotípus a természetben ritkán fordul elő, nincs jelentősége. Egylaki növény, a megtermékenyítés szélmegporzás útján történik. Az önbeperzés ritka, többnyire léha magot eredményez. Az ily módon keletkezett csemeték kevésbé életképesek.

Hibridizálás

A lucfenyő könnyen keresztezhető, néhány fajhibrid (*P. abies* × *P. jezoensis*; *P. abies* × *koraiensis*) a természetben is előfordul.

A keresztezések során ezeket mesterségesen is előállították. (Az első *P. glauca* × *P. jezoensis* hibridet 1917-ben a Kámoni Arborétum alapítója, Saághy István állította elő, amelyet róla neveztek el: *Picea Saághy* Gayer). Kiemelkedő heterózishatást a *P. abies* × *P. sitchensis* hibrid mutatott, mely mindkét szülő magassági növekedését jelentősen felülmúlta.

A skandináv államokban helyi és közép-európai származáshibridekkel kísérleteztek. Az utódok növekedése, fagyérzékenysége és termőhelyállása a közép-európai szülőkhöz képest javult

Fajon belüli változatosság

Morfológiai változatosság

A lucfenyő morfológiai polimorfizmusának tanulmányozására az elmúlt évtizedekben túlzottan sok energiát fordítottak. Feltételezték, hogy az erdőgazdálkodás szempontjából fontos tulajdonságokat (pl. növekedés, rezisztencia stb.), melyek a biztonságos termesztést és a hozamot befolyásolják, a külső, morfológiai bélyegek jelentős mértékben meghatározzák.

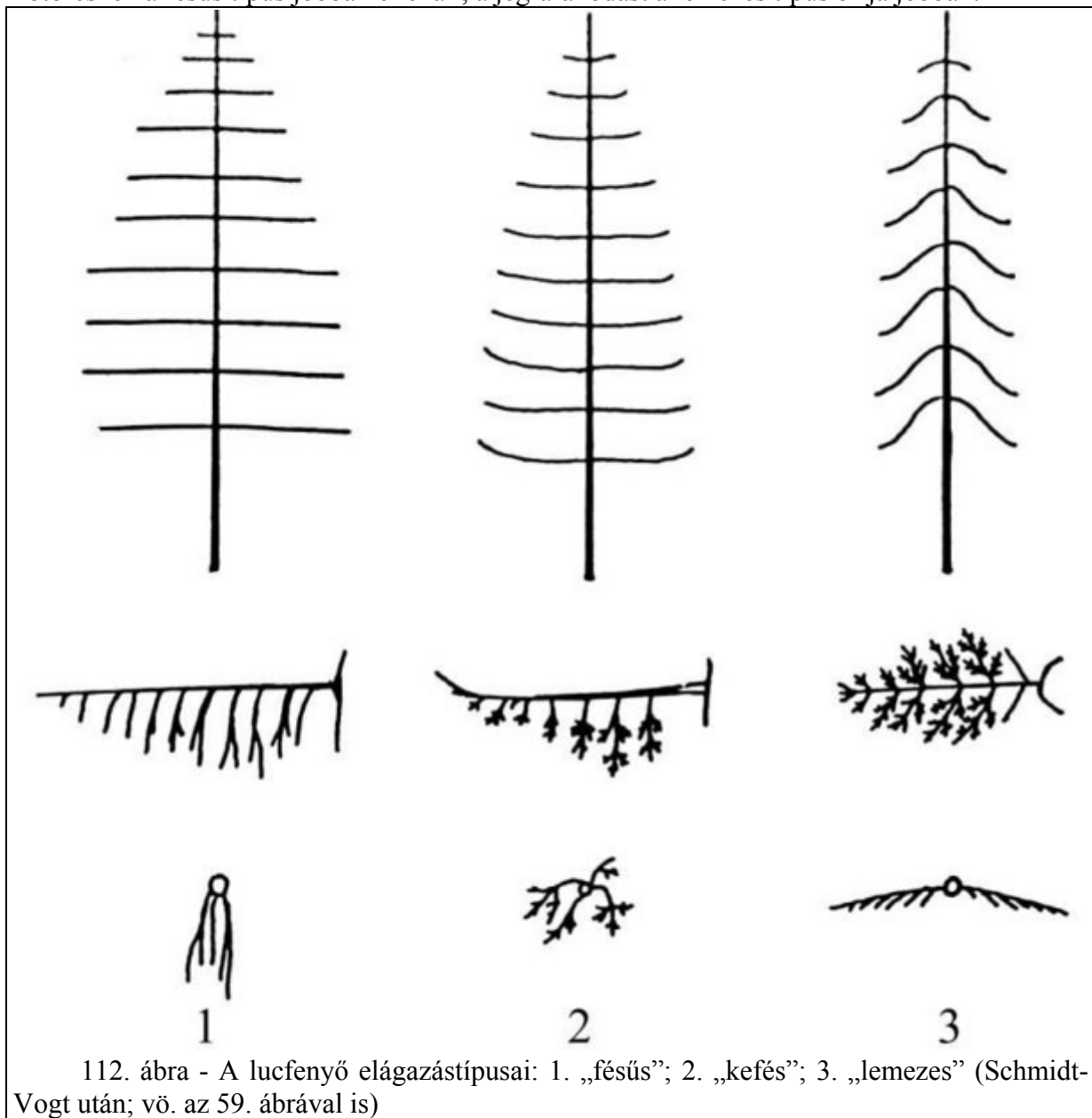
A morfológiai bélyegek közül a koronaalak, az elágazástípus, a tűk és hajtások jellemvonásai, továbbá a toboz és a tobozpikkelyek alakja foglalkoztatta leginkább a kutatókat. A korona szélessége, felépítése, belső szerkezete szerint mintegy 12 főbb koronaaalakot különítettek el. Általánosságban elmondható, hogy alacsonyabb tszf. magasságon, valamint déli kitettségű területeken szélesebb koronákkal találkozunk. Növekvő



tszf magasság esetén, észak felé haladva a keskeny koronájú fák aránya növekszik. Természetesen nagyon sok kivétel is létezik.

Megjegyzendő még, hogy az ún. „oszlopos koroná”-t Finnországban a nemesítés szempontjából ideális típusnak tartják, jobban ellenáll a hó- és jégtörésnek, nagyobb a hektáronkénti egyedszám.

Az *elágazástípusokra* Sylvén (Svédország) hívta fel először a figyelmet 1909-ben, és egészen az 1960-as évekig számtalan tanulmány jelent meg evvel kapcsolatban. Először öt, később három fő elágazástípust különítettek el: „fésűs”, „kefés”, „lemezes” elágazást (112. ábra). Megállapították, hogy a fésűs típusú egyedek nagyobb koronát fejlesztenek, magassági és átmérőnövekedésük – ezáltal fatömegprodukciónak is – felülmúlja a lemezes típusokat. A hó- és jégtörésnek a fésűs típus jobban ellenáll, a jégráakódást a lemezes típus bírja jobban.



112. ábra - A lucfenyő elágazástípusai: 1. „fésűs”; 2. „kefés”; 3. „lemezes” (Schmidt-Vogt után; vö. az 59. ábrával is)

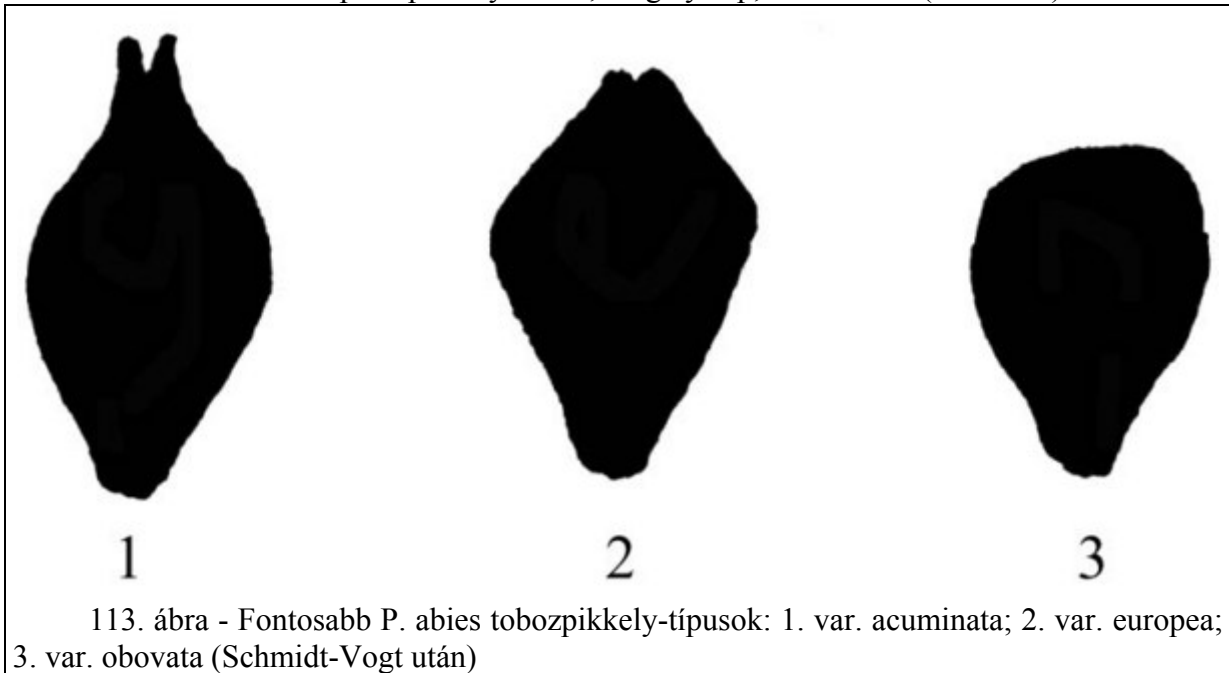
Ismereteink szerint az elágazástípus genetikailag meghatározott, de a környezet is erősen befolyásolja (Schmidt-Vogt, 1977). A tengerszint feletti magassággal, valamint a földrajzi szélességgel az egyes típusok részaránya is változik. A fésűs típus részaránya pl. a



növekvő tszf. magassággal, valamint észak felé haladva általában csökken (l. az 59. ábrát). 2000 m tszf. magasság felett, valamint északon és Szibériában a lemezes típus dominál.

A fésűs típus egyedileg nagyobb fatömeget ad, de növétere minegy kétszerese a lemezes típusnak, ezért a területegységre eső (hektáronkénti) fatömeg többé-kevésbé kiegyenlítődik.

A *toboz* morfológiai bélyegei közül a *tobozpikkely formája*, felső szegélye foglalkoztatta leginkább a kutatókat. Több átmeneti forma felismerése, leírása után három alaptípust különítettek el: *acuminata*, *europaea*, *obovata*. Az *acuminata* típus tobozpikkelye hosszúkas, fent elkeskenyedő, hullámos, kétszcúsu. Az *europaea* típus rombusz alakú, csúcsa bemetszett. Az *obovata* típusú pikkely széles, szegélye ép, lekerekített (113. ábra).



A tobozpikkely alakját, szegélyét a környezet nem befolyásolja, ezek genetikailag meghatározott tulajdonságok. A pikkelyformák elterjedése a következő mintázatot mutatja:

- az Ural hegységtől keletre túlnyomórészt az *obovata* típus található;
- Európában általában mindhárom változat előfordul, de a különböző populációkban eltérő részarányban;
- nyugaton, délen, továbbá alacsonyabb tszf. magasságon túlnyomórészt az *acuminata* típus dominál, magas hegységekben és észak felé haladva az *obovata* típus részaránya növekszik;

Az elágazástípus és a tobozpikkely alakja között nem mutattak ki összefüggést. Egy-egy ismeretlen állomány beazonosítását – a korábbi feltételezésekkel ellentétben – a tobozpikkelyek alapján nem lehet megoldani.

Az utódvizsgálatok során az egyes tulajdonságok örökölhetőségét, a heritabilitást (h^2) is megállapították. A vizsgálatok anyagától, módszerétől függően az eredmények meglehetősen szóródást mutatnak, a fontosabb tulajdonságok öröklődését Giertych (1977) foglalta össze: magassági növekedés (különböző korban): 0,45–0,86; törzsátmérő: 0,69; fakadás: 0,84–0,96; késeifagy-rezisztencia: 0,98.



Származási kísérletek: a növekedés változatossága

A származási kísérletek eredetileg azzal a céllal létesültek, hogy kiválasszák az adott termőhelynek legjobban megfelelő, biztonságosan termesztendő származásokat. Napjainkban e jól dokumentált kísérletek felértékelődtek, jelentőségük felbecsülhetetlen, mivel számos egyéb, például genetikai, ökológiai, és faanyag-vizsgálathoz szolgáltatnak kiinduló anyagot.

Nemzetközi Leltározó Lucfenyő Származási Kísérlet (IUFRO 1964/68)

Kísérleti elrendezés K. Stern és W. Langner, (Németország) szerint:

Az 1100 földrajzi származást véletlenszerűen 11 csoportra osztották, ebből alakították ki a 11 blokkot, 100–100 származással. Egy adott blokk minden országban és minden kísérletben ugyanazt a 100 származást tartalmazza. Blokkon belül minden származást 25–25 egyed képvisel, ún. „egyfaparcellás” elrendezésben. A javasolt ültetési hálózat 2×2 m volt, így a 2500 növényt tartalmazó blokkok nagysága éppen 1 ha.

Az adatfelvétel minden 5. évben a megadott szempotok szerint történt. Elsősorban az adaptív tulajdonságok (megmaradás, magasság és átmérő, vitalitás, fakadás, károsítások mértéke) felvételére került sor.

1992-ben Svédországban (Garpenberg) nemzetközi adatbázist létesítettek a kísérletek számítógépen rögzített adatainak összesítésére és együttes értékelésére. (Skroppa et al., 1993).

Legátfogóbb, legkiterjedtebb a Nemzetközi Leltározó Lucfenyő Származási Kísérlet (IUFRO 1964/68). A svéd O. Langlet professzor kezdeményezésére, nemzetközi összefogással létesült. Célul tűzték ki, hogy e rendkívül elterjedt fafaj lehető legtöbb származását megvizsgálják, függetlenül attól, hogy természetes vagy ültetett állományról van szó. Ennek eredményeként a kísérlet összesen 1100 földrajzi származást tartalmaz az Északi-sarkkörtől a Rodope-hegységig, illetve Le Pertuis-tól (Franciaország) Timirjazig, azaz a 4° keleti hosszúságtól a 85° -ig. E nagy terjedelmű kísérletből 1968-ban 13 országban összesen 20 sorozat létesült. Magyarországon van a legdélebbi kísérlet, mely a Mátra hegységben, Gyöngyössolymos (Nyírjes) községhatárában található. E teljes kísérlet mind az 1100 származást tartalmazza, az előírt kísérleti elrendezésben (Szőnyi – Ujvári, 1970).

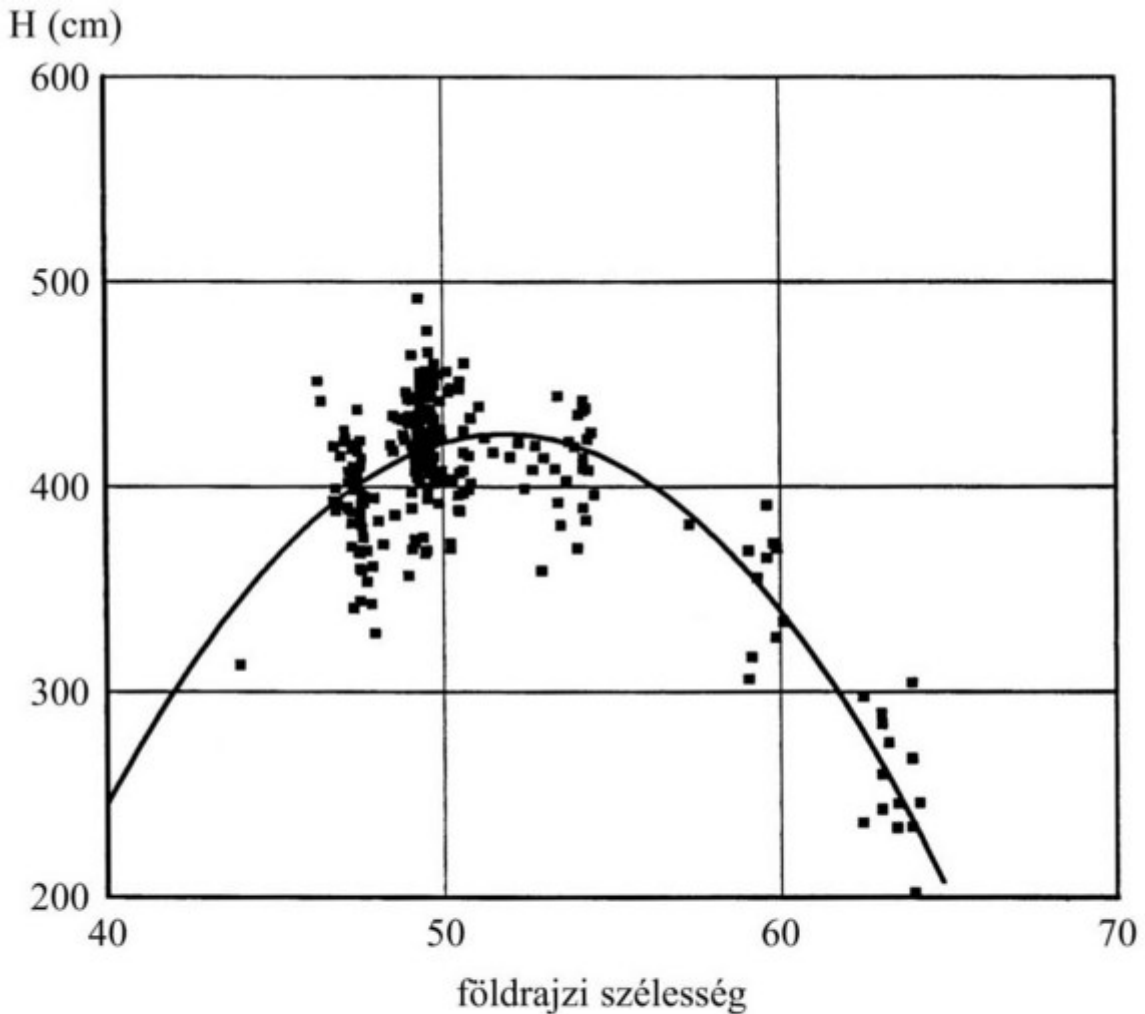
Az IUFRO származási kísérlet fontosabb eredményei

A korai (5–10 éves) adatfelvételek értékelése után már kimutatható volt a nagyfokú változatosság. Meghatározták a kísérleti átlagtól jelentősen eltérő, az adott ökológiai körülményekhez legjobban és legkevésbé alkalmazkodó származásokat. A különböző termőhelyen létesített 20 kísérlet eredményeit összesítve azt tapasztalták, hogy nemcsak Közép-Európában, de például Skóciában, továbbá Skandinávia déli kísérleteiben is többé-kevésbé azonos származások kaptak kiváló, illetve gyenge minősítést. Az eredmények ily módon egyes kiemelkedő származások nagyfokú alkalmazkodó képességét, plaszticitását mutatták.

Kiváló, fenotípusosan stabil származási körzetnek tekinthetők például a Keleti-Kárpátok, a Bihar-hegység, a Beszkidék, a német Westerhof, a svédországi kísérletekben még a balti államok származásai is ide sorolhatók (Kruttsch, 1974). Ezzel szemben az Alpok, a Déli-Kárpátok, és Skandinávia származásai csaknem valamenynyi kísérletben rosszul szerepeltek. A legújabb eredmények is az elmondottakat támasztják alá (Liesebach et al., 2001).



A megváltozott környezeti feltételekhez való alkalmazkodást a génökológiai vizsgálatok során elemezték. Regresszióanalízis segítségével megállapították, hogy a származások 10 éves korban mért átlagmagasságát a származási hely földrajzi koordinátái erősen befolyásolják. A földrajzi szélesség és az átlagmagasság közötti összefüggés másodfokú polinommal fejezhető ki (114. ábra). A korreláció meglehetősen szoros, a populációk átlagmagasságát 70,4%-ban a földrajzi szélesség determinálja. A genetikai mintázat klinális jellege kimutatható (Ujváriné – Ujvári, 1993).



$$N = 252$$

$$Y = -1,28x^2 + 133,1x - 3024$$

$$R = 0,84$$

114. ábra - Lucfenyő származások magassági növekedésének klinális jellegű változatossága, a magyar IUFRO kísérlet alapján. A vízszintes tengelyen az eredeti származási helyek földrajzi szélessége, a függőleges tengelyen a származások 10 éves korban mért átlagmagassága látható. Az ábra csak a 15° és 20° földrajzi hosszúság közötti populációk adatait tartalmazza (Ujváriné – Ujvári, 1993).

A nagymennyiségű adat alkalmas az egyes adatsorok – például a különböző életkorban mért növekedési adatok – összefüggésének megállapítására. A 75. táblázat a magyar kísérlet 7. sz. blokkjának (100 származás 2500 egyede) korrelációs koefficienseit tartalmazza. A táblázatban



szereplő valamennyi érték felülmúlja a $P = 0,1\%$ -os szinten megadott kritikus értéket ($r = 0,321$), az összefüggések tehát igen szorosak. A különböző életkorban mért kor-korreláció is szignifikáns értékeket mutatott, ez lucfenyő esetében alátámasztja a korai tesztelés lehetőségét.

Változók	Magasság			Átmérő			
	5. év	10. év	16. év	10. év	16. év	25. év	32. év
Magasság							
5. év	1	0,827	0,695	0,848	0,733	0,552	0,458
10. év		1	0,868	0,898	0,842	0,677	0,573
16. év			1	0,800	0,824	0,738	0,672
Átmérő							
10. év				1	0,914	0,729	0,620
16. év					1	0,878	0,784
25. év						1	0,947
32. év							1

75. táblázat - Összefüggés a különböző életkorban mért magassági és átmérőadatok között. Kor-korrelációs koefficiens-értékek a nyirjesi luc származási kísérletben (Ujváriné, eredeti)

Allozimatiszka változatosság

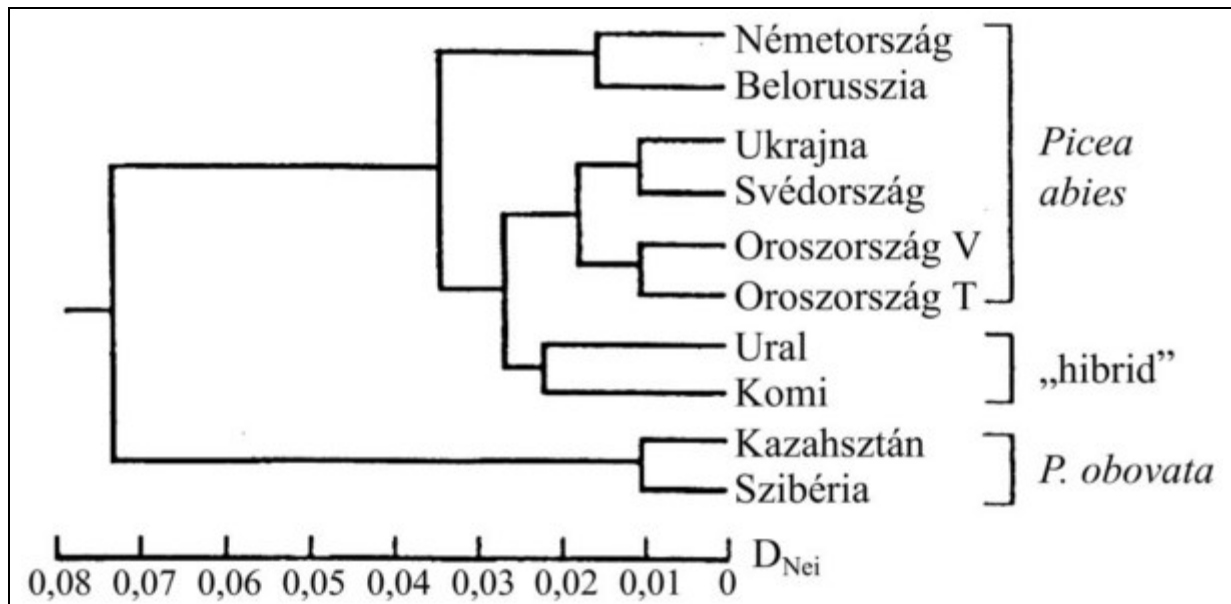
A lucfenyő populációk közötti és populáción belüli genetikai változatosságának tanulmányozására mintegy 30 éve eredményesen alkalmazzák az izoenzim-markereket. A vizsgálatok során főként a közép-európai állományokat részesítették előnyben, de nagy kiterjedésű, eurázsiai vizsgálatokról is beszámolhatunk (Krutovskii – Bergmann, 1993).

Tulajdonságok	<i>P. abies</i>	„hibrid”	<i>P. obovata</i>
Átlagos allélszám lokuszonként	2,8	2,9	2,4
Polimorf lokuszok aránya (átl. %)	61,5	57,7-65,4	61,5
Heterozigózis (átl.)	0,252	0,276	0,213

76. táblázat - A vizsgált populációk genetikai változatossága 26 izoenzim-lokuszt alapján (Krutovskii et al., 1993)

A hivatkozott szerzők a *P. obovatát* külön fajként kezelték. A vizsgálatba vont 10 természetes populációban 26 izoenzim-lókuszt vizsgáltak, a genetikai paraméterek átlagát a 76. táblázat tartalmazza. Megállapították, hogy a „hibrid” populációk genetikai diverzitása felülmúlta a vizsgálatba vont populációkat. A *P. obovatától* kezdve a növekvő sorrend a következők szerint alakult:

P. obovata (Szipéria); *P. abies* (Közép-Európa); *P. abies* (Skandinávia); „hibrid” populációk. A (Nei-féle) genetikai távolság értékeit a 115. ábra mutatja.



115. ábra - *P. abies*, a *P. obovata* és a „hibrid” populációk genetikai távolsága (D) izoenzim vizsgálatok alapján (Krutovskii – Bergmann, 1993)

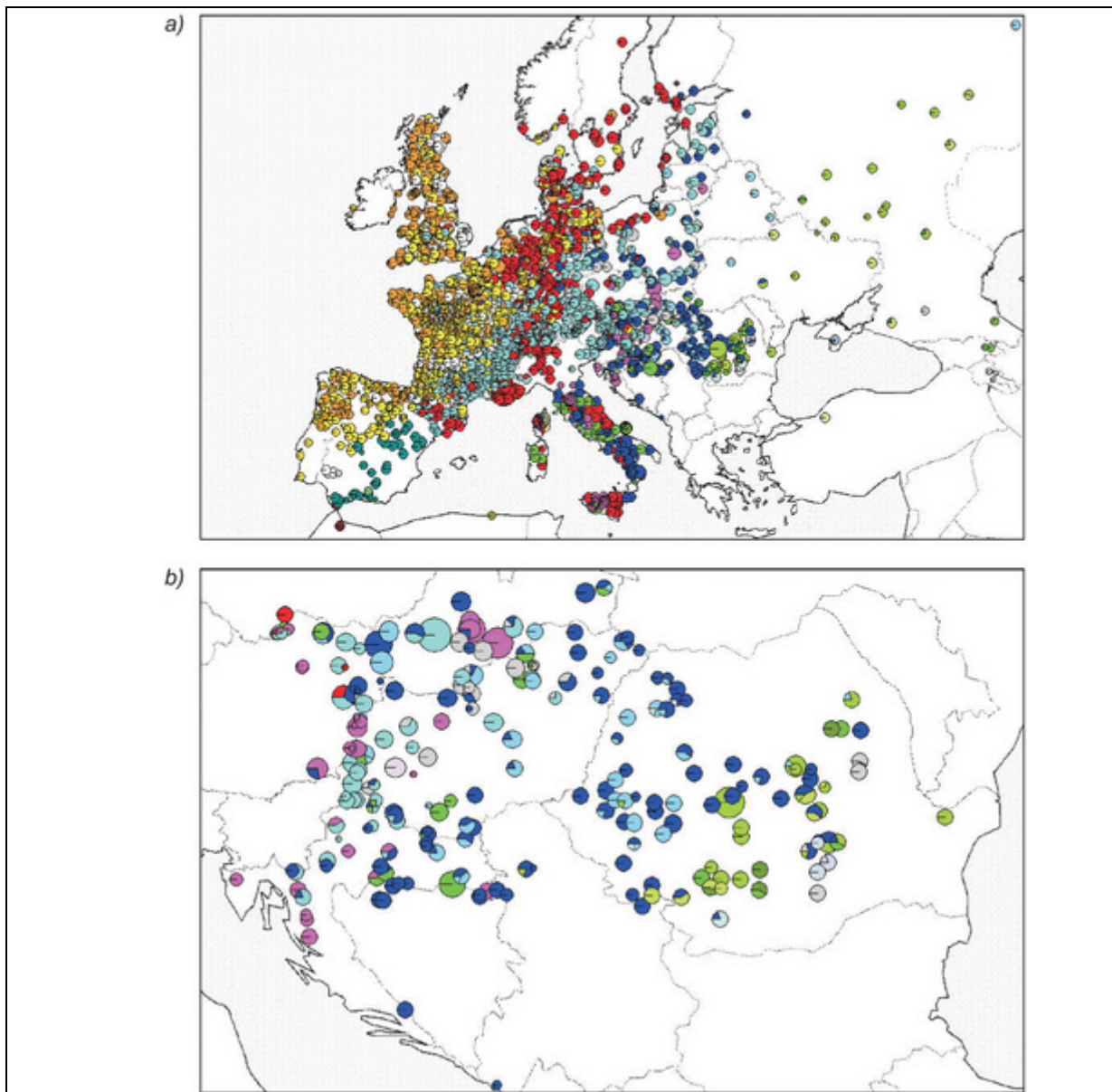


Melléklet

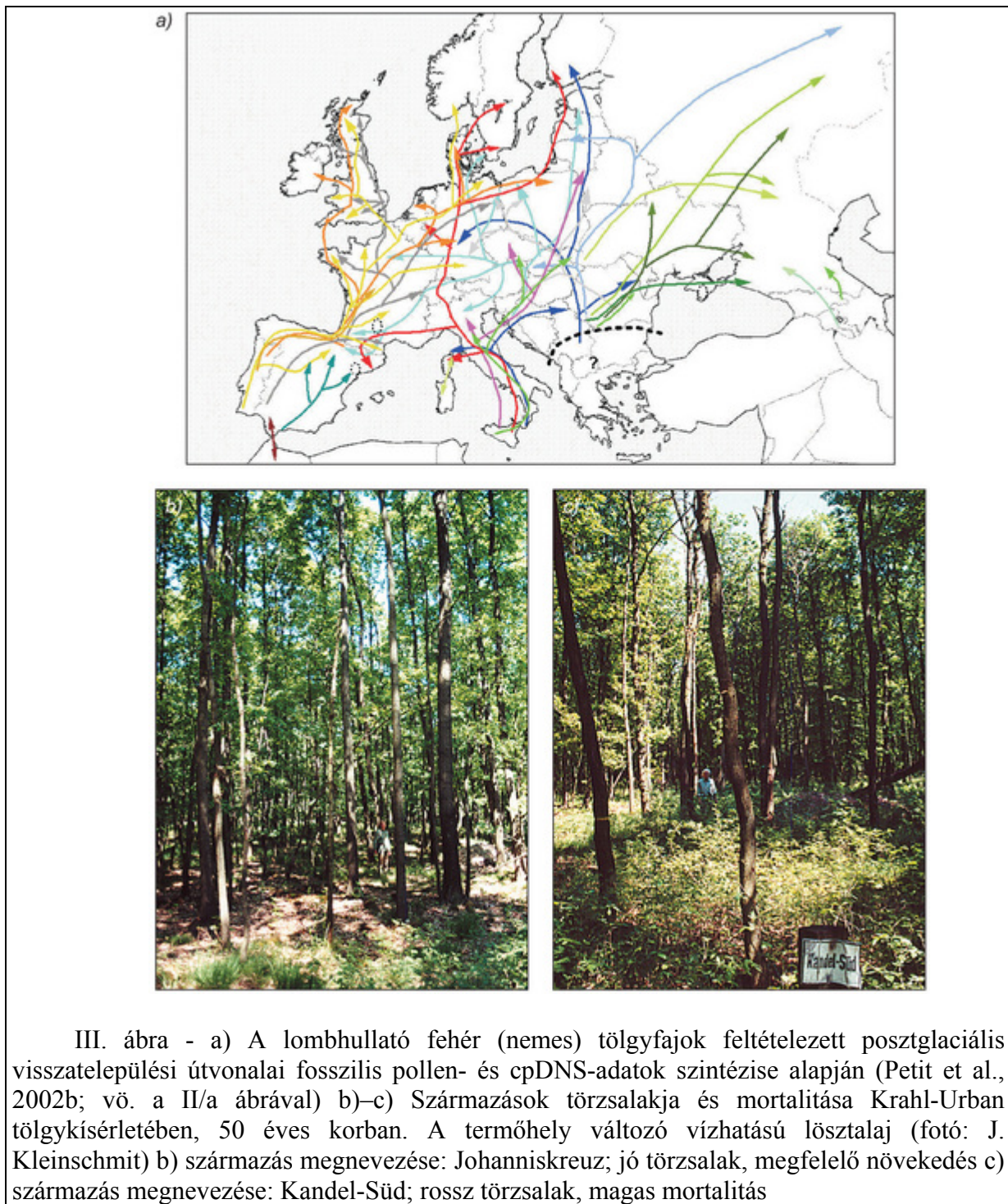
Tartalom



I. ábra - a) Virágzáskor a fenyőpollen óriási tömege még a tengervizet is megfesti (Hardanger fjord, Norvégia; fotó: Mátyás Cs.) b) Időszakos vízhatás alatt álló ártereken tenyésznek a kocsányos tölgy legértékesebb génkészletű populációi (Szlavónia; fotó: EUFORGEN archívum) c) Fekete nyár törzsfa (Fadd községhatárban, Bényi S. szelekciója; fotó: Bach I.) d) Kiemelkedő minőségű, génmegőrzésre kiválasztott barkócaberkenye törzsfa montán jellegű bükkösben (Hollóháza; fotó: Nyári L.)



II. ábra - a) A lombhullató fehér (nemes) tölgyek cpDNS haplotípusainak elterjedése Európában. Minden haplotípust eltérő színkód jelöl. Jól felismerhető, hogy a közép- és észak-európai populációk a posztglaciális vándorlás során a dél-, illetve délkelet-európai refugiumokból hozták magukkal haplotípusaikat (Kremer és mtsai engedélyével; vö. III/a ábrával) b) A lombhullató fehér (nemes) tölgyek cpDNS haplotípusainak elterjedése a Kárpát-medence térségében. Jól kirajzolódik az alpesi–appennini típusok (világoskék, rózsaszín és élénkvzöld) nyugati, és a balkáni–kárpáti típusok (palakék, élénkkék, olív- és kekizöld) keleti–délkeleti dominanciája, valamint a ritka európai típusok (rózsaszín, élénkvzöld, szürke) pontszerű megjelenése a medence szigethegységeinek területén (Bordács et al., 2002 alapján)



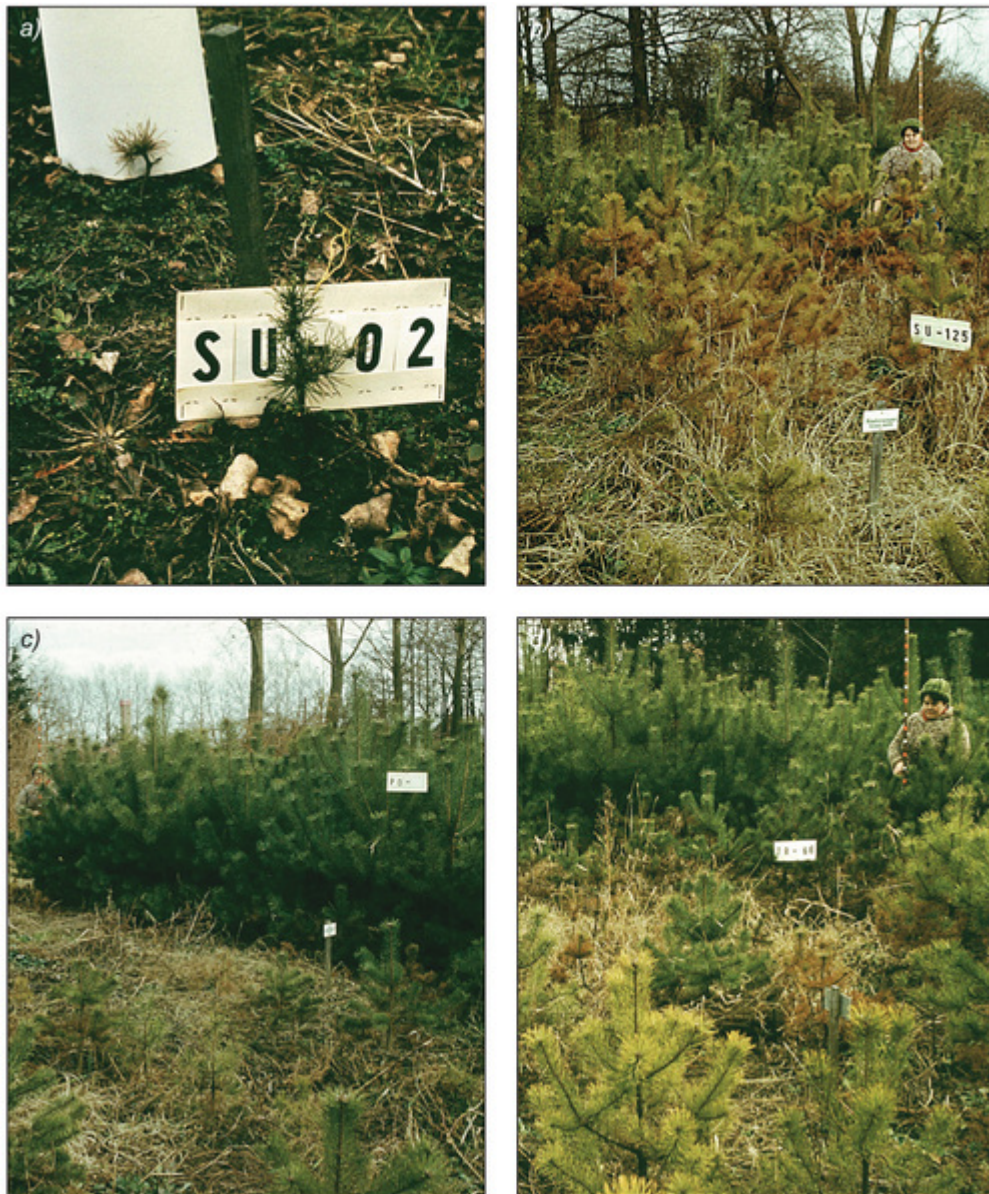
III. ábra - a) A lombhullató fehér (nemes) tölgyfajok feltételezett posztglaciális visszatelepülési útvonalai fosszilis pollen- és cpDNS-adatok szintézise alapján (Petit et al., 2002b; vö. a II/a ábrával) b)–c) Származások törzsalakja és mortalitása Krahl-Urban tölgykísérletében, 50 éves korban. A termőhely változó vízhatású lösztalaj (fotó: J. Kleinschmit) b) származás megnevezése: Johanniskreuz; jó törzsalak, megfelelő növekedés c) származás megnevezése: Kandel-Süd; rossz törzsalak, magas mortalitás



IV. ábra - a)–c) Krah-Urban bükk származási kísérletének három parcellája Alsó-Szászországban, változó vízellátású lösztalajon. A felvételek 41 éves korban készültek (a parcellaátlag-adatok is erre a korra vonatkoznak) (fotó: J. Kleinschmit) a) származás megnevezése: Metzingen (Württemberg.); rossz törzsalak (index: 3,6) és átlagos növekedés jellemzi (H: 16,3 m, D: 12,1 cm) b) származás megnevezése: Zwiesel-Ost (Bajor-erdő); kiváló törzsalak (index: 1,6) és kissé gyengébb növekedés jellemzi (H: 15,6 m, D: 11,2 cm) c) származás megnevezése: Bramwald (helyi származás!!); törzsalakja átlagos (index: 2,5), átmérőnövekedése jobb (H: 15,8, D: 13,4 cm) d) Egy németországi vadalma-törzsfáról gyűjtött magból nevelt utódnemzedék hét termőre fordult egyedének termése. Látható, hogy a törzsfá megporzásában a legkülönbözőbb kultúr- és díszalmafajok vettek részt (fotó: J. Kleinschmit)



V. ábra - A magyarországi bükk származási kísérletben, Bucsután (Zala m.) jól megfigyelhető a bükk származások eltérő fakadási ideje (Horváth Valéria felvételei; a származások nevei után megadjuk a 107. ábrán szereplő átlagos kihajtási százalékoz, valamint az eredeti helyszínre a földajzi szélességet, a tszf. magasságot, az éves középhőmérséklet és csapadék értékét) a) Westfield, Skócia, 9% (57° 40', 10 m tszf., 8,0 °C, 750 mm) b) Perche, Franciaország, 18% (48° 25', 205 m tszf., 10,3 °C, 728 mm) c) Hinterstoder, Ausztria, 64% (47° 43', 1250 m tszf., 6,3 °C, 1314 mm) d) Magyaregregy (Baranya m.), 92% (46° 13', 400 m, 9,5 °C, 650 mm)



VI. ábra - A növekedés, a téli tűszín és a tűkarcgomba-érzékenység különbségei a kámoni erdeifenyő származási kísérletben (fotó: Mátyás Cs.) A bemutatott származások további adatai a 11. fejezet végén találhatóak meg a) Pecsenga (Petsamo), Murmanszk. Valamennyi csemete elpusztult 8 éves korig b) Beszkaracsajszk, Szemipalatyinszk terület, Kazahsztán. Lophodermium-érzékeny populáció c) Ajan, Jakutia. Valamennyi csemete elpusztult 8 éves korig d) előtérben: Catacik, Törökország. Lophodermium-érzékeny populáció c) és d) háttérben: Pornóapáti (Vas m.), a legjobb magyar származás



Magyarázat a színes melléklet VI. táblájához

A növekedés, a téli tűszín és a tükarcgomba-érzékenység különbségei a Szombathely-Kámoni erdeifenyő-származási kísérlet parcelláiban. A származási helyek és a telepítési helyszín ökológiai távolságát a földrajzi szélességgel, a fagymentes napok éves számával és a januári középhőmérséklettel érzékeltetjük. A felvétel hatéves korban készült.

<i>Származás</i>	<i>Földrajzi (északi) szélesség</i>	<i>Fagymentes napok éves száma</i>	<i>Januári közép- hőmérséklet (°C)</i>	<i>Átlagmagassá- g 11 éves korban (cm)</i>	<i>Téli tűszín index</i>	<i>Tükarc-gomba- érzékenységi index</i>
Pecsenga	69°	95	-16	elpusztult	2,50	3,55
Beszkaracsaj szk	51°	140	-14	272	2,95	2,36
Ajan	57°	107	-24,5	elpusztult	2,00	0,40
Catacík	42°	150	-5	245	4,39	0,50
Pornóapáti	47°	180	-1,6	513	3,86	4,33



VII. ábra - a) Bár az elterjedési terület alsó határán a populációk habitusa nagyon kedvezőtlen lehet, génkészletük megőrzése mégis fontos. Bükk génrezervátum, Telekes, Vasi-Hegyhát (fotó: Mátyás Cs.) b) Tisztavérű feketenyár klónok génmegőrző anyatelepe Faddon (fotó: Bach I.) c) Fenyőszajkók által elrejtett magból csokrosan felújult *P. albicaulis* fácskák a



kaliforniai Mt. Shasta oldalában, 2100 m magasságban – a koevolúciós kapcsolatok példája (részletek a 8. fejezetben; fotó: Mátyás Cs.) d) Házi berkenye törzsfa viszonylag ritka, vörös színű termése Felsőregmec (Borsod m.) határában (fotó: Nyári L.)



VIII. ábra - a) Gyertyán hímvirág fakadás közben b) Európai vörösfenyő nővirága c) Kocsánytalan tölgy fakadó hímvirága d) Dárdáskaréjú kocsánytalan tölgy (*Qu. dalechampii*) nővirága (id. Varga Gábor felvételei)



Irodalom

- [1] *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 DucoussoA. 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 dehydrogenase (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 heterozygosity 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 speciationOxford 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 pineWarszawa 1976
- [31] *Genetic consequences of man-made change*. J. A.Bishop M. CookL. Academic PressLondon 1981
- [32] *Genetic differentiation by RAPD-markers of oak species in Hungary*. S.Bordács BurgK. 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 PopescuF. SladeD. M. CsaiklU. LesurI. BorovicsA. KézdyP. O. KönigA. GömöryD. BrewerS. BurgK. J. PetitR. 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. MorgensternE. 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. VendraminG. LelliL. VicarioF. Theor. Appl. Genet. 95: (1997) 1138–1146
- [43] *A DNS metilációjának szerepe a növényi génműködés szabályozásában*. N.Bucherna I.Nagy L.Heszky Növénytermelés 44: 2 1995 193–200



- [44] *Az ivar genetikája kétlaki növényekben.* N.Bucherna H.Homoki O.Törjék E.Kiss L.Heszky *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. KeckD. W. HieseyW. 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 MátyásCs. GeburekT. LetouzeyJ. *Forest Genetics* 5: 1 1998 1–9
- [48] *Emlősök és a genetikai sokféleség monitorozása.* G.Csorba K.Pecsenye 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. MurrayLondon 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. LawrenceS. *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 ScholzF. *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-MixA. KinlochB. NealeD. *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. KevanP. ArnoldJ. *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. KevanP. *Can. J. For. Res.* 21: (1991) 1155–70
- [57] *Genetika állattenyésztőknek.* J.Dohy Mezőgazda KiadóBudapest 1999
- [58] *Genome evolution.* G. A.Dover B. FlavellR. Academic PressLondon (1982)
- [59] *Population structure and mating system of bur oak, characterised by DNA microsatellite analysis.* B. D.Dow V. AshleyM. 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 KiadóBudapest (1999)
- [61] *Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent.* S.Dumoulin-Lapégue DemesureB. FineschiS. Le CorreV. PetitR. *Genetics* 146: 1997 1475–1487
- [62] *Butterflies and plants: a study in coevolution.* P. R.Ehrlich H. RavenP. *Evolution* 18: 1964 586–608
- [63] *An introduction to forest genetics.* G.Eriksson EkbergI. 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 AnderssonS. EicheV. IfverJ. PerssonA. *Studia For. Suecica* 156 1980
- [65] *Introduction to quantitative genetics.* D. S.Falconer Oliver and BoydLondon (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. Gergácz 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 BergmannF. In: Baradat, Ph. et al. (eds.) 1995 79–98
- [91] *Effect of inbreeding on production of filled seed in Pinus radiata*. A. R.Griffin LindgrenD. Theor. Appl. Genet. 71: (1985) 334–343
- [92] *Collecting plant genetic diversity: Technical Guidelines*. L.Guarino V. RaoR. Read (eds.)R. CAB InternationalWallingford 1995
- [93] *Genetic structure of populations and differentiation in forest trees*. R. P.Guries T. LedigF. 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 BorzanZ. SchlarbaumS.E. Hoffmann (eds.)T.P.V. Proc. 2nd IUFRO Cytogen. W.P. Symp., Graz, Arbora Publ., Zvolen 2000
- [95] *Genetikai variabilitás a növénynevelésben*. Márta (szerk.)Hajós-né-Novák Mezőgazda KiadóBp 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 PressNew York 1979 84–113
- [98] *Allozyme diversity in plant species*. J. L.Hamrick J. W. GodtM. 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. GodtJ. L. Sherman-BroylesS. New Forests 6: 1992 95–124
- [100] *Gene flow in forest trees*. J. L.Hamrick D. NasonJ. In: Young et al. (eds.)2000 81–90
- [101] *Correlation between species traits and allozyme diversity: Implications for conservation biology*. J. L.Hamrick GodtM. MurawskiD. LovelessM. Oxford University Press In: Falk, D.–K. Holsinger (eds.): *Genetics and conservation of rare plants* (1991
- [102] *Austriebsverhalten von Fichtenklonen in unterschiedlichen geographischen Gebieten*. R.Hanhart-Rosch KleinschmitJ. 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. PottsB. I. GoreP. 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 PublOxford 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.Hattermer 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. Krutovskii K. H. Strauss S. Forest Genetics 1(4): 1994 179–189
- [114] *Molecular genetic ecology*. A. R.Hoelzel A. Dover G. IRL Press Oxford (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. Birks H. Cambridge Univ Press 1983
- [117] *Untersuchungen zur Bewirtschaftung von Weisstannen- und Buchenbeständen unter dem Aspekt der Erhaltung genetischer Variation*. E.Hussendorfer Konnerth M. 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] *Szupraindividuális organizáció*. P.Juhász-Nagy G.Vida Medicina In: Csaba Gy. (szerk.) 1978. A biológiai szabályozás Budapest (1978) 339–402
- [123] *Lethal equivalents in willow, Salix viminalis*. H.Kang Hardner C. Gullberg U. 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 Temerit A. 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. Ching K. Stafford S.G. Silvae Genetica 34: (1985) 148–156
- [127] *An introduction to genetic statistics*. O.Kemphorne Iowa State Univ. Press Ames 1969
- [128] *A fenyők termesztése és fenyőfagazdálkodás*. B.Keresztesi R. (szerk.) Solymos Mezőgazdasági Kiadó Budapest 1978
- [129] *The neutral theory of molecular evolution*. M.Kimura Cambridge Univ. Press (1983)
- [130] *Variation anpassungsrelevanter, phänotypischer Merkmale*. J.Kleinschmit Svolba J. R. G. Kleinschmit J. 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.Konnerth Behm A. Beitr. F. Forstw. 33: 4 1999 152–155
- [133] *Indukált nyár és akác poliploidok jelentősége a gyors növekedésű fajok nemesítésében*. F.Kopecky Erd. Kutatások 1–3 1966 161–175
- [134] *A study of pollen dispersal as a mechanism of geneflow 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. IPGRI Rome 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. DucoussoA. 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] *Izozyme 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 Skogsvårdsföreningens 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 fajok 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 / génerózió / génbank.* Cs.Mátyás Mezőgazdasági Kiadó Budapest 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 Kiadó Budapest 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 Kiadó Budapest 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. kiadó Budapest–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 Bach I. 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 fajok 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 Peszlen I. 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, Műegyetem 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. SturgeonK. L. DavisM. Silvae Genetica 29: (1980) 100–103

[215] *Associations between heterozygosity and growth rate variables in three western forest trees.* J. B.Mitton KnowlesP. B. SturgeonK. B. LinhardtY. L. DavisM. 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 PressVancouver 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 HarjuA. Silvae Genetica 38: 1989 221–228

[220] *Mating system analysis in a central and northern European population of Picea abies.* O.Muona PauleL. SzmidtA. KärkkäinenK. Scand. Jour. For. Res. 5: 1990 97–102

[221] *Basic genetics.* B. G.Murray YoungA. BoyleT. 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 Silvae 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 EcomedLandsberg 1996
- [227] *Genetic variation in European populations of forest trees*. G.Müller-Starck Ziehe (eds.)M. Sauerlaender`s VerlagFrankfurt/M 1991
- [228] *Genetic markers as a tool for bioindication in forest ecosystems*. G.Müller-Starck SchubertR. 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. KangH. S. BrouardJ. Springer-VerlagNew 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 CouncilNational National Academy PressWashington D. C 1991
- [233] *Restriction fragment length polymorphism mapping in conifers and applications to forest genetics and tree improvoment*. D. B.Neale G. WilliamsC. Can. J. For. Res. 21: (1991 545–554
- [234] *Genetic mapping and DNA sequencing of the loblolly pine genome*. D.B.Neale S. KinlawC. M. SewellM. Forest Genetics 1: 4 (1994 197–206
- [235] *Molecular population genetics and evolution*. M.Nei North-HollandAmsterdam 1975
- [236] *The bottleneck effect and population variability*. M.Nei MaruyamaT. ChakrabortyR. Evolution 29: (1975 1–10
- [237] *Erdészeti növénynevelés*. E.Nemky Mezőgazdasági KiadóBudapest 1968
- [238] *Fragmented plant populations and their lost interactions*. J. M.Olesen K. JainS. In: Loeschke, V. et al. (eds.) 1994 (1994 417–426
- [239] *Forest stand dynamics*. C. D.Oliver C. LarsonB. McGraw Hill IncNew 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: Izoymes 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. 1. 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 realtionships 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 $\times$ 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 geneticsBerlin 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 1996 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 Altitudinalklins*. K.Stern Sauerlaender In: Schmidt-Vogt, H. (ed.) 1964. Forstsamengewinnung und Pflanzenanzucht für das HochgebirgeFrankfurt 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. TammisolaJ. 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.Gergács L.Heszky Acta Biologica Hungarica 52: 2–3 2001 345–354
- [304] *A feketeenyő nevelése*. 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 génökológiai 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 eco-system 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 szelidgesztenye-kéregrák 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 SzmidtA. 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 Wälder 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 geneticsDordrecht (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 RudnerE. SümegiP. Quaternary Research 53: (2000) 203–213
- [328] *A primer of population biology.* E. D.Wilson BossertW.H. Sinauer AssociatesSunderland, MA 1971
- [329] *Biodiversity.* E. O. (ed.)Wilson National Academic PressWashington, D. C 1988
- [330] *Genetic effects of classical silviculture.* W.Wilusz GiertychM. 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 PressNew York (1976)
- [334] *Geographic variation in Scotch pine.* J. W.Wright W. BullI. Silvae Genetica 12: 1 1963 1–25
- [335] *Species hybridization in the hard pines, series Sylvestres.* W. J.Wright J. GabrielW. 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 deductionsChicago 1977
- [338] *Genetiken bakom självförläring av tall [Az erdefenyő 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. MorgensternE. Silvae Genetica 40: 1991 180–184



[341] *Forest conservation genetics*. A.Young BoshierD. Boyle (eds.)T. CSIRO
PublishersCollingwood, Au