

## Bevezet

Hazánk legnagyobb területarányal rendelkező szonon fafajai a tölgy nemzetségben ( *Quercus* L.) kerülnek ki, így mind gazdaságilag, mind ökológiailag meghatározó elemei lombhullató erdeinknek. A tölgykutatás sok olyan, a mai napig feltáratlan biológiai kérdést tartogat – legyen szó a taxonómiai elkülönülés kérdéséről, a hibridizációs folyamatokról vagy más populációdinamikai, ökológiai és alkalmazkodási kérdésekről –, amelyek megválaszolása révén a jövőben már gazdaságilag is jelentős kihívásoknak tehetünk eleget. Így lehetőség nyílik a klímaváltozás erdeinkre gyakorolt hatásainak követésére, a fajok jobb alkalmazkodóképességének megismerése révén a fenntarthatóság biztosítására, vagy akár csak a biodiverzitás megőrzésében fakadó elnyökö tudatos felhasználására is.

## Célkitzések

A kutatás alapvető célja egy tölgy fajokban gazdag állományfolt finomléptékű genetikai mintázatának elemzése, amely magában foglalja

- a területen megtalálható összes termőkorú egyed numerikus taxonómiai módszerrel végzett, egzakt határozását,

- az így meghatározott taxonómiai csoportok – tágan értelmezett fajkomplexek, illetve az ezekhez tartozó sz ken értelmezett fajok szintjén – genetikai diverzitásának feltárása és összehasonlító vizsgálata, a csoportok közötti genetikai kapcsolat feltárását,
- a területen megtalálható újulatfoltok összes egyedének mintázása révén az id skorú és fiatalkorú részpopulációk genetikai diverzitásának felmérését,
- az állomány térbeli genetikai struktúrájának vizsgálatát,
- az id skorú egyedek egyedszint genetikai mintázatának elemzésével az állományban esetlegesen bekövetkezett hibridizációs vagy introgressziós események feltárását.

## Anyag és módszer

A kutatásra kijelölt mintaterület egy Sopron közelében (Szárhalmi erd , Fert melléki-dombság) fekv , elegyes tölgy állományrész, amely kimagasló diverzitással bír az európai fehér tölgy fajok tekintetében, mind taxonómiai mind morfológiai értelemben. A mintaparcellán megtalálható összes id skorú egyed (450 mintafa), továbbá két újulatfolt (37 és 38 egyed) teljes kör felvételezése (X,Y,Z földrajzi koordináták rögzítése, levél- és rügyminta gy jtése taxonómiai,

illetve genetikai célú vizsgálatokhoz) révén lehet ség nyílt az állományfolt ún. finomlépték genetikai mintázatának feltárására.

Az állomány id skorú egyedeinek taxonómiai határozása numerikus taxonómiai határozófüggvények alkalmazásával valósult meg.

A taxonómiai csoportok elkülönülésének vizsgálata – a tágan értelmezett fajkomplexek, illetve a sz ken értelmezett fajok tekintetében – három molekuláris genetikai markertípus alkalmazásával történt, amelyek a következ k voltak: (1) négy nukleáris mikroszatellit marker kodomináns genotípus adatsora, (2) 8 izoenzim génhely elemzéséb l nyert kodomináns genotípus adatsor, (3) három RAPD primer kombinációból nyert, domináns markerek.

Populációgenetikai elemzések elvégzése révén sor került az állomány genetikai diverzitásának elemzésére, benne a taxonómiai csoportok genetikai szerkezetének feltárására, továbbá az id skorú egyedek és az újulat részpopulációjának összehasonlító vizsgálatára. Továbbá, az állomány térbeli genetikai struktúrájának feltárása is megtörtént Mantel-teszt és a Genalex program térbeli-genetikai autokorrelációs elemzése révén.

Egyedszint molekuláris genetikai elemzések segítségével (K-klaszterezés Structure programmal és Besorolási Teszt Genalex programmal), valamint a taxonómiai információk komplex értékelése révén,

becsülhet vé vált az állományban bekövetkezett introgressziós események mértéke.

## Eredmények, következtetések

Tölgy állomány esetében, hazai viszonylatban els ként került sor ún. finomlépték genetikai mintázat elemzésre, amely során numerikus taxonómiai határozómódszer és három különböz molekuláris markertípus segítségével történt az állomány jellemzése. A numerikus taxonómiai határozás és az egyedek térképi ábrázolása alapján megállapító volt, hogy a területen dominánsan jelen lév két fajcsoport, a kocsányos tölgy (*Quercus robur*) és a molyhost tölgy komplex (*Quercus pubescens* s.l.) egyedei területileg jól elkülönülnek, az ökológiai igényeiknek megfelel en. A molyhos tölgy csoport igen változatos összetétellel volt jelen, nagy arányban jelentek meg *Qu. virgiliana* és *Qu. pubescens* s.str. × *Qu. virgiliana* hibrid egyedek is. A területen igen kis részarányban sikerült csak ugyanakkor kimutatni a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea* s.l.) komplex tagjait, azonban köztük *Qu. dalechampii*, *Qu. petraea* s.str. és hibrid egyedeket is beazonosításra kerültek. A tágan értelmezett három tölgy faj között létrejött hibrid egyedeket csak elenyész részarányban sikerült kimutatni a területen a nagyarányú morfológiai diverzitás ellenére.

Mindhárom alkalmazott molekuláris genetikai marker csoport alapján kismérték elkülönülés volt

megfigyelhet a három f tölgy csoport között, ami megfelel a korábbi, nemzetközi eredményeknek. Ugyanakkor a kis létszámú kocsánytalan tölgy csoport olyan egyedi mintázattal rendelkezett, amely két markertípus alapján (mikroszatellit, RAPD) inkább a kocsányos tölgyekkel mutatott genetikai hasonlóságot, míg az izoenzim markerek tekintetében alig mutattak eltérést a molyhos tölgyek csoportjától. A molyhos tölgy komplexen belül nem volt megfigyelhet genetikai differenciálódás a két azonosított sz ken értelmezett faj és hibridjeik tekintetében. Az egyedszint genetikai elemzés kiderült egyfel l, hogy a területen a genetikai mintázat alapján csupán két jól elkülöníthet csoport feltételezhet , amely megfelelt a morfológiailag kocsányos tölgy és molyhos tölgy jelleg egyedek csoportjának (*Structure klaszterezés*). A két csoport közötti, valamilyen fokú hibrid genotípussal rendelkező egyedek aránya 10% volt. A kocsánytalan tölgy egyedek nem voltak kimutathatóak, mint egyedi genetikai mintázattal bíró csoport, és a korábbi besorolásuk alapján részben a molyhos tölgyek klaszterében, részben pedig a hibrid genotípusú egyedek között bukkantak fel. Másfel l, a *Besorolási Teszt* alapján készített egyedszint genetikai elemzés alapján kocsánytalan tölgy egyedek voltak feltételezhet ek mind a molyhos tölgyek között, mind pedig a kocsányos tölgyek csoportjában, méghozzá ez utóbbiban nagyobb arányban. A kocsánytalan tölgy komplex jelenléte az állományban, vélhetően két

irányban is (a molyhos tölgyek és kocsányos tölgyek fel l) lezajlott introgresszió eredményeképpen mind genetikai mintázatban, mind küls morfológiai jegyek alapján is csak kis arányban mutatható ki.

A fenotípusos megjelenés ugyanakkor nem minden hibrid genotípussal rendelkező egyed estében jelentkező köztes morfológiai bélyegekkel, és az alkalmazott numerikus taxonómiai határozófüggvények sem minden esetben tárják fel teljes pontossággal az introgresszált formákat. Különösen célszerű ezt szem el tt tartani olyan állományok esetében, ahol a tölgy fajok együttes jelenléte, valamint a mozaikos él helyen kialakult különböző mikrohabitátok következtében kimagasló lehet a hibridizációval érintett egyedek aránya.

Az egyedi genetikai mintázat, a numerikus taxonómiai határozás és a hagyományos bélyegeken alapuló megfigyelések komplex értékelése nyomán kb. 20%-ra tehető az állományban a valamilyen fokú introgresszió nyomait viselő egyedek aránya. Ezek az egyedek térben is nagyrészt a szülő fajok érintkezési zónájában helyezkedtek el.

A területen, a régóta folyó sarjzattatás ellenére is, csupán 9%-os arányban voltak jelen azonos genotípussal jellemezhető klón egyedek. Ezek nagyrészt csokros növekedésű sarjak formájában jelentek meg, és csak két molyhos tölgy pár esetében volt megfigyelhető a nagyobb térbeli szeparáció. Ez utóbbi két esetben gyökérsarjak megjelenéséről van szó. A molyhos tölgyek

csoportjáról általánosan elmondható, hogy nagyobb arányban és változatosabb formában jelent meg a vegetatív szaporodási stratégia. A klón genotípusok nélkül végzett genetikai diverzitáselemzés arra mutatott rá, hogy a sarjztatás hatására megjelenő klón egyedek nem okozták az állomány genetikai leromlását, jelentős diverzitásvesztést nem eredményeztek. A sarjztatás ebben az esetben vélhetőleg éppen az eredeti, természetes állomány fennmaradását segítette. Az *in situ* génrezervátumok kijelölése során érdemes fontolóra venni ezt az eshetőséget más olyan állományok esetében is, amelyekben ugyan régóta sarjztatás folyik, azonban az állomány taxonómiai-morfológiai diverzitása szempontjából még részre érdemes.

A két vizsgált újulatfolton is kimutathatóak voltak a klón eredetű egyedek, amelyek vélhetőleg egy idősebb fa gyökérsarjaiként jelentek meg. Az újulatfoltok genetikai mintázatuk alapján taxonómiaiilag is behatárolhatóak voltak, ugyanakkor vélhetőleg inkább a mintázott területen kívül eső egyedek utódaiból tevődtek össze, mivel genetikai mintázatukban nagyobb elkülönülés volt kimutatható a mintaterület egyedeivel vért összehasonlítás során. Ez megfelel a térbeli helyzetüknek is, tekintve, hogy a kijelölt terület határán helyezkedtek el.

Az idősebb állomány térbeli-genetikai struktúrája tekintetében a két nagyobb egyedszámú taxonómiai csoport, a kocsányos tölgyek és molyhos tölgyek

esetében, csak gyenge korrelációt sikerült kimutatni az egymás közelében elhelyezkedő egyedek genetikai rokonságát illetően. Ugyanakkor a teljes állományra határozott térbeli-genetikai strukturáltság volt jellemző. Feltételezhetően ez a struktúra is az introgresszióval érintett egyedek nagyarányú jelenlétével függ össze.

## Tézisek

1. Hazai viszonylatban elsőként került alkalmazásra tölgy állomány esetében olyan finomléptékű genetikai vizsgálat, amely a mintaterületen található összes egyed mintavételén alapult, numerikus taxonómiai határozómódszert alkalmazott a *Quercus robur*, *Qu. petraea* s.str. *Qu. dalechampii*, *Qu. pubescens* s.str., *Qu. virgiliana* fajok elkülönítésére és a hibridek feltárására, továbbá az állomány genetikai szerkezetének feltárására három különböző molekuláris genetikai markertípust is feldolgozott és több megközelítésben is vizsgálta az egyedszintű genetikai mintázatot.

2. Mindhárom alkalmazott molekuláris genetikai marker-csoport alapján kismértékű elkülönülés volt megfigyelhető a három f. tölgy csoport között, ami megfelel a korábbi, nemzetközi eredményeknek. Ugyanakkor a kis létszámú kocsánytalan tölgy csoport olyan egyedi mintázattal rendelkezett, amely két markertípus alapján (SSR, RAPD) inkább a kocsányos tölgyekkel mutatott genetikai hasonlóságot, míg az



izoenzim markerek tekintetében alig mutattak eltérést a molyhos tölgyek csoportjától.

3. A molyhos tölgy komplexen belül nem volt megfigyelhető genetikai differenciálódás a két azonosított, szűken értelmezett faj (*Quercus pubescens* s.str. és *Qu. virgiliana*) tekintetében.

4. Az egyedszint genetikai mintázat elemzése, a numerikus taxonómiai határozás és a hagyományos bélyegeken alapuló megfigyelések komplex értékelése nyomán kimutathatóvá vált az állományban az introgresszió nyoma, amely az egyedek mintegy 20%-át (18,3%) érintette. Ezek az egyedek térben is nagyrészt a szülő fajok érintkezési zónájában helyezkednek el.

5. Az állományban fellelhető kocsánytalan tölgy komplex egyedeit vélhetően két irányból is – a molyhos tölgyek és kocsányos tölgyek felől – lezajlott introgresszió érintette a múltban, amelynek eredményeképpen mind genetikai mintázatban, mind külső morfológiai jegyeik alapján is csak kis arányban mutathatók ki a mai populációban. Ezt a megállapítást a két egyedszint genetikai mintázat elemzési módszer támasztotta alá.

6. Az idős állomány térbeli-genetikai struktúrája tekintetében a teljes állományra határozott térbeli-genetikai strukturáltság volt jellemző. Ezzel szemben, a két nagyobb részarányban jelenlévő tölgyfaj, a molyhos tölgy komplex és a kocsányos tölgy egyedei esetében csupán gyenge korreláció volt kimutatható, és csupán a

közeli távolságosztályokban. Ez a struktúra szintén az introgresszióval érintett egyedek nagyarányú jelenlétével függhet össze.

7. A fenotípusos megjelenés ugyanakkor nem minden hibrid genotípussal rendelkező egyed esetében jelentkezik köztes morfológiai bélyegekkel. Különös körültekintéssel kell kezelni az olyan állományok taxonómiai célú vizsgálatát, ahol a tölgy fajok együttes jelenléte, valamint a mozaikos él helyeken kialakult, különböző mikrohabitatok következtében kimagasló lehet a hibridizációval érintett egyedek aránya. Ilyen jellegű állományok esetében végzett taxonómiai vizsgálatok során minél több szempontú, komplex elemzések alkalmazását szükséges alkalmazni.

8. Az elemzésre került négy, nagy variabilitású mikroszattelit marker segítségével az egyedek elkülönítése lehet vé vált genetikai ujjlenyomatuk alapján, illetve az azonos genotípussal rendelkező klónok azonosíthatóak voltak. Ezáltal kimutathatóvá vált az állomány genetikai mintázatában is a régóta folyó sarjaztatás valós hatása, amely csupán 9%-os arányban jelezte a klónok jelenlétét. Ezek nagyrészt csokros növekedésű sarjak formájában jelentek meg, azonban két molyhos tölgy pár esetében megfigyelhető volt a nagyobb térbeli szeparáció, amely gyökérsarjak megjelenésére utal. A molyhos tölgyek csoportjáról általánosan elmondható, hogy nagyobb arányban és változatosabb formában jelent meg a vegetatív szaporodási stratégia. A két vizsgált újulatfolt

egyedei között is kimutathatóak voltak a klón eredet egyedek. Az újulatban tehát a generatív szaporodási stratégián túl számolhatunk vegetatív eredet egyedekkel is, amelyek vélhetőleg vagy egy idősebb egyed gyökérsarjaiként jelentek meg vagy vad általi visszarágás hatására alakultak ki.

9. A klón genotípusok nélkül végzett genetikai diverzitáselemzés arra mutatott rá, hogy a sarjztatás hatására megjelenő klón egyedek nem okozták az állomány genetikai változatosságának számottevő csökkenését. A sarjztatás ebben az esetben vélhetőleg az eredeti, természetes állomány fennmaradását segítette. Mindezek alapján, az *in situ* génrezervátumhálózat kialakítása során, a morfológiailag és taxonómiailag diverz állományok esetében indokolt lehet az állományok kijelölése, abban az esetben is, ha a területen sarjztatás folyt.

10. Az újulatfoltok genetikai mintázatuk alapján taxonómiailag is behatárolhatóak voltak az időskorú állomány taxonómiai csoportjaival történt összehasonlító vizsgálat során. Ugyanakkor a két újulatfolt vélhetőleg inkább a mintázott területen kívül eső egyedek utódaiból állt, mivel az idősebb egyedekkel vett összehasonlítás során a genetikai mintázatukban nagyobb elkülönülés volt kimutatható. Ez megfelel a térbeli helyzetüknek is tekintve, hogy a kijelölt terület határán helyezkedtek el.

## **Publikációk**

### *Könyvrészlet*

Borovics A., Cseke K., Benke A. (2008): Szaporítóanyag-ellátás genetikai alapjainak fejlesztése. In Molnár S., Führer E., Tóth B. (szerk.) (2008): Az ültetvényes fagazdálkodás fejlesztése. NKTH, Sopron 25-30.

### *Magyar nyelv közlemény*

Benke A., Cseke K., Takács R., Kámpel J., Borovics A. (2010): Hagyományos és molekuláris genetikai módszerekkel támogatott nyárnemesítés a bioenergetika szolgálatában. Mez gazdasági Technika. LI. évf. 2010. január, pp. 8-10.

Cseke K., Benke A., Borovics A. (2011): Nyár genotípusok azonosítása DNS ujjlenyomatuk alapján. Erdészettudományi Közlemények (1). pp. 107-114.

Cseke K., Bordács S., Borovics A. (2011): Egy elegyes tölgyes taxonómiai és genetikai szerkezetének elemzése. Erdészettudományi Közlemények (1). pp. 95-105.

Cseke K., Borovics A. (2011): F z fajták azonosítása mikroszatellit markerekkel. Zöldenergia Termelés és Hasznosítás Rendszere Tudományos Konferencia. Gyöngyös, 2011. szeptember 27. pp. 35-42.

Benke A., Cseke K., Borovics A. (2011): Dunántúli Leuce nyár populációk genetikai vizsgálata RAPD és cpDNS markerekkel. Erdészettudományi Közlemények (1). pp. 83-93.

### *Idegen nyelv közlemény*

Höhn M., Gugerli F., Abran P., Bisztray Gy., Buonamici A., Cseke K., Hufnagel L., Quintela-Sabarís C., Sebastiani F., Vendramin G.G. (2009): Chloroplast DNA variation in Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) reflects contrasting post-glacial history of populations from the Carpathians and the Alps. *Journal of Biogeography*. 36 (9). pp. 1798-1806.

Bodor P., Höhn M., Pedryc, A., Deák T., Dücs I., Uzun I., Cseke K., Böhm É.I., Bisztray G.D. (2010): Conservation value of the native Hungarian wild grape (*Vitis sylvestris* Gmel.) evaluated by microsatellite markers. *Vitis* 49 (1), pp. 23-27.

Scotti I., Montaigne W., Cseke K., Traissac S.: Does habitat disturbance contribute to maintain genetic variation in rain forest tree populations? A genome-level test. *Annals of Forest Science. elbírálás alatt*

#### *El adás*

Cseke K. (2004): A cirbolyafeny (*Pinus cembra* L.), mint jégkorszaki reliktumfaj, posztglaciális története a molekuláris kutatások tükrében. XXVII. Országos Tudományos Diákköri Konferencia, Agrártudományi Szekció. Összefoglaló. Szarvas, 2005. 03. 31 – 04. 2. p. 141.

Szulcsán G., Borovics A., Cseke K. (2005): A vadkörte génmegrzése (fajazonosság és diverzitásmeghatározás izoenzim és DNS alapú vizsgálatok segítségével). Alföldi Erdőért Egyesület Kutatói Nap. Szeged, 2006. 11. 08.

Cseke K. (2006): Az európai cirbolyafeny (*Pinus cembra* L.) szonopopulációinak diverzitásvizsgálata a Kárpátokban molekuláris genetikai módszerrel. Veszprémi Akadémiai Bizottság Növényfiziológiai Munkacsoportjának Kihelyezett Ülése. Sárvár, 2006. 10. 24.

Borovics A., *Cseke K.*, Bordács S. (2007): A szaporítóanyag genetikai min sége a köröcsönyi magtermeszt ültetvényben. Kocsányos tölgy plantázok a Kárpát-medencében. Konferencia. Szigetvár, 2007. 09. 20-21.

*Cseke K.*, Borovics A., Bordács S. (2007): Szárazságt r tölgy fajok: felkészülés a klímaváltozás hatásaira. Kocsányos tölgy plantázok a Kárpát-medencében Konferencia. Szigetvár, 2007. 09. 20-21.

*Cseke K.*, Borovics A., Bordács S. (2009): Egy elegyes tölgy állomány taxonómiai és genetikai szerkezetének megjelenítése. Kari Tudományos Konferencia. Nyugat-Magyarországi Egyetem Erd mérnöki Kar. Sopron, 2009. október 12.

*Cseke K.*, Borovics A. (2009): White Oak Species Adapted to Semiarid Conditions in the Carpathian Basin – Hidden Reserves Mitigating the Effect of Climate Change. 'International cooperation in the forest sector: balancing education, science and industry'. Mari State Technical University (MarSTU), Sustainable Forest Management Center. Yoshkar-Ola, 2009. 06. 01-05.

Borovics A., *Cseke K.*, Molnár T. (2009): Mesterséges populációk erdészeti felhasználásának genetikai konzekvenciái. XV. Növénynevelési Tudományos Napok: Hagyomány és haladás a növénynevelésben. Budapest, 2009. március 17.

Benke A., *Cseke K.*, Takács R., Kámpel J., Borovics A. (2009): Hagyományos és molekuláris genetikai módszerekkel támogatott nyárnevelés a bioenergetikában Konferencia. FVM Mezőgazdasági Gépesítési Intézet. Gödöllő, 2009. október 29-30.

*Cseke K., Borovics A., Bordács S. (2010): Mir I mesél egy tölgy állomány? Avagy a finomlépték genetikai struktúra térbeli megjelenítése fás populációkban. Pannon Tudományos Nap. Nagykanizsa, 2010. október 13.*

*Jobb Sz., Borovics A., Cseke K., Koltay A. (2011): A tölgypusztulás genetikai hátterének vizsgálata. Euroregionális Természettudományi Konferencia. Nyugat-Magyarországi Egyetem Savaria Egyetemi Központ. Szombathely, 2011. január 26.*

*Borovics A., Cseke K., Molnár Tamás (2012): Genetic consequences of utilization artificial populations in forestry. Seed orchard and Breeding Theory IUFRO Conference 21-25 May 2012 Antalya, Turkey Proceedings 67-71.*

#### *Poszter*

*Höhn M., Ábrán P., Bisztray Gy., Bounamici A., Cseke K., Gugerli F., Sebastiani F., Vendramin G.G. (2005): Uneven partitioning of genetic variation in chloroplast microsatellites of Swiss stone pine populations along the European mountain range. 17 International Botanical Congress. Abstracts. Vienna, 17-23 July 2005.*

*Benke A., Cseke K., Csintalan Zs., Borovics A. (2007): Hazai nyárok populációgenetikai és élettani vizsgálata az erdészeti célú felhasználás fejlesztése céljából. XIII. Növénynevelési Tudományos Napok. Magyar Tudományos Akadémia. Budapest. p. 168.*

*Cseke K., Benke A., Borovics A. (2007): Nyár klónk genetikai azonosítása. XIII. Növénynevelési Tudományos Napok. Magyar Tudományos Akadémia. Budapest. p. 87.*

Benke A., Cseke K., Borovics A. (2008): Természetes eredet hazai nyár állományok populációgenetikai vizsgálata a Dunántúlon. Fialat Kutatók az Élhet Földért Konferencia. Budapest, 2008. november 24.

Benke A., Cseke K., Borovics A. (2008): A Dunántúli Fehér és Rezg Nyár állományok populációgenetikai vizsgálatának el zetes eredményei. Alföldi Erd kért Egyesület, Kutatói Nap. Szeged, 2008. november 6.

Cseke K., Borovics A. (2008): Egy elegyes tölgy állomány finomlépték genetikai mintázatának elemzése. Fialat Kutatók az Élhet Földért Konferencia. Budapest, 2008. november 24.

Höhn M., Hufnagel L., Ferenczi J., Cseke K. (2010): Despite small habitat size and isolation, Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations of East-Central Europe have maintained high level of chloroplast haplotypic variation. Conference on 'Forest ecosystem genomics and adaptation'. San Lorenzo de El Escorial (Madrid), Spain, 9-11 June 2010. Book of abstracts. Bioersivity International (Rome, Italy) and INIA (Madrid, Spain). p. 231.

Benke A., Cseke K., Borovics A. (2011): shonos nyárok populációgenetikai és növényélettani vizsgálata. Az erd k helye a vidékstratégiában – 2011. az erd k nemzetközi éve Konferencia. Vidékfejlesztési Minisztérium. Budapest, 2011. november 21.