

# Tartalom

1	BEVEZETÉS.....	4
1.1	A kutatás célja .....	4
1.2	A <i>Quercus</i> nemzetség.....	7
2	A MOLYHOS TÖLGY ELŐFORDULÁSA ÉS TERMŐHELYEI MAGYARORSZÁGON .....	11
2.1	A molyhos tölgy elterjedése .....	11
2.2	A molyhos tölgy előfordulása Magyarországon .....	12
2.3	A molyhos tölgy termőhelyei és növénytársulásai.....	16
3	VIZSGÁLATOK.....	19
3.1	Mikromorfológiai bélyegek (sztóma- és szőrtípusok) vizsgálata SEM-felvételek és fénymikroszkóp segítségével .....	19
3.1.1	A mikromorfológiai jellegek taxonómiai jelentősége a <i>Quercus</i> nemzetségnél..	19
3.1.2	A vizsgálat célja .....	28
3.1.3	Anyag .....	28
3.1.3.1	Mintavétel a molyhos tölgy hazai változatosságának vizsgálatára .....	28
3.1.3.2	Mintavétel a hárshegyi homokkő mészkerülő tölgyesében előforduló tölgyfajok változatosságának vizsgálatára .....	31
3.1.3.3	Mintavétel a SEM-felvételekhez .....	31
3.1.4	Módszer.....	32
3.1.5	Eredmények.....	36
3.1.6	Az eredmények megvitatása.....	43
3.2	Makromorfológiai bélyegek vizsgálata többváltozós matematikai módszerekkel.....	45
3.2.1	A makromorfológiai jellegek taxonómiai jelentősége a <i>Quercus</i> nemzetségnél .	45
3.2.2	A vizsgálat célja .....	45
3.2.3	Anyag .....	46
3.2.4	Módszer.....	47
3.2.5	Eredmények.....	49
3.2.6	Az eredmények megvitatása.....	56
3.3	Kemotaxonómia: flavon-glükozidok változatosságának vizsgálata túlnyomásos réteg- kromatográfiával (OPLC).....	59
3.3.1	A flavon-glükozidok taxonómiai jelentősége a <i>Quercus</i> nemzetségnél .....	59

3.3.2	A vizsgálat célja .....	61
3.3.3	Anyag .....	62
3.3.4	Módszer .....	62
3.3.5	Eredmények .....	65
3.3.6	Az eredmények megvitatása .....	67
3.4	A kloroplaszt DNS-változatosság vizsgálata .....	71
3.4.1	A cpDNS változatosság vizsgálatának jelentősége a <i>Quercus</i> nemzetségnél ....	71
3.4.1.1	Az európai tölgyfajok genetikai felépítésének ismertetése .....	71
3.4.1.2	A cpDNS-változatosság vizsgálatának jelentősége .....	71
3.4.2	A vizsgálat célja .....	72
3.4.3	Anyag .....	73
3.4.4	Módszer .....	73
3.4.5	Eredmények .....	73
3.4.6	Az eredmények megvitatása .....	77
3.4.6.1	A molyhos tölgy posztglaciális rekolonizációja .....	77
3.4.6.2	Megállapítható-e a vizsgált populációk autochton illetve allochton volta? .....	79
4.	KÖVETKEZTETÉSEK .....	81
4.1	A molyhos tölgy változatossága Magyarországon – a változatosság okai .....	81
4.1.1	Introgresszív hibridizáció a <i>Quercus</i> szekció tagjaival .....	81
4.1.1.1	Introgresszív hibridizáció a <i>Q. petraea</i> -val .....	81
4.1.1.2	Introgresszív hibridizáció a <i>Q. robur</i> -ral .....	82
4.1.1.3	Introgresszív hibridizáció a <i>Q. frainetto</i> -val .....	85
4.1.2	Környezeti hatások jelentősége a fenotípusos változatosságban .....	85
4.1.3	A molyhos tölgy, mint gyűjtőfaj .....	86
4.2	A molyhos tölgy változatossága földrajzi és termőhelyi gradiensek mentén .....	96
4.2.1	Változatosság földrajzi gradiensek mentén .....	96
4.2.2	Változatosság termőhelyi gradiensek mentén .....	97
4.3	Gyakorlati következtetések a molyhos tölgy erdészeti és természetvédelmi kezelésére vonatkozóan .....	99
4.3.1	A molyhos tölgy jelentősége középhegységeinkben .....	99
4.3.2	A molyhos tölgy jelentősége az Alföldön, génmegőrzési program .....	100
5.	AZ EREDMÉNYEK ÖSSZEFOGLALÁSA .....	103

5.1	Módszertani eredmények .....	103
5.2	Taxonómiai eredmények .....	103
6	KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS .....	105
7	IRODALOM .....	106

# 1 Bevezetés

## 1.1 A kutatás célja

### A hazai tölgykutatás megújulásának szükségessége

A tölgy nemzetség – gazdasági és ökológiai jelentőségének köszönhetően – a közép-európai dendrológiai kutatás egyik kiemelt tárgya. Ehhez járul képviselőinek bonyolult taxonómiája, ami szinte kimeríthetetlen terepet kínál a kutatók számára. Vizsgálata szükségessé teszi és egyben hozzá is járul a populációgenetika, növényföldrajz, ökológia alapvető kérdéseinek tisztázásához, gondoljunk csak az utóbbi években a klasszikus és a biológiai fajfogalom körül kialakult vitára, vagy a tölgykutatásnak az európai posztglaciális vegetációtörténet kiderítésében betöltött szerepére. Számos, a közép-európai tölgyek változatosságának feltárását célzó munka kiindulási alapja az elmúlt évtizedekben megfigyelt tölgypusztulás okainak tisztázása iránti igény volt.

Nyugat-Európában a tölgykutatás az elmúlt évtizedekben forradalmian új eredményeket hozott. Elsősorban franciaországi (pl. INRA - Bordeaux-Pierroton) és németországi (pl. Grosshansdorf, Escherode) kutatóhelyek vezetésével keresztezési kísérletek, többváltozós statisztikai módszerekkel végzett populációvizsgálatok és genetikai vizsgálatok sorát végezték el. Ezzel összehasonlítva a mi régióink (Magyarország, Szlovákia, Románia, Bulgária, Horvátország) tölgyekkel foglalkozó irodalmát, egyre élesebben érezhető a szakadék mind a problémák megközelítésében, mind a kutatási módszerekben. Ezt tükrözi pl. az az ellentmondás, hogy míg Nyugat-Európában az elért eredmények alapján egyes szerzők javasolják a *Quercus robur*, *Q. petraea* és *Q. pubescens* összevonását egy gyűjtőfajba, addig nálunk elfogadott nézet ezeknek a fajoknak a további fajokra és számtalan faj alatti taxonra való szétbontása. Ennek a felfogásbeli különbségnek az okai az alábbiak:

1. A kelet- és délkelet-európai irodalomban a hagyományos – a múlt századra visszavezethető – szisztematikai felfogás uralkodik. Ennek jellemzője számos, hierarchikusan egymásra épülő egység felállítása és az egyedeknek ezekbe való besorolása. Az osztályozás elsősorban a vegetatív szervek makromorfológiai bélyegeinek vizsgálatára szorítkozik. A módszer szubjektívására jellemző példa, hogy SIMONKAI LAJOS és BORBÁS VINCE az 1880-as években gyakran szinte vérre menő vitát folytatott az

Erdészeti Lapokban arról, hogy egy-egy herbáriumi példány mely fajok hibridjének tekinthető. Ezzel szemben a modern taxonómiai vizsgálatok nagy elemszámú mintán végzett statisztikai adatfeltárást jelentenek. A taxonómiai felfogás alapja, hogy a tulajdonságok csak populáció-szinten jelentkeznek. Érdeemes megjegyezni, hogy a két taxonómiai iskola közötti felfogásbeli különbséggel párhuzamba állítható a növénycönológia eltérő társuláskonceptiói közötti ellentét („szuperorganizmus” koncepció – individualisztikus koncepció, ld. STANDOVÁR, 1996).

2. Az eltérő szemlélet kialakulásához hozzájárul az is, hogy a mi régióinkban a tölgyek változatossága nyilvánvalóan más, – sok esetben nagyobb – mint Nyugat-Európában. Ez a tény mind vegetációtörténeti, mind ökológiai okokkal alátámasztható. A palinológiai (BREWER et al., 2001) és cpDNS-vizsgálatok (DUMOLIN – LAPÉGUE, 1997; PETIT et al., 2001a, b) eredményei szerint a nyugat-, illetve a kelet-európai tölgyek jégkorszak utáni rekolonizációja eltérő és jól izolált refúgiumokból történt. Az ökológiai tényezők szerepére felhozható példaként, hogy míg a Nyugat-Európában elvégzett populáció-vizsgálatok alapján feltételezik a *Q. pubescens* és *Q. robur* inkompatibilitását (AAS, 1998), addig a Kárpát-medence szubmediterrán erdős-sztyepp erdeinek jellemzője a két faj introgressziója. Felmerül a kérdés, hogy a kocsányos, kocsánytalan vagy molyhos tölgy áréájának nyugati szélén végzett vizsgálatok alapján levonhatók-e következtetések a fajok interspecifikus kapcsolataira, változatosságára stb. vonatkozóan. Az eltérő szemléletre ugyancsak felhozható a növénycönológiából vett párhuzam: a Nyugat-Európában csak fragmentálisan jelentkező, de délkeleti irányban jelentősen kiszélesedő erdő-övet alkotó xerotherm tölgyesek körüli vita („Saum-Mantel Frage” ld. 2.3 fejezet).

A tölgykutatás, hagyományosan az erdészeti és biológiai – botanikai – kutatás közös területe. Hazai legnagyobb tölgy-szisztematikusaink SIMONKAI LAJOS és BORBÁS VINCE mellett az erdész-botanikus FEKETE LAJOS és MÁTYÁS VILMOS voltak. A fent említett nyugat-európai tölgykutatások központjai is erdészeti kutatóintézetek és a hazánkban napjainkban újjáéledő kutatások is erdészeti kutatóhelyeken – az OMMI Erdészeti Osztályán és az ERTI-nél – kezdődtek el. A Nyugat-Magyarországi Egyetem Növénytan Tanszékén végzett munkám ezekhez a kutatásokhoz csatlakozik.

### **A molyhos tölgy változatosságának kutatása**

A molyhos tölgy állományok felújítása – kisebb gazdasági jelentőségüknek köszönhetően – feltételezhetően jóval nagyobb arányban történt természetes úton (elsősorban sarjról) mint a

*Quercus* subgenus másik két közép-európai képviselőjének – a kocsányos és a kocsánytalan tölgynek – esetében. Az emberi beavatkozás elsősorban a fafaj jelentős visszaszorulását és nem pedig szaporítóanyagának szállítását jelentette. Ennek következtében mai előfordulásait elsősorban vegetációtörténeti (posztglaciális migráció) és ökológiai tényezők határozzák meg, nem pedig erdészeti beavatkozás. Mindezek miatt a molyhos tölgy alakkör változatosságának vizsgálata kiemelt jelentőségű lehet a közép-európai tölgykutatás középpontjában álló három tölgyfaj kutatásán belül.

A természetközeli erdőgazdálkodás előtérbe kerülésével a fafaj térnyerése is várható. Középhegységeinkben eredeti termőhelyeit nagy területen feketefenyővel erdősítették be, máshol a korábbi legeltetés hatására kiterjedt gyepterületek alakultak ki, sok területet pedig mezőgazdasági művelési ágba – szőlő, gyümölcsös, szántó – vontak. Még erőteljesebb volt a fafaj visszaszorulása alföldi és alacsony dombvidéki élőhelyein, ahol a legtöbb esetben csak néhány törzsből álló foltok maradtak. A fafaj változatosságának ismerete fontos lehet mind potenciális termőhelyeinek erdősítésénél, mind a ritka ökotípusok génmegőrzési programjának kidolgozásánál.

OTTO SCHWARZ 1936-ban megjelent tölgy monográfiájában így ír a molyhos tölgyekről: „... die Reihe zu den schwierigsten Formenkreise nicht nur den ganzen Gattung, sondern der gesamten Blütenpflanzen überhaupt zählt.” Az alakkör bonyolultsága miatt a taxonómiai vizsgálatokban előrelépés csak új módszerek kidolgozásával illetve adaptálásával lehetséges.

A fenti indokok alapján a molyhos tölgy alakkör kutatását az alábbi célok szem előtt tartásával végeztem:

1. Taxonómiai módszerek kidolgozása az alakkör változatosságának vizsgálatára
2. A molyhos tölgy hazai előfordulásának és termőhelyeinek áttekintése
3. A molyhos tölgy alakkör hazai változatosságának feltárása
4. A változatosság lehetséges magyarázatainak keresése
5. A változatosság vizsgálata földrajzi és ökológiai gradiensek mentén
6. A fentiek alapján ajánlások kidolgozása a fafaj erdészeti és természetvédelmi kezelésére vonatkozóan.

## 1.2 A *Quercus* nemzetség

Az európai irodalomban mind a nemzetség faj feletti egységeinek, mind a molyhos tölgy(ek)nek a nevezéktana meglehetősen ellentmondásos.

### Intragenerikus taxonok

Az intragenerikus taxonok nevezéktanában uralkodó káosz oka elsősorban az, hogy a nemzetség felosztását két, egyidőben megjelent és sok esetben egymásnak ellentmondó monográfia tárgyalja (SCHWARZ 1936 – 1. táblázat; CAMUS 1936-39 – 2. táblázat). A legújabb taxonómiai és genetikai vizsgálatok részben az egyik, részben a másik felosztás helyességét igazolták.

NIXON (1991) morfológiai és molekuláris markerek alapján végezte el a nemzetség kladisztikai vizsgálatát. A fontosabb intragenerikus csoportok filogenetikai kapcsolatai alapján javasolt alnemzetségek és fajcsoportok CAMUS (1936-39) felosztásához közelítenek (3. táblázat).

subgenus	sectio	subsectio	series	species
<i>Cyclobalanopsis</i>				
<i>Quercus</i> (syn.: <i>Lepidobalanus</i> )	<i>Roburoides</i>	<i>Roburiformis</i>	<i>Sessiliflorae</i>	<i>petraea</i> , <i>polycarpa</i> , <i>dalechampii</i>
	<i>Robur</i>	–	<i>Pedunculatae</i>	<i>robur</i>
	<i>Dascia</i>	<i>Esculus</i>	<i>Lanuginosae</i>	<i>pubescens</i> , <i>virgiliana</i>
			<i>Confertae</i>	<i>frainetto</i>
<i>Prinus</i>	–	<i>Albae</i>	<i>alba</i>	
<i>Cerris</i>	<i>Eucerris</i>	–	<i>Cerrides</i>	<i>cerris</i>
<i>Sclerophyllodris</i>	<i>Ilex</i>		<i>Ilices</i>	<i>ilex</i>
<i>Erythrobalanus</i>	<i>Rubrae</i>			<i>rubra</i>

1. táblázat: A nemzetség felosztása SCHWARZ (1936, 1964, 1993) szerint.

subgenus	sectio	subsectio	species
<i>Cyclobalanopsis</i>			
<i>EuQuercus</i>	<i>Lepidobalanus</i>	<i>Sessiliflorae</i>	<i>petraea</i> , <i>lanuginosa</i> <i>lan. ssp.</i> <i>dalechampii</i> <i>lan. var. polycarpa</i> <i>lan. var. virgiliana</i>
		<i>Pedunculatae</i>	<i>robur</i>
		<i>Ilex</i>	<i>ilex</i>
	<i>Cerris</i>	<i>Eucerris</i>	<i>cerris</i>
	<i>Mesobalanus</i>	<i>Macrantherae</i>	<i>frainetto</i>
	<i>Macrobalanus</i>		
	<i>Protobalanus</i>		
	<i>Erythrobalanus</i>		<i>rubra</i>

2. táblázat: A nemzetség felosztása CAMUS (1936-39) szerint.

subgenus	sectio		species
<i>Quercus</i> (syn.: <i>EuQuercus</i> )	<i>Lobatae</i> (vörös tölgyek)		<i>rubra</i>
	<i>Protobalanus</i>		
	<i>Quercus</i> (fehér tölgyek sensu lato)	fehér tölgyek sensu stricto	<i>petraea</i> , <i>pubescens</i> , <i>robur</i>
		<i>Cerris</i> csoport	<i>cerris</i>
	<i>Ilex</i> csoport	<i>ilex</i>	
<b><i>Cyclobalanopsis</i></b>			

3. táblázat: A nemzetség felosztása NIXON (1991) szerint.

A fenti munkák megegyeznek a *Q. robur* L., ill. a *Q. cerris* L. rokonsági körének különválasztásában, amit az alábbi eredmények is igazoltak:

- Az egyéves termésérésű kocsányos, molyhos és kocsánytalan tölgy interfertilitása, valamint ennek a fajcsoportnak a kétéves termésérésű csertölgy rokonsági körétől való reprodukciós izoláltsága (VANCSURA, 1992).



- A két csoport genetikai elválása izoenzim-vizsgálatok alapján (SAMUEL et al., 1995).
- A két csoport elválása kariológiai vizsgálatok alapján (D'EMERICO et al., 1995).
- A levélepidermisz eltérő viaszbevonata elektronmikroszkópos (SEM) felvételek alapján (GELLINI et al., 1992, BUSSOTTI – GROSSONI, 1997).

Protein monomerek (BORDÁCS – KORÁNYI, 1993) és izoenzimek (SAMUEL et al., 1995; MÜLLER – AAS, 1997) elektroforézises vizsgálata egyaránt a *Q. petraea* (MATT.) LIEBL. és *Q. pubescens* Willd. közeli rokonságát bizonyította, míg tőlük a *Q. robur* viszonylag nagyobb genetikai távolságot mutatott. Ugyancsak a *Q. petraea* és a *Q. pubescens* erősebb hasonlóságát mutatták ki GRANDJEAN – SIGAUD (1987), DUPOUEY – BADEAU (1993) és BOROVICS (2000) többváltozós matematikai analízissel végzett morfológiai vizsgálatai is. Mindez megfelel CAMUS (1936-39) felfogásának, aki a két fajt a közös *Sessiliflorae* subsectio-ba sorolta.

GELLINI et al. (1992) és BUSSOTTI – GROSSONI (1997) SEM-vizsgálatai szerint a *Q. frainetto* mikromorfológiai bélyegei SCHWARZ (1964, 1993) besorolását igazolták:

- levélfonákának vertikálisan elrendezett viaszlemezei alapján a *Quercus* subgenus-ba vonható,
- ezen belül a sztómák viaszlemezekkel borított kutikuláris pereme és a levélfonák nyalábszőrei a *Q. pubescens*-szel mutatnak nagy hasonlóságot, ami igazolja a két faj összevonását a *Dascia* szekcióba.

SCHWARZ (1936, 1964) rendszere szerint dolgozzák fel a nemzetséget a csehszlovák (DOSTÁL, 1989), majd a szlovák (POŽGAJ – HORVATHOVA, 1986; POŽGAJ 1984, 1986), és a cseh (HEJNÝ – SLAVÍK, 1990), a román (BELDIE, 1952), a bolgár (GANČEV – BONDEV, 1966), és a török (HEDGE – YALTIRIK, 1982, YALTIRIK, 1984) flóraművek, ill. tölgy-monográfiák. Ugyancsak ezt követik a hazai szerzők is (MÁTYÁS, 1967, VANCSURA, 1992), azonban a szűkebb értelemben vett fehér tölgyek európai képviselőit (*Robur*, *Roburoides*, *Dascia* szekciók) egy közös szekcióba (*Robur*) összevonva tárgyalják. Az intragenerikus taxonok megnevezésénél jelen munkában ehhez a nomenklatúrához igazodom.

### **A molyhos tölgy alakkör nevezéktana**

A molyhos tölgy (*Quercus pubescens*) megnevezéssel kapcsolatban félreértéseket okoz, hogy mind tagabb, mind szűkebb értelemben való használata elterjedt az alábbiak szerint.

1. Az alakkört több fajra bontva tárgyalják (pl. *Quercus dalmatica*, *Q. brachyphylla*, *Q. congesta*, *Q. sicula*, *Quercus virgiliana* stb., ld. 5.3. fejezet). Ekkor az alapfaj megnevezése *Q. pubescens* Willd vagy *Q. pubescens* sensu stricto (s. str).
2. A fenti taxonokat kislejűeknek tekintik, ekkor a gyűjtőfaj (species aggregata) megnevezése *Q. pubescens* agg.
3. A fenti taxonokat vagy faj alatti egységeknek tekintik, vagy nem fogadják el, ill. nem foglalkoznak velük. Az alakkör elnevezése ezekben az esetekben *Q. pubescens* Willd. vagy *Q. pubescens sensu lato* (s. l).

A leírtak érvényesek a kocsánytalan tölgy alakkörre is. Jelen munkában a két faj vonatkozásában az alábbi nomenklatúrát használom:

- *Q. pubescens*; molyhos tölgy (MOT) = a faj tágabb értelemben (*sensu lato*)
- *Q. pubescens* s. str. = a faj szűkebb értelemben (*sensu stricto*).
- *Q. petraea*; kocsánytalan tölgy (KTT) = a faj tágabb értelemben (*sensu lato*)

## **2 A molyhos tölgy előfordulása és termőhelyei Magyarországon**

### **2.1 A molyhos tölgy elterjedése**

A közölt área-térképek (FEKETE – BLATTNY, 1913; ZÓLYOMI, 1950; ARENA, 1958; CSAPODY et al., 1966; KRÜSSMANN, 1968; WALTER – STRAKA, 1970 cit. HORVAT et al., 1974; JALAS – SUOMINEN, 1976; POŽGAJ – HORVATHOVA, 1986; OZENDA, 1990) ellentmondásosak Két példát mutat be az 1. és 2. térkép.

1. térkép: A molyhos tölgy elterjedése JALAS – SUOMINEN (1976) szerint.

2. térkép: A molyhos tölgy elterjedése ZÓLYOMI (1950) szerint.

A különbségek egyik oka, hogy az alakkör rendkívül polimorf és az elterjedési terület szélei felé haladva a morfológiai változatosság egyre fokozódik, illetve egyre nő az átmeneti alakok részaránya (ld. a 4.1.3 és a 4.2.1 fejezeteket). Az área határainak kijelölése attól függ, hol húzzuk meg a faj változatossági terjedelmének határait. Az alábbiakban összefoglalt áreahatárok a lehető legtágabban értelmezett fajra vonatkoznak.

A *Q. pubescens* szubmediterrán flóraelem. Áréája az Ibériai-félsziget észak-keleti részétől kelet felé Törökország középső részéig (YALTIRIK, 1984), a Krím-félszigetig és a Kaukázusig (SHUTILOV, 1968) húzódik.

Összefüggő áréájának északi határa Franciaországban az 50-edik szélességi fokig nyúlik. Közép-Európában észak felé való elterjedésének határt szab az Alpok vonulata, összefüggően csak a hegység déli nyúlványain fordul elő. Keletebbre haladva áréája északi határa az Északi-Kárpátok déli lábát követi (BLATTNY, 1910; FEKETE – BLATTNY, 1913, WALTER – STRAKA, 1970 cit. HORVAT et al., 1974, JALAS – SUOMINEN, 1976). CSAPODY (1932) szerint átlépi a szőlő-vonalat (MOESZ, 1911), mely számos dél-európai növény északi elterjedési határát jelenti. Az Alpoktól északra szigetszerűen megjelennek állományai a svájci Jura-hegységben és Elzászban, preglaciális reliktnak tartják előfordulásait a Közép-Rajna-vidéken, a Saal-völgyben Jénánál, Csehország északi részén, valamint az Odera mellett (KRAHL-URBAN, 1959). A Cseh-középhegységben Litoměřice (Leitmeritz) mellől közölték előfordulását (FEKETE – BLATTNY, 1913). Legészakibb előfordulását az Odera völgyében Bielinek-nél – az 53. szélességi fok közelében – mutatták ki (ZÓLYOMI, 1950, STASZKIEVICZ, 1977).

## **2.2 A molyhos tölgy előfordulása Magyarországon**

A molyhos tölgy hazai előfordulásainak számbavételére mind erdész, mind botanikus kutatók részéről történtek próbálkozások. A hazai dendroflóra más fajaihoz hasonlóan a molyhos tölgyre vonatkozó első ilyen jellegű munka is FEKETE – BLATTNY (1913) műve volt. FEKETE – JAKUCS (1957) egy hazai flórakatalógus előmunkálatának részeként, a szubmediterrán área csoport egyik típusaként sorolta fel a faj hazai előfordulási adatait. ZÓLYOMI (1957, 1958, 1959, 1967, 1969 a, b), ZÓLYOMI – TALLÓS (1967) és ZÓLYOMI et al. (1972) a magyarországi alföldi és alacsony dombvidéki molyhos tölgy előfordulások szisztematikus felkutatását végezte, felismerve vegetációtörténeti, növényföldrajzi és cönológiai

jelentőségüket. Ezt a munkát folytatta FEKETE et al. (1999), KÉZDY et al. (2001), DOBAY (2000) és MOLNÁR – KUN (2000). Az üzemtervi adatok alapján először JÁRÓ (1962, 1966) manuálisan, majd BARTHA – MÁTYÁS (1995) az Erdőrendezési Szolgálat számítógépes adatbázisának segítségével készítette el a fafaj hazai elterjedési térképét. Az üzemtervi adatok alapján készített térképek előnye a korábbi munkákkal szemben, hogy a fafaj gyakoriságára vonatkozóan is adnak információt. Hátrányt jelent azonban, hogy hiányoznak róluk a ritka előfordulások, melyek a növényföldrajzi és vegetációtörténeti kutatás szempontjából fontosak lehetnek.

Az 3. és 4. térképek a molyhos tölgy hazai előfordulásainak a jelenlegi ismereteink szerinti legteljesebb feldolgozását mutatják be. Az 3. térképen az üzemtervi adatok alapján tüntettük fel a fafaj hazai előfordulását, színskálával jelezve a községhatáronként elfoglalt területet. A 4. térképet a 3. térképből nyertük úgy, hogy csak azokat a területeket vettük figyelembe, amelyeket valóban erdő borít, továbbá feltüntettük az Erdőállomány Adattárban nem szereplő ismert előfordulásokat is. A Magyar-Alföldre és peremvidékeire vonatkozóan az irodalmi és szóbeli közlésből származó adatok, valamint a két legnagyobb hazai tölgy herbárium – a MÁTYÁS VILMOS által létrehozott Magyar Tölgyherbárium (HQH) és a Természetvédelmi Múzeum Növénytára – adatainak feldolgozását KÉZDY et al. (1999) és DOBAY (2000) végezte el. A 4. térképen ezenkívül feldolgoztuk FEKETE – JAKUCS (1957), KIRÁLY (1996), BARTHA Cs. (1997), SCHMOTZER (1997), CSIKY (1997a, b, 1998, 1999), CSIKY et al. (1999), SRAMKÓ (1999) és KIRÁLY et al. (1999) adatait is. A térképeket CZIMBER KORNÉL (NYME) állította elő a DIGITERRA program segítségével.

Az I. melléklet sorolja fel mindazokat az erdőgazdasági tájakat és tájrészleteket, amelyekben molyhos tölgy előfordul.

1. térkép

2. térkép

### 2.3 A molyhos tölgy termőhelyei és növénytársulásai

A molyhos tölgy hazai előfordulásainak súlypontja bázikus mállástermékű üledékes alapkőzeteken – mészkövön, dolomiton, meszes homokon, löszön – van. Domináns lehet enyhén bázikus és semleges eruptív kőzetekből – bazalt, gabbró, andezit – álló hegységeink száraz, délies kitettségű lejtőin is. Helyenként vannak adatai kifejezetten savanyú alapkőzeteken kialakult mészkerülő erdőkből is, így savanyú homokkövön fordul elő a Mecsekben (BORHIDI – KEVEY, 1996), a Balaton-felvidéken (DEBRECZY – HARGITAI, 1971), a Budai-hegységben, a Pilisben, a váci Naszályon (KUN, 2000), a Medves (CSIKY, 1999) és a Karancs (CSIKY, 1998) déli peremén, továbbá grániton és quarciton a Velencei-hegységben (FEKETE, 1956). Leggyakrabban középhegységeink 200-400 m-es tengerszintfeletti magasságú, déli-délkeleti kitettségű lejtőin, sekély termőrétegű kőzethatású talajokon vagy váztalajokon találjuk (MÁTYÁS et al., 2000). A Kárpát-medencében magassági elterjedésének maximuma a Pilis-tető, ahol 756 m-es tengerszintfeletti magasságban nő (BLATTNY, 1910; FEKETE – BLATTNY, 1913). Érdeemes megjegyezni ugyanakkor, hogy a fafaj áréája déli szélén az alapkőzetek között nem válogat (MÁTYÁS, 1975). Dél-Olaszországban és Szicíliában északi kitettségben fordul elő és gyakran a felső erdőhatáron nő (BUSSOTTI – BRUSCHI, 2000).

A JAKUCS (1961) által felállított *Quercetea pubescentis-petraeae* (mérsékelt övi termo-xerofil lombhullató erdők) asszociáció-osztály jól kirajzolódó övet alkot Európában. Ezt az erdőövet Nyugat-Európában még csak egy vékony sáv képviseli, délkelet felé azonban jelentős mértékben kiszélesedik, és Délkelet-Európában már 1000 km-es szélességet ér el, Szlovákiától Görögország északi részéig (BORHIDI – KEVEY, 1996; BORHIDI – SÁNTHA, 1999). Az idetartozó xerotherm tölgyesek osztályozása a növényzociológia egyik legnehezebb és legtöbbet vitatott kérdése. Ennek okát JAKUCS (1961) abban látja, hogy a legelső osztályozási kísérletek (melyek a további kutatások alapjául szolgáltak) Nyugat-Európában születtek, ahol ez a zóna még meglehetősen fragmentális. A nyugat-európai botanikusok az osztályt többnyire csak sorozat- vagy csoport -randon kezelik. A köztük és a közép-európai botanikusok között lévő felfogásbeli különbség a szegély- és köpenytársulások körüli vitában ("Saum-Mantel-Frage") csúcsosodott ki. JAKUCS munkáiban (1970, 1972) tételesen bizonyította, hogy a szegélytársulások Nyugat-Európában felállított osztályát (*Trifolio - Geranietea*) jellemző karakterfajok elterjedésének súlypontja a szubmediterrán - szubkontinentális területeken van, ahol ezek a zárt erdőtársulások konstans elemei. Ez egyben az általa felállított asszociáció-osztály létjogosultságát is igazolja.



A *Quercetea pubescenti-petraeae* asszociáció-osztályt a szubkontinentális és szubmediterrán klímahatások érvényesülésének kettőssége jellemzi. Ennek megfelelően JAKUCS (1961) az osztályt két rendre bontja, melyek társulásai többé-kevésbé földrajzilag is elkülönülnek. A *Quercus pubescens* mindkét rendben fontos szerepet játszik. (Ennek megfelelően HORVAT et al. (1974) megállapítja, hogy a fafaj nem alkalmas a szubmediterrán területek lehatárolására.)

JAKUCS (1961) felfogása szerint az *Orno - Cotinetalia* rend öleli fel Dél-Európa szubmediterrán területeinek xerotherm lombhullató és tűlevelű erdőit. A Földközi-tenger medencéjének nyugati, atlanti hatás alatt álló és keleti, pontusi jellegű pólusai között földrajzilag jól elválnak az ide tartozó társulás-csoportok.

A *Quercetalia petraeae-pubescentis* rendbe azok az erdők tartoznak, amelyek a közép-európai régióra jellemző klímában (az atlantikus, kontinentális és szubmediterrán klímahatások találkozási zónájában) és az erdőssztyepp-sztyepp zónában mutatkoznak a legtipikusabbnak. Eredetileg a *Quercion petraeae* és az *Aceri tatarici - Quercion* csoportok tartoztak ide. BORHIDI - KEVEY (1996) a *Quercion farnetto*-t is idevonta és a sorozatot *Quercetalia cerris*-nek nevezte át. A molyhos tölgynek az *Aceri tatarici - Quercion*-ban van szerepe.

BORHIDI – KEVEY (1996) szerint ebbe az asszociáció osztályba sorolhatóak a még xerofil-kontinentális cserjések (*Prunetalia*), továbbá BORHIDI – SÁNTHA (1999) szerint a délkelet-európai xerotherm fenyvesek (*Pinetalia pallasianae*) is.

Azokat a hazai növénytársulásokat, amelyekben a molyhos tölgy előfordul a 4. táblázat foglalja össze SOÓ (1964-1980), BARTHA et al. (1995), BORHIDI – KEVEY (1996) és BORHIDI – SÁNTHA (1999) alapján. A fafaj cserjetermetű példányai vagy csemetéi megjelenhetnek a táblázatban felsorolt társulásokkal kapcsolatban lévő alábbi cserjésekben is (BORHIDI – SÁNTHA, 1999): *Cotoneastro tomentosum-Amelanchieretum* JAKUCS, *Cerasetum mahaleb* OBERDORFER-TH. MÜLLER, *Helleboro odori-Spiraeetum mediae* BORHIDI-MORSCHHAUSER.

4. táblázat: Molyhos tölgyes növénytársulások Magyarországon.

### 3 Vizsgálatok

#### 3.1 Mikromorfológiai bélyegek (sztóma- és szórtípusok) vizsgálata SEM-felvételek és fénymikroszkóp segítségével

##### 3.1.1 A mikromorfológiai jellegek taxonómiai jelentősége a *Quercus* nemzetségnél

Az utóbbi években a *Quercus* nemzetség taxonómiai kutatásának egyik legeredményesebb ága a mikromorfológiai bélyegek – elsősorban a levélfonák-epidermisz bélyegeinek – vizsgálata, amit jelentős részben a pásztázó elektronmikroszkóp (scanning electron microscope, rövid.: SEM) használata tett lehetővé. A vegetatív szervek anatómiájának taxonómiai jelentőségét az adja, hogy a bélyegek jól összefüggésbe hozhatóak az eltérő vízháztartáshoz és fényviszonyokhoz való alkalmazkodással, ami a tölgy fajok speciációjában fontos szerepet játszik (AAS, 1998, BRUSCHI et al., 2000). Az alábbiakban a levelek anatómiájának azon jellegzetességeit mutatom be, amelyeknek jelentősége van a *Quercus* szekció taxonómiájában. Az irodalomban használt nomenklátúra nem egységes, ezért az általam bevezetett magyar elnevezések mellett utalok a különböző szerzők által használt angol és német elnevezésekre is. A közölt SEM felvételek a Szent István Egyetem Központi Laboratóriumában készültek.

##### Sztómatípusok

Sztómák csak a levélfonákon találhatóak (1. ábra). A keresztmetszeti képen (2. ábra) látható, hogy a zárósejt külső falának vastagsága nem egyenletes, a hátsó falhoz közeli részen jelentősen vastagabb. Ez a vastagodás felülnézetben az eizodiális nyílás körül jellegzetes ovális gyűrűt alkot („peristomatal rim” BAČIĆ, 1981) (3. ábra). A külső fal és a hasi fal találkozásánál gyengén fejlett kutikuláris szegély alakul ki („cuticular horn”, „cuticular ledge” BAČIĆ, 1981; „stomatal rim” BUSSOTTI – GROSSONI, 1997) (2-3. ábra). A hasi fal külső részén számos kutikuláris redő („cuticular lemellae” BAČIĆ, 1981) látható, melyek BAČIĆ (1981) szerint a transzspirációt csökkentik. Mind a sztómát, mind a levélfonák epidermiszt fajonként eltérő mértékben viaszlemez borítják (4-21. ábra), amit az irodalom változatos elnevezésekkel ír le („waxes” BUSSOTTI – GROSSONI, 1997; „wax crystalloids” BAČIĆ, 1995, 1996; „waxy scales” BAČIĆ, 1988; „wax efflorescens” BAČIĆ, 1981).

1. ábra:

2. ábra:

3. ábra:

4. ábra:

5. ábra:

6. ábra:

7. ábra:

8. ábra:

9. ábra:

10. ábra:

11. ábra:

12. ábra:

13. ábra:

14. ábra:

15. ábra:

16. ábra:

17. ábra:

18. ábra:

19. ábra:

20. ábra:

21. ábra:

BAČIĆ (1981) és BUSSOTTI – GROSSONI (1997) a levélfonák epidermiszen a sztómák és a viaszbevonat jellemzői alapján az alábbi típusokat mutatták ki:

I. *Quercus* alnemzetség: vertikális síkban elrendezett viaszlemezek

*Q. petraea* - típus: a kutikuláris szegélyt nem fedik viaszlemezek, a sztómák alakja megnyúlt elliptikus. Ide sorolható: *Q. petraea*, *Q. robur*, *Q. pyraeica*, *Q. macranthera*.

*Q. pubescens* – típus: a kutikuláris szegélyt viaszlemezek fedik, a sztómák alakja kevésbé megnyúlt elliptikus. Ide sorolható: *Q. pubescens*, *Q. frainetto*, *Q. lusitanica*, *Q. pontica*.

*Q. faginea* – típus: a viaszlemezek nagyok, teljesen befedik a kutikuláris szegélyt, a sztómák alakja kerekded. Ide sorolható: *Q. faginea*, *Q. canariensis*

II. *Cerris* alnemzetség: a viaszbevonat sima, a sztómák alakja elliptikus.

III. *Sclerophyllodris* alnemzetség: a viaszbevonat sima, a sztómák alakja kerekded.

Több vizsgálatot közöltek a sztómák denzitására vonatkozóan is. GELLINI et al. (1992) szerint a *Q. pubescens*-nél nagyobb sűrűséggel találhatók sztómák, mint a *Q. petraea*-nál. Érdekes ezt összevetni FEKETE – SZUJKÓ-LACZA (1973) eredményével, aki szerint a molyhos tölgnél a jobb vízellátottságú termőhelyeken szignifikánsan nagyobb a sztómák denzitása.

### **Mezofillum**

A molyhos tölgy levelek mezofillumuma heterogén, a paliszád parenchima a levelek felső (adaxiális), míg a szivacsos parenchima az alsó (abaxiális) oldalán helyezkedik el. FEKETE – SZUJKÓ-LACZA (1973) a Budai-hegységben 12 fa vizsgálata alapján megállapítja, hogy a paliszád parenchima rendszeren egy, fénynek kitett helyen esetenként két sejtsorból áll. A paliszád parenchima alatt egy kevésbé megnyúlt sejtekből álló átmeneti réteg található. Ugyanezt figyelte meg a szerző is egy szintén a budai-hegységből származó mintán. BAČIĆ (1981) horvátországi vizsgálata szerint ezzel szemben a *Q. pubescens*-nél a paliszád parenchima általában két sejtsorból áll, ugyanakkor az alsó epidermisszel szomszédos sejtsor is a paliszád parenchima sejtjeihez hasonló megnyúlt sejtekből áll. Az ugyancsak a molyhos tölgy alakkörhöz tartozó *Q. brachyphylla*-nál BAČIĆ (1995) 5-7 sejtsorból álló paliszád parenchimát mutatott ki. A szivacsos parenchimát 3-4 sejtsor alkotja.

FEKETE – SZUJKÓ-LACZA (1973) a termőhely víz- és fényellátottsága függvényében négy levélanatómiai tulajdonság változatosságát vizsgálva az alábbi összefüggéseket mutatta ki.



- A besugárzás növekedésével a paliszád parenchima vastagsága a szivacsos parenchimához (ill. a mezofillumhoz) viszonyítva növekszik.
- Az anasztomizáló erek által közbefogott terület mind a rosszabb vízellátottság, mind az erősebb besugárzás hatására csökken.
- A gázcserével összefüggésbe hozható tulajdonságokat a termőhely vízháztartása befolyásolja: rosszabb vízellátottság esetén a sztómák sűrűsége nagyobb és az intercellulárisok aránya növekszik.

A fentiekben ismertetett eredményeket összegezve feltételezhető, hogy a molyhos tölgy alak körön belül a paliszád parenchima vastagodása és több sejtsorra való differenciálódása olyan xeroterm jelleg, amely észak-déli irányban gyakoribbá válik.

### Szórtípusok

Az európai tölgyfajoknál a vegetatív szervek szórtípusainak taxonómiai jelentőségére az utóbbi évtizedekben számos szerző felhívta a figyelmet (KISSLING, 1977, 1979; MÁTYÁS, 1983; BAČIĆ, 1988, 1995, 1996; GELLINI et al., 1992; AAS, 1995, 1998; AAS et al., 1997; MÜLLER – AAS, 1997; LLAMAS et al., 1995; BUSSOTTI – GROSSONI, 1997; BRUSCHI et al., 2000, KÉZDY, 2000a, b, 2001). A többi mikromorfológiai bélyeggel szemben – különösen nagy mintaszámú statisztikai próbáknál – jelentős előnyt jelent, hogy egyszerű fénymikroszkóppal, esetenként kézi nagyítóval is osztályozhatók. Az alábbiakban a molyhos tölgyre és a közelrokon tölgyfajokra vonatkozó eredményeket tekintjük át.

AAS (1998), és GELLINI et al. (1992) szerint a *Q. pubescens* és a *Q. petraea* jellemző többkarú fedőszőr-típusai markánsan eltérnek, ennek megfelelően azokat nyalábszőrként (Büschelhaare: *Q. pubescens*), ill. csillagszőrként (Sternhaare: *Q. petraea*) különítik el. Ezzel szemben SCHWARZ (1936) mindkét fajnál a nyalábszőr (*pili fasciculatis*) elnevezést használta, míg újabban BAČIĆ (1988, 1995, 1996) mindkét fajnál csillagszőröket (*stellate trichomes*) ír. Ugyancsak egységesen a csillagszőr elnevezést használja BUSSOTTI – GROSSONI (1997) is, azonban újabban közölt eredményeik szerint a szőrkarok hosszúsága alapján jól (átfedés nélkül) elkülöníthető a két tölgyfaj (BRUSCHI et al., 2000). Hazánkban már SIMONKAI (1890) a kocsánytalan tölgnél csillagszőröket, a „szöszös” (azaz molyhos) tölgnél pedig „hajlongó szőröket” írt. MÁTYÁS (1971b, 1983) átvette a SCHWARZ (1936) által használt elnevezéseket, de a hazai tölgyfajok szórtípusairól rendkívül részletes jellemzést ad. FEKETE – SZUJKÓ-LACZA (1973) egy cikkben belül is két elnevezést (*branched hair*, *stellate hair*) használ.

5. táblázat: A *Q. pubescens*, *Q. petraea*, és *Q. robur* leveles hajtásának szőrtípusai AAS (1998) alapján.

Jelen munkában a szőrtípusokra vonatkozóan az AAS (1998) által ajánlott nomenklaturát fogadjuk el. AAS (1998) a *Q. pubescens*, a *Q. petraea*, a *Q. robur* és a *Q. cerris* leveles hajtásán a szőrtípusok változatosságát vizsgálva megállapította, hogy a kimutatható hat szőrtípus közül (5. táblázat) a nyalábszőrök és a csillagszőrök előfordulása fajspecifikus.

AAS (1998) a szőrök ontogenetikai és fenológiai változatosságát vizsgálva bizonyította, hogy a csillagszőrök és nyalábszőrök különösen alkalmasak a taxonómiai gyakorlat céljaira az alábbi tulajdonságaiknak köszönhetően:

1. Jelenlétük vagy hiányuk független az egyed korától.
2. Jelenlétük vagy hiányuk független az egyed fenológiai állapotától.
3. Jelenlétük vagy hiányuk könnyen (fénymikroszkóppal, esetleg kézi nagyítóval) és egyértelműen megítélhető.

bélyeg	<i>Q. petraea</i>	<i>Q. robur</i>	<i>Q. pubescens</i>	<i>Q. frainetto</i>
nyalábszőrök a hajtás részein	0	0	X	X (szőrkarok rövidebbek, mint a <i>Q. pubescens</i> -nél)
csillagszőrök a levélfonákon	X	0	0	0
viaszborítás a sztóma kutikuláris peremén	0	0	X	X
sztóma alakja	megnyúlt sztóma	megnyúlt sztóma, sztóma-gyűrű jól fejlett	kevésbé megnyúlt sztóma	sztóma-gyűrű kevésbé fejlett
levélfonák-epidermisz viaszborítása	a viaszlemezek között üres helyek vannak	kevésbé sűrű, mint a <i>Q. petraea</i> -nál	sűrűbb, mint a <i>Q. petraea</i> -nál	változó sűrűség, a viaszlemezek nagyobbak, mint a <i>Q. pubescens</i> -nél

6. táblázat: Vegetatív szervek fajspecifikus endomorfológiai bélyegei a *Quercus* szekció hazai képviselőinél MÁTYÁS (1983), AAS (1995, 1998), GELLINI et al. (1992), BUSSOTTI – GROSSONI (1997), BRUSCHI et al. (2000) és BAČIĆ (1981, 1988) munkái alapján.

**Jelmagyarázat:** 0 – nincs  
X – van

AAS (1998) és MÜLLER – AAS (1997) szerint a csillag- és nyalábszörök vizsgálata alkalmas természetes populációkban a *Q. pubescens* és a *Q. petraea* közti hibridizáció intenzitásának mérésére: a két szórtípus kombinált előfordulását mutató egyedek részarányának nagysága a két faj közötti génáramlás mértékét jelzi. Vizsgálatuk során kimutatták, hogy míg a Földközi-tenger partvidékén majdnem teljesen „tisza” molyhos tölgy állományok találhatóak, addig a Déli-Alpokban több mint 60%, az Alpoktól északra pedig 80% feletti az átmeneti alakok részaránya.

A fentieket összefoglalva a *Quercus* szekció hazai képviselőinél a vegetatív szervek fajspecifikus endomorfológiai bélyegeit a 6. táblázat mutatja be.

### 3.1.2 A vizsgálat célja

A szórtípusok fénymikroszkópos vizsgálatával az alábbi kérdésekre kerestem választ:

- Milyen a hazai molyhos tölgy előfordulások szőrözöttségének változatossága földrajzi és ökológiai gradiensek mentén?
- Hogyan alkalmazható a szőrözöttség vizsgálata a tölgyek változatosságának leírásához egy adott növénytársulás – a hárshegyi homokkő savanyú tölgyese – jellemzésénél? Az esettanulmány Kun (2000) vizsgálatához kapcsolódik.

A SEM-felvételek segítségével tisztázni kívántam a sztómátípusok taxonómiai jelentőségét, és adatokat gyűjtöttem a *Q. pubescens* valamint a *Q. robur* ill. a *Q. petraea* közti introgresszió vizsgálatához.

### 3.1.3 Anyag

#### 3.1.3.1 Mintavétel a molyhos tölgy hazai változatosságának vizsgálatára

##### Megmintázott populációk kiválasztásának kritériumai:

1. A megmintázott populációk minél jobban reprezentálják a molyhos tölgy hazai előfordulásait. Ennek érdekében arra törekedtem, hogy minden flóraidéken, illetve minden erdőgazdasági tájban legyen mintaterület, ahol molyhos tölgy előfordul.
2. A megmintázott populációk minél jobban reprezentálják a molyhos tölgy hazai termőhelyeit. Ennek érdekében az egyes erdőgazdasági tájakon belül előforduló

valamennyi növénytársulás megmintázására törekedtem. A mintavétel során igyekeztem szisztematikussá tenni az alföldi és alföld peremi maradvány populációk megmintázását.

3. A megmintázott populációban legyen megfelelő számú, termőkorú, a molyhos tölgyre jellemző bélyegeket mutató egyed.

A mintavételi helyeket az 5. térkép és az I. melléklet mutatja be.

### A mintafák kiválasztásának kritériumai

A mintafák kiválasztása során a molyhos tölgy tágabb értelmezését (s. l.) vettem figyelembe, azaz AAS (1998) felfogásának megfelelően mindazon egyedeket ide soroltam, amelyeken nyalábszörök találhatóak a hajtáson vagy/és a levélnyélen vagy/és a levélfonákon a főéren vagy/és a levéllemez színén vagy/és a levéllemez fonákán. Az átmeneti alakok kimutathatósága érdekében a molyhos tölgy mellett a *Quercus* szekcióba tartozó másik két tölgyfajt is megmintáztam. Összesen 568 db molyhos tölgy egyedről vettem mintát (7. táblázat).

flóraidék	mintavételi helyek száma	mintafák száma (N)
Alföld	23	158
Északi-középhegység	16	160
Dunántúli-középhegység	29	182
Dél-Dunántúl	6	56
Nyugat-Dunántúl	3	12
összesen	77	568

7. táblázat: A mintavételi helyek és mintafák megoszlása a flóraidékek között.

### Mintavétel

Egyévesnél fiatalabb hajtásokat mintáztam meg a külső lombkorona déli részéről, lehetőség szerint természetes ágról. Kerültem a sarjhajtások, vízajtások és jánosnapi hajtások gyűjtését.

5. térkép: Mintavételi helyek a mikromorfológiai vizsgálatokhoz

### 3.1.3.2 Mintavétel a hárshegyi homokkő mészkőrűlő tölgyesében előforduló tölgyfajok változatosságának vizsgálatára

A mintavételhez összesen hét, hárshegyi homokkővön előforduló állományt kerestünk fel és minden populációban 15-20, összesen 118 egyedet mintáztunk meg (8. táblázat). A mintafák kiválasztása véletlenszerűen történt, függetlenül a faji hovatartozástól.

8. táblázat: Mintavétel savanyú hárshegyi homokkővön.

<b>mintavételi hely</b>	<b>N (db)</b>
Nyéki-hegy (Budai-hg.)	18
Vörös-kővár (Budai-hg.)	16
Hárs-hegy (Budai-hg.)	15
Fehér-hegy (Pilis)	19
Kövesbérc (Pilis)	16
Váci-Naszály (Cserhát)	21
Romhány (Cserhát)	13
összesen	118

### 3.1.3.3 Mintavétel a SEM-felvételekhez

A 3.1.3.1 pontban leírtak szerint megmintázott 568 fa közül 54-nek a leveléről készítettem SEM-felvételt. A minták kiválasztása az alábbiak szerint történt:

I. Vizsgálat célja: mikromorfológiai bélyegek szezonális változatosságának tanulmányozása.

A mintavétel 4 molyhos tölgy egyed többszöri felkeresésével történt (9. táblázat).

<b>Mintavétel helye</b>	<b>Mintavétel időpontjai</b>			
	<b>koratavaszi</b>	<b>nyári</b>		<b>őszi</b>
Velencei-hg. (Nadap)	1999.05.01.			1998.09.12
Velencei-hg. (Nadap)	1999.05.01.			1998.09.12
Mecsek (Cserkút)		1998.05.11.	1997.07.04	
Gödöllői-dv. (Albertirsa)	1998.05.01.	1998.05.15.	1998.07.02.	1998.10.03.

9. táblázat: Mintavétel a mikromorfológiai bélyegek szezonális változatosságának tanulmányozásához.

II. Vizsgálat célja: A *Q. pubescens* és *Q. petraea* introgressziójának tanulmányozása a két faj elegyes állományában.

Mintavételi helyek (zárójelben: *pubescens* és feltételezett átmeneti alakok + *petraea*):

KÜLSŐ-SOMOGY: Törökkoppány (5+1)

VELENCEI-HG: Nadap (7+2).

III. Vizsgálat célja: A *Q. pubescens* és a *Q. robur* introgressziójának tanulmányozása alföldi és alföld-peremi populációkban. A kiválasztott minták *Q. pubescens* és *Q. robur* egyedek, valamint a két faj feltételezett hibridjei.

Mintavételi helyek (zárójelben: *pubescens* és feltételezett átmeneti alakok + *robur*):

DUNA-TISZA KÖZE: Nagykőrös (2+2); Csévharaszt (2+1).

GÖDÖLLŐI-DOMBVIDÉK: Albertirsa (5+4); Monorierdő (1+1); Pánd (1+0); Mende (1+0);  
Gödöllő (3+0); Fót (1+0).

TISZÁNTÚL: Kerecsend (3+1); Demjén (1+0) Erdőtelek (2+0); Újszentmargita (1+1).

DUNÁNTÚLI-KÖZÉPHEGYSÉG: Pilisborosjenő (1+0).

### 3.1.4 Módszer

#### Szörtípusok osztályozása fénymikroszkóp segítségével

A vizsgálatokat sztereomikroszkóppal végeztem, ami 10-100 x-os nagyítást tett lehetővé. Az AAS (1998) által ajánlott eljárásnak megfelelően az egyes hajtásrészekben a differenciális szörtípusok jelenlétét vagy hiányát állapítottam meg. A vizsgált hajtásrészek és a megfigyelt szörtípusok az alábbiak voltak:

hajtás-rész	szörtípus
hajtástengely	nyalábször
levélnyel / főér	nyalábször
levéllemez színe	nyalábször
levéllemez fonáka	nyalábször
levéllemez fonáka	csillagször

Azért, hogy a szörtípusok osztályozása azonos módon történjen, mint az AAS (1998) és a MÜLLER–AAS (1997) által végzett vizsgálatoknál, és így a kutatások összehasonlíthatók



legyenek, 20 mintát elküldtem GREGOR AAS professzornak (Bayreuthi Egyetem, Botanikus Kert), aki elvégezte elemzésüket. Segítségét és tanácsait ezúton is köszönöm.

AAS (1998) az egyes hajtásrészekben a nyaláb- és csillagszőrök jelenléte vagy hiánya alapján 23 szőrözöttségi típust állított fel, melyek valamelyikébe minden egyed besorolható volt. Három régióra (Alpoktól északra – Alpoktól délre – Földközi-tenger partvidéke) vonatkozóan megadta az egyes típusok gyakoriságát, ami lehetővé tette a hazai adatok összehasonlító elemzését. A típusokat a 10. táblázat mutatja be.

típus szám	nyalábszőr a				csillagszőr a levélfonákon
	hajtáson	levélnyélén/főéren	levél színén	levélfonákon	
1	X	X	X	X	0
2	X	X	X	X	X
3	X	X	0	X	X
4	0	X	X	X	X
5	0	X	0	X	X
6	0	0	0	X	X
7	X	X	X	0	X
8	0	0	X	X	X
9	X	0	0	X	X
10	X	0	0	0	X
11	0	0	X	0	X
12	0	X	X	0	X
13	X	0	X	X	X
14	0	X	0	0	X
15	X	X	X	0	0
16	0	X	X	X	0
17	X	X	0	X	0
18	X	X	0	0	0
19	X	0	X	0	0
20	0	X	X	0	0
21	0	0	X	X	0
22	X	0	0	0	0
23	0	0	X	0	0

10. táblázat: Szőrözöttségi típusok AAS (1998) alapján.

**Jelmagyarázat:** 0 – nincs      X – van

A típusok értelmezése:

1. „tisza” molyhos tölgy: valamennyi hajtásrészen találhatóak nyalábszőrök és a levélfonákon nincs csillagszőr,
- 2.-14. *Q. petraea* hibridek: a levélfonákon csillagszőrök találhatóak,
- 14.-23. további átmeneti alakok: valamelyik hajtásrész kopasz és a levélfonákon nincs csillagszőr.

### Hibrid index

A hárshegyi homokkövön előforduló tölgyek változatosságának vizsgálatára az AAS (1998) által kidolgozott hibridindexet számítottam ki. A 11. táblázat szerint végzett számítás eredményeként kapott érték a {0,1} tartományba esik, ahol:

0 = nyalábszőröktől mentes és a levélfonákon csillagszőrözött egyed („tisza” *petraea*),

1 = valamennyi hajtásrészen nyalábszőrözött és a levélfonákon csillagszőröktől mentes egyed („tisza” *pubescens*).

bélyeg	értékelés		példa		
	van	nincs	<i>Q. pubescens</i>	<i>Q. petraea</i>	átmenet
X <sub>1</sub> : nyalábszőr a hajtástengelyen	X <sub>1</sub> =2	X <sub>1</sub> =0	2	0	2
X <sub>2</sub> : nyalábszőr a levélnyélen	X <sub>2</sub> =1	X <sub>2</sub> =0	1	0	1
X <sub>3</sub> : nyalábszőr a főéren	X <sub>3</sub> =1	X <sub>3</sub> =0	1	0	1
X <sub>4</sub> : nyalábszőr a l.lemez színén	X <sub>4</sub> =2	X <sub>4</sub> =0	2	0	2
X <sub>5</sub> : nyalábszőr a l.lemez fonákán*	X <sub>5</sub> =2	X <sub>5</sub> =0	2	0	2
X <sub>6</sub> : csillagszőr a l.lemez fonákán*	X <sub>6</sub> =0	X <sub>6</sub> =8	8	0	0
		$H'_x = \sum X_i$	16	0	8
		$H_x = H'_x / 16$	1	0	0,5

\*amennyiben a levéllemez fonákán csillag- és nyalábszőr is előfordul és megállapítható valamelyik szőrtípus dominanciája, akkor az értékeket az alábbiak szerint kell módosítani:  
 1) ha a nyalábszőrök dominálnak: X'<sub>6</sub>=4; 2) ha a csillagszőrök dominálnak: X'<sub>5</sub>=1

11. táblázat: A hibridindex (H<sub>x</sub>) számítása a *Q. pubescens* és a *Q. petraea* közti átmeneti alakok vizsgálatára AAS (1998) szerint.

### SEM-felvételek készítése

A SEM-felvételek segítségével a sztóma-típusok osztályozását végeztem el. A felvételek a Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem Központi Laboratóriumában készültek. A levélfonák-

epidermisz vizsgálatát általában száraz herbáriumi anyagon végeztük, abban az esetben azonban, amikor a levél-keresztmetszetet is vizsgáltuk, friss levél-anyagot használtunk.

Friss levélminta esetében a mintát 2 órán keresztül glutáaldehid oldatban fixáltuk. A fixálóanyagot foszfát-pufferrel mostuk ki. Az utófixálás 1,5 órán keresztül ozmiumtetroid oldatban történt, ezt ismét mosás követte. A minta víztelenítését acetonsorozattal végeztük. A maradék nedvességet kritikus ponton szárító készülékben (BALZERS CPD 020) folyékony CO<sub>2</sub>-dal távolítottuk el. A tárgyhordozóra ragasztott mintát katódporlasztó készülékben (BALZERS SCD 040) kb. 30 nm vastagságú aranyréteggel vontuk be. A felvételeket TESLA BS 300-as típusú pásztázó elektronmikroszkóppal (SEM) készítettük. Száraz levélminta vizsgálatánál a levéldarabok azonnal bevonhatók fémmel.

Az eredmények jobb interpretálhatósága érdekében a természetes egyedeken az alábbi jellemzőket is megállapítottuk:

- terméskocsány hossza,
- levélnyel relatív hosszúsága: levélnyel hossza / levéllemez hossza,
- nyalábszőrök a terméskocsányon.

### Statisztikai módszerek

A változók függetlenség-vizsgálata  $\chi^2$ -próbával történt. Mivel 2\*2-es kontingencia-táblával dolgoztunk, ezért a Yates-féle korrekciót alkalmaztuk (SVÁB, 1981). A statisztikai próbák elvégzésére a STATGRAPHICS programot használtuk.

A szignifikanciaszintek jelölése az alábbiak szerint történt:

				jelölés
nem szignifikáns:	0.05	<	p	nsz
szignifikáns 5%-os valószínűségi szinten:	0.01	<	p ≤ 0.05	*
szignifikáns 1%-os valószínűségi szinten:	0.001	<	p ≤ 0.01	**
szignifikáns 0.1%-os valószínűségi szinten:			p ≤ 0.001	***

### 3.1.5 Eredmények

#### Fénymikroszkópos vizsgálatok eredményei

Az 22. és a 23. ábra mutatja be a szörzöttípusok gyakoriságát az országban és az egyes flóraidékeken, összehasonlítva AAS (1998) eredményeivel. (A nyugat-dunántúli flóraidék az onnan gyűjthető és gyűjtött kis mintaszám miatt csak az országos mintában szerepel.) A levélfonákokon csillagszörös egyedek gyakorisága a Magyar-középhegység ÉK-i és DNY-i részén majdnem teljesen azonosnak adódott, míg a Dél-Dunántúlon és az Alföldön ettől szignifikánsan eltért (12. és 13. táblázat).

mintavételi hely	N	n	%
Alföld (A)	158	14	8.9
Északi-középhegység (ÉK)	160	61	38.1
Dunántúli-középhegység (DK)	182	58	31.9
Dél-Dunántúl (DD)	56	5	8.9
Nyugat-Dunántúl (NY)	12	2	16.7
összesen	568	140	24.6

12. táblázat: A levélfonákon csillagszörözött (*petraea* jellegű) egyedek gyakorisága flóraidékenként.

**Jelmagyarázat:** N – mintaszám  
n – csillagszörözött levélfonákú egyedek száma

	ÉK / DK	ÉK / DD	ÉK / A	DK / DD	DK / A	A / DD
csill.szörös l.fonákú egyedek gyakorisága	nsz	***	***	***	***	nsz

13. táblázat: A csillagszörözött egyedek gyakoriságának összehasonlítása flóraidékenként szignifikancia-vizsgálattal (a jelölések magyarázatát ld. a 3.1.4 fejezetben).

22. ábra: szórtípusok gyak. az országban

23. ábra: szórtip. gyak. flóraidékeként

A molyhos tölgy középhegységi termőhelyein túlnyomórészt közethatású talajokon, esetleg váztalajokon nő, ahol a talajsintek kémhatását meghatározza az alapkőzet milyensége. A fafaj hazánkban elsősorban a karbonátos alapkőzetekhez kötődik, azonban helyenként semlegeshez közeli, sőt kifejezetten savanyú kémhatású alapkőzeteken is megjelenik (ld. a 2.2 fejezetet). Az alábbiakban azt vizsgáljuk meg, változik-e a *Q. pubescens x petraea* hibridek aránya a középhegységi szilárd alapkőzetű bázikus, ill. a semlegeshez közeli és savanyú termőhelyeken (14. és 15. táblázat).

	meszes alapkőzet			mészmentes alapkőzet		
	N	n	%	N	n	%
Északi-középhegység	56	19	23.2	83	46	55.4
Dunántúli-középhegység	144	40	27.8	30	14	46.7
Dél-Dunántúl	29	2	6.9	5	2	40.0
Nyugat-Dunántúl	11	1	9.1	1	1	
összesen	240	56	23.3	119	63	52.9

14. táblázat: A csillagszörözött levélfonákú egyedek részaránya a középhegységi meszes és mészmentes szilárd alapkőzetű termőhelyeken.

**Jelmagyarázat:** N – mintaszám  
n – csillagszörözött levélfonákú egyedek száma

A meszes alapkőzetű termőhelyeken a mintafák 23.3 %-ának levélfonákán mutattunk ki csillagszörököt, míg mészmentes alapkőzeteken ez az arány 52.9 % volt. A két csoport között a különbség szignifikáns, annak ellenére, hogy a két fafaj mindenhol szimpatrikus populációkat alkot.

	mészmentes alapkőzet / mésztartalmú alapkőzet
csillagszörös levélfonákú egyedek gyakorisága	***

15. táblázat: A középhegységi meszes és mészmentes szilárd alapkőzetű termőhelyek összehasonlítása szignifikancia-vizsgálattal (a jelölések magyarázatát ld. a 3.1.4 fejezetben).

A mészmentes alapkőzetű termőhelyeken tehát az előzetesen *Q. pubescens*-ként besorolt egyedek jelentős hányada *Q. pubescens* és *Q. petraea* közti átmeneti alaknak bizonyult. Az alábbiakban azt vizsgáljuk meg, milyennek adódik egy kiválasztott savanyú alapkőzetű termőhelyen – savanyú hárshelyi homokkővön – a szőrtípusok változatossága, ha előzetes válogatás nélkül mintázzuk meg a *Robur* szekcióhoz tartozó egyedeket. A vizsgált egyedeket a számított hibridindex-értékek (ld. 11. táblázat) alapján osztályoztuk. Az eredményt a 24. ábra és a 16. táblázat mutatja be.

A minták mikroszkópos vizsgálata során derült ki, hogy számos, előzetesen *Q. petraea*-ként értékelt egyed levélfonákán is található nyalábszőrök. Ez arra utal, hogy az országos vizsgálatnál – ahol csak előzetesen *Q. pubescens*-nek határozott egyedeket gyűjtöttünk – a hibridizáltság mértékét alábecsültük.

24. ábra: A tölgyek mikromorfológiai változatossága savanyú hárshelyi homokkővön.

**Jelmagyarázat:**    PET – *Q. petraea*  
                          PUB – *Q. pubescens*



16. táblázat: A „tisza” fajok és átmeneti alakok gyakorisága savanyú hárshgyi homokkövön a szőrtípusok osztályozása alapján.

típus	N	%
<i>Q. pubescens</i>	18	15
<i>Q. petraea</i>	65	55
átmenet	35	30
összesen	118	100

### SEM-felvételek segítségével végzett vizsgálatok eredményei

I. A sztómátípusok elkülönítése sokszor nem egyértelmű. Az azonos mintafák levélfonák epidermiszéről eltérő időpontban készített felvételek (14-21. sz. ábra) azt mutatták, hogy a sztóma kutikuláris pereme a vegetációs időszak elején jobban látható, mint a vegetációs időszak végén. A vizsgálat módszertani eredménye tehát, hogy BUSSOTTI – GROSSONI (1997) sztómátípus-osztályozását kritikával kell kezelnünk és a minták kiértékelésekor figyelembe kell vennünk a mintavétel időpontját. Legbiztosabb eredményt többszöri mintavétellel érhetünk el.

típus	nyalábszór a hajtásrészekben				csillagszór a levél-fonákon	viaszlemez a sztóma peremén	pub – pet elegyes állományok	Alföldi és alföld peremi populációk
	hajtás	l.nyel/főér	levél színe	levél-fonák				
rob	0	0	0	0	0	0	0	9
pet	0	0	0	0	X	0	3	0
pub:1A	X	X	X	X	0	X	0	16
1B	X	X	X	X	0	0	7	3
2A	X	X	X	X	X	X	0	1
2B	X	X	X	X	X	0	4	1
14	X	0	X	0	0	0	0	1
16	X	X	X	0	0	0	0	1
22	0	0	0	X	0	0	0	1

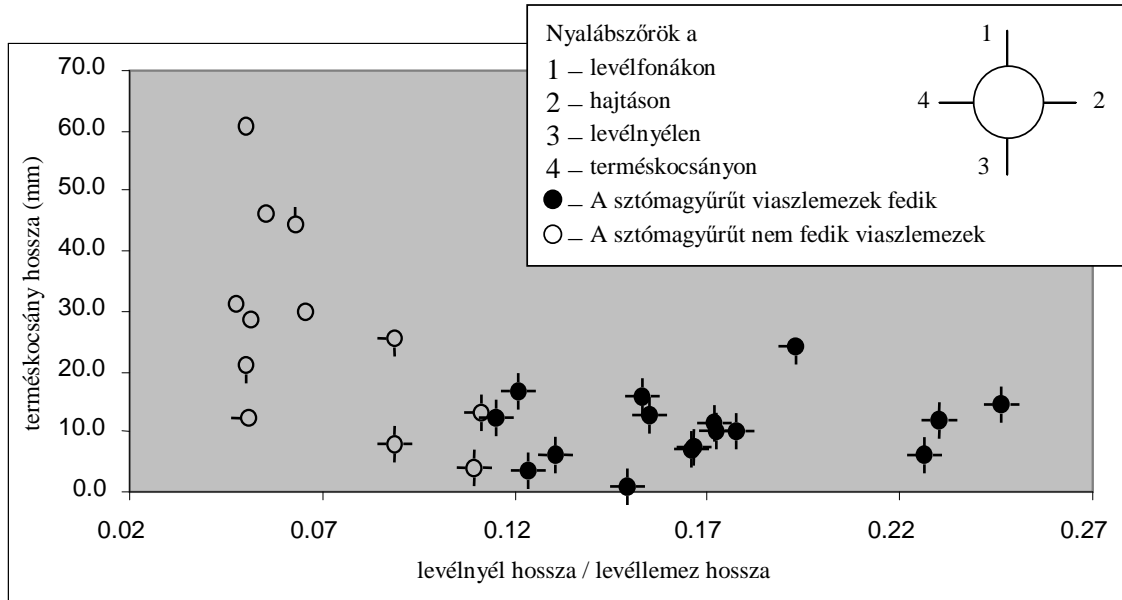
17. táblázat: Mikromorfológiai típusok gyakorisága a vizsgált *Q. pubescens* – *Q. petraea* elegyes állományokban, illetve az alföldi és alföld peremi populációkban.

**Jelmagyarázat:** rob – *Q. robur* X – van  
 pet – *Q. petraea* 0 – nincs  
 pub – *Q. pubescens*

II.-III. A *Q. pubescens* és *Q. petraea* elegyes állományok (Nadap, Törökkoppány), valamint az alföldi és alföld peremi populációk mintafáinak szőr- és sztómátípusok szerinti megoszlását a 17. táblázat mutatja be. Az 1B típushoz tartozó mintafákat csak a szőrözöttség vizsgálatával „tisztá” *Q. pubescens*-ként soroltuk be, a sztómátípusok figyelembevételével azonban köztes jellegűnek tekinthetők.

Az értékelésből látható, hogy az újabb mikromorfológiai bélyeg bevonásával az átmeneti alakok arányát nagyobbra becsüljük, azaz a csak fénymikroszkóppal végzett vizsgálat a introgresszió mértékét alábecsüli (vö. 10-11. ábra).

Az alföldi és alföldperemi populációkban azoknál az egyedeknél, amelyeket makromorfológiai bélyegeik alapján a *Q. robur* és a *Q. pubescens* közötti átmeneti alakoknak határoztunk, azt tapasztaltuk, hogy gyakran együtt fordul elő a molyhos tölgyre jellemző szőrtípus és a kocsányos tölgyre jellemző sztómátípus (10-11. fotó). Ennek szemléltetésére a 25. ábra mutatja be azoknak az egyedeknek a mikromorfológiai bélyegeit, amelyeknél termést is tudunk gyűjteni.



25. ábra: Sztómák SEM-vizsgálata alföldi molyhos tölgy populációkban

### 3.1.6 Az eredmények megvitatása

A szőrtípusok vizsgálatából következtetéseket vonhatunk le a *Quercus* szekció tagjai közötti introgresszió mértékére. Figyelembe kell vennünk, hogy ez a módszer feltételezhetően alábecsüli a fajok közötti génkicserélődés mértékét az alábbi okok miatt.

1. Mesterséges keresztezési kísérletek eredményei alapján a hibridek nem feltétlenül köztes jellegűek (STEINHOFF, 1997; AAS, 1998).
2. A szőr- és sztómátípusok együttes vizsgálata azt mutatta, hogy több bélyeg együttes figyelembevételével több átmeneti alakot tudunk kimutatni (KÉZDY, 2000a).
3. A vizsgálat során kiderült, hogy a kontrollként begyűjtött, *Q. petraea*-nak vagy *Q. robur*-nak tartott egyedek között is előfordulnak olyanok, melyek szőrözöttsége köztes jellegű.

A 22. ábrából megállapíthatjuk, hogy – elsősorban a feltételezett *Q. pubescens* x *Q. petraea* hibridek alacsonyabb részarányának figyelembevételével – a hazai molyhos tölgyek változatossága leginkább a földközi-tengeri populációkéhoz hasonló.

A 23. ábra, valamint a 12. és 13. táblázat alapján az alábbi következtetéseket vonhatjuk le:

- A Magyar-középhegységben a *Q. pubescens* és a *Q. petraea* introgresszív hibridizációja jóval nagyobb mértékű, mint azt korábban feltételezték.
- A dél-dunántúli populációknál a csillagszőrözött egyedek részaránya jóval alacsonyabb, mint az országos átlag. Hazai középhegységeinkben néhány száz kilométeres távolságot vizsgálva ugyanúgy kimutatható egy észak-déli gradiens a szőrözöttségi típusok változatosságában, mint AAS (1998) több ezer kilométert átfogó nyugat-európai vizsgálatainál. Ez a hazai gradiens jól összefüggésbe hozható a szubmediterrán csapadékjárás típus gyakoriságának növekedésével dél felé (BORHIDI, 1991).
- Ugyancsak alacsony a csillagszőrözött egyedek részaránya az alföldi mintáknál is, ugyanakkor a szőrtípusok itt mutatják a legnagyobb változatosságot. Ez az eredmény jól magyarázható azzal, hogy a *Q. petraea* az állományok jelentős részéből hiányzik, ugyanakkor ezekben a populációkban a *Q. pubescens* és a *Q. robur* közti átmeneti alakok is előállnak. Az utóbbi két faj közötti hibridizáció lehetőségét megerősítették az elektronmikroszkópos vizsgálatok is. Érdekes, hogy egy-két esetben olyan populációkban is kimutatható volt csillagszőrözött levélfonákú egyed, ahol csak *Q. pubescens* és *Q. robur* fordult elő (Albertirsa, Erdőtelek). Az alföld peremi és a középhegységi populációk

csekély távolságát figyelembe véve ugyanakkor ezeken a helyeken sem zárható ki a *Q. petraea* introgressziója.

- A Magyar-középhegységben a *Q. pubescens* x *Q. petraea* közötti hibridek magas részaránya, illetve az Alföldön a *Q. pubescens* és a *Q. robur* hibridizációja hozzájárul a molyhos tölgy rendkívüli változatosságának magyarázatához.

A 14. és 15. táblázat alapján a középhegységi mészmentes alapkőzetű termőhelyeken szignifikánsan magasabb a *Q. pubescens* és a *Q. petraea* közötti átmeneti alakok aránya, mint meszes alapkőzeten. Megállapíthatjuk, hogy az extrém száraz, savanyú termőhelyek a hibridek előfordulásának kedveznek, azaz a fajok közötti introgresszió fontos szerepet játszik ökológiai adaptációjukban.

### 3.2 Makromorfológiai bélyegek vizsgálata többváltozós matematikai módszerekkel

#### 3.2.1 A makromorfológiai jellegek taxonómiai jelentősége a *Quercus* nemzetségnél

A nehezen kezelhető rendszertani csoportok – így a *Quercus*-ok – határozóbélyegeinek vizsgálatára a 60-as évektől számos szerző alkalmazott matematikai statisztikai módszereket. Míg a *Q. petraea*-val és a *Q. robur*-ral számos ilyen kutatás foglalkozott, addig a *Q. pubescens* alakkörét viszonylag kevesen vonták vizsgálatba. Az alkalmazott matematikai módszereket tekintve a molyhos tölgyre vonatkozó publikációkat az alábbi két csoportra oszthatjuk (v.ö. PODANI, 1997):

1. Szignifikancia-próbák segítségével az egyes határozóbélyegek vizsgálata. Elsődleges cél a differenciális bélyegek kimutatása.

Ezzel a módszerrel a molyhos tölgy alakkörnél POŽGAJ (1986) a levelek bélyegeinek egyeden belüli, POŽGAJ – HORVATHOVA (1986) pedig a leveles hajtás és a termés bélyegeinek egy populáción, illetve teljes Szlovákián belüli változatosságát vizsgálta.

2. Több változó együttes vizsgálatával a morfológiai változatosság mintázatának leírása. Az utóbbi időben ez elsősorban ordinációs és klasszifikációs eljárásokat jelent. (Természetesen gyakran ezek a vizsgálatok is magukban foglalják a bélyegek egyenkénti vagy együttes vizsgálatát.)

Többváltozós statisztikai analízissel BOROVIČS (2000) herbáriumai anyagán az inter- és intraspecifikus változatosságot is vizsgálta, míg SHUTILOV (1963), GRANDJEAN – SIGAUD (1987), DUPOUEY – BADEAU (1991) és KÉZDY (1997a, b) a molyhos tölgy és más tölgy fajok természetes populációinak interspecifikus változatosságát kutatta.

A tölgy nemzetség hazai képviselőin végzett többváltozós statisztikai vizsgálatok közül BORHIDI – HORVÁTH (1989, 1990) a tölgypusztulással kapcsolatban a kocsánytalan tölgy kistajók elkülönítésére tett kísérletet, eredményeik sajnos kéziratban maradtak. BOROVIČS cikksorozata (BOROVIČS, 1997, 1999, 2000; BOROVIČS – MÁTYÁS, 2000) és KÉZDY (1997a, b) cikkei a *Quercus* szekció valamennyi hazai képviselőjének elkülöníthetőségét vizsgálták.

#### 3.2.2 A vizsgálat célja

Az alkalmazott többváltozós eljárásokkal az alábbi kérdésekre kerestem választ.

- Vizsgáltam a *Q. pubescens* s. str. és a *Q. virgiliana* TEN. elkülöníthetőségét az ország területén. Választ kerestem arra is, hogy igazolható-e a két taxon feltételezett ökológiai különbsége. Alkalmazott módszer: standardizált főkomponens elemzés és hierarchikus osztályozás.
- Vizsgáltam a *Q. pubescens* és a *Q. robur* introgresszióját alföldi populációkban. Alkalmazott módszer: Fourier elemzés kombinálva diszkriminancia elemzéssel.

### 3.2.3 Anyag

#### Populációk kiválasztása a molyhos tölgy intraspecifikus változatosságának vizsgálatához

A vizsgálatot a 7. táblázatban felsorolt mintaszám egy kisebb részére végeztem el (18. táblázat), arra törekedve, hogy a molyhos tölgy jellemző alföldi és hegyvidéki növénytársulásai reprezentálva legyenek. Csak olyan egyedeket vontam a vizsgálatba, amelyekről termést is tudtam gyűjteni.

Flóraidék	Mintavételi helyek száma	Mintafák száma (N)
Alföld	2	10
Északi-középhegység	9	38
Dunántúli-középhegység	9	36
Dél-Dunántúl	3	13
Összesen	23	97

18. táblázat: A mintavételi helyek és mintafák megoszlása a flóraidék között.

#### Populációk kiválasztása a diszkriminancia-analízishez

A levélalak-elemzéshez az alábbi alföldi populációkból vettünk mintát:

MEZŐFÖLD: Alsószentiván (4 *Q. pub.* + 5 *Q. rob.* + 0 *Q. pet.* + 0 *Q. pub.* x *pet.*)

DUNA-TISZA KÖZE: Csévharaszt (24+5+0+0), Albertirsa (27+13+0+2), Nagykőrös (7+5+0+0), Monorierdő (2+3+0+0)

HEVES-BORSODI SÍK: Erdőtelek (7+0+0+0), Kerecsend (1+1+3+0), Újszentmargita (4+4+8+0).

#### Mintavétel

POŽGAJ (1986) a molyhos tölgy levelek három kvalitatív és három kvantitatív morfológiai bélyegének egyeden belüli változatosságát vizsgálva megállapította, hogy a leginkább

reprezentatív mintavételi hely a faegyed déli oldalán a korona külső részének alsó harmada, továbbá, hogy a minimális mintaszám egyedenként 4 levél.

A makromorfológiai vizsgálatokhoz lehetőség szerint a fentiekben leírt mintavételi helyről 2-2 leveles hajtást szedtem, kerülve a sarjhajtások, vízhajtások és jánosnapi hajtások gyűjtését. A termő fáknál terméseket is gyűjtöttem.

A főkomponens analízishez 98 egyed 10-10 levelének, valamint legalább 5 termésének a bélyegeit mértem, illetve számítottam. Az így kapott jellemzőket egyedenként átlagoltam. A Fourier-elemzéshez egyedenként 1-1 jellemzőnek ítélt levelet használtam.

### 3.2.4 Módszer

#### Numerikus taxonómiai vizsgálat standardizált főkomponens analízissel

A *Q. pubescens* intraspecifikus változatosságának vizsgálatára a levél és a termés összesen 10 morfológiai bélyegét vizsgáltam (26. ábra).

#### Levél

- levéllemez szélessége (mm): c
- levéllemez hossza (mm): e
- levélnyél hossza (mm): f
- karéjok száma (db)
- mellékkaréjok száma (db)
- levélcsúcs alakja: a/b
- öblök relatív mélysége: c/d
- a szőrzet denzitása a levéllemez színén:  
nyalábszőrök száma egységnyi területen (db)

#### Termés

- terméskocsány hossza (mm)
- alsó kupacspikkelyek alakja (lapos/púpos)

26. ábra: A levél és a termés vizsgálatba vont jellemzői:

Olyan bélyegeket választottam, melyeket a *Q. pubescens* s. str. és a *Q. virgiliana* között differenciálisnak tartanak (ld. a 4.1.3 fejezetet). Arra törekedtem, hogy a bélyegek arányskálán mérhetőek legyenek, az egyetlen nominális skálán mért változó a kupacspikkely alakja volt.

Az ordinációt és a klasszifikációt a SYN-TAX programcsomag segítségével végeztem (PODANI 1993). Az elvégzett vizsgálatok az alábbiak:

- Ordináció standardizált főkomponens elemzéssel 5, illetve 9 változó figyelembevételével.
- Hierarchikus osztályozás 9 változó figyelembevételével. Agglomeratív, homogenitás-optimalizáló módszert alkalmaztam, az eltérésnégyzetösszeg-növekedés minimalizálásával (WARD-módszer). Távolság-függvénynek a Manhattan-metrikát választottam. Azért, hogy a változókra vonatkozóan is információt nyerjek, BOROVIČS (ex verbis) javaslatának megfelelően a kapott osztályokat alapul véve diszkriminancia-elemzést is végeztem.

### **Levélalak-elemzés elliptikus Fourier elemzéssel és diszkriminancia elemzéssel**

A csoportok – jelen esetben taxonok – elválását maximalizáló ordinációs módszer, a diszkriminancia-elemzés alapfeltétele, hogy az objektumoknak – itt faegyedeknek – létezik egy külső szempontrendszer szerint létrehozott, *a priori* osztályozása (PODANI, 1997). A molyhos tölgy és a kocsányos tölgy közti átmeneti alakok vizsgálatánál erre az előzetes osztályozásra jó lehetőséget kínált a két faj eltérő szőrözöttsége (ld. 3.1.1 fejezet). (Mivel a molyhos tölgy alakkörön belül leírt kistaxonokat a mikromorfológiai bélyegek segítségével nem lehet elkülöníteni, ezért a *Q. pubescens* s. str. és a *Q. virgiliana* vizsgálatánál erre az előzetes osztályozásra nem volt lehetőség.) Jelen vizsgálatban tehát a mintákat előzetesen mikromorfológiai bélyegek (szőrzet-típusok) szerint csoportosítottuk, az ordinációhoz pedig makromorfológiai bélyegeket (a levelek kontúr-elemzéséből nyert jellemzőket) használtunk.

A begyűjtött levélminták előzetes osztályozását a fajokra jellemző szőrtípusok alapján végeztük. Az AAS (1998) által közölt határozókulcs segítségével az alábbi csoportokat különítettük el:

- nyalábszőrök jelenléte valamelyik hajtásrészen: *pubescens* - típus
- valamennyi hajtásrész kopasz: *robur* - típus
- csillagszőrök a levélfonákon: *petraea* - típus
- csillag- és nyalábszőrök a levélfonákon: *pubescens* x *petraea* - típus.



A beszkennt levelek körvonalaihoz elliptikus Fourier analízissel közelítő görbét szerkesztettünk a MOSONI PÉTER (GATE) által kidolgozott „LEAF” alakelemző program segítségével. A Fourier-analízis azt a törvényszerűséget használja fel, hogy minden görbe előállítható egyszerű hullámok – harmónikusok – összegeként (PODANI, 1997). A levélnyelet kihagytuk a körvonalból, mivel egyébként az alakelemzés a levélnyélnek a levéllemez alapjával bezárt hajlásszögét is figyelembe venné. A harmónikusok számát 60-nak választva a tölgy levélalakok jól közelíthetőek.

A harmónikusonként kapott 4-4 Fourier-együttható négyzetösszegének gyökét számítva minden levélre a levélalakot jellemző, 60 tagból álló számsor adódik. Ezek után a kapott számsorokat változóknak, a faegyedeket pedig objektumnak tekintve diszkriminancia-analízist végeztünk a SYN-TAX programcsomag segítségével (PODANI 1993). PODANI (1997) javaslatának megfelelően a sajátvektorokat az egyesített csoporton belüli variancia/kovariancia mátrix felhasználásával normáltuk.

### 3.2.5 Eredmények

#### Numerikus taxonómiai vizsgálat standardizált főkomponens analízissel

A 27. ábrán látható ordináció előállításánál azt az öt változót vettem figyelembe, amelyeket POŽGAJ – HORVATHOVA (1986) a *Q. virgiliana* és a *Q. pubescens* s. str. fajokra vonatkozóan differenciálisnak tart (21. táblázat). A pontok egy-egy faegyedet reprezentálnak. Eltérő színnel jeleztem, hogy a mintavétel milyen formációból – bokorerdőből vagy zárt lombkoronaszintű erdőből – történt. Az objektumok és a változók ordinációjának egymásra vetítése – a biplot – lehetővé teszi egyrészt a mintafák és a bélyegek kapcsolatának, másrészt a változók egymás közötti korreláltságának értékelését (PODANI, 1997).

Az ordinációt elemezve az alábbiakat állapíthatjuk meg.

- Azok a bélyegek, amelyeket távolságméréssel nyertünk (kvantitatív bélyegek), jól korrelálnak egymással – a nyilak hegyesszögét zárnak be. Ugyanakkor a kvantitatív bélyegek és a szörzet denzitása, mint kvalitatív bélyeg teljesen korrelálatlanok – a nyilak közel derékszögét zárnak be.
- A pontfelhő közel homogénnek mondható. Bár a változók a *Q. virgiliana* és a *Q. pubescens* feltételezett differenciális bélyegei, a két taxon nem válik szét.

- A bokorerdő, illetve a zárt lombkoronaszintű erdő formációkból gyűjtött minták nem válnak szét. Egyetlen gyenge összefüggés figyelhető meg: az erősen szőrözött egyedek élőhelye nagyobb gyakorisággal volt bokorerdő.

A 28. ábrán látható ordináció megegyezik az előzővel (27. ábra), de a pontok eltérő színe itt azt jelzi, hogy a termés kupacspikkelye lapos vagy púpos volt-e. A kupacspikkelyek alakja szerint osztályozott egyedek nem válnak szét, amiből arra következtethetünk, hogy a többi vizsgált bélyeggel nem korrelálnak.

A 29. ábrán látható ordinációnál 3 kvantitatív (távolságméréssel nyert) és 6 kvalitatív bélyeget vettünk figyelembe (ld. 26. ábra). A levéllemez szélessége helyett itt a levéllemez szélességének és hosszának arányát használtuk. A vizsgálat a két faj elkülöníthetőségére vonatkozóan itt is negatív eredményt adott. A 27. ábrához hasonlóan megállapítható, hogy a kvantitatív bélyegek jól korrelálnak egymással, de a kvalitatív bélyegekkel korrelálatlanok. A legerősebb korrelációt a levélsúcs „hegyessége” és a levél színén a szőrzet denzitása mutatta.

Ugyancsak 9 morfológiai bélyeg figyelembevételével állítottuk elő a 30. ábrán látható dendrogramot. A dendrogram két jól elváló osztályt eredményezett, a továbbiakban ezt a két osztályt elemeztem. Az elválasztott osztályokat alapul véve diszkriminancia elemzést végeztem. Ennek alapján megállapítható, hogy az egyes változók milyen mértékben járultak hozzá az osztályok elválasztásához (PODANI, 1997). A diszkriminancia tengely és a változók közötti kokorrelációs értékeket a 19. táblázat mutatja be.

<b>bélyeg</b>	<b>korreláció</b>
öblök relatív mélysége (c/d)	0,799
mellékkarékjok száma	0,787
levéllemez relatív szélessége (c/e)	0,528
karékjok száma	0,112
szőrzet denzitása a levéllemez színén	0,106
levélsúcs alakja	0,089
terméskocsány hossza	-0,224
levéllemez hossza	-0,284
levélnyel hossza	-0,444

19. táblázat: A diszkriminancia tengely és a morfológiai bélyegek közötti korreláció

A 19. táblázatból megállapíthatjuk, hogy a két osztály elválasztását elsősorban az öblök relatív mélysége és a mellékkarékjok száma határozza meg, ugyanakkor negatív korrelációs értéket adott a három távolságméréssel nyert (kvantitatív) bélyeg. A kapott eredmény azt is megerősíti, hogy a kvantitatív és a kvalitatív bélyegek korrelálatlanok.

Azt vizsgálva, hogy a két csoporton belül a mintákat milyen arányban gyűjtöttem bokorerdőből, a 20. táblázat szerinti eredményt kaptam. Megállapíthatjuk, hogy a két csoport között nincs szignifikáns eltérés.

csoport	egyed db	bokorerdő	
		db	%
I	57	23	40
II	40	22	55

20. táblázat: A bokorerdő formációban gyűjtött minták részaránya a csoportokon belül.

### **Levélalak-elemzés elliptikus Fourier elemzéssel és diszkriminancia elemzéssel**

A vizsgálat eredményeképpen kapott ordinációt a 31. ábra mutatja be. Megállapíthatjuk, hogy a vizsgált alföldi populációkban a *Q. pubescens*-t és a *Q. robur*-t számos átmeneti alak kapcsolja össze.

A vizsgálat módszertani eredménye, hogy hatékony osztályozást érhetünk el, ha az egyedek előzetes osztályozását mikromorfológiai, a diszkriminancia-analízist pedig makromorfológiai bélyegek segítségével végezzük el.

27. ábra: ordináció 5 (formáció)

28. ábra: ordináció 5 (kupacs)

29. ábra: ordináció 9

30. ábra: dendrogram

31. ábra: ordináció Fourier

### 3.2.6 Az eredmények megvitatása

A *Q. pubescens* s. str. és a *Q. virgiliana* differenciális bélyegeire vonatkozó korábbi statisztikai analízisek az alábbi eredményeket hozták.

POŽGAJ – HORVATHOVA (1986) vizsgálatai alapján a *Q. pubescens* s. str. és *Q. virgiliana* differenciálisnak tartott bélyegeit a 21. táblázat adja meg.

bélyeg	<i>Q. pubescens</i>	<i>Q. virgiliana</i>
Levéllemez szélessége (mm)	46	56
Levéllemez hossza (mm)	69	88
Levélnyel hossza (mm)	12	15
Terméskocsány hossza (mm)	3	9
Szörözöttség denzitása	magas	alacsony

21. táblázat: A *Q. pubescens* s. str. és *Q. virgiliana* differenciális bélyegeinek átlagértékei

POŽGAJ – HORVATHOVA (1986) szerint.

BOROVICS (2000) megállapítja, hogy a két taxont a levélmorfológiai bélyegek egyikével sem lehet átfedésmentesen jellemezni. Az általa legjobbnak tartott elválasztó bélyegeket a 22. táblázat tünteti fel.

bélyeg	<i>Q. pubescens</i>	<i>Q. virgiliana</i>
öbölbe futó erek száma (ÖE)	nagyobb	kisebb
levélnyel szörözöttsége (SN)	erősebb	gyengébb
levélalap (LA)	inkább szíves	inkább ék alakú
a levéllemez legnagyobb szélessége (L1L)	a levélvállhoz közelebb	a levélváltól távolabb
levélnyel hossza (N)	hosszabb	rövidebb

22. táblázat: A *Q. pubescens* és a *Q. virgiliana* „legjobb” elválasztó bélyegei BOROVICS (2000) szerint.

A közös bélyegek hiánya miatt a két eredmény nem összehasonlítható. Az egyetlen közös differenciális bélyeg a levélnyel hossza, ami a hagyományos szisztematikai irodalomban is



szerepel (WEISER, 1964; MÁTYÁS, 1975). A jelen vizsgálatba vont 9 bélyeg és a BOROVIČS (2000) által használt 19 bélyeg közül ugyancsak kevés – összesen 5 – közös. Ennek oka, hogy míg BOROVIČS (2000) olyan bélyegeket választott, melyek alkalmasak lehetnek a *robur-petraea-pubeszens* komplexhez tartozó taxonok elkülönítésére, addig a jelen vizsgálat kifejezetten csak a *Q. pubescens* s. str. és *Q. virgiliana* elkülöníthetőségét vizsgálta. A mindkét vizsgálatban felhasznált bélyegekre vonatkozóan azonos eredményt jelent, hogy a szőrzet denzitása, az öblök relatív mélysége (karéjmélység százalék) és a mellékaréjok száma jól korrelál egymással, ugyanakkor a levélnyel hosszával korrelálatlanok. Eltérés ugyanakkor, hogy BOROVIČS (2000) szerint a karéjok száma valamennyi felsorolt bélyeggel korrelálatlan.

A 27. és 28. ábrákon látható, hogy mind a POŽGAJ – HORVATHOVA (1986) által megadott bélyegek, mind a hagyományos differenciális bélyegek felhasználása homogén pontfelhőt eredményezett. A 30. ábrán bemutatott dendrogram két elkülönülő csoportot eredményezett, azonban értékelésénél figyelembe kell vennünk az alábbiakat:

- Az eltérésnégyzetösszeg növekedését minimalizáló eljárás veszélye, hogy random ponteloszlásra is kaphatunk jól elváló csoportokat (PODANI, 1997).
- PODANI (1997) arra is rámutat, hogy ennél az eljárásnál a hierarchikus szintek növekedésének nem szabad jelentőséget tulajdonítani.
- PODANI (1997) írja, hogy „sose osztályozzunk ordináció nélkül”. A fentiekben ismertetett ordináció (PCA) negatív eredményt adott, ami óvatosságra int a klasszifikáció értékelésénél.
- A csoportok közt legjobban diszkrimináló változók – az öblök relatív mélysége, a mellékaréjok és karéjok száma, a levéllemez relatív szélessége – arra utalnak, hogy egy erősen és egy gyengén tagolt levelű csoportot kaptunk. A szétválasztás tehát nem azok alapján a bélyegek alapján történt, amit a szisztematikai irodalom *Q. pubescens* és a *Q. virgiliana* elválasztó bélyegeinek tart.

A vizsgálatokat az alábbiak szerint összefoglalhatjuk össze:

1. A vizsgált mintákat a makromorfológiai bélyegek többváltozós matematikai vizsgálatával nem sikerült önálló csoportokba osztályozni. Ennek taxonómiai magyarázata kétféle lehet:

- A hazai molyhos tölgy alakkör nem különíthető el két önálló (kis)fajra.

- A két (kis)fajt átmeneti alakok sorozata kapcsolja össze, amelyek gyakoribbak a szülőknél.
2. Nem sikerült összefüggést kimutatni a megmintázott formációk (bokorerdő – zárt erdő) és az alakkör morfológiai változatossága között.

### 3.3 Kemotaxonómia: flavon-glükozidok változatosságának vizsgálata túlnyomásos réteg-kromatográfiával (OPLC)

#### 3.3.1 A flavon-glükozidok taxonómiai jelentősége a *Quercus* nemzetségnél

A *Quercus* nemzetségen végzett kemotaxonómiai kutatásokról HEGNAUER (1966, 1987, 1992) és RUSHTON (1991), speciálisan flavonoid-vizsgálatokról MCDUGAL – PARKS (1984) ad kritikai áttekintést. Az Európában honos tölgyek közül TISSUT – EGGER (1972) a *Q. robur* flavonoid-mintázatát vizsgálta, ROMUSSI kutatócsoportja pedig farmakológiai céllal azonosította számos tölgyfaj flavon-glükozidjainak pontos szerkezeti képletét (ROMUSSI et al., 1983, 1984a, b, 1988a, b, 1991a, b, c, 1994; ROMUSSI – LUCCHESINI, 1993). Az egyetlen hazai vizsgálatról VIDA – MAJOR (1990) publikálatlan kutatási jelentése számol be.

Erősen megoszlik az egyes szerzők véleménye abban, hogy a flavonoid-mintázatok elemzése mennyire alkalmas a *Quercus* nemzetségnél az inter- és intraspecifikus változatosság vizsgálatára. MCDUGAL – PARKS (1984, 1986) különböző tengerszint feletti magasságokból származó *Q. rubra* populációk vizsgálata kapcsán megállapította, hogy a flavonoidok szigorú genetikai kontroll alatt állnak és rezisztensek a környezeti hatásokra. Alacsony tengerszint feletti magasságból (< 2000 láb, azaz ~ 600 m) származó kvercetin- és kempferol-glükozidokban gazdag, valamint magas tengerszint feletti magasságból (> 3000 láb, azaz ~ 900 m) származó mirecetin-glükozidokban gazdag populációkat különítettek el, amely tulajdonság átörökítését ültetési kísérlettel is ellenőrizték. Az egyedeken belül csak mennyiségbeli változatosságot észleltek, minőségit nem.

TISSUT – EGGER (1972) különböző fafajok leveléből kimutatott flavonoidok szezonális változatosságát vizsgálva megállapította, hogy a kocsányos tölgy, a bükk, a mogyoró és az ezüst hárs esetében a tavaszi és az idősebb levelek flavonoid-összetételében nemcsak mennyiségi, hanem minőségi változások is bekövetkeznek. A *Q. robur* tavaszi levele flavonoidokban gazdagabb volt, mint a később gyűjtött levelek. A flavonoid-mintázat szezonális változatosságát megerősíti, hogy VIDA – MAJOR (1990) vizsgálata szerint ugyanazon fák különböző időpontban vett mintái között legalább akkora eltérés tapasztalható, mint különböző fák között.

32. ábra: A flavon-glükozidok általános szerkezeti képlete és az aglikonok nevezéktana az „R” csoporttól függően WAGNER et al. (1983) és FONTANA et al. (1998) alapján.

21.táblázat

Az európai *Quercus*-ok leveleiből kimutatott flavonoidok aglikonjai a kvercetin, a kempferol, és az izoramnetin (TISSUT – EGGER, 1972; VIDA – MAJOR, 1990; ROMUSSI et al., 1988a, b, 1991a, b, c, 1994; ROMUSSI – LUCCHESINI, 1993). Az észak-amerikai tölgyeknél kvercetin-, kempferol-, izoramnetin- és mirecetin-glükozidokat találtak (MCDUGAL – PARKS, 1984, 1986; ROMUSSI – LUCCHESINI, 1993; ROMUSSI et al., 1995; FONTANA – ROMUSSI, 1997; FONTANA et al., 1998). A *Quercus*-okból kimutatott flavon-glükozidok szerkezeti képletét a 32. ábra mutatja be. A *Q. pubescens* ismert flavonoidjait, valamint azokat a tölgy fajokat, amelyekből ugyanezeket a vegyületeket kimutatták a 23. táblázat foglalja össze. A bemutatott flavon-glükozidok közül négyet eddig csak *Quercus* fajokból mutattak ki (FONTANA – ROMUSSI, 1997).

### **3.3.2 A vizsgálat célja**

A tölgy levelek flavon-glükozidjainak mennyiségi és minőségi vizsgálatával kemotaxonómiai megerősítését kívántuk adni a *Q. robur* és a *Q. pubescens* között morfológiai vizsgálatok alapján feltételezett introgresszióknak (3.1.5 és 3.2.5 fejezet). A vizsgálat előfeltétele volt ugyanakkor a flavonoidok kimutatásának kidolgozása OPLC technikával.

### 3.3.3 Anyag

A mintákat az Albertirsa melletti löszvölgyekből gyűjtöttük, ahol idős *Q. pubescens* és *Q. robur* hagyásfák mellett nagy számban találtunk a két faj közti morfológiai átmeneteket is. Az azonos termőhelyen és azonos időpontban végzett mintavétellel igyekeztünk kizárni a flavonoid-mintázatban jelentkező esetleges termőhelyi és szezonális változatosságot. Összesen 38 egyedről szedtünk leveles hajtásokat 1999. május 31-én.

A módszertani vizsgálatokhoz, illetve a növényi kivonatokban lévő flavonoidok azonosításához Prof. Dr. GIOVANNI ROMUSSI (Genovai Egyetem) kilenc autentikus anyagot küldött el számomra. Nagylelkű segítségét ezúton is köszönöm. A kilenc tiszta anyag közül nyolcat korábban molyhos tölgy levélből is kimutattak (ld. 23. táblázat). A kilencedik az asztragalin, melyet eddig *Q. ilex* (ROMUSSI et al., 1983), *Q. cerris* (ROMUSSI et al., 1988b) és *Q. glauca* (FONTANA et al., 1998) levélben azonosítottak. Funkciós csoportjai (a 32. ábra jelöléseit alkalmazva): R, R\*, R<sup>1-4</sup> = H.

### 3.3.4 Módszer

#### A minták előzetes osztályozása

A vizsgálat előtt elvégeztük a gyűjtött minták előzetes osztályozását a 24. táblázatban bemutatott mikro- és makromorfológiai bélyegek alapján.

	<i>pubescens</i>	<i>robur</i>
levélnyel hossza/levéllemez hossza	> 0.1	< 0.1
nyalábszőr a hajtástengelyen	van	nincs
nyalábszőr a levélnyélen	van	nincs
nyalábszőr a levélfonák főerén	van	nincs
nyalábszőr a levéllemez fonákán	van	nincs
nyalábszőr a levéllemez színén	van	nincs

24. táblázat: Hajtásminták előzetes osztályozása mikro- és makromorfológiai bélyegek alapján.

Köztes alakoknak határoztuk azokat az egyedeket, amelyek a fenti bélyegek alapján nem voltak a *pubescens* vagy a *robur* csoportba egyértelműen besorolhatóak. A vizsgálat során három olyan egyed is találtunk, amelyek levélfonákján csillagszőrök voltak kimutathatóak, így feltételezhetően *Q. petraea* hibridek. Ezeket nem vontuk be a további vizsgálatba, mivel a megmintázott területen *Q. petraea* egyedek nem fordultak elő, és így összehasonlításuk nem volt lehetséges.

Az előzetes besorolás eredménye:

<i>Q. pubescens</i>	22	egyed
<i>Q. robur</i>	8	egyed
köztes alak	5	egyed
<i>Q. petraea</i> hibrid	3	egyed
összesen	38	egyed

### **Flavonoidok túlnyomásos rétegekromatográfiás elválasztása**

A vizsgálatokat az MTA Növényvédelmi Kutatóintézetében végeztem.

Mintaelőkészítés: A szobahőmérsékleten szárított és préselt leveleket a fő- és mellékerek eltávolítása után darálóval megőröltük. Egy gramm örleményhez 10 ml metanolt adtunk és 1 napig állni hagytuk. A mintákat vákuumszűrővel leszűrtük. A szűrlet képezte az analitikai mintát.

Kromatográfiás elemzés: Mintafelvételre a Linomat IV-Y (Camag, Muttenz, Svájc) automata mintafelvivő készüléket használtuk. Ebben az esetben a mikrofecskendőből állandó sebességgel kiáramló folyadékcseppeket nitrogén árammal, finom permet formájában juttatjuk a szorbensrétegre. Az összehasonlító mintából 3 µl-t 5 mm-es sávszélességgel, a növényi mintákból 6 µl-t 8 mm-es sávszélességgel vittünk fel.

Állófázisként 20 x 20 cm méretű, finom szemcséjű (HPTLC), szilikagél (Kieselgel 60 F254) szorbensrétegű, Merck (Darmstadt) gyártmányú réteglapokat használtunk. Az OPLC kifejlesztéshez a szorbensrétegek széleit IMPRES II (OPLC-NIT, Budapest) polimer szuszpenzióval zártuk le (MINCSOVICS et al., 1996).

A kifejlesztéseket a BS 50 (OPLC-NIT, Budapest) automata túlnyomásos rétegekromatográf (OPLC készülék) segítségével végeztük. A magyar kutatók (TYIHÁK et al., 1979) által az

1970-es években megalkotott túlnyomásos rétegekromatográfia (angol nevének kezdőbetűivel: OPLC), egyesíti a hagyományos vékonyréteg-kromatográfia (TLC) és a nagyhatékonyságú oszlopkromatográfia (HPLC) számos előnyét, mint ezt az alábbi példák is szemléltetik.

A TLC-hez hasonlóan:

- az elválasztott anyagok könnyen azonosíthatóak elválasztás utáni származékképzéssel;
- több minta egyidejűleg vizsgálható;
- kicsi az oldószerfogyasztás.

A HPLC-hez hasonlóan:

- nagy az elválasztási hatékonyság;
- jól reprodukálható a vizsgálat.

Az önműködő túlnyomásos rétegekromatográf különösen alkalmas összetett keverékek, biológiai eredetű minták elemzésére (MINCSOVICS et al., 1999). A készülék két fő részből áll: elválasztó és folyadékszállító egységből. Analitikai célra, szakaszos (off-line) műveleti módban, egyenes irányú izokratikus, valamint egyenes irányú lépcsős gradiens kifejlesztésekre van lehetőség. Preparatív jellegű munkában szakaszos, vagy folyamatos (off-line) műveleti módban végezhetünk kifejlesztéseket (MINCSOVICS et al., 1996, 1999).

A legjobb elválasztást az etilacetát – hangyasav – víz = 50 + 5 + 5 (V/V) elegy mozgófázisként való használatával kaptuk. Az OPLC módszer kidolgozásánál a WAGNER et al. (1983), valamint a JORK et al. (1989) által javasolt hagyományos TLC módszereket vettük figyelembe. A kifejlesztés körülményeit a 25. táblázat tartalmazza.

25. táblázat: Kifejlesztési körülmények a flavonoidok túlnyomásos rétegekromatográfiai elválasztására.

Kezdeti szakasz térfogata /R/ (μl)	300
Kifejlesztési térfogat (μl)	3800
Áramlási sebesség /FLR/ (μl/perc)	100
Kifejlesztési idő (perc)	2310
Külső nyomás /P/ (MPa)	50

Előhívószerként 2-aminoetil-difenilborát metanolos oldata szolgált (JORK et al., 1989). Kifejlesztés után meleg levegőárammal megszáritottuk a réteglapokat, majd 10 percen keresztül 80 °C-on, szárítószekrényben hőkezeltük, ezután 10 percig exszikkátorban, szobahőmérsékleten hűtöttük. Ezt követően a szorbensrétegeket először az előhívószerrel,



majd ismételt szárítás után polietilén-glikol 5%-os etanolos oldatával permeteztük be, az utóbbival a fluoreszcencia stabilizálása érdekében.

A nyert kromatogramok műszeres értékelését Shimadzu CS-930 (Kyoto, Japán) pásztázó spektrofotométerrel végeztük, fluoreszcens üzemmódban, 400 nm-es hullámhossznál. A minőségi azonosítás esetében a minták világító foltjainak visszatartási tényezőjét ( $R_F$ ), valamint a fluoreszcencia színét hasonlítottuk össze a viszonyító minta tiszta anyagának megfelelő jellemzőivel. WAGNER et al. (1983) szerint a fenti előhívószerrel való kezelés után 365 nm-es hullámhossznál a flavon-glükozidok a következőképpen azonosíthatóak:

- Két szomszédos OH-csoport a B-gyűrűn (pl. kvercetin) – narancssárga fluoreszcencia
- Egy szabad OH-csoport a B-gyűrűn (pl. kempferol, izoramnetin) – sárgászöld fluoreszc.

A denzitogrammon a csúcsterületek az anyagmennyiségekkel arányosak. Mivel a csúcsok milyenségét jelentősen befolyásolja az előhívás és a denzitometria végrehajtása, ezért nem lehetett közvetlenül az egymásnak megfelelő csúcsok alatti területeket összehasonlítani. Ennek a problémának a kiküszöbölésére az egyes mintákat megfelelő csúcsterületek arányaival jellemeztük és ezeket az arányokat hasonlítottuk össze.

Az elemzésekhez használt szerves oldószerek analitikai reagens (rg.) minőségű Reanal (Budapest) termékek voltak. A kifejlesztőszer előállításához kétszer desztillált vizet használtunk.

### **3.3.5 Eredmények**

#### **Módszertani eredmények**

A vizsgálat módszertani eredményének tekinthető a tölgyek flavon-glükozidjainak elválasztására kidolgozott eljárás az OPLC-technika alkalmazásával (ld. 3.3.4 fejezet). Ez a módszer a vizsgált flavonoidok gyors, kis oldószerszámú, jól reprodukálható elválasztását teszi lehetővé. A felhasznált kilenc autentikus anyagból a következő ötöt sikerült elválasztani: B, C, E, F, asztragalin (a jelek magyarázatát ld. a 21. táblázatban). Az autentikus anyagok közül négy a frontban együtt marad. Az azonosított flavonoidokon kívül a vizsgált növényi mintáknál további öt erős foltot sikerült elválasztani (M, N, O, P, Q), melyek színreakciójuk alapján (narancssárga fluoreszcencia) feltételezhetően kvercetin-glükozidok. A 21. táblázatból látható, hogy a molyhos tölgyből korábban kimutatott 12 flavonoid között két olyan kvercetin-glükozid is szerepelt, melynek autentikus anyaga nem állt a rendelkezésemre.

Mindezek alapján feltételezhető, hogy a molyhos tölgy levelében további azonosítatlan kvercetin-glükozidok is előfordulnak.

ROMUSSI (ex lit.) szerint a toluol-etanol (8:2) oldószerkelettel, szilikagél (Kieselgel 60 F<sub>254</sub>, Merck) szorbensrétegen hagyományos vékonyréteg-kromatográfiás kifejlesztéssel öt flavonoid választható el, közülük a következő négy mutatható ki a molyhos tölgyből: H, I, J, K. A két eljárással tehát a molyhos tölgyből ismert 12 flavon-glükozid közül 8 elválasztható.

### Taxonómiai eredmények

A *Q. pubescens* és a *Q. robur* levelek jellemző denzitogramjait a 33. és a 34. ábra mutatja be. A két taxon flavonoidjait vizsgálva minőségi különbséget nem találtunk, ugyanakkor mennyiségi különbségek kimutathatóak. Az egyes flavonoidok kimutathatóságára vonatkozó tapasztalatokat a 26. táblázat foglalja össze.

A minták jellemzésére a három legjobban elváló és legnagyobb csúcsot választottuk ki, melyek a következők voltak: M, O, C. A csúcsterületekből minden mintánál a következő két aránypárt képeztük:  $T_O/T_M$ ,  $T_C/T_O$ . Ezeket a jellemzőket változóknak tekintve a mintákra a 35. ábrán bemutatott szórás-diagramot kaptuk.

flavonoid jele	előfordulás	erősség	elválás	megjegyzés
M	mindig	erős	jó	nem azonosított
B	ritkán	nyomokban	jó	K-3-Rut
N	mindig	erős	jó	nem azonosított
O	mindig	erős	jó	nem azonosított
C	mindig	erős	jó	izokvercitrin
P	mindig	erős	E-vel kettős csúcsot ad	nem azonosított
E	mindig	mindig	P-vel kettős csúcsot ad	tellimozid
Q	nem mindig	változó	asztragalintól nem válik el	nem azonosított
asztragalin	ritkán	nyomokban	Q-tól nem válik el	asztragalin
F	ritkán	nyomokban	gyenge	Asztrag.6''''gall.

26. táblázat: Az elválasztott flavonoidok jellemzői az alkalmazott kromatográfiás rendszerben.

### 3.3.6 Az eredmények megvitatása

A 35. ábrán látható, hogy a morfológiai bélyegek alapján végzett előzetes besorolás jól korrelál a kemotaxonómiai vizsgálat eredményével. A két taxon többé-kevésbé szétválik egymástól, a köztes alakok a kémiai vizsgálat alapján is köztes jellegűek. A két taxon gyenge szétválása magyarázható azzal, hogy a köztük lejátszódó introgresszió elmosza a különbségeket. A *Q. robur* és *Q. pubescens* introgressziójának jelentőségét hazai erdőssztyepp tölgyeseinkben a 4.1.1.2 fejezetben foglaltam össze.

33. ábra: MOT

34. ábra: KST

35. ábra: MOT - KST

### 3.4 A kloroplaszt DNS-változatosság vizsgálata

#### 3.4.1 A cpDNS változatosság vizsgálatának jelentősége a *Quercus* nemzetségnél

##### 3.4.1.1 Az európai tölgyfajok genetikai felépítésének ismertetése

Európában a 80-as évek végén kezdődtek el a modern molekuláris genetikai módszereket is felhasználó tölgy genetikai kutatások. Az izoenzim, nukleáris- és kloroplaszt DNS (cpDNS) vizsgálatokból levonható következtetések közül a legfontosabbakat BORDÁCS (1999) foglalta össze (27. táblázat). Az eddigi eredményekből összefoglalóan megállapítható, hogy az európai tölgy fajok nagy része közös génkészleten osztozik, azaz faji elkülönülésük, evolúciójuk még jelenleg is tart. A tölgy fajok genetikai változatossága az erdei fafajok körében is kiemelkedő mértékű. Ez a változatosság déli ill. keleti irányban növekszik és a sokféleség a Kárpátok, valamint a Balkán környékén jelentős mértékűvé válik. A genetikai jellemzők tekintetében egy kelet-nyugat irányú elhatárolódás figyelhető meg a fajok között és a fajokon belül is.

<b>vizsgált tulajdonság</b>	<b>jellemzés</b>
genetikai differenciálódás populáción belül	nagy mértékű
genetikai differenciálódás populációk között	csekély mértékű
genetikai változatosság mértéke	jelentős, keleti és déli irányban növekszik
hibridizálódás lehetősége és mértéke	számottevő és jelentős
fajspecifikus nukleáris markerek	keleti és dél-keleti irányban a fajok elkülönülése élesebb
fajspecifikus cpDNS markerek	nincsenek, a fajok azonos típusokon osztoznak
cpDNS haplotípusok változatossága	kevés, jól elhatárolható változat; a változatosság déli irányban növekszik
cpDNS haplotípusok földrajzi elkülönülése	kelet-nyugat irányú elkülönülés tapasztalható

27. táblázat: Az Európában előforduló tölgyek fontosabb genetikai jellemzői (az irodalmi utalásokat ld. BORDÁCS, 1999).

##### 3.4.1.2 A cpDNS-változatosság vizsgálatának jelentősége

1998-ban Magyarország is csatlakozott ahhoz a nemzetközi programhoz, amely európai tölgyfajok cpDNS haplotípusainak térképezését végzi (FAIR 1 PL95-0297). A magyarországi

alprogramot Dr. BORDÁCS SÁNDOR (Országos Mezőgazdasági Minősítő Intézet Kertészeti és Erdészeti Főosztálya) és Dr. BOROVIK ATTILA (Erdészeti Tudományos Intézet Sárvári Kísérleti Állomása) vezeti. Az első hazai eredményekről BORDÁCS (1999, 2000) és BORDÁCS – BOROVIK (1999) számolt be. Az egyes országokban – köztük Magyarországon – folyó kutatásokból nyert adatok szintézisét BORDÁCS et al. (megj. alatt), PETIT – BREWER et al. (megj. alatt) és PETIT – CSAIKL et al. (megj. alatt) ismerteti. Ebben a fejezetben bemutatott kutatási munkám a magyarországi alprogram keretén belül a molyhos tölgy populációk cpDNS változatosságának felméréséhez csatlakozott. A cpDNS haplotípusok térképezése szempontjából a *Q. pubescens* jelentősége az, hogy kisebb gazdasági jelentősége miatt kevésbé ültették mesterségesen és ezért előfordulásai nagyobb valószínűséggel tekinthetők autochtonnak.

A növényi kloroplasztiszokban található DNS öröklődése csak az anyanövényeken keresztül lehetséges, mivel a pollen színtesteket nem tartalmaz. A zárvatermő növényeknél a cpDNS változatok vizsgálatával az anyai ág öröklődését követhetjük nyomon és ezen keresztül tanulmányozhatjuk a populációk vándorlását. Evolúciós szempontból a cpDNS konzervatívan viselkedik, viszonylag kicsi a mutáció, az öröklődő változás esélye. Ennek megfelelően a cpDNS változatok száma viszonylag kevés, egy szaporodási közösség határain belül elég egységes. A különböző származások között viszont jelentős különbségek figyelhetők meg (PETIT et al., 1994). Mindezek a tulajdonságok lehetővé teszik, hogy a cpDNS kontinentális léptékű vizsgálatával következtetéseket vonjunk le a tölgyek jégkorszak utáni visszatelepülési útvonalaira vonatkozóan.

### 3.4.2 A vizsgálat célja

A cpDNS vizsgálatok céljai:

- Megállapítani, hogy a Kárpát-medence tölgyei milyen cpDNS haplotípusokhoz tartoznak. Feltárni, hogy az egyes haplotípusok milyen térbeli eloszlást mutatnak.
- Megállapítani, hogy a Kárpát-medence tölgyei melyik refúgiumból származnak.
- Feltárni a hazai tölgyek lehetséges rekolonizációs útvonalait.
- Adatokat szolgáltatni a vizsgált populációk autochton vagy allochton voltára.



### 3.4.3 Anyag

#### A molyhos tölgy populációk kiválasztásának szempontjai

A populációk távolsága egymástól megközelítőleg 50 km. Olyan populációkat mintáztunk meg, amelyek feltételezhetően természetes eredetűek. A kétes származású populációkból gyűjtött mintákat kihagytuk a vizsgálatból. A molyhos tölgy minták a Kárpát-medencét és a Balkán északi részét magában foglaló régióban összesen 23 populációból származnak, melyek nagy része Magyarország területén található. Sajnálatos és a teljes nemzetközi program eredményeinek értékelését megnehezíti, hogy a Balkán területén szinte egyáltalán nem történt mintavétel.

#### A mintafák kiválasztásának szempontjai

A mintafákat úgy választottuk ki, hogy távolságuk egymástól legalább 50 m, legfeljebb 500 m legyen. Minden populációban legalább 5 mintafát választottunk ki, függetlenül attól, hogy a *Robur* szekción belül mely fajhoz tartoznak. A kárpát-medencei – észak-balkáni régióban vizsgálatba vont 1113 fa közül 73 volt *Q. pubescens*.

### 3.4.4 Módszer

A DNS extrakciót a QIAGEN cég DNeasy Plant Mini Kit-jével végeztük. A mintákat négy specifikus primer párral amplifikáltattuk, majd restrikciós emésztés után (PCR-RFLP) vékonygél PAGE-en, ezüstnitrátos festés után, az európai standard DNS-minták felhasználásával értékeltük ki a PETIT – CSAIKL et al. (megj. alatt) által leírt eljárásnak megfelelően.

### 3.4.5 Eredmények

A Kárpát-medencére vonatkozó eredményeket a Forest Ecology and Management-nek az európai cpDNS-térképezési programot bemutató, megjelenés alatt álló tematikus kötetében közöljük (BORDÁCS et al., megj. alatt). Az egyes régiók összesített eredményeit ugyanebben a kötetben PETIT – BREWER et al. (megj. alatt) és PETIT – CSAIKL et al. (megj. alatt) ismerteti. Az alábbiakban a *Q. pubescens*-re vonatkozó hazai cpDNS adatokat emelem ki. PETIT – BREWER et al.(megj. alatt) szerint az Európában vizsgálatba vont 7 tölgyfajból eddig 32 cpDNS haplotípust mutattak ki, melyek kladsztikai vizsgálatok alapján hat fő leszarmazási vonalhoz (A-F) tartoznak. BORDÁCS et al. (megj. alatt) szerint a Kárpát-medencében 12 haplotípus fordul elő, melyek az A, C, E leszarmazási vonalakhoz tartoznak. A vmolyhos tölgyből is kimutatott hat haplotípus gyakoriságát a 28. táblázat, európai előfordulásukat a 36. ábra mutatja be. A vizsgálat eredményét a II. melléklet tartalmazza.

származási vonal	cpDNS haplotípus	egyedszám (db)	részarány (%)	a haplotípus részaránya a térségben gyűjtött teljes mintát (4 faj, 12 haplotípus) figyelembe véve
C	2	14	19.2	11.9
A	4	9	12.3	6.1
A	5	10	13.7	35.7
A	6	16	21.9	10.8
A	7	18	24.7	16.4
E	17	6	8.2	6.4
<b>ÖSSZESEN:</b>		73	100.0	

28. táblázat: A molyhos tölgy minták megoszlása a származási vonalak és a cpDNS haplotípusok között.

36. ábra: MOT.doc

## **A haplotípusok ismertetése**

Az alábbiakban a molyhos tölgyből kimutatott hatféle haplotípust ismertetem refúgiumaik és a származásuk szerint csoportosítva. A leírások az összes vizsgált tölgyfaj adatait tartalmazzák, mivel a cpDNS haplotípusok faji elkülönülést nem mutatnak. A haplotípusok európai előfordulásának jellemzőit PETIT– BREWER et al. (megj. alatt) cikke, míg hazai előfordulásuk jellemzőit saját vizsgálataink (BORDÁCS et al., megj. alatt) alapján mutatom be.

### I. Az olaszországi refúgiumokból származó haplotípusok.

*„C” származási vonal.*

#### **2. haplotípus:**

Szigetszerűen fordul elő Szicíliában és Olaszország középső részén. Horvátországtól többé-kevésbé folyamatos vékony sávban húzódik észak-keleti irányban Litvániáig. Magyarország nyugati felében fordul elő. A Balkán északi részén, esetleg a Kárpát-medencében is glaciális mikro-refúgiumai feltételezhetőek (BORDÁCS et al., megj. alatt).

*„E” származási vonal.*

#### **17. haplotípus:**

Olaszországban, Szicíliában és Szardínián is előfordul. Horvátországtól észak-kelet felé szórványos előfordulásai vannak, de hasonlóan a 2. haplotípushoz seholsem gyakori. Feltételezhetően az appennini és a balkáni refúgiumból is elterjedhetett. Hazánkban szigetszerűen fordul elő a Mecsekben és az Északi-középhegységben. A 2. haplotípushoz hasonlóan elterjedése alapján feltételezhetőek kárpát-medencei mikrorefúgiumai.

*„A” származási vonal.*

#### **5. haplotípus:**

Olaszország, Horvátország és Szlovénia felől széles sávban húzódik észak felé. A leggyakoribb hazai haplotípus. A genetikai besorolástól függetlenül valószínűleg a Balkán-félszigeten is lehetett refúgiális területe.

### II. A balkáni refúgiumokból származó haplotípusok:

*„A” származási vonal.*

#### **7. haplotípus:**

Katalóniától keletre Romániáig és északkelet felé a Baltikumig elterjedt. Vitatott, hogy északkelet-spanyolországi (HEWITT, 1999 cit. PETIT – BREWER et al., megj. alatt) vagy nyugat-

balkáni (PETIT – BREWER et al., megj. alatt) refúgiumból terjedt-e el. Mind az európai, mind a hazai molyhos tölgy mintákból a legnagyobb gyakorisággal kimutatott haplotípus.

#### 4. haplotípus:

Ritka haplotípus, feltételezhetően kelet-balkáni, ill. kárpát-medencei refúgiumokból terjedt északnyugat felé. A Magyar-Középhegységben szórványosan fordul elő.

#### 6. haplotípus:

A Balkán nyugati részéről terjedt északkelet felé. Hazánkban elsősorban a keleti országrészben gyakori.

A legfontosabb megállapításokat az alábbiakban foglalhatjuk össze:

- A természetes eredetű, őshonos populációkban a különböző tölgy fajok azonos cpDNS típuson osztoznak, azaz egy állományon belül egy kloroplaszt DNS típust találunk.
- A nem természetes eredetű, ültetett állományokban eltérő típusok találhatók, sokszor egy fajon belül is.
- Szemben a nyugat-európai helyzettel az országon belül sokféle típus mutatható ki, azaz az őshonos állományok sokféle anyától származnak, sokféle anyai öröklésvonalat képviselnek.
- A tölgyesek az utolsó jégkorszak után a déli területekről terjedtek vissza észak felé. A színekódok elhelyezkedéséből arra lehet következtetni, hogy a hazai állományok a balkáni és itáliai refúgiumokból származnak.

A vizsgálatba vont 23 molyhos tölgyes állományból 13-nál a megmintázott különböző tölgyfajok legalább 80%-a azonos haplotípuson osztozott. Ettől eltérő cpDNS-mintázatot mutattak az alábbi populációk:

Újszentmargita (sziki tölgyes):	6 mintafa, 3 haplotípus
Aggtelek (melegkedvelő tölgyes):	5 mintafa, 4 haplotípus
Nagybörzsöny (bokorerdő):	5 mintafa, 4 haplotípus
Csákberény (mészkedvelő tölgyes):	8 mintafa, 2 haplotípus
Velem (cseres-tölgyes):	7 mintafa, 2 haplotípus
Gyenesdiás (mészkedvelő tölgyes):	3 mintafa, 3 haplotípus

### 3.4.6 Az eredmények megvitatása

#### 3.4.6.1 A molyhos tölgy posztglaciális rekolonizációja

A cpDNS lokális léptékű vizsgálatának egyik legmeglepőbb eredménye, hogy egy-egy kisebb (néhány 10 km átmérőjű) területen a vizsgált három tölgyfaj azonos haplotípuson osztozik. Ennek magyarázatára a *Q. petraea* és a *Q. robur* vonatkozásában PETIT et al. (1996) dolgozott ki egy tudományos elméletet. A tölgyek posztglaciális rekolonizációja során, az új területek benépesítésére a két faj közül a *Q. robur* lehetett alkalmasabb. A *Q. petraea* kolonizációja ezt követően túlnyomórészt pollennel és nem makkal történt. Mivel a két faj hibridizációja elsősorban a *Q. petraea* (hímivarú) x *Q. robur* (nőivarú) kombinációban sikeres, ezért folyamatos visszakereszteződések során a *Q. robur* nukleáris gének fokozatosan *Q. petraea* génekre cserélődhettek ki anélkül, hogy az eredeti cpDNS térbeli struktúra sérült volna. A *Q. petraea* társulásképesége jobb, a záródó állományok alatt a kocsányos tölgynél árnytűrőbb csemetéje sikeresebb lehetett, ami szintén segíthette térnyerését az egymást követő generációkban.

A fenti tudományos elmélet tisztán genetikai szempontból elégséges magyarázatot ad a jellegzetes cpDNS-mintázat kialakulására, ugyanakkor az alábbi szempontokat figyelembe véve több vonatkozásban megkérdőjelezhető.

1. Az elmélet szerint a tölgyfajoknak a jégkorszakok után egy „másodlagos” speciációja zajlott le. Kérdéses, hogy a különböző refúgiumokból eltérő klimatikus körülmények közé visszavándorolt tölgyeknél ez vezethetett-e azonos eredményre.
2. A mesterséges keresztezési kísérletek nem igazolták egyértelműen a *Q. robur* és *Q. petraea* részleges reciprok inkompatibilitását (BOROVICS 1998, 2000).

Nyitva maradt az a kérdés is, hogyan mehettek végbe ezek a folyamatok a *Q. pubescens* esetében, ami a fenti két fajjal szintén azonos cpDNS haplotípuson osztozik. Ennek vizsgálatához először tekintsük át molyhos tölgyre és a közel rokon tölgyfajokra vonatkozó palinológiai és antrakotómiai eredményeket.

#### **Az európai lombhullató tölgyek glaciális refúgiumai és posztglaciális migrációja**

Európa területéről a lombhullató *Quercus* fajokra vonatkozó palinológiai eredményeket összegyűjtve BREWER et al. (megj. alatt) megállapította a tölgyek glaciális refúgiumait és egy 500 éves léptékű pollen-térkép sorozat segítségével rekonstruálta a posztglaciális

rekolonizáció folyamatát a 15.000 BP (Before Present, 1950-hez viszonyítva) és 6.000 BP közötti időszakban. Legfontosabb megállapításai az alábbiak:

– A hideg és száraz klímával jellemzett utolsó glaciális maximum alatt (18-15000 BP) a három legfontosabb dél-európai refúgium az Ibériai-félsziget déli része, az Appennin-félsziget középső része, és a Balkán-félsziget déli része volt.

– A tölgyek terjedése két lépcsőben történt:

1. A későglaciális interstadiálisban (13-11 000 BP) a közép-európai hegyvonulatokig (Alpok, Pireneusok, Kárpátok). A terjedést a klímaváltozás határozta meg;
2. A korai holocén klimatikus optimuma alatt. Mintegy 6000 BP érték el maximális elterjedésüket. A terjedést elsősorban a fajok közötti kompetíció, a topográfiai viszonyok és az edafikus tényezők határozták meg.

#### **A Quercus-nemzetség migrációja a Kárpát-medencében a Felső-Pleisztocén óta**

Paleobotanikai leletek (makrofosszília és pollen) alapján a Riss-Würm interglaciális végét jellemző, a mainál melegebb, csapadékos klímában a középhegységben lombhullató elegyes-tölgyesek nőttek hárssal, szillel és a ma is honos tölgyfajokkal. A déli lejtőkön *Quercus pubescens* tenyészett (STIEBER, 1964; JÁRAINÉ, 2000). Ezt követően, az éghajlat kontinentálisabbá, a mainál hűvösebbé válásával a molyhos tölgy kipusztult. Ugyanekkor az alsóbb erdőzónákban és a síkságokon előfordult a *Q. robur*. A würmi eljegesedés szakaszai alatt kedvezőbb helyeken a *Q. robur* reliktumként fennmaradhatott. A négy hideg-kontinentális szakasz közötti mindhárom enyhébb klímaszakaszban kimutatható a *Quercus* fajok jelenléte (STIEBER, 1967). Megállapíthatjuk tehát, hogy a würmi szakaszban a *Q. cf. robur* folyamatosan jelen volt. ZÓLYOMI (1958) szerint a *Q. pubescens* jégkorszak utáni bevándorlását és kiterjedését a holocén melegkorra (tölgy-fázis, i.e. 5000-2500) tehetjük.

Feltételezhetjük, hogy a *Q. petraea*-hoz hasonlóan a molyhos tölgy posztglaciális rekolonizációjában is fontos szerepe van a *Quercus* szekcióba tartozó másik két fajjal való hibridizációs képességnek. Ez adja a jelentőségét annak, hogy korábbi kutatások és a jelen kutatás is megerősítette a *Q. petraea*-val való gyakori hibridizációt (ld. az 4.1.1.1 pontot), továbbá, hogy a jelen kutatás bizonyította a *Q. robur*-ral való kompatibilitást is (ld. az 4.1.1.2 pontot). A molyhos tölgy visszaáramlása tehát a másik két, már korábban visszaérkezett, vagy reliktumként fennmaradt faj felé történő génáramlással történhetett. A *Q. robur* felé történő

génáramlás szerepet játszhatott például a Duna-Tisza-közi száraz tölgyesek esetében, ahol jellemzően csak a *Q. robur* és a *Q. pubescens* fordul elő. Az 4.1.1.2 fejezetben ismertetett eredményekből arra következtethetünk, hogy a kocsányos és molyhos tölgy kereszteződését gátló izolációs mechanizmusok megfelelő klimatikus körülmények között nem működnek. Feltételezhetjük, hogy a mainál melegebb klimatikus viszonyok kedveztek a két faj intenzívebb hibridizációjának.

Míg PETIT et al. (1996) fentiekben ismertetett elmélete szerint a *Q. robur* állományokban a *Q. petraea* térnyerését részben az introgresszált alakok kompetíciós előnye tette lehetővé, addig a *Q. pubescens* esetében más magyarázatot kell keresnünk. Az introgresszált alakok ebben az esetben azért lehettek sikeresek, mert el tudták foglalni azokat a kedvezőtlen vízháztartású termőhelyeket, melyeken a „tisztá” kocsányos és kocsánytalan tölgy egyedek életfeltételei már nem voltak biztosítottak.

#### **3.4.6.2 Megállapítható-e a vizsgált populációk autochton illetve allochton volta?**

PETIT et al. (1996) felhívja a figyelmet, hogy a cpDNS jellegzetes lokális léptékű mintázata – különböző tölgyfajok homogenitása – lehetővé teszi egy-egy populáció autochton vagy allochton voltának vizsgálatát. A hazai molyhos tölgyesekben elvégzett vizsgálatok egyik meglepő eredménye éppen az, hogy több, cönológiai összetételében és fiziognómiájában is természetközeli képet mutató populáció adott heterogén cpDNS-mintázatot, ami a faállomány mesterséges telepítésére utalhat. Ezen eredmény értékelése során figyelembe kell vennünk az alábbiakat.

a) Autochton állományokban sem zárható ki eltérő cpDNS-haplotípusok együttes előfordulása (vagyis, hogy a különböző származási vonalak „találkoznak”).

b) A populációkból vett mintaszám kicsi (5-8 mintafa). Ennek alapján elképzelhető, hogy egy autochton állományba – például pótlás során – bekerült allochton származású fákat is megmintáztunk.

Mindezek alapján a helyenként kimutatott heterogén cpDNS-mintázatot a populációk esetleges allochton voltára vonatkozó előzetes információként kell kezelni. Különösen az olyan, növényföldrajzi és növénycönológiai szempontból nagy jelentőségű állományoknál,

mint az újszentmargitai sziki tölgyes, indokolt a vizsgálatok folytatása nagyobb elemszámú mintavétellel.

Az Újszentmargita és Ohat mellett található sziki tölgyesekben a molyhos tölgy (és a cser) előfordulását ZÓLYOMI (1957), ZÓLYOMI – TALLÓS (1967) és ZÓLYOMI et al. (1972) növénycönológiai szempontból nagy jelentőségűnek találták, mely azt igazolja, hogy ez a társulás a tatárjuharos lösztölgyessel (*Aceri tatarici – Quercetum roboris*) rokonítható. Álláspontjuk szerint a két tölgyfaj spontán megjelenése bizonyítottan tekinthető. MÁTHÉ (1933, 1957: ZÓLYOMI idézett cikkéhez fűzött szerkesztői lábjegyzet) ezzel szemben erdészek szóbeli közlésére hivatkozva a *Q. pubescens* és a *Q. petraea*, ill. a *Q. cerris* előfordulásokat is ültetésnek tartja. A molyhos tölgy itt Soó (1964-80 V. kötet) szerint is „aligha őshonos” és ültetettnek tartja MOLNÁR et al. (2000a) is, óvatosan megjegyezve, hogy az „őshonosságáról folytatott vita még nem zárult le.” Utóbbi a sziki erdőössztyepp tölgyesekkel kapcsolatos legújabb megfigyeléseket összegezve azt a hipotézist fogalmazza meg, hogy a sziki tölgyes állományok ártéri keményfás ligeterdők kiszáradásával, felnyílásával keletkeztek. A vitához érdekes adalékként szolgál, hogy a molyhos tölgynek máshonnan is van sziki tölgyesből adata. A Bácskában található bezdáni erdőről PRODÁN (1914) így ír: „Elég jól bírja az elszíkesedést a *Q. robur*, de különösen a *Q. lanuginosa*. Mind a kettő a bezdáni erdő többé-kevésbé szíkes tisztásain gyakoriak...” Ezt megerősíti TUZSON (1914) is, aki a molyhos tölgyet a bezdáni erdőben azok között a fafajok között sorolja fel, melyek „legmélyebben merészkednek a szíkes mezőbe”. A kérdést új megvilágításba helyezheti a cpDNS vizsgálatok folytatása.



## 4. Következtetések

### 4.1 A molyhos tölgy változatossága Magyarországon – a változatosság okai

#### 4.1.1 Introgresszív hibridizáció a *Quercus* szekció tagjaival

##### 4.1.1.1 Introgresszív hibridizáció a *Q. petraea*-val

A *Q. pubescens* és a *Q. petraea* közötti hibridekről (*Q. Bedői* és *Q. Tiszae*) SIMONKAI (1890) így ír tölgy monográfiájában: „Ezek hazánk majd minden olyan helyén előfordúlnak, a hol két őszülőjük a Szöszös- és Kocsántalan-Tölgy egymás mellé került.“. Az AAS (1998) által ismertett módszert alkalmazva a szőrzet-típusok vizsgálatával következtethetünk az egyes populációkban a két faj közötti introgresszió mértékére. A 3.1.4 fejezetben ismertetett eredmények a fenti idézethez hasonlóan a *Q. pubescens* és a *Q. petraea* közötti intenzív hibridizációra utalnak. A hibridek magas részaránya a molyhos tölgy rendkívüli morfológiai változatosságát is jelentős részben magyarázhatja.

A 14. és 15. táblázat alapján a középhegységi mészmentes alapkőzetű termőhelyeken szignifikánsan magasabb a *Q. pubescens* és a *Q. petraea* közötti átmeneti alakok aránya, mint meszes alapkőzeten. Megállapíthatjuk, hogy az extrém száraz, savanyú termőhelyek a hibridek előfordulásának kedveznek. Mindez megerősíti GRANDJEAN – SIGAUD (1987), valamint AAS (1998) eredményét, hogy a tölgy fajok közötti introgresszió fontos szerepet játszik ökológiai adaptációjukban.

Amennyiben elfogadjuk, hogy a populációk egyes termőhelyekhez úgy alkalmazkodnak, hogy a hibridek aránya növekszik, akkor ennek gyakorlati – erdőművelési – következményei is vannak. Erre vonatkozóan érdemes újra SIMONKAI (1890) művét idézni: „A szöszös tölgy e korcsai a száraz és verőfényes mészköves hegyoldalakat ép úgy kiállják, mint maga a Szöszös-Tölgy; másrészt pedig e korcsok fája hasznavehetősége közeledik a Kocsántalan-Tölgy becses faanyagához, s így jóval többet ér, mint a Szöszös-Tölgy fakelméje. Én e korcsokat a Szöszös-Tölgy rovására is szaporítandónak vélem.“

#### 4.1.1.2 Introgresszív hibridizáció a *Q. robur*-ral

Míg a *Q. petraea* és a *Q. pubescens* átmeneti alakjainak kimutatásához a szőrzet-típusok jó bélyegnek tűnnek, addig a *Q. pubescens* és a *Q. robur* átmeneti alakjainak megítélése jóval problémásabb. AAS (1998) ezzel kapcsolatban így ír: „Dabei ist sich der Autor aber völlig darüber im klaren, dass es, wie oben ausgeführt, sehr viel schwieriger sein dürfte, die Bastardierung zwischen *Q. pubescens* und *Q. robur* zu erkennen, als jene zwischen *Q. pubescens* und *Q. petraea*. Weitere Untersuchungen müssen deshalb klären, inwieweit *Q. pubescens* und *Q. robur* tatsächlich reproduktiv voneinander isoliert und welche Faktoren dafür verantwortlich sind”.

Az alábbiakban a következő kérdésekre keresek választ:

- milyen bizonyítékai vannak a két faj interfertilitásának?
- hol fordulnak elő a két faj közötti hibridek?
- milyen mértékű a két faj introgressziója?

#### A *Q. pubescens* és a *Q. robur* közötti hibridek a Kárpát-medencére vonatkozó szisztematikai irodalomban

A Kárpát-medencére vonatkozó botanikai irodalomban és herbáriumi anyagban számos utalást találunk a két faj közötti feltételezett hibridek előfordulására. SIMONKAI (1890) a „Kocsános-Tölgy meg a Szöszös tölgy között álló középalakokra“ vonatkozóan így ír: „Ezek is mint jól megtermett és bőven gyümölcsöző fák jelennek meg ősfajaik tallákozó helyein, hazánktól kezdve le Póláig és Dalmátiáig...“. ZÓLYOMI (1957) és VANCURA (1992) szerint a két faj közötti hibridek az Alföld peremvidékein gyakoriak. A két faj közötti átmeneti alakok szinonim nevei: *Q. ambigua* KIT., *Q. Budensis* BORB., *Q. Kanitziana* BORB., *Q. sublanuginosa* BORB., *Q. semilanuginosa* BORB., *Q. eximbricans* BORB., *Q. Bedői* BORB., *Q. Kernerii* SIMK. (utóbbi kettő helyenként *Q. petraea x pubescens* hibridként szerepel), *Q. Dévensis* SIMK., *Q. Csatói* BORB. (helyenként *Q. petraea x pubescens* hibridként és hármashibridként is tárgyalják).

A Kárpát-medencére vonatkozó florisztikai adatok az alábbiak:

ROMÁNIA: Déva, Pankota, Vajdahunyad (SIMONKAI, 1890); Hidasliget (BERNÁTSKY, 1914)  
 MAGYARORSZÁG: Budai-hegység (BERNÁTSKY, 1914); Budapest (Ördög-órom), Eger (Nagy-Eged), Kerecsend (GEORGESCU – CIOBANU, 1965; MÁTYÁS, 1970b); Keszthelyi-hegység (MÁTYÁS, 1970b) Pécs: Misina (GEORGESCU et al., 1963; MÁTYÁS, 1970b); Pilis-

Monor (BORBÁS, 1887; FEKETE, 1888), Monor (BORBÁS, 1887; MÁTYÁS, 1970b);  
Gödöllői-dvd. (FEKETE, 1965).

SZERBIA - VAJDASÁG: Apatin (BORBÁS, 1887; GEORGESCU – CIOBANU, 1965); Deliblát  
(Wagner, 1914a, b);

HORVÁTORSZÁG: Vukovár (SIMONKAI, 1890); Vukovár-Cserevíz (BORBÁS, 1887);

AUSZTRIA: Bécs, Burgenland, Bruck, Eisenstadt, Neusiedl am See, Zurndorf (JANCHEN,  
1966); Bécsi-dombok (DRESCHER – MAJER, 1984);

Az Európa egyéb részeire vonatkozó irodalmat ld.: AAS (1998 p. 87.).

### **A két faj szimpatrikus populációinak vizsgálata többváltozós matematikai módszerekkel.**

Nyugat- és közép-európai populációk vizsgálata során több szerző is arra a megállapításra jutott, hogy míg a *Q. pubescens* és a *Q. petraea* erősen hibridizál, addig a *Q. pubescens* és a *Q. robur* többé-kevésbé vagy teljesen izolált (GRANDJEAN – SIGAUD, 1987; DUPOUEY – BADEAU, 1993; AAS, 1998). Eltérő eredményre jutott STASZKIEVICZ (1977), akinek a vizsgálatai szerint Lengyelországban, a molyhos tölgy eddig ismert legészakibb, izolált állományában többségben vannak az átmeneti alakok. Elsősorban a *Q. petraea*-val való géncsere jellemző, de kimutathatóak köztes alakok a *Q. pubescens* és a *Q. robur* között is. SHUTILOV (1968) kaukázusi tölgyek vizsgálata során a Sztavropolszki-hátságán a két faj között intenzív géncserét mutatott ki.

### **A *Q. pubescens* és *Q. robur* mesterséges keresztezési kísérletei**

A két faj között végzett mesterséges keresztezési kísérletek igen eltérő eredményre vezettek (29. táblázat) – igaz, hogy ebben az eltérő adatelemzési módszer is szerepet játszott.

<b>Forrás</b>	<b>Sikeresség (%)</b>
JOVANOVIĆ et al., 1973; TUČOVIĆ, 1994	1,6
OSTROLUCKÁ – BOLVANSKY, 1992	
<i>Q. robur</i> x <i>Q. pubescens</i>	0,33
<i>Q. robur</i> x <i>Q. virgiliana</i>	0-2,8
BOROVICS, 1998, 2000	26

29. táblázat: A *Q. pubescens* és a *Q. robur* mesterséges keresztezési kísérletei.

A BOROVCIS (1998, 2000) által közölt kiugró érték részben annak köszönhető, hogy az eredmények standardizálhatósága érdekében a termésszám korai – a megporzást követő 10. héttől kezdődő – értékelését tartotta szükségesnek.

### **A szerző által végzett vizsgálatok a *Q. pubescens* és a *Q. robur* közti introgresszió bizonyítására**

Jelen munkában az alábbi vizsgálatokat végeztem el a két faj introgressziójának bizonyítására:

- Sztóma- és szőrtípusok együttes vizsgálata (3.1.4 fejezet).
- Levélalak-elemzés Fourier-analízissel (3.2.5 fejezet).
- Flavonoid-vizsgálat vékonyréteg-kromatográfiával (3.3.5 fejezet).

### **A *Q. pubescens* és *Q. robur* interfertilitására vonatkozó eredmények összefoglalása**

A fentiekben ismertetett szisztematikai és taxonómiai munkák, mesterséges keresztezési kísérletek, valamint a jelen munkában elvégzett taxonómiai vizsgálatok alapján a két faj interfertilitását bizonyítottnak tekinthetjük. A *Q. robur* és a *Q. pubescens* közötti hibridek a molyhos tölgy áréájának északkeleti peremterületein (vagy lokális áreahatárain), elsősorban sík- és alacsony dombvidéki száraz erdőssztyepp tölgyesekben gyakoriak, ugyanakkor a molyhos tölgy áréájának nyugati felében a két faj nem kereszteződik. Ennek a lokális interfertilitásnak lehetséges magyarázata virágzásbiológiájuk különbözősége. JICINSKA – KONCALAVA (cit. CECICH, 1997) vizsgálatai szerint a *Q. pubescens*-nél a pollen csírázásához lényegesen magasabb hőmérséklet szükséges, mint a *Q. robur*-nál, ami magyarázatul szolgálhat a molyhos tölgynek a hűvösebb termőhelyeken megfigyelt alacsony és szabálytalan fertilitására. BOROVCIS (1998, 2000), aki mesterséges keresztezéssel magas termékenyülési arányt kapott, felhívja a figyelmet, hogy az alkalmazott izoláló zacskók jelentősen növelték a virágok környezetének hőmérsékletét.

### **A *Q. pubescens* és a *Q. robur* közötti hibridek jelentősége**

A két faj közötti interfertilitás bizonyítása hozzájárulhat annak kiderítéséhez, hogyan mehetett végbe a *Q. pubescens* posztglaciális kolonizációja (ld. a 3.4.6.1 fejezetet). A kocsányos tölgy introgressziója további magyarázatot ad a molyhos tölgy alakkör nagyfokú morfológiai változatosságára (BOROVICS, 1998).

A molyhos és a kocsányos tölgy közötti hibridek erdészeti jelentőségére a molyhos és kocsánytalan tölgy közötti hibridekhez hasonlóan már XIX. századi tölgykutatóink felhívták a

figyelmet. FEKETE (1888) így ír: „Száras homokterületeken is kellene vele kísérleteket tenni, a hol bármely fanem megtelepülését örömmel fogadjuk. Legjobban megfelelnek ily helyen a kocsános és molyhos tölgy fajvegyületei, milyenek pl. a Pilis és Monor közti erdőben található.” Ebben a kérdésben is idézhetjük SIMONKAI (1890) monográfiáját: „...ezek is kiválóan megérdemlik az erdészeti figyelmét: mert a hol előfordulnak, ott a Szösös-Tölgy-nél jobb anyagot adnak, a Kocsános-Tölgy-nél pedig életrevalóbbak. Az oly helyeken tehát, a hol már manap is előfordulnak, valamint az olyanokon is, a hol talán ki lettek pusztítva, de a hol a hasonló viszonyoknál fogva ezek otthonosan érezhetnék magukat, e korcsfajok szaporítását, mesterséges felnevelését, elmulasztanunk nem volna szabad.“

#### **4.1.1.3 Introgresszív hibridizáció a *Q. frainetto* -val**

A *Q. pubescens* x *Q. frainetto* fajkombinációt a régi hazai botanikai irodalomban BORBÁS (1886a, b) írta le *Q. Széchenyiana* néven. CSAPODY et al. (1966) és MÁTYÁS (1973a) is utal rá, hogy a *Q. frainetto* hazánkban szerepet játszik a hibridek képzésében. Bár a két faj közötti hibridizációt taxonómiai módszerekkel nem vizsgáltam, a begyűjtött herbáriumi anyagban a Gerecséből (Bajna, Kis-Őrhegy: mészkedvelő tölgyes), a Duna-Tisza-közéről (Csévharaszt: homoki tölgyes) és a Nyugati-Bükkből (Eger, Nagyeged: bokorerdő) is kerültek elő átmeneti morfológiájú egyedek.

#### **4.1.2 Környezeti hatások jelentősége a fenotípusos változatosságban**

BORHIDI (1995) rámutat, hogy a vegetatív szervek bélyegként való használata a magasabbrendű növényeknél gyakran kockázatos, ugyanakkor olyan növénycsoportoknál, ahol a reproduktív szervek nem elég változatosak rákényszerülünk fokozottabb mértékű használatukra. A tölgyek taxonómiai vizsgálatánál mindenképpen szem előtt kell tartanunk, hogy a taxonok elkülönítésénél legfontosabb levélmorfológiai bélyegeket jelentősen befolyásolják a környezeti hatások.

Bár a molyhos tölgy alakkör morfológiai változatosságának vizsgálatára számos taxonómiai munka született, kevés szerző vizsgálta azt, hogy a környezeti (biotikus és abiotikus stressz) hatások milyen mértékben befolyásolják a fafaj fenotípusos változatosságát. SIMONKAI (in FEKETE – MÁGOCSY-DIETZ, 1896) beszámol egy fáról, amelyik egyik évben hosszú kocsányú termést, míg a következő évben ülő terméseket hozott. Ugyancsak SIMONKAI (1890) utal rá,

hogy a vadrágásnak kitett sarjhajtások levele teljesen lekopaszodhat. Megfigyelhető az is, hogy a vadrágással, vagy rovarrágással erősen károsított fák extrém nagy méretű leveleket hoznak. ALMÁDI (2000) a *Q. virgiliana*-ról írva felhívja a figyelmet, hogy határozása vegetatív bélyegek alapján azért jelent bizonytalanságot, mert a tulajdonságok jelentősen változnak ökológiai hatásokra.

A levélanatómiai tulajdonságok változását a termőhely víz- és fényellátottsága függvényében FEKETE – SZUJKÓ-LACZA (1973) korábban ismertetett munkája vizsgálta. Ebben a vonatkozásban említésre méltó, hogy BABOS (1989) kocsánytalan tölgyek levélfonák epidermiszét vizsgálva arra az eredményre jutott, hogy az egészséges törzsek levelén egységnyi felületen több és nagyobb sztóma található, mint a beteg példányoknál.

A fenti adatok arra utalnak, hogy a környezeti tényezők jelentősen befolyásolhatják a *Q. pubescens* mikro- és makromorfológiai jellegét. Ezt a tényt mindenképpen figyelembe kell vennünk az intraspecifikus taxonok megítélésénél.

### 4.1.3 A molyhos tölgy, mint gyűjtőfaj

#### A molyhos tölgy alakkör felosztása a szisztematikai irodalomban

A molyhos tölgy alakkörhöz tartozó taxonok megítéléséről már a XIX. sz. végének hazai botanikai irodalmában heves vita folyt, elsősorban BORBÁS (1886c, d, 1887, 1900), SIMONKAI (1883, 1887a, b, c; 1890) és FEKETE (1888) cikkeiben.

A dél- és kelet-európai botanikai irodalom ma is számos, a molyhos tölgyhöz közelálló fajt tárgyal, melyek nagy részét a Földközi-tenger partvidékéről írták le:

<b>taxon</b>	<b>előfordulás</b>
<i>Q. dalmatica</i> RADÍC	Horvátország
<i>Q. brachyphylla</i> KOTSCHY	Horvátország, DNy-Görögország, Kréta
<i>Q. congesta</i> C. PRESL.	D-Olaszország, Szicília, Szardínia
<i>Q. sicula</i> BORZÍ in LOJAC.	Szicília
<i>Q. amplifolia</i> GUSS.	D-Olaszország
<i>Q. leptobalanus</i> GUSS.	D-Olaszország
<i>Q. ichnusae</i> MOSSA, BACCH. et BRULLO	D-Olaszország

<i>Q. appennina</i> auct.	Olaszország
<i>Q. infectoria</i> OLIVER	Égei-tenger partvidéke
<i>Q. humilis</i> MILLER	ÉK-Spanyolország
<i>Q. Kozłowskyi</i> WORON. ex GROSSG	Kaukázus
<i>Q. virgiliana</i> TEN.	Szubmediterrán régió

(Hazai jelentőségének megfelelően utóbbi taxonnal a továbbiakban részletesen foglalkozunk.)

Mint az alábbi irodalmi hivatkozásokból látható, valamennyi felsorolt faj önállósága erősen vitatott.

- SCHWARZ a Flora Europaea 1964-es kiadásában a *Q. virgiliana*-t, a *Q. brachyphylla*-t és a *Q. infectoria*-t még önálló fajként kezeli, azonban az 1993-as kiadásban már a *Q. pubescens* szinonimájaként adja meg őket.
- JALAS–SUOMINEN (1976) kérdésesnek tartja a *Q. brachyphylla*, *Q. virgiliana*, *Q. infectoria* és *Q. pubescens* s. str. elkülöníthetőségét és ezért elterjedésüket összevont térképen ábrázolja.
- BUSSOTTI–GROSSONI (1997), valamint BAČIĆ (1996) vizsgálatai szerint a levélfonák-epidermisz mikromorfológiai bélyegei alapján a *Q. virgiliana*, *Q. congesta*, *Q. sicula*, *Q. dalmatica*, és *Q. brachyphylla* nem választható el a *Q. pubescens*-től.
- BUSSOTTI (2001) javasolja a *Q. brachyphylla*, *Q. cerroides*, *Q. congesta*, *Q. sicula*, *Q. infectoria* és *Q. virgiliana*, sőt a *Q. dalechampii* (?) és a *Q. polycarpa* (?) besorolását a *Q. pubescens* -hez.
- MALEEV (1985) szerint a *Q. Kozłowskyi*-nak csupán egyetlen, herbáriumi példánya létezik.
- A FRANCO (1990) szerint ÉK-Spanyolországban előforduló *Q. humilis* a SCHWARZ (1964) által leírt *Q. pubescens ssp. palensis*- szel azonos.

#### **A *Q. pubescens* s. str. és a *Quercus virgiliana* TEN. elkülöníthetősége**

TENORE (1836) művében a *Q. virgiliana* eredeti leírása a következő: „latifolia, laete virens; foliis cuneatis profunde sinuato-lobatis basi attenuatis, lobis rotundatis planis; fructibus subglomeratis, ovalibus (14-18 lin. in majore diametro)”.

Munkája már BORBÁS (1887) és SIMONKAI (1890) számára is ismert volt, azonban ők a *Q. virgiliana*-t nem azonosították a hazánkból leírt tölgyekkel. BORBÁS (1887) szerint a *Q. virgiliana* különválasztása nagyméretű makkja alapján történt. JÁVORKA (1924-1925) szerint

ez a taxon a *Q. lanuginosa* (= *Q. pubescens*) kopaszodó levélfonákú és ülő termésű vagy rövid kocsányú alakjai közé tartozik. Ennek ellentmond SCHWARZ (1936) leírása, aki szerint a *Q. virgiliana* egyik fontos jellemzője éppen a hosszú terméskocsány. SCHWARZ (1936) a *Q. virgiliana* fent idézett leírását jelentősen kibővítette és a molyhos tölgy rokonsági köréből korábban leírt taxonokat a *Q. pubescens* s. str. vagy a *Q. virgiliana* alá sorolta be, amivel igen leegyszerűsítette – kétpólusúvá tette – az alakkört. A dél- és kelet-európai irodalom az ő szisztematikai felfogását vette át. Ennek megfelelően a *Q. pubescens* s. str. és a *Q. virgiliana* differenciális bélyegeit WEISER (1964) és MÁTYÁS (1975) foglalta össze, amit a 30. táblázat mutat be.

Bélyeg	<i>Q. pubescens</i> s. str.	<i>Q. virgiliana</i>
hajtás	± tömötten nemezes	± nemezes, molyhos, de kopaszodó is lehet
rügy	apró, tojásdad, ± kerekded, nemezes, szőrös	viszonylag nagy, 5-8 mm hosszú, tojásdad, 4-5 élű, szürkésen molyhos, szőrös
levél	mindkét fajnál kifejezetten nyeles, 4-8 oldalérrel ± kicsi, 4,5-8 cm hosszú, keskenyebb vagy szélesebb visszás tojásdad, bőrs, merev is lehet, vagy hullámos szélű	általában nagy, 8-16 cm hosszú (de vannak kicsik is), széles visszás-tojásdad vagy tojásdad-hosszúkás, lekerekített csúccsal
levélkaréjok	enyhék, kerekdedek, hegyesek vagy sallangosak, öblösen karéjosak; kis mellékkaréjok gyakoriak	jellegzetesen szélesek, keskeny öblűek, az öblök kerekdedek; néha gyengén karéjosak, általában igen változatosak, sokszor asszimmetrikusak
levélváll	szívalakú, vagy ± elkeskenyedő	szívalakúán kikerekített vagy elcsapott
levélnyél	kifejezett, 6-20 mm hosszú	8-30 mm hosszú, ált. hosszabb
levélszőrzet	kezdetben alul-felül molyhos, később felül kopaszodó, a fonákán néha az erekig kopaszodó	kezdetben felül molyhos, később kopasz, fonák molyhos (de gyakran kopaszodó), kékesen hamvas
terméskocsány	rendesen rövid vagy ülő, ált. max. 8 mm hosszú, de néha hosszabb	20-80 mm hosszú (de több alaknál ülő)
kupacspikkelyek	kicsik, laposak, szürkén nemezesek	a kupacs alján ± domborúak, a felsők függelékyszerűen (kissé a magyar tölgyhöz közeledve) meghosszabbodottak, csúcsuk bársonyosan szürke molyhú
makk	változatos, sokszor igen apró, 8-20 mm hosszú	ált. 20-40 mm hosszú

30. táblázat: A *Q. pubescens* s. str. és a *Q. virgiliana* differenciális bélyegei WEISER (1964) és MÁTYÁS (1975) szerint.



A bemutatott differenciális bélyegek mellett GANČEV – BONDEV (1966) kiemeli, hogy a *Q. virgiliana* levélnyele általában vastag, míg a *Q. pubescens* s. str.-é vékony. BORHIDI (ex verbis) szerint a két faj kéreg alapján is jól elkülöníthető: a *Q. virgiliana* kérge négyszögletes pikkelyekben leváló, míg a *Q. pubescens* s. str. kérge inkább a *Q. petraea*-hoz hasonló, sűrűn rovátkolt. MÁTYÁS (1983) ugyanakkor felhívja a figyelmet, hogy „a kéreg ... a kor, termőhely, égtáj szerint és a gyökfőtől a korona csúcsáig igen változó”.

A hazai molyhos tölgy alakkör két fajra bontása SOÓ (1964) és SCHWARZ (1964) munkáiban jelent meg először. SCHWARZ (1936) felfogásának megfelelően végezte el a Magyar Természettudományi Múzeum Növénytára és az Eötvös Loránd Tudományegyetem tölgy herbáriumának revízióját GEORGESCU et al. (1963, 1965), akik először közölték a *Q. virgiliana* részletes előfordulási adatait hazánkból. Publikációjuk nyomán a 60-as évek elejétől a hazai tölgy irodalom a molyhos tölgy alakkört többnyire két fajra bontva tárgyalja (SOÓ – KÁRPÁTI, 1968; CSAPODY et al., 1966; BORHIDI, 1969; MÁTYÁS, 1967, 1968, 1970 a, b, c; 1971a, 1973a, b, 1975, 1986; SZAPPANOS, 1989a, b; SIMON, 1992; VANCURA, 1992; BARTHA, 1994, 1997; ALMÁDI 2000). Ugyancsak két fajt említenek az erdőgazdálkodási szempontból fontos fafajokra vonatkozó alábbi jogszabályok is:

- 29/1997 (IV. 30.) FM rendelet az erdőről és az erdő védelméről szóló 1996. évi LIV. tv. végrehajtásának szabályairól;
- 91/1997. (XI. 28.) FM rendelet az erdészeti szaporítóanyagokról.

A fentiekkel ellentétben a két faj elkülönítését számos szerző vitatja. A *Q. virgiliana*-nak a *Q. pubescens* s. str.-tól való elválasztása SCHWARZ (1936, 1964) munkája nyomán vált elfogadottá, ugyanakkor később SCHWARZ (1993) a taxont már a *Q. pubescens* szinonimájaként adja meg. JALAS-SUOMINEN (1976) az Atlas Florae Europaeae-ben nem ábrázolja külön a *Q. virgiliana* elterjedését, mert elkülönítését problematikusnak tartja. Ugyancsak szinonim névként kezeli a *Q. virgiliana*-t MENICKIJ (1984) is, míg a szovjet flóramű (MALEEV, 1985) egyáltalán nem vette fel. Mivel a *Q. virgiliana*-t eredetileg Olaszországból írták le, figyelemre méltó, hogy az olasz BUSSOTTI – GROSSONI (1997) is bizonytalan fajként említi. A molyhos tölgy közép-európai változatosságát vizsgáló AAS (1998) és MÜLLER – AAS (1997) a *Q. virgiliana*-t nem említi. A lengyel BORATYŃSKI (1990) szerint „...their morphological distinction is rather difficult, if not quite impossible.” SAMUEL et al. (1995) a *Q. virgiliana* mellett a *Q. dalechampii*-ről és a *Q. polycarpa*-ról is írva megállapítja: „The taxonomic separation of these „microspecies” is quite problematic, at least

in Austria, and their specific status is still very doubtful.” Hasonlóképpen óvatosan ír a *Q. virgiliana*-ról a török flóraműben HEDGE – YALTIRIK (1982) is: “A problematical species ... of doubtful status, to which we have tentatively assigned the cited specimens.”

### **A *Q. pubescens* s. str. és a *Q. virgiliana* elterjedése, gyakorisága és ökológiai igénye**

SCHWARZ (1936) szerint a *Q. virgiliana* elterjedési területe szűkebb, mint a *Q. pubescens* s. str. -é, magában foglalja Korzikát, Szardíniát, Szicíliát, az Appenin-félszigetet, a Balkán-félszigeten délre a Peloponnészoszig húzódik. SCHWARZ (1964) és GANČEV - BONDEV (1966) már Magyarország, Románia és Törökország, JANCHEN (1966) pedig Alsó-Ausztria területéről is közli. GAJIC - POLATSCHKEK (1981) szerint Franciaország délkeleti részén is előfordul. BREZNIKAR et al. (2000) szerint szlovéniai előfordulása nem megerősített. Elterjedési térképét GAJIC - POLATSCHKEK (1981) és POŽGAJ – HORVÁTHOVÁ (1986) közli.

Több utalást találunk arra is, hogy a két faj közös elterjedési területén belül is eltérő gyakorisággal fordul elő. YALTIRIK (1984) szerint Törökország északi részén, a Fekete-tenger partvidékén a *Q. virgiliana*, míg ettől délebbre a *Q. pubescens* s. str. található. A PIGNATTI (1982) által közölt előfordulási térképek alapján míg a *Q. pubescens* s. str. egész Olaszországot benépesíti, addig a *Q. virgiliana* csak az ország déli részén jellemző. POŽGAJ – HORVÁTHOVÁ (1986) mészkő és dolomit alapkőzetben a legextrémebb termőhelyeken legnagyobb gyakorisággal a *Q. pubescens* s. str. -et találta, míg a *Q. virgiliana* andeziten is előfordult, jellemző erdőtársulása a *Corno-Quercetum*.

Magyarországon SOÓ (1964) veti fel először, hogy a két taxon ökológiai igényei eltérőek lehetnek: „A *Q. pubescens* Willd. 1796 talán inkább a karsztbokorerdők fája, míg a rokon *Q. virgiliana* Ten. 1836 a szálerdőkben\* gyakori.” Ez megfelel SCHWARZ (1936) megállapításának, aki szerint a *Q. virgiliana* gyakran jelentős magasságot elérő fa, ritkán bokor, míg a *Q. pubescens* s. str. többnyire csak mérsékelt magasságot elérő vagy alacsony, görbe növekedésű fa vagy bokor. A fenti megállapítást BORHIDI (1969) fejti ki konkrét társulásokra lebontva. Szerinte a *Q. virgiliana* leggyakrabban az *Orno-Quercetum* lombkoronaszintjében található és jellegetes eleme az alföldi tatárjuharos tölgyesnek (*Aceri tatarico-Quercetum*) is. Ugyanakkor az igazi bokorerdőkben (*Cotino-Quercetum*) igen ritka. MÁTYÁS (1973, 1975) egyetért BORHIDI (1969) véleményével, sőt álláspontja szerint nem

---

\* Szálerdő jelentése itt: záródó lombkoronaszintű erdő.

csak a *Q. pubescens* s. str. és a *Q. virgiliana* ökológiai igényei eltérők, hanem az elkülönített intraspecifikus taxonok (subspecies, varietas, forma, subforma) is elhelyezhetők ökológiai gradiensek mentén. MÁTYÁS (1973) álláspontja szerint a zárt molyhos tölgyeseket túlnyomó többségben *Q. virgiliana* alkotja. ALMÁDI (2000) a Keszthelyi-hegységben gyűjtött 197 molyhos tölgy 55,1 %-át határozta *Q. virgiliana*-nak. Megállapítja, hogy „a dolomit élek igen száraz termőhelyein elsősorban a *Q. pubescens* s. str. található, a *Q. virgiliana* mindig mélyebb talajú helyeken fordul elő, főleg a lejtők alján, a fatermetű többi tölgyek között.” BARTHA (1994, 2001) alapján a két faj ökológiai különbségei az alábbiak:

***Q. pubescens* s. str.**

- xerofil jellegű
- nálunk kifejezetten mészkedvelő
- sekélyebb termőképességű talajokon (köves-sziklás váztalaj, sekély rendzina)
- középhegységeinkben a karsztbokorerdők és mészkedvelő tölgyesek jellemző fafaja
- az Alföldre nem ereszkedik le

***Q. virgiliana***

- mezofil jellegű
- mésztelen talajokon is nő
- mélyebb termőrétegű talajokon (rendzina, Ramann-féle barna erdőtalaj)
- hegy-és dombvidékeinken főleg a kocsánytalan- és a csertölgygel elegyedik
- az alföldperemi lösztölgyes foltokban és szórványosan a Kiskunságon is megtalálható

Számos hazai szerző a fentiekkel ellentétes véleményt fogalmaz meg, melyeket az alábbiakban foglalunk össze. SZAPPANOS (1989a) szerint a *Q. virgiliana* termőhelyigénye a *Q. pubescens*-ével azonos és vele elegendő állományokat alkot. VANCSURA (1992) egyetért azzal, hogy az olasz molyhos tölgy mezofilabb a törzsfajnál és inkább a zárt állományok kísérő faja, gyakoriságára vonatkozóan azonban úgy fogalmaz, hogy hazánkban „elszigetelt populációi” található. Vojtkó (2001) a Bükk-hegység flórájának tárgyalásakor a *Q. pubescens*-et társulásalkotóként említi, míg a *Q. virgiliana* előfordulásait csak florisztikai adatokként sorolja fel. MICHALCO et al. (1987) vitatja azt az álláspontot, hogy a középhegységi molyhos tölgyesekben (*Quercion pubescenti-petraeae*) a *Q. virgiliana* bizonyos társulásokban felváltaná a *Q. pubescens* s. str. -et. Véleménye szerint ezekben a társulásokban az olasz tölgy nem játszik jelentős szerepet, ugyanakkor egyetért abban, hogy az *Aceri tatarici-Quercion* társulások domináns fafaja. Ugyancsak eltérő véleményt fogalmaz meg SIMON (1992), aki szerint a *Q. virgiliana* a száraz bokorerdők domináns faja, védendő melegkori reliktum. Az

idézett szerzők általában egyetértenek abban, hogy a *Q. virgiliana* jobb növekedésű, mint a *Q. pubescens* s. str., ennek csak KLEINSCHMIT (1991) mond ellent, aki szerint a *Q. virgiliana* legnagyobb magassága 15 m, míg a *Q. pubescens* s. str.-é 20 m.

A *Q. virgiliana* bizonytalan megítélését mutatja, hogy a hazai szakirodalomban való megjelenését követően (1964 óta) született hazai növénycönológiai munkák egy része a *Q. pubescens* s. str. -től elkülönítve kezeli (ISÉPY, 1970; SUBA et al., 1982; LESS, 1987-88; BARTHA et al., 1995; MORSCHHAUSER, 1995; BORHIDI – KEVEY, 1996; BORHIDI – SÁNTHA, 1999 stb.), míg mások nem tartják indokoltnak a molyhos tölgy két fajra bontását (FEKETE, 1967; ZÓLYOMI, 1967; KOVÁCS – MÁTHÉ, 1967; FEKETE – JAKUCS, 1968; DEBRECZY, 1968; MAJER, 1968, FEKETE – KOVÁCS, 1982; TÖRÖK – PODANI, 1982 stb.). Figyelemre méltó, hogy SZUJKÓ-LACZA – FEKETE (1971), FEKETE – SZUJKÓ-LACZA (1973) és PRÉCSÉNYI et al. (1967) a molyhos tölgy ökológiáját vizsgáló kutatómunkájuk során sem választják külön a két taxont. FEKETE – SZUJKÓ-LACZA (1973) szerint a molyhos tölgy több levélanatómiai tulajdonsága szignifikánsan eltér a különböző víz- és a fényellátottságú termőhelyeken gyűjtött mintáknál (ld. 3.1.1 fejezet), de ezt a különbséget a molyhos tölgy fenotípusos változatosságával magyarázzák.

### **Szisztematikus mintavételen alapuló vizsgálatok a két taxon elkülöníthetőségének és ökológiai különbségének kimutatására vonatkozóan**

A *Q. pubescens* s. str. és a *Q. virgiliana* morfológiai elkülöníthetőségének és ökológiai különbségének igazolására TÍMÁR (1978), POŽGAJ – HORVÁTHOVÁ (1986), BOROVICS (2000) és KÉZDY (1996) végzett szisztematikus mintavételen alapuló vizsgálatot.

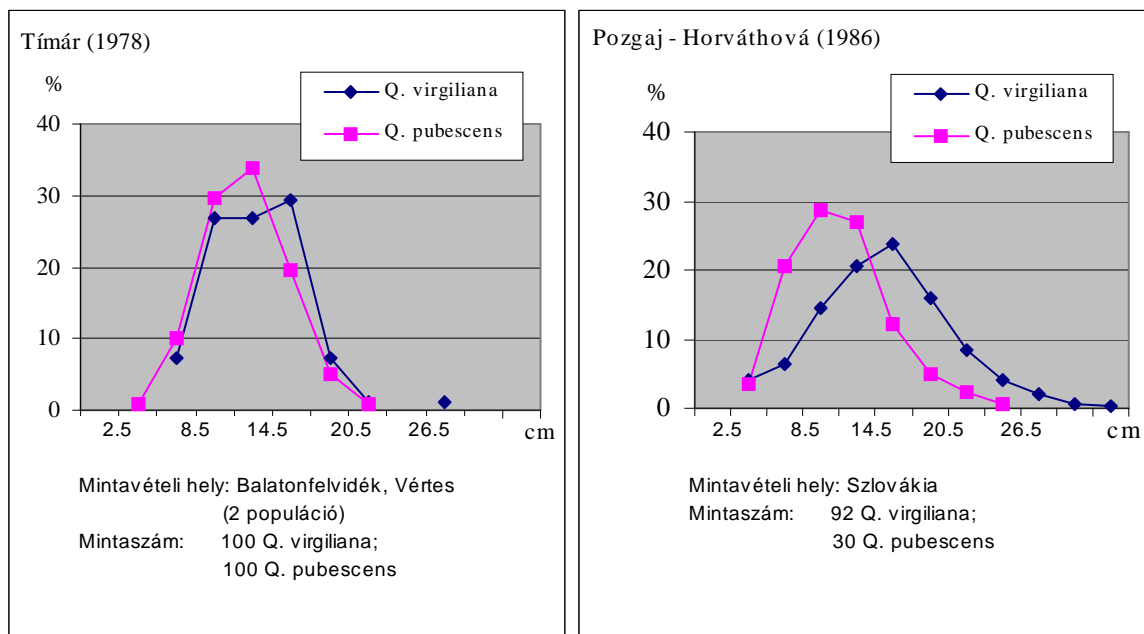
MÁTYÁS VILMOS irányításával TÍMÁR (1978) vizsgálta molyhos tölgy populációk morfológiai változatosságát. A Balaton-felvidéken és a Vértesben egy-egy karsztbokorerdő-állományból (*Cotino-Quercetum pubescentis*) 100-100 fáról gyűjtött levélmintákat SCHWARZ (1936), illetve MÁTYÁS (1973, 1975) rendszere alapján határozta meg. A két faj vonatkozásában a 31. táblázatban bemutatott eredményt kapta. Az általa vizsgált két populáció esetében nem igazolódott be, hogy a karsztbokorerdőkben a *Q. pubescens* s. str. lenne gyakoribb.

	<b>Balatonfüred</b>	<b>Csákvár</b>
--	---------------------	----------------

<i>Q. pubescens</i> (%)	67 (4 változat, 13 forma)	51 (4 változat, 11 forma)
<i>Q. virgiliana</i> (%)	33 (1 változat, 3 forma)	49 (2 változat, 5 forma)

31. táblázat: A *Q. pubescens* és *Q. virgiliana* egyedek részaránya két karsztbokorerdő állományban TÍMÁR (1978) vizsgálatai szerint.

A két taxon morfológiai bélyegeinek átfedését jól szemlélteti a 37. ábra, amely TÍMÁR (1978) és POŽGAJ – HORVÁTHOVÁ (1986) méréseit egy hagyományosan jónak tartott differenciális bélyeg, a levélnyel esetében hasonlítja össze.



37. ábra: A *Q. pubescens* és a *Q. virgiliana* levélnyel hosszának gyakorisági eloszlása TÍMÁR (1978) és POŽGAJ – HORVÁTHOVÁ (1986) alapján

BOROVICS (2000) a SCHWARZ (1936) felfogása szerinti két molyhos tölgy faj, három kocsánytalan tölgy faj és a kocsányos tölgy elkülönülésének vizsgálatát a levél 16 morfológiai bélyege alapján diszkriminancia analízissel vizsgálta. A legjobban elváló *Q. pubescens* s. str. és *Q. robur* távolságának %-ában a taxonok elkülönülési szintjei az alábbiaknak adódtak.

A <i>Q. robur</i> és a többi taxon:	81,2 – 100 %
Különböző sorozathoz tartozó kislejtek:	21,2 – 40,4 %
Azonos sorozathoz tartozó kislejtek:	8,2 – 16,8 %

A *Q. pubescens* s. str. és a *Q. virgiliana* elkülöníthetőségének vizsgálatához további három –

a levéllemez és a levélnyél szórdenzitását leíró – bélyeget vont a vizsgálatba. Megállapította, hogy a bélyegek egyenként átfedést mutatnak, ugyanakkor a 19 bélyeg alapján végzett diszkriminancia analízissel, illetve cluster elemzéssel a két csoport elkülöníthető.

Jelen munkában a két taxont a differenciálisnak tartott bélyegek alapján végzett differenciál analízissel nem sikerült elkülöníteni és a vizsgálat a köztük lévő ökológiai különbséget sem igazolta (27. és 28. ábra).

A *Q. pubescens* s. str. és a *Q. virgiliana* elkülöníthetőségére és ökológiai különbségére vonatkozó eredmények összefoglalása:

- Megállapíthatjuk, hogy a két taxon elkülöníthetőségére, gyakoriságára és ökológiai különbségére vonatkozó megállapítások az irodalomban ellentmondásosak.
- A más tölgyfajok elkülönítésében bevált mikromorfológiai bélyegek alapján a *Q. virgiliana* és a *Q. pubescens* s. str. nem választható szét egymástól.
- A makromorfológiai bélyegek egyenként átfedést mutatnak, emiatt nincs diagnosztikai értékük. BOROVICS (2000) eredményeivel szemben jelen vizsgálat nem igazolta, hogy a két taxon a bélyegek többváltozós analízisével elválasztható volna. Annyit mindenesetre megállapíthatunk, hogy *Q. pubescens* s. str. és a *Q. virgiliana* morfológiai távolsága jóval kisebb, mint a *Q. pubescens* és a *Robur* szekcióba tartozó többi tölgyfaj távolsága.
- Amennyiben elfogadjuk, hogy a molyhos tölgy két külön fajra bontható, akkor meg kell állapítanunk, hogy az átmeneti alakok gyakoribbak, mint a szülők. Hasonló példaként akár a *Q. robur*-t és *Q. petraea*-t is felhozhatjuk, hiszen Nyugat-Európában sok helyen problémás ennek a két fajnak a szétválasztása – részben ez az alapja az Allgemeine Forst-Zeitschrift oldalain „Sind Stiel- und Traubeneiche zwei getrennte Arten?” címmel kibontakozott vitának (KLEINSCHMIT et al., 1995; VULICEVIC – ROTHE, 1995; AAS et al., 1997). Meg kell azonban jegyezni, hogy míg a *Q. robur* és *Q. petraea* más helyeken jól szétválasztható, addig a *Q. pubescens* és a *Q. virgiliana* szétválaszthatósága Olaszországban is vitatott – annak ellenére, hogy az utóbbi taxont innen írták le.
- A szisztematikai irodalomban a *Q. virgiliana* és a *Q. pubescens* differenciálisnak tartott bélyegei nagyrészt kvantitatív bélyegek (levéllemez méretei, levélnyél és termés-kocsány hossza), melyeket a környezeti hatások is jelentősen befolyásolnak (pl. árnyékolás, vadrágás).

- Jelen vizsgálat alapján *Q. pubescens* és a *Robur* szekcióba tartozó többi tölgyfaj (elsősorban a *Q. petraea*) introgressziója jóval nagyobb, mint azt korábban feltételezték. Ez a tény a molyhos tölgy alakkör változatosságát jelentős részben magyarázhatja.
- Mindezek alapján nem tartom indokoltnak, hogy a *Q. virgiliana*-t és a *Q. pubescens*-t azonos taxonómiai rangon kezeljük.

## 4.2 A molyhos tölgy változatossága földrajzi és termőhelyi gradiensek mentén

### 4.2.1 Változatosság földrajzi gradiensek mentén

A faj faj teljes elterjedési területét figyelembe véve, a morfológiai és genetikai változatosságára vonatkozó irodalomból és a szerző vizsgálataiból az alábbi következtetéseket vonhatjuk le.

1. A Földközi-tenger partvidékén leírt számos közelrokon fajból (ld. az 4.1.3 fejezet) arra következtethetünk, hogy itt a *Q. pubescens* makromorfológiai változatossága jelentősen megnő, vagyis itt található a taxon diverzifikációs központja. A mikromorfológiai bélyegek közül a mediterrán régióban gyakoribbak a xerotherm körülményekhez való alkalmazkodásra utaló levélanatómiai tulajdonságok, így a több sejtsorból álló és vastagabb paliszád parenchima és a minden hajtásrészen tisztán nyalábszőrökből álló szőrzet-típus (ld. a 3.1.1 fejezetet). Ezzel párhuzamosan a genetikai változatosság mértéke is keleti és déli irányban növekszik (ld. a 27. sz. táblázatot).
2. Az área-határok felé haladva gyakoribbá válik a közelrokon fajokkal való hibridizáció:
  - Délről észak felé haladva egyre erősebb a *Q. petraea* introgressziója (AAS, 1998; MÜLLER – AAS, 1997; 22. ábra). Míg a földközi-tengeri populációk majdnem teljesen „tiszták”, addig az Alpoktól északra már túlnyomórészt hibridekből állnak (AAS, 1998, STASZKIEVICZ, 1977). Hasonló déli-északi gradiens figyelhető meg hazánkban is, néhány száz km-es távolságot figyelembe véve (23. ábra; 12. és 13. táblázat). MÁTYÁS et al. (2000) az erdészeti üzemtervi adatok elemzése alapján arra a következtetésre jut, hogy a faj hazai előfordulásai és a csapadékjárás típusok között nem mutatható ki összefüggés. Mindebből arra a következtetésre juthatunk, hogy a szubmediterrán csapadékjárás típus gyakoriságának növekedése dél felé (BORHIDI, 1981) a faj előfordulásával nem, de az introgresszált alakok gyakoriságával jól összefüggésbe hozható.
  - Kelet és északkelet felé haladva megnövekszik a *Q. robur*-ral alkotott hibridek gyakorisága (ld. az 4.1.1.2 fejezet).



#### 4.2.2 Változatosság termőhelyi gradiensek mentén

##### Az fajok közötti introgresszió szerepe ökológiai adaptációjukban

GRANDJEAN – SIGAUD (1987) a franciaországi Berry régióban a molyhos, kocsányos és kocsánytalan tölgy makromorfológiai változatosságát vizsgálva kimutatta, hogy bizonyos termőhelyi viszonyok az átmeneti alakok előfordulásának kedveznek. A fajok közötti introgresszió ökológiai adaptációjukban betöltött szerepét bizonyítják az alábbi eredmények is.

A 3.1.5 fejezetben a meszes és a semlegeshez közeli, illetve kifejezetten savanyú málástermékű alapkőzeteken gyűjtött mintáknál hasonlítottuk össze a mikromorfológiai bélyegek változatosságát. A 14. és 15. táblázat alapján megállapítottuk, hogy az extrém száraz, semlegeshez közeli és savanyú alapkőzetű termőhelyeken a *Q. pubescens* és a *Q. petraea* közötti hibridek sikeresek.

Az 4.1.1.2 fejezetben összefoglalt eredmények azt bizonyítják, hogy az alföldi és alacsony dombvidéki erdőssztyepp tölgyesekben a *Q. pubescens* és a *Q. robur* közötti átmeneti alakok fontos szerepet játszanak.

##### A termőréteg vastagságának szerepe

A faj előfordulását meghatározza a termőréteg vastagsága (MÁTYÁS et al., 2000). Ezzel függ össze a 4. táblázatban a társulások osztályozása bokorerdő, illetve záródó lombkoronaszintű erdő formációkra. A 27. ábra alapján a két formációból gyűjtött mintáknál a makromorfológiai bélyegek változatosságában nem mutatkozik különbség. Egyetlen gyenge összefüggés volt megfigyelhető: az erősen szőrözött egyedek élőhelye nagyobb gyakorisággal volt bokorerdő.

##### A mikromorfológiai bélyegek változatossága

A *Quercus* szekcióhoz tartozó tölgyfajokat (*Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. frainetto*) és a köztük kimutatható hibridrajokat felfoghatjuk egy olyan fajkomplexnek, amely elsősorban a mikromorfológiai (levélanatómiai) bélyegeket és a levél méretét tekintve egy többé-kevésbé folyamatos mezofil → xerofil átmeneti sorozatot alkot. Ezek a tulajdonságok hozhatók leginkább összefüggésbe a transzspiráció és a gázcsere szabályozásával és ezen keresztül az eltérő vízháztartású termőhelyekhez való adaptációval. Kevés adat áll rendelkezésre ugyanakkor arra vonatkozóan, hogy ezek közül a bélyegek közül melyek

genetikailag meghatározottak. A klasszikus fajok ebben az átmeneti sorozatban bizonyos bélyegkombinációk gyakoribbá válását jelentik. Az alábbiakban néhányat felsorolunk ezek közül a tulajdonságok közül, AAS (1998), BAČIĆ (1995), BRUSCHI et al. (2000), BUSSOTTI – GROSSONI (1997), GELLINI et al. (1992), MÁTYÁS (1983) és a szerző vizsgálatai alapján.

A leveles hajtás szőrözöttsége:

minden része kopasz (*robur*) → nyalábszőrök a főér mentén → csillagszőrök a levélfonákon (*petraea*) → csillag- és nyalábszőrök a levélfonákon → minden része nyalábszőrözött (*pubescens, frainetto*)

Sztóma jellemzői:

a sztóma nagyobb, erősebben megnyúlt, kutikuláris peremén nincsenek viaszlemezek (*robur, petraea*) → a sztóma kisebb, kevésbé megnyúlt, kutikuláris peremét elfedik a viaszlemezek (*pubescens, frainetto*)

Sztómák sűrűsége:

kisebb (*petraea*) → nagyobb (*pubescens*)

Paliszád parenchima:

1-2 sejtsorból áll (*robur*) → 1-2 sejtsorból és egy átmeneti sejtsorból áll (*pubescens*) → 5-7 sejtsorból áll és az alsó epidermisz mellett is kialakul (*brachyphylla*)

Az anasztomizáló erek által közrefogott terület:

nagy → kicsi

Alsó és felső epidermisz vastagsága

vastag → vékony

Levél mérete és alakja:

nagy, kevésbé tagolt → kicsi, erősen tagolt.

### 4.3 Gyakorlati következtetések a molyhos tölgy erdészeti és természetvédelmi kezelésére vonatkozóan

#### 4.3.1 A molyhos tölgy jelentősége középhegységeinkben

A hazai erdőterület mintegy 4,3%-át kitevő feketefenyő telepítések egyik súlypontját a Magyar-középhegység mészkő és dolomit alapkőzetű termőhelyei jelentik (BARTHA – MÁTYÁS, 1995). Ezeknek a sekély váz- és rendzina talajokkal jellemezhető élőhelyeknek a potenciális vegetációtípusai túlnyomórészt a molyhos tölgyes növénytársulások (mész- és melegkedvelő tölgyesek, bokorerdők). A természet védelméről szóló 1996. évi LIII. törvény 33. § (1) b) pontja értelmében védett területen erdőfelújítás csak a termőhelynek megfelelő őshonos fafajokkal végezhető. Mivel a középhegységi védett területeken álló feketefenyvesek jelentős részének ültetése a II. világháborút követően történt, már napjainkban egyre növekvő területen kell szembenéznünk fafajcserével történő felújításukkal. Ennek következtében várható, hogy a korábbinál nagyobb igény jelentkezik a molyhos tölgy szaporítóanyag iránt.

Ugyancsak a fafaj előtérbe kerülését eredményezte az erdőgazdálkodási szempontból fontos fafajok génmegőrzésére 1997-ben elindított program is (MÁTYÁS – BORDÁCS, 1997). A Növényi Génbank Tanács keretei között 1996-ban megalakított Erdészeti Munkabizottság a molyhos tölgyet (*Q. pubescens* s. str. és *Q. virgiliana*) a veszélyeztetett génkészletű, intenzív génmegőrzési módszereket igénylő fafajok közé sorolta, a veszélyeztetettség oka az élőhelyek beszűkülése (BACH – MÁTYÁS, 1999; MÁTYÁS, 2000). Az aktív génmegőrzési módszerek kidolgozására a Munkabizottság két kiadványt jelentetett meg (a molyhos tölgygel foglalkozó fejezetek: BARTHA – BORDÁCS, 1998; BORDÁCS et al., 1998, 1999; BACH – MÁTYÁS, 1999).

A jelen munkában ismertetett eredmények alapján a *Q. pubescens* középhegységi termőhelyein a *Q. petraea*-val való introgresszió jelentős szerepet játszik a populációk ökológiai adaptációjában. Az üzemtervek fafajsorai – különösen mozaikos termőhelyeken – nem követhetik pontosan, hogy hol fordulnak elő tiszta molyhos, illetve kocsánytalan tölgy populációk és hol válnak gyakoribbá az átmeneti alakok. Ez azzal a veszéllyel jár, hogy a mesterséges felújítások, illetve a pótlások során éppen a termőhelyhez jól alkalmazkodott átmeneti alakok vesznek el.

Az erdőtervezői és erdőgazdálkodói gyakorlat a molyhos tölgyet gazdasági szempontból értéktelen, gyenge növekedésű fafajként kezeli, melynek kizárólag a véderdőkben van

szerepe. Ezt tükrözi, hogy olyan zárt lombkoranaszintű száraz tölgyesek üzemtervi fafajсорait átnézve, ahol a lombkoronaszintben cser mellé molyhos tölgy társul, azt tapasztaltuk, hogy az üzemtervben gyakran molyhos tölgy helyett kocsánytalan tölgy szerepel. A meglévő állomány fafajсорából kiindulva ezekben az esetekben a felújításnál a molyhos tölgyet már egyáltalán nem írták elő. Mindezek alapján fel kell hívni a figyelmet, hogy a mész- és melegkedvelő tölgyesekben a *Q. pubescens* sok esetben jelentős (15-20 m) magasságot érhet el.

A fentiek alapján megállapíthatjuk, hogy ha valóban termőhelynek megfelelő szaporítóanyaggal akarjuk a felújítást végezni, akkor az őshonosság és a megfelelő származás mellett arra is ügyelnünk kell, hogy a hibridek részaránya megfelelő legyen. Utóbbi kritériumnak csak akkor tudunk megfelelni, ha természetes felújítást végzünk. A magról történő felújítás legfontosabb feltétele a megfelelő vadmentesítés. Ha ez az út nem járható, a nem túl koros állományokat sarjztatással kell fenntartani (SZAPPANOS, 1989b)

Az esetek jelentős részében természetesen nem kerülhetjük el a mesterséges felújítást, például a fentiekben említett fafajcsere során. Magyarországon BOROVICS (2000), Németországban pedig KLEINSCHMIT et al. (1995) és KLEINSCHMIT – ROLOFF (1998) vonja kritika alá az erdészeti szaporítóanyag-gazdálkodásra vonatkozó érvényes jogszabályokat (hazánkban az 91/1997. (XI. 28.) FM rendelet), amelyek arra ösztönöznek, hogy az erdősítések a fajkeveredés és a fajhibridek előfordulásának minimalizálásával történjenek. A szerző fentiekben ismertetett eredményei is megerősítik, hogy a populáció alkalmazkodóképessége akkor őrizhető meg legjobban, ha az alkalmazott szaporítóanyag a megfelelő – helyi – származás mellett annak a kritériumnak is megfelel, hogy genetikai változatossága minél nagyobb legyen. Különösen átmeneti termőhelyeken kell törekednünk az introgresszált alakok alkalmazására.

#### **4.3.2 A molyhos tölgy jelentősége az Alföldön, génmegőrzési program**

Az alföldi és hegylábi erdőssztyepeknek mára csak apró maradványait találjuk meg (MOLNÁR – KUN, 2000). Jellemző fajaik közül az alföldi molyhos tölgy alakokból mára csupán néhány száz egyed maradt, melyek sokszor csak néhány idős törzsből álló elszigetelt csoportot alkotnak (DOBAY, 1999; KÉZDY et al., 2001). A bemutatott mikromorfológiai, makromorfológiai és kemotaxonómiai vizsgálatokkal, valamint a 4.1.1.1 fejezetben leírtakkal igazoltuk, hogy ezekben az állományokban a *Q. pubescens* és a *Q. robur* közötti átmeneti

alakoknak is fontos szerepe van. Ezeknek a maradvány populációknak a pusztulásával az alföldi homoki- és lösztölgyeseknek a helyi termőhelyi viszonyokhoz jól alkalmazkodott ökotípusát veszítjük el. Bár a többnyire szabadállású fák gyakran hoznak bőséges termést, felújulásukat az alábbi tényezők mégis lehetetlenné teszik:

- A laza alapkőzet és ennek megfelelő laza szerkezetű talaj miatt az akác eluralkodása mindenütt potenciális veszélyként jelenik meg (BORDÁCS et al., 1999). Ahol a maradvány erdőssztyepp foltok csak töredékesen, ültetvények közé ékelődve maradtak meg, ott az akác – gyökérsarjai révén – spontán terjeszkedik. Emellett a nagyobb tölgyes tömbökben az alacsony záródású foltokat – melyek a molyhos tölgy termőhelyét jelenthetik – gyakran megpróbálták mesterséges telepítéssel is eltüntetni (BARTHA et al., 2000). Mindezek miatt a molyhos tölgy hagyásfákat gyakran zárt akácos és nitrofil cserje- és gyepszint veszi körül, ami a természetes felújulást lehetetlenné teszi (pl. az Albertirsa melletti löszvölgyekben).
- Teljesen lehetlenné teszi a felújulást a túlszaporodott vadállomány. A vad károkat okoz a rügyek, hajtások visszarágásával, kéreghántással és elsősorban a makk fogyasztásával. A lehullott makkot a rágcsálók is jelentősen károsítják.

Az alföldi molyhos tölgy alakok génmegőrzésének legfontosabb teendői:

- A legelső teendő az erdőssztyepp maradvány foltok, illetve a molyhos tölgy egyedek feltérképezése. Ez a munka folyamatban van, az erdőssztyepp mozaikok adatbázisát MOLNÁR et al. (2000b) készítette el, a *Q. pubescens* egyedeket pedig DOBAY (1999) és KÉZDY et al. (2001) vette számba. Az erdőssztyepp leltár esetében kezdeményezni kell a még nem védett foltok védetté nyilvánítását és fel kell hívni a gazdálkodók figyelmét jelentőségükre. Lehetőség szerint ezeket az állományokat a gazdálkodás alól ki kell vonni. Indokolt lenne az alföldi molyhos tölgyet a védett növények között is szerepeltetni, egyelőre azonban a törvényi szabályozás helyi jelentőségű védett növényeket nem ismer.
- A fafaj megőrzése nem választható el az élőhelyét jelentő erdőssztyepp erdők megőrzésétől, illetve regenerációjától, melyre BARTHA et al. (2000) adott ajánlásokat. Az ennek megfelelő erdészeti kezelés a molyhos tölgy alakok *in situ* génmegőrzését is biztosítja. A mozaikosan elhelyezkedő erdő és sztyepp foltok határán kialakuló erdőszegélyek és más elegyfák mellett a molyhos tölgy számára is fontos menedékhelyek lehetnek (pl. Újszentmargita). Az erdészeti beavatkozások során az erdőrészeket gyengébb termőhelyi adottságú helyein hagyásfafoltokat kell kijelölni – itt az állomány

letermelése amúgy is gazdaságtalan. Hagyásfaként – más ritka fafajok, pl. szilek, vadgyümölcsök mellett – a molyhos tölgy és hibridjei is támogatandóak.

- Törekedni kell az erdőssztyepp-mozaikok természetes felújításának biztosítására. Fontos szem előtt tartanunk, hogy ezekben az állományokban a morfológiailag kocsányos tölgynek látszó egyedek is lehetnek introgresszált alakok. Lehetséges megoldás a helyben gyűjtött makk visszajuttatása mag vagy csemete formában. Végző esetben elfogadható az állományok sarjaztatásos felújítása is.
- A felújítás eredményessége érdekében az anyafák környezetét meg kell tisztítani, törekedni kell az esetlegesen jelentkező akác sarjak folyamatos visszaszorítására.
- A természetes felújítás érdekében figyelmet kell fordítani a vadkár elleni védelemre is. Bár költségigényes megoldás, de a kis töredékpopulációknál megoldás lehet a körülkerítés is.
- A fentiekben leírt beavatkozások mellett szükséges a meglévő populációk génkészletének archiválása szabadföldi géngyűjteményekben is (BORDÁCS et al., 1998).

Az alföldi molyhos tölgy génmegőrzésének jelentőségét alátámasztják MÁTYÁS VILMOS (1973a) alábbi sorai is: „...a Duna-Tisza közének ősi fafajaihoz a MOT is hozzátartozott... Nyilvánvaló, hogy a szárazabb meszes homokon a MOT megtalálta a létfeltételeket, csak antropogén befolyásra tűnt el. Az itteni helyi ökotípus elpusztult, de a közeli gödöllői előfordulásokból kiindulva hasonló tulajdonságú alakokat biztosan ki lehet szelektálni... A probléma a homoki erdősisítés kutatói számára adva van.”

## 5. Az eredmények összefoglalása

### 5.1 Módszertani eredmények

1. A szőrtípusok vizsgálatából következtetéseket vonhatunk le a *Quercus* szekció tagjai közötti introgresszió mértékére. Figyelembe kell vennünk, hogy ez a módszer feltételezhetően alábecsüli a fajok közötti génkicserélődés mértékét. Új vizsgálati módszer a szőr- és sztómátípusok együttes vizsgálata, ami azt mutatta, hogy több mikromorfológiai bélyeg együttes figyelembevételével több átmeneti alakot tudunk kimutatni.
2. A bemutatott esettanulmánynak megfelelően a *Quercus* szekcióba tartozó tölgyek véletlenszerű mintavételezésével és a hibrid index számításával elvégezhetjük egy populációban a mikromorfológiai bélyegek változatosságának feltárását.
3. A makromorfológiai vizsgálatoknál új módszer a minták szőrzet-típusok szerinti előzetes osztályozása, majd a Fourier-elemzéssel nyert változók segítségével diszkriminanciaelemzés elvégzése.
4. Kidolgoztam a flavonoidok túlnyomásos rétegekromatográfiás vizsgálatának módszerét, ami a populációk gyors, jól reprodukálható és a kis oldószerfelhasználásnak köszönhetően olcsó kemotaxonómiai vizsgálatát teszi lehetővé.

### 5.2 Taxonómiai eredmények

1. A szőrözöttségi típusok változatossága a hazai molyhos tölgyeknél – a nyugat-európai vizsgálatokkal összehasonlítva – leginkább a földközi-tengeri populációkéhoz hasonló. ugyanakkor hazai középhegységeinkben néhány száz kilométeres távolságot vizsgálva ugyanúgy kimutatható egy észak-déli gradiens, mint a több ezer kilométert átfogó nyugat-európai vizsgálatoknál. Ez a hazai gradiens jól összefüggésbe hozható a szubmediterrán csapadékjárási típus gyakoriságának növekedésével dél felé.
2. A Magyar-középhegységben a *Q. pubescens* és a *Q. petraea* introgresszív hibridizációja jóval nagyobb mértékű, mint azt korábban feltételezték. Az alföldi és alföld peremi populációkban a *Q. pubescens* és a *Q. robur* közötti hibridizáció lehetőségét igazolták a sztóma- és szőrtípusok vizsgálatai, a levélalakelemzés és a kemotaxonómiai vizsgálatok is. A *Quercus* szekcióba tartozó tölgyfajok introgressziója hozzájárul a molyhos tölgy rendkívüli változatosságának magyarázatához. A *Q. pubescens* és a *Q. robur*

introgressziójának bizonyítása hozzájárul a tölgyek jégkorszak utáni rekolonizációjának magyarázatához.

3. A középhegységi mészmentes alapkőzetű termőhelyeken szignifikánsan magasabb a *Q. pubescens* és a *Q. petraea* közötti átmeneti alakok aránya, mint meszes alapkőzetben. Megállapíthatjuk, hogy az extrém száraz, savanyú termőhelyek a hibridek előfordulásának kedveznek, azaz a fajok közötti introgresszió fontos szerepet játszik ökológiai adaptációjukban.
4. A makromorfológiai vizsgálatok nem igazolták a *Q. pubescens* szétválaszthatóságát ökológailag is elkülönülő taxonokra.
5. A cpDNS vizsgálatok alapján megállapíthatjuk, hogy hazai tölgyeink az utolsó jégkorszak után elsősorban a balkáni és itáliai refúgiumokból terjedtek vissza észak felé.
6. Ugyancsak a cpDNS vizsgálatok eredménye, hogy a nyugat-európai vizsgálatokhoz hasonlóan a vizsgált populációk nagy részében a különböző tölgy fajok azonos cpDNA típuson osztoznak, azaz egy állományon belül egy kloroplaszt DNS típust találunk. Ugyanakkor néhány – több esetben növényföldrajzi és növénycönológiai szempontból nagy jelentőségű állomány – erősen heterogénnek bizonyult. Ezekben az esetekben indokolt a vizsgálatok folytatása az állományok autochton vagy allotochton voltának kiderítésére.



## 6 Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom mindazoknak, akik valamilyen módon segítettek kutatómunkámban, illetve a disszertáció elkészítésében.

Dr. BARTHA DÉNESNEK és Dr. BORDÁCS SÁNDORNAK, akik mindvégig tanácsokkal láttak el, és segítettek a kutatás technikai, anyagi hátterének megteremtésében is,

Dr. TYIHÁK ERNŐNEK és KÁTAY GYÖRGYNEK, akik segítségemre voltak a vékonyréteg-kromatográfiás vizsgálatok elvégzésénél, valamint Dr. GIOVANNI ROMUSSI-nak, aki összehasonlító anyagokat küldött számomra,

Dr. GREGOR AASnak, aki a mikromorfológiai vizsgálatok elvégzésénél a minta egy részének átnézésével, tanácsokkal és cikkek elküldésével volt segítségemre,

MOSONI PÉTERNEK, aki rendelkezésemre bocsátotta az általa kifejlesztett levélalak-elemző programot, és megismertetett a használatával, továbbá Dr. PODANI JÁNOSnak és Dr. ITTÉS ANDRÁSNak, akik tanácsokat adtak a statisztikai kiértékelésekhez,

mindannak a számos erdész és botanikus kollégának, akik a terepi mintavételezéseknél segítettek, közülük külön kiemelném DOBAY GÁBORT és FRANK TAMÁST, akik a legtöbb segítséget nyújtották,

GADÓ GYÖRGY PÁLnak orosz, KERTÉSZ NOÉMINEK lengyel, LISKA ERZSÉBETNEK francia, TÓTH SZILVIÁNAK szlovák, PETKOV INGRIDNEK bolgár, ANDORKA JÚLIÁNAK és RÉTHELYI ORSOLYÁNAK angol nyelvű cikkek fordításáért,

HALÁSZ GÁBORNak és munkatársainak, valamint CZIMBER KORNÉLNAK az Országos Erdőállomány Adattár adatainak rendelkezésemre bocsátásáért és az adatok feldolgozásában nyújtott segítségükért,

BENEDEK ATTILÁNAK, és MOCSKONYI ZSÓFIÁNAK, akik a disszertáció elkészítése során számos technikai nehézség leküzdésében segítettek,

Dr. MÁTYÁS CSABÁNAK, Dr. BOROVICS ATTILÁNAK és KUN ANDRÁSNAK a kézirat rendkívül gondos átnézéséért és tanácsaikért.

Köszönettel tartozom családom tagjainak, akik segítsége nélkül kutatómunkámat nem folytathattam volna.

Kutatásaimhoz és a disszertáció elkészítéséhez anyagi segítséget nyújtott a Soros Alapítvány (230/1/686), az Ifjúsági OTKA (F-20729) az Országos Mezőgazdasági Minősítő Intézet Kertészeti és Erdészeti Főosztálya és munkahelyem a Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság.

## **7 Irodalom**