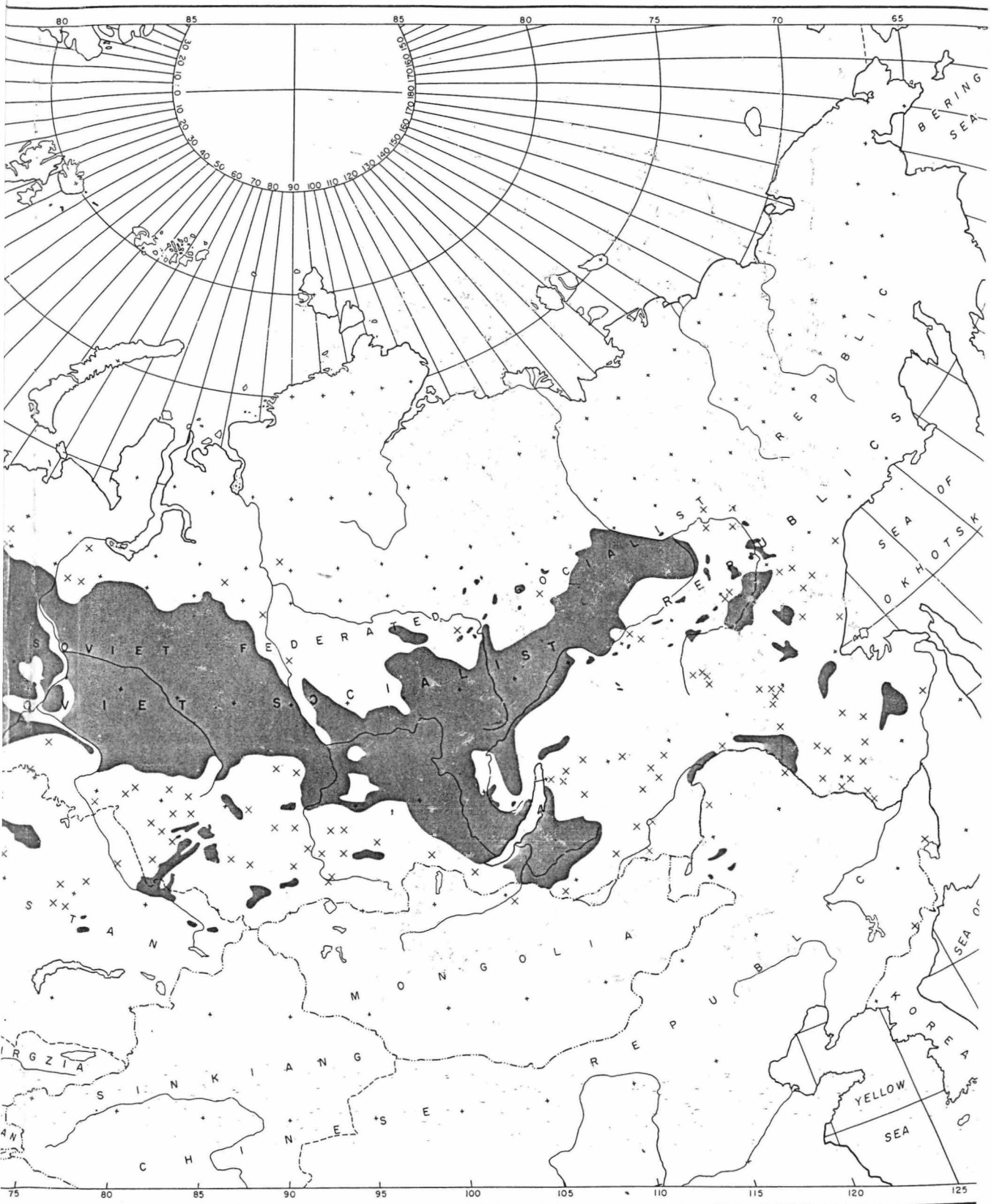


Mátyás Csaba

ADAPTÁCIÓS FOLYAMATOK
ERDEI FÁK
POPULÁCIÓIBAN



Map 32



Critchfield-Little, USDA FS Misc. Publ. 991,

A legendás "rigai erdeifenyő"
populációja Salaspils mellett
/Lettország/. Beszerzéséért a
XVIII. században tengeri ütkö-
zeteket vívtak /fotó: Mátyás Cs.
1980/



MÁTYÁS CSABA



**ADAPTÁCIÓS FOLYAMATOK
ERDEI FÁK
POPULÁCIÓIBAN**

SOPRON-SZOMBATHELY

1987

*A tudományok doktora fokozat elnyeréséhez benyújtott
disszertáció*

Címlap grafika: Olajos György

"Annak érdekében, hogy a nemesítés során megfelelően kezelni tudjuk az organizmusokat, különösképpen szükséges, hogy megismerjük az egyedeket, a fajt, a nemesítés lehetőségeit és az alak, élet-tani, mennyiségi és minőségi változékonyság mértékét a fajon belül. A kiinduló anyag és a termesztett növények eredetének vizsgálata ezért a nemesítési tudomány alapvető kelléke."

/N.I. Vavilov 1951/

TARTALOM

	Oldal
<u>Előszó</u>	ix
1. <u>A vizsgálatok célkitűzése</u>	1
2. <u>Genetikai változatosság és adaptáció</u>	6
2.1 Az adaptáció fogalma	6
2.2 Adaptáció a természetes szelekció folyamatában	7
2.3 Az adaptáció mint kibernetikus rendszer	8
2.4 A rátermettség érvényesülése az adaptációs folyamatban	12
2.5 Az alkalmazkodóképesség változatossága: fenotipusos stabilitás	17
3. <u>Az elemzett kísérletek, értékelési módszerek ismertetése</u>	20
3.1 <u>Az erdeifenyő genetikai változatosságot feltáró származási kísérletek</u>	21
3.1.1 Előzmények és külföldi kísérletek	21
3.1.2 Erdeifenyő származási kísérletek Magyarországon	24
3.1.3 Az értékelésbe közvetlenül bevont külföldi kísérletek	29
3.2 <u>Az Ontario-i banksfenyő kísérletsor</u>	31
3.2.1 A banksfenyő szerepe és jelentősége Észak-Amerikában	31
3.2.2 A kísérletsor leírása	32
3.2.3 Éghajlati és termőhelyi viszonyok	35
3.2.4 A mintázott populációk	37
3.2.5 A csehszlovák banksfenyő kísérletek	37
3.3 <u>A növekedés változatosságának modellezése</u>	37
3.3.1 Lineáris modell felállítása	38
3.3.2 Nemlineáris, háromdimenziós modell felállítása	39
3.3.3 Az ökológiai távolság ill. ökológiai index fogalmának bevezetése	41
3.3.4 A származás-adatok rendezése a modellezéshez	44
3.3.5 A magassági adatok elemzése a nemlineáris modell segítségével	45
3.3.6 A származások fenotipusos stabilitásának becslése	47
4. <u>A növekedés származások közötti genetikai változatossága</u>	49
4.1 <u>Erdeifenyő</u>	49
4.1.1 A bugaci IUFRO kísérlet értékelése	49
4.1.2 A magyar VNIILM kísérletek eredményei	51
4.1.3 Két Moszkva környéki VNIILM kísérlet elemzése	54
4.1.4 A Plzeň-Bolevec-i kísérlet	57
4.2 <u>Banksfenyő</u>	58
4.2.1 Alapvető statisztikai értékelés	58
4.2.2 A változatosság lineáris modellezése	59

	Oldal
4.2.3 A nemlineáris modell fő változói	62
4.2.4 Az ökológiai távolság és index számítása	64
4.2.5 A magassági változatosság modellezése választ-regressziós felület segítségével	65
4.2.6 Termőhely-genotípus kölcsönhatások és a populációk fenotípusos stabilitása	75
5. <u>Az erdeifenyő néhány kvalitatív bélyegének genetikai változatossága</u>	79
5.1 A törzsegyenesség változatossága	80
5.2 Csucsdominancia vizsgálata a vezérhajtáson	83
5.3 Az aktív növekedési periódus változatossága	87
5.3.1 A rügyfakadás	88
5.3.2 A rügyképzés időpontja	90
5.3.3 Az aktív növekedés befejezésének folyamata	90
5.4 Téli /szezónális/ túsárgulás	93
5.5 Tükarcgomba-érzékenység	97
5.6 Rovarkárosítás-prediszpozíció	98
6. <u>Az erdeifenyő európai áréájának átfogó értékelése</u>	102
6.1 A taxonómiai felosztás kérdése	102
6.2 Helyi származásu, autochton populációk produkciója	105
6.3 Az áttelepítés hatása a növekedésre	108
6.4 A fenotípusos stabilitás, vagyis a széleskörű áttelepíthetőség szempontjából kiemelkedő körzetek	109
6.5 Az izolált előfordulások teljesítménye	111
6.6 A domesztikált populációk teljesítménye	111
6.7 Kvalitatív bélyegek	111
6.8 A magyar erdeifenyő populációk helye az áréában	113
6.9 Honosítási lehetőségek	115
7. <u>Az adaptáció stratégiája és korlátai</u>	118
7.1 Az evolúciós dilemma	118
7.2 A tér- és időbeni környezeti heterogenitás hatása	119
7.3 Az adaptációt fékező genetikai hatások	122
7.3.1 Migráció	122
7.3.2 Genetikai sodródás /drift/	123
7.3.3 Izoláció és kedvezőtlen termőhelyi adottságok	124
7.3.4 Heterozigóták fölénye	126
7.4 Egyéb biológiai hatások	127
7.4.1 Biotikus környezeti hatások	127
7.4.2 Életmód-stratégia szerepe	128
7.4.3 Kompenzáció	128

	<i>Oldal</i>
8. <u>Klimatikus adaptáció autochton és áttelepített populációkban</u>	130
8.1 A klimatényezők szerepe a változatossági mintázat alakításában	130
8.1.1 A termoperiódus	130
8.1.2 A fotoperiódus	134
8.2 Adaptív változatossági mintázatok	136
8.2.1 Klinális változatosság	136
8.2.2 Rasz /ökotipusos/ változatosság	141
8.2.3 Polimorfizmus	142
8.3 A populációk közötti és a populáción belül észlelhető változatosság viszonya	144
8.4 Fenotipusosan stabil körzetek és a klimatikus adaptáció	147
8.5 Populációk áttelepíthetősége és a körzetesítés	151
8.5.1 Az áttelepíthetőség korlátai	151
8.5.2 Déli származások fölénye	152
8.5.3 Áttelepíthetőség az erdőhatár ill. áreahatár közelében	154
8.5.4 A génökológiai szempontok alkalmazása az elhatárolásnál	156
8.6 Összefoglalás: az adaptációs folyamat általánosítható vonásai	158
8.7 Kitekintés: a genetikai változatosság és az erdei ökoszisztémák jövője	161
9. <u>Idézett irodalom</u>	165

Függelék

ELŐSZÓ

Magyarországon a mesterségesen felújított, illetve telepített erdők a teljes erdőterület mintegy kétharmadát teszik ki. Ezen belül a mesterséges erdőfelújítások háromnegyed része olyan fafajokkal történik, amelyek esetében a nemesített szaporítóanyagok alkalmazása kizárólagos, vagy legalábbis jelentős mértéket ért el /nyá-
rak, fűzek, fenyők, akác/.

A kétségtelenül jelentős eredmények egyuttal aggodalomra is adnak okot, mivel a nemesített szaporítóanyag széleskörű alkalmazása súlyos és visszavonhatatlan beavatkozást jelent meglévő erdőállományaink génkészletébe. A természetes genetikai változatosság óhatatlanul csökken, szélsőséges esetben, a klónozott ültetvényekben, gyakorlatilag meg is szűnik.

Az erdőállományok génkészletét erő változások halaszthatatlanná tették a természetes genetikai változatosság vizsgálatát, jelentős gének feltárását az egyedek, populációk alkalmazkodási folyamataival összefüggésben.

Az adaptáció hatásmechanizmusának feltárása nélkül nem értelmezhető a populációkban tapasztalható változatosság jelentősége és értéke. Enélkül az erdőművelési tevékenység kihatásai sem becsülhetők előre. A felmerülő kérdések elemzése elsősorban a nemesítés és szaporítóanyag termesztés, tágabb értelemben az erdőművelés hosszú távu stratégiájának kialakítása szempontjából fontos. Ezen túlmenően azonban egész bioszféránkat érintő negatív emberi behatások jeleinek szaporodásával a kérdés ökológiai és etikai szempontjainak figyelembevétele is indokoltnak látszik, függetlenül attól, hogy az erdei ökoszisztémák változatosságának manipulálása sokkal közvetettebb, hatásában csekélyebb és távolibb veszélynek tűnik, mint az ipari immisziók problémája, vagy pedig a trópusokon tapasztalható katasztrófális erdőterület csökkenés /IUFRO, 1986/.

A Római Klub által kidolgozott világmodell /I. függelék/ rávilágít arra, hogy még amennyiben leküzdjük a környezetszennyezést, korlátlan nyersanyagkészleteket tételezünk fel és tökéletes születésszabályozást sikerül azonnal elérni, a mezőgazdasági /és erdészeti/ termelés folyamatos növelése, és ezzel együtt az egy főre jutó ellátás erőteljes javítása, ugyanugy súlyos zavarokhoz fog vezetni /bár némi késsedelemmel/, mint a jelenlegi trendek extrapolálása esetén /Meadows 1972, Barney 1980/. A bemutatott modell érvényességét közismerten mind Nyugaton, mind Keleten vitatják, de vita végeredményben csak a globális ökológiai krízis időpontja körül lehet, a tényeken ez nem változtat.

A válság enyhítése csak a bioszférában elfoglalt helyünk megértése útján lehetséges. Ahhoz, hogy az emberi társadalom és a természeti környezet koegzisztenciájának optimumát megtaláljuk, meg kell ismerjünk a természetes és mesterséges cönózisok vezérlési, szabályozási folyamatait. Alapvető és sürgős feladat ezért az evolúció, az adaptációs folyamatok szabályozottságának jobb megértése is. Ehhez a természetes változatosság közvetlen tanulmányozása szükséges.

Az erdei fafajok adaptációs mechanizmusainak alaposabb feltárása közvetlen szakmai előnyeik túl segítséget nyújthat abban, hogy az egyre jobban fenyegetett élővilág egy még kevésbé megbolygatott rendszerén keresztül tanuljunk meg becsülni és megtartani az élet évmilliárdok formálta, határtalan sokrétűségét. Amíg nem késő.



Földünk erdei ökoszisztémáit fenyegető két fő veszedelem: a trópusokon folyó erdőirtás és az iparosodott mérsékelt égövön fellépett immisziós károsítás

1. Rövid tartamu mezőgazdasági hasznosítás érdekében égetik az erdőt az Amazonas-medencében /Tarapoto, Peru; fotó: Mátyás Cs. 1986/
2. A cseh iparvidék immisziójától tönkretett lucos az Érchegységben, Teplice környékén /kb. 600 m tszf., fotó: Mátyás Cs. 1987/

1. A VIZSGÁLATOK CÉLKITŰZÉSE

Az erdészeti növénynemesítés kezdeti fázisában /és ezt a kezdeti fázist mind a mai napig alig haladtuk meg/ a mezőgazdaságban alkalmazott eljárások többé-kevésbé sikeres adaptálásával alakította ki programjait. Ha eltekintünk a vegetatívan szaporított fajok nemesítésétől, ahol a klónozás bevezetése igen jelentős előrelépést hozott, az eredmények meglehetősen szerények. Másrészt a hagyományosan konzervatív erdőművelési gyakorlat nem fogadta el fenntartás nélkül az erdészeti növénynemesítés által kínált lehetőségeket. Amellett, hogy ebben közrejátszik az, hogy az előrehaladás nem tulságosan látványos, nagyon sokan erdőállományaink jövőbeni stabilitását féltik a genetikai manipulálástól és kétségesnek tartják, hogy reális lehetőség van a természetes populációk produktivitásának tartamos növelésére.

Az erdészeti növénynemesítés lassu előrehaladásának részben technikai okai vannak, erre több publikációban rámutattam /Mátyás 1979, 1986/. Elméletileg is nehéznek tűnő akadályt jelent azonban az a körülmény, hogy az erdészetben elsődlegesen olyan bélyegek "megjavításán" dolgoznak a nemesítők, amelyek egyébként is erős természetes szelekciós nyomás alatt vannak.

Tekintettel arra, hogy a természetes szelekció határfoka több nagyságrenddel lehet nagyobb, mint akármely nemesítési programé, tulajdonképpen első feladat kellene legyen a természetes populációkban lejátszódó szelekciós ill. adaptációs folyamatok megismerése, és a természet által felkínált lehetőségek kihasználása.

Tul a közvetlen gyakorlati célokon, az adaptációs-evolúciós folyamatok vizsgálata ismeretelméleti szempontból sem lebecsülendő fontosságú. Az előszóban említett, közhelyszerű megállapítás, miszerint a természetes populációk "megfelelően" alkalmazkodnak termőhelyi környezetükhöz, tulajdonképpen determinisztikus /karteziánus/ világméretre épül. Eszerint az organizmus úgy illeszkedik környezetébe, mint kulcs a zárba.

A természetes szelekció hatásának abszolutizálása végeredményben Darwin tanításainak extrapolálásából adódik. Darwin ugyanis nem állította, hogy a természetes szelekció az evolúció egyetlen formáló ereje lenne.

A továbbiakban több példával bizonyítjuk, hogy a természetes szelekció nem szűkíthető le a legjobban alkalmazkodó egyedek kiválogatódására, az alkalmazkodott egyed és környezete között nem lehet tökéletes korrelációt találni. A korszerű természetmodell, akárcsak a fizikában, a biológiában is a relativitáson alapszik, miszerint a világ nem eseményekből, hanem összefüggésekből áll; a kauzalitás és

a folytonosság helyét pedig e tekintetben a statisztikai /sztochasztikus/ összefüggések és a kvantumosság foglalták el /Bronowski 1986/. Az örökléstanban éppen Mendel munkássága bizonyította be, hogy a tulajdonságok genetikai szabályzása épp úgy kvantumos jellegű, mint a fizikai rendszereké.

A fajon belüli adaptációs-evolúciós folyamatok öröklési anyagra gyakorolt hatása a genetikai változatosság mintázatában jelenik meg. Az öröklődő változatossági mintázat magyarázatára mintegy százötven éve használjuk a "klimaváltozat" fogalmát /Langlet 1971/. Majd száz évvel később dolgozta ki Turesson /1922/ ökotípus-konceptcióját. Mivel utóbbi fogalmat gyakorta eredeti megfogalmazásától eltérő értelemben alkalmazzák, érdemes az eredeti definíciót idézni: "az ökotípus egy meghatározott populáció, amelyben az adott élőhely szelektív hatásai olyan változásokat idéznek elő, hogy a szomszédos populációkkal szemben azonosítható genetikai különbségek lépnek fel, amelyek fiziológiai vagy morfológiai tulajdonságokban manifesztálódhatnak". Turesson óta azt a tudományterületet, amely a populációk adaptív tulajdonságai és élőhelyük termőhelyi tényezői közötti összefüggést vizsgálja, génökológiának vagy ökológiai genetikának nevezzük.

A populáció adaptív genetikai változatossága vizsgálatának alapegysége a származás, amely alatt egy kielégítően nagy, egységes megjelenésű erdőállományt értünk /Mátyás 1986/. "Származás" a genetikai értelemben vett "populáció" fogalmával azonos, azaz esetünkben egymással elvileg génkicserélődésre képes egyedek csoportját értjük alatta.

Mivel a származáskutatás az erdőszetben kezdettől fogva összefüggést keresett a megfigyelt változékonyság és az ökológiai tényezők között, a származáskutatás és a génökológia tulajdonképpen szinonim fogalmak /König 1986/.

A származáskutatás különös jelentőségét az adja, hogy a természetben fellelhető változékonyság rendkívül nagymérvű, és megfelelő származások kiválasztásával lényegesen gyorsabban, olcsóbban és kisebb kockázattal lehet eredményt elérni, mint más eljárásokkal /hibridizálás, poliploidia-nemesítés, szomaklónos változatosság indukálása stb./. Az ökológiai adottságok és a populációstruktúra összefüggésének ismeretében a legmegfelelőbb populációk kiválasztása nagyobb biztonsággal történhet.

A fás növényeket nem tekinthetjük kifejezetten kívánatos objektumnak, ha populációkban lezajló genetikai folyamatokat akarunk vizsgálni. Életmódjuk és hosszú életkoruk miatt valószínű a legkevésbé "modellezhető" élőlények.

Bár az ökológiára általában jellemző a komplexség, nem vitatható el, hogy a fás növények életközössége, az erdő, valóban kiemelkedően komplex ökológiai jelenség. Nem véletlen, hogy a genetikai és az ökológia szintézisére erdei ökoszisztémák tekintetében csak nagyon kevés próbálkozás történt, és ezek is a problémát a modellek oldaláról közelítik meg /Stern-Roche 1974, Namkoong 1979, Enescu 1985/.

Bármennyire is hasznosak és szükségesek a részproblémákra kidolgozott elméleti modellek, a gyakorlatban közvetlenül nem alkalmazhatók, mert nemcsak a genetikai folyamatok lényegesen komplikáltabbak mint az "egy lokusz, két allél" és hasonló egyszerűsítések, hanem a térben és időben heterogén környezeti tényezők sem engedik magukat egyszerű koordinátatengelyekre redukálni.

A heterogén környezet hatására a populációkban bekövetkező genetikai változások gyakorlati oldalról való elemzése nagy segítséget kapott az enzim-elektroforézis alkalmazásától. Már is rendkívül érdekes eredmények születtek, korábban megoldhatatlannak tűnő kérdésekre gyűlnek a válaszok. A módszer nagy nehézsége viszont az értelmezésben van. Kérdéses, hogy a vizsgálható enzimek szintjén kimutatott genetikai folyamatok mennyire reprezentatívak a teljes átörökítő anyagra, illetve az említett enzimek mennyire tekinthetők adaptív jelentőségűeknek. Még ha sikerülne is e kérdéseket megválaszolni, akkor sem kerülhető el a teljes organizmus, illetve annak szupraindividuálás szerveződése, a populáció megfigyelése, viselkedésének elemzése.

Az erdészeti növénynevelés eddig végzett uttörő munkája eredményeképpen számos értékes kísérleti objektummal rendelkezünk, amelyek eredményeinek elemzése valamivel közelebb vihet alapvető kérdésfeltevéseink megoldásához:

- hogyan történik a populációk alkalmazkodása a változó környezethez;
- milyen módon lehet és milyen mértékig szabad a természetes változatosságot az emberi tevékenység szolgálatába állítani;
- milyen irányban kellene megváltoztatni tevékenységünket annak érdekében, hogy az emberi létszükségletek fedezése mellett az ökoszisztémák létfeltételeit és működőképességét minél kevésbé károsítsuk.

Közvetlenebb kérdésként a vizsgált fajok egyes tulajdonságai adaptív változatossági mintázatát elemeztük részben a közvetlen hasznosítási lehetőségek megismerésére /honosítható populációk minősítése/, részben pedig általános érvényűnek elfogadható törvényszerűségek feltárására. Valamennyi fajjal ugyanis rendkívül költ-

séges és időtrabló feladat lenne hasonló vizsgálatok végzése; az értékelt két Pinus-faj, különösen az erdeifenyő, az erdészeti ökológiai genetika "Drosophilájává" válhatna aránylag könnyebb vizsgálhatósága miatt.

Az elemzések természetesen csak a térben változó környezeti tényezők hatására kialakuló alkalmazkodottságra illetve változottságra korlátozódtak. Az adaptáció egymást követő nemzedékekben, időben lezajló folyamatainak vizsgálata tulságosan időigényes lenne. Az alkalmazkodás e két dimenziója között azonban - a kérdésfeltevés szempontjából - nincs alapvető különbség.

A kitűzött feladatok megoldása véleményünk szerint végre tényező alapokat szolgáltathat a szaporítóanyag termesztés és felhasználás rendezéséhez, nemesítési és génmegőrzési stratégiák kidolgozásához és elvezethet - az ökoszisztémák változatossági viszonyai ismeretében - a termesztés feltételeinek megfelelő genetikai struktúra tudatos tervezéséhez és a szaporítóanyag termelésen keresztül való megvalósításához.

Mindehhez e tanulmány csak első lépésként szolgálhat, mert az erdészeti génökológiának csak nagyon szerény hagyományai vannak. A rendelkezésre álló kísérletek, adatbázisok sok esetben a teljes értékű, statisztikailag megalapozott értékelést nem is tették lehetővé. Ezekről a rész-információkról azonban nem szabad lemondani, mert egymással párhuzamba állítva általánosítható következtetések fogalmazhatók meg. Kielégítő mennyiségű hazai kísérleti anyag hiányában munkám során igyekeztem hozzájutni felhasználásra alkalmas külföldi adatokhoz is, ami különösen a Szovjetunió és Kanada vonatkozásában járt sikerrel.

A vizsgálatok tárgyául két fafajt választottam: az erdei- és a banksfenyőt /Pinus silvestris L. illetve P. banksiana Lamb./. A két faj ökológiai-erdőművelési igényeit tekintve sokban hasonló. Génökológiai elemzésüket megkönnyíti, hogy más fajokkal szemben számos előnyrel rendelkeznek, így:

- elterjedésük sulypontja a boreális-szubboreális erdőzóna, illetve az elegyes erdők termőhelyileg szegényebb területei. Mindkét övben aránylag kevésbé komplex társulásokat alkotnak;

- hatalmas areájuk révén igen szélsőséges ökológiai viszonyokat fognak át, így az adaptáció tanulmányozására nagyon alkalmasak;

- mindkét faj alapvetően pionir jellegű, ami feltételezi, hogy genetikai strukturájuk egyszerűbb, kevésbé komplex mint a klimax fajoké;

- aránylag könnyű szaporíthatóságuk, kezdeti gyors növekedésük révén megfelelően értékelhető kísérletek állnak rendelkezésre.

Az adaptációs folyamat modellszerű megfogalmazása a matematika nyelvén lényeges a jelenségek megértése és általánosíthatóság szempontjából. Ehhez olyan szabatos kísérletsorra van szükség, mint amilyenek az elemzésére Ontario tartományban lehetőségem nyílt.

A vizsgálatok lehetővé tételéért, munkám sokoldalú támogatásáért köszönet illeti a Torontoi Egyetem Erdőmérnöki Karát, a Maple-i Ontario Tree Improvement and Forest Biomass Institute-ot és a Petawawa-i National Forestry Institute-ot. A szovjet populációk anyagával létesített kísérletekhez rendelkezésre bocsátott szaporítóanyagért, valamint publikálatlan felvételi adatok rendelkezésre bocsátásáért hálával tartozom a puskinói VNIILM Intézet Maggazdálkodási Laboratóriumának.

A hazai terepi kísérletek létesítése, felvételezése és értékelése nem lett volna lehetséges az ERTI Sárvári Kísérleti Állomásán és Kámoni Arborétumában dolgozó munkatársaim aktív támogatása nélkül, akiknek ezuton is kifejezem köszönetemet.

2. GENETIKAI VÁLTOZATOSSÁG ÉS ADAPTÁCIÓ

"Bár kilátástalannak tűnik, hogy a természetes szelekció működését valaha is teljes mértékben megismerjük, követlen megfigyelés révén juthatunk olyan adatokhoz, amelyek a faj fennmaradását és fejlődését jellemzik".

/Fisher 1958/

2.1 Az adaptáció fogalma

A populációk környezetünkhöz való alkalmazkodása /adaptációja/ fontos része annak az önszabályozó rendszernek, amely az ökoszisztémákat életképes és működőképes állapotban tartja. Lényege az, hogy az ökoszisztémában részt vevő populáció egyedi és populáció szinten olyan öröklött tulajdonságkombinációkra tesz szert, amelyek egy adott élettérben lehetővé teszik túlélését és egy optimális helyzet elfoglalását, a populáció evolúciós múltja által meghatározott adottságaival összefüggésben.

A biológiai evolúció S. Wright szerinti értelmezése /"az evolúció a populáció transzformációja"/ magába foglalja az adaptáció iménti definícióját. Juhász-Nagy /1981/ két kiegészítő posztulátuma is érvényes mind az adaptációra, mind pedig az evolúcióra:

1. a transzformáció géngyakoriság-változást kell magába foglaljon,
2. a változás egy "adott /evolúciós/ szituációban kibontakozó optimumkeresés" kell legyen.

A meghatározásból még hiányzik az irányultság közelebbi meghatározása. Az adaptáció általunk alkalmazott fogalma oly módon választható külön az evolúciótól, hogy míg az előbbiben lefolyó genetikai változások /transzformációk/ a populációkban még nem okoznak visszafordíthatatlan változásokat, addig az evolúció irreverzibilis változásokhoz vezet.

Az irreverzibilitás térben tulajdonképpen mindaddig nem áll be, amíg a rész-populációk migráció révén kapcsolatban vannak egymással. Más a helyzet az idő vonatkozásában, amely lefolyásában visszafordíthatatlan. Ilyen értelemben az adaptáció és evolúció elkülönítése élesebb: előbbi az időskálán a faj evolúciós múltját tekintve viszonylag rövidebb szakaszt, véges számu nemzedéket fog át.

Nyilvánvaló a két fogalom elkülönítésének bizonytalansága, ami egyuttal arra is utal, hogy az evolúciós gondolatot nem lehet

kizárni a génökológiai problémák tanulmányozásakor. Végeredményben ugyanezek a mechanizmusok vezetnek, hosszabb távon tekintve, a fajon belüli vagy a fajon is túllépő evolúcióhoz.

2.2 Adaptáció a természetes szelekció folyamatában

A természetes szelekció darwini értelemben a populáció egyes tagjainak eltérő életképességét és szaporodóképességét jelenti, amely a környezeti alkalmazkodás különböző mértékével függ össze. Az értelmezésből adódik, hogy a természetes szelekció nem "szelektál", hanem egy folyamat, amely során egy adott környezetben az egyes genotípusok eltérő számu utódnemzedéket képesek létrehozni. A folyamat mindenkori eredője az adaptálódott populáció.

Helytelen az a szemlélet, amely a természetes szelekciót valamiféle "a faj érdekében" működő mechanizmusnak fogja fel. A folyamat értelmezése kizárólag az egyed szempontjából megítélt hasznosság oldaláról lehetséges. Éppen ezért az a kérdés, hogy a populációban lezajló szelekciós folyamatok a populációk hosszabb távu fennmaradását elősegítik-e vagy nem, nem dönthető el.

Magának az adaptív értéknek az elbirálása sem problémamentes, mert egyrészt az értékelés nem vetközhet le bizonyos antropomorf elemeket /"ha én lennék a cinke, ezt jónak tartanám"/, másrészt a hasznosság mértéke nehezen dönthető el. Az egyes bélyegek fontosságának megítélésénél óvatosságra int az a körülmény is, hogy a természetes szelekció során észrevehetően csekély rátermettségkülönbségek is érvényesíthetik hatásukat.

A természetes szelekció és az /egyedi/ adaptáció, illetve a rátermettség összefonódása a darwini evolúcióelmélet idevonatkozó meghatározásának /"a legrátermettebb fennmaradása"/ alkalmazását rendkívül nehezé teszi. "Csak annyit állíthatunk, hogy létezik olyan szelekciós folyamat, amely növeli a populáció hosszú távu fennmaradásának valószínűségét egy adott környezetben, tehát alkalmazkodáshoz vezet" /Pásztor 1985/.

A természetes szelekció valóságát Lewontin szerint három megfigyelés erősíti meg /Mayo 1983/:

- a populációt alkotó egyedek között örökletes változatosság áll fenn,
- az utódok hasonlítanak a szülőkre^x, végül
- az egyes genotípusok eltérő számu utódot hagynak hátra.

^xKülönös módon ennek a legkönnyebben belátható tételnek a bizonyítása okozza az erdészeti növénynevelésben a legnagyobb gondokat /1. Mátyás 1986: szülő-utód regresszió kérdése/.

Ehhez negyedikként hozzátehetjük, hogy a változatosság egy része az egyed számára kedvező, más része közömbös vagy kedvezőtlen - ez végeredményben a darwini kiválogatódási koncepció lényegéhez vezet el. A természetes szelekció a darwinista hipotézis szerint az evolúció egyik /de nem egyedüli!/ hajtóereje.

Fentiekből következik az is, hogy az adaptáció hatása csak azoknak a tulajdonságoknak a változatosságán tanulmányozható, amelyek az egyed /genotípus/ rátermettségeinek fenntartása szempontjából jelentősek. A túlélés szempontjából alárendeltebbnek tűnő bélyegek variabilitása e tekintetben nem ad eligazítást.

2.3 Az adaptáció mint kibernetikus rendszer

A természetes szelekció szűrőjén átkerülő populáció-nemzedékek strukturájának alakulása kibernetikus rendszerként fogható fel. Az adaptáció a rendszer olyan változási folyamata, amely lehetővé teszi a változó körülmények közötti legjobb, vagy legalábbis megfelelő működést /Lerner 1971/.

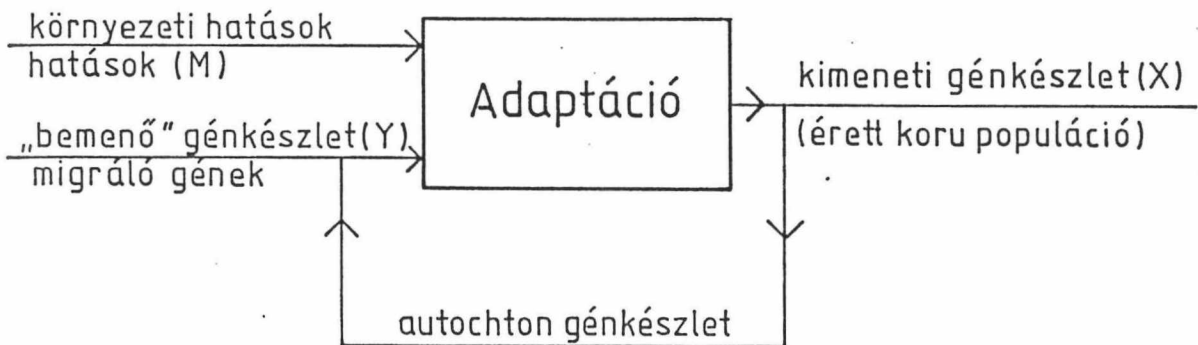
A rendszerben tulajdonképpen a természetes szelekciós folyamat képezi a "fekete dobozt". A kiindulási génkészlet mellett a bemenő hatások a legtágabb értelemben vett környezeti tényezők /ezek között értelmezhető az ember behatása is/, a kimeneti oldalon pedig a pánmixiára képes, érett kort elért, adaptálódott populáció génkészletét találjuk /1/a ábra/.

A vezérlés alapja, mint minden élő szervezetnél, a rátermetség optimalizálása. Mivel a környezeti hatások jó része véletlenszerű /sztohasztikus/, az adaptáció nem történhet előre megszabott stratégia /program/ alapján, hanem csak visszacsatolás révén érvényesülhet. A természetes szelekció során fennmaradó egyedek kiválasztódása kibernetikai értelemben az állapot térben /= adaptációs felületen/ elhelyezkedő maximális hatékonyságu K pont keresése /1/b ábra/. Ilyen pont természetesen több is lehet.

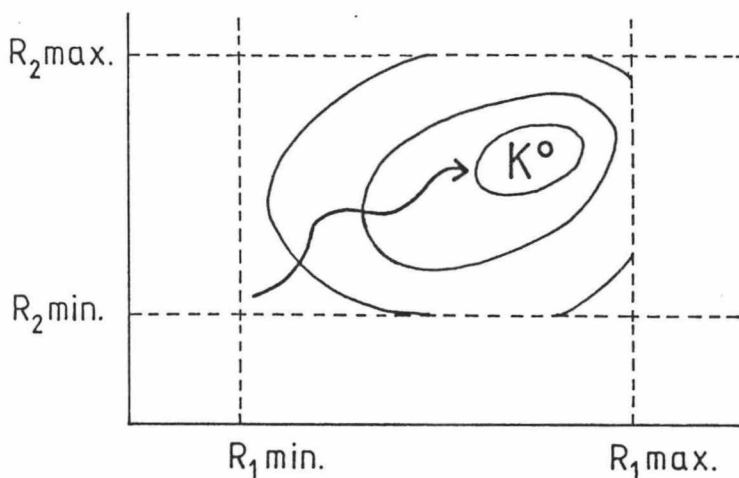
Célirányos keresés csak megfelelő információk hasznosításával lehetséges. Ezek az információk a következő nemzedék létrehozásában résztvevő gének, amelyek a rendszerben a "jel" szerepét töltik be.

Nyilvánvalóan a vezérlés hatásosságát az információ milyensége határozza meg. Alapvetően az információ mennyiség a hordozó elemek /N/ számával arányosan, additív módon növekszik:

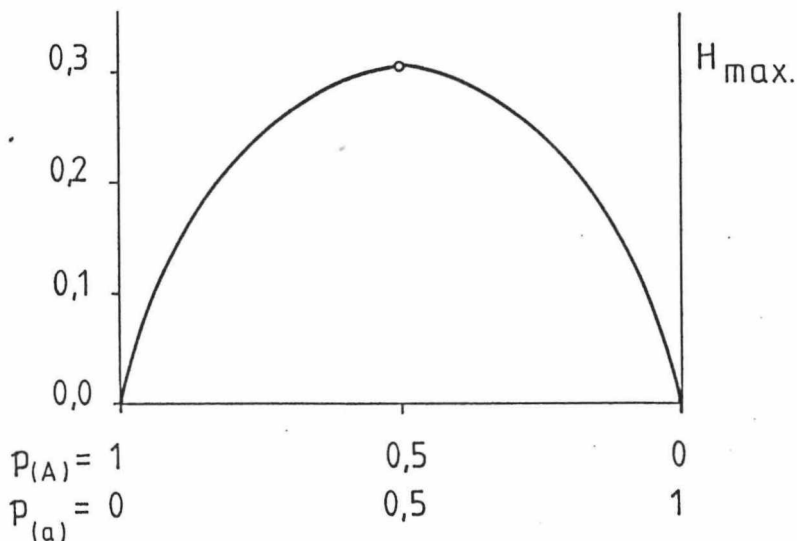
$$H_{\max} = \log N$$



1/a ábra. Az adaptáció mint kibernetikai rendszer



1/b ábra. A maximális hatékonyságu K pont keresése az állapot térben



1/c ábra. H információ mennyiség alakulása két allél gyakorisága függvényében

Az információmennyiség azonban az esemény valószínűségével is összefügg. N számú X eseményre Shannon képlete határozza meg:

$$H(X) = - \sum_{i=1}^{i=N} p(x_i) \log p(x_i), \quad \text{ahol}$$

$p(x_i)$ az x_i esemény valószínűsége.

Ha az x_i -k közül az egyik valószínűsége 1, a többieké 0, akkor $H(X)$ információmennyiség 0 lesz. Maximális értékét akkor veszi fel, ha a valószínűség valamennyi esetre egyforma, azaz $p(x_i) = 1/N$, ekkor

$$H(X) = - \log \frac{1}{N} = H_{\max}$$

A H érték nemcsak az információmennyiséget, hanem az eredmény kezdeti meghatározatlanságát, statisztikai sokféleségét is jellemzi. Kibernetikai értelmezésben H az X véletlen kimenetelű esemény valószínűségi változója, azaz entrópiája. Mint a rendszer várható állapotára vonatkozó információhiány, a fizikai entrópiafogalommal összefüggésben van.

Egy allélpár $/A, a/$ esetére vonatkoztatva $/1/c$ ábra/ azt tapasztaljuk, hogy amennyiben az utód genotípusa létrehozásában csak az egyik gén vehet részt, és a másik hiányzik $/p(A) = 1; p(a) = 0$ illetve $p(a) = 1, p(A) = 0$ esetben/, vagyis ha homozigóta jöhet csak létre, a H értéke a képlet alapján 0 lesz. Ugyanakkor a H maximális értékét akkor éri el, ha a két allél azonos valószínűséggel fordul elő $/p(A) = p(a) = 0,5/$, ekkor

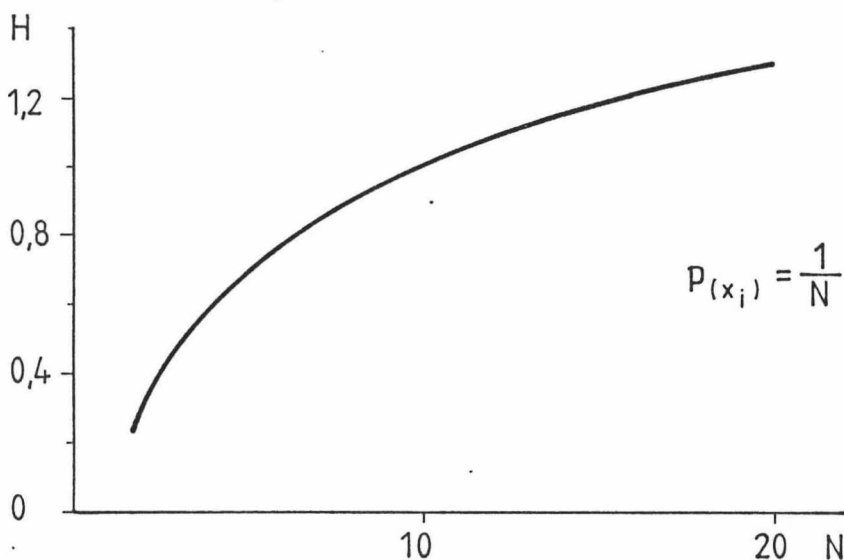
$$H_{\max} = 0,30$$

Figyelemre méltó, hogy azonos gyakorisági valószínűség mellett a tagok számának emelkedésével a H_{\max} értéke additív jellegének megfelelően emelkedik $/2. \text{ ábra}/$.

A sztohasztikus, valószínűségi jelleg azonban nemcsak a kimenő, hanem a bemenő értékre is ugyanugy érvényes. A bemenő változó valószínűségét is figyelembe vevő információmennyiség képlet ennek megfelelően

$$H(X, Y) = \sum_{i=1}^M \sum_{j=1}^M p(x_i, y_j) \log \frac{p(x_i, y_j)}{p(x_i) p(y_j)}, \quad \text{ahol}$$

$p(x_i, y_j)$ = egy adott be- és kimeneti eredménykombináció együttes valószínűsége



2. ábra. Az információmennyiség $|H|$ értékei az elemek száma $|N|$ függvényében, ha az egyes elemek \neq gének, allélok/ gyakorisági valószínűsége azonos

Ez esetben ugyanigy érvényes, hogy $H(X,Y)$ értéke annál nagyobb, minél egyenletesebb a valószínűségek megoszlása, illetve minél több eleme van az összefüggésnek.

Gyakorlatban ez azt jelenti, hogy kibernetikai értelemben a populációban tárolt információ mennyisége, és ezzel együtt reagálási készsége a környezeti hatásokra annál nagyobb, minél nagyobb a populáció diverzitása, tagjainak száma; egy lokuszra vonatkoztatva pedig a polimorfizmus mértékével, vagyis a lehetséges allélek számával növekszik az információ.

Az is kézenfekvő, hogy az információ értéke a bemeneti /környezeti/ hatások bizonytalanságával arányos. Változatlan környezeti tényezőre vonatkoztatva a diverzitás értéktelenné válik, $H(X,Y) = 0$ -val.

Az adaptáció szempontjából fontos tulajdonságok esetében a Shannon-képlet alapján feltételezhető, hogy a tapasztalt diverzitás mértéke a környezeti feltételekben jelentkező bizonytalanság fokát valamilyen formában visszatükrözi, azaz fluktuáló, heterogén környezeti hatások kibernetikai értelemben optimális kivédése lehetőleg minél nagyobb effektív populációméretet és széles genetikai diverzitást tételez fel mint legmegfelelőbb stratégiát. Erre a kérdésre a későbbiekben visszatérünk.

2.4 A rátermettség érvényesülése az adaptációs folyamatban

A genetikai variabilitás összefüggését az adaptációval Fisher tárta fel. Alaptétele kimondja, hogy a populáció alkalmazkodóképességének gyorsasága a rátermettség /fitnesz/ additív genetikai variációjának függvénye.

Egy genotípus fitnesze elméletileg egy skálán "mérhető". Ahány dimenziója van egy ökológiai térnek, annyiféle értéket vesz fel a genotípus fitnesze is /tehét az n-dimenzióju niche mellett egy n-dimenzióju fitnesz-tér is elképzelhető/. A rátermettség tényleges gyakorlati meghatározása sok nehézségbe és bizonytalanságba ütközik, mindamelllett elméleti modellként igen alkalmas az adaptációs folyamat illusztrálására.

Az egyed rátermettségét a továbbszaporodásra való inherens képességként értelmezve, egy populáció rátermettsége egy adott élet-térben /Fisher 1958/

$$W_i = \sum_j q_j W_{ij} \quad \text{képlet szerint alakul,}$$

ahol q_j = a j-edik fenotípus gyakorisága,

W_{ij} = a j-edik fenotípus rátermettsége az i-edik niche-ben.

Az adaptációs folyamat során a populáció akkor éri el optimális genetikai összetételét, ha átlagos rátermettsége a rendelkezésre álló életterek tekintetében maximális. Két niche esetére Lewins ezt a következő "adaptív egyenlettel" fejezi ki:

$$A(W_1; W_2) = p W_1 + (1-p) W_2 = K, \quad \text{azaz}$$

az átlagos rátermettség a két niche-ben mérhető rátermettség / W_1 és W_2 /, valamint ezen életterek gyakorisága /p ill. 1-p / függvénye. A megelőző képlet szerint pedig egy adott niche-ben mért rátermettség a fenotípusok gyakoriságának /q/ és rátermettségének /W/ függvénye. Az átlagos rátermettséget tehát az alábbiak szerint rendezhetjük számítható képletbe:

$$\bar{W} = pqW_{11} + (1-p) qW_{21} + p(1-q)W_{12} + (1-p)(1-q)W_{22}, \quad \text{ahol}$$

p = az egyik környezeti tényező fellépésének gyakorisága,

q = az egyik fenotípus gyakorisága,

W_{ij} = a négy gyakorisági maximum- ill. minimumérték mellett megállapított rátermettség

Az alábbiakban kétféle niche-re és kétféle fenotípusra kidolgozott példában "pinea" és "picea" típusu /durvaágas, gyorsan növő és finomágu, lassan növő/ erdeifenyő fenotípusok átlagos rátermettségének alakulását mutatjuk be hőtörésveszélyeztetett és hőtöréstől nem veszélyeztetett /enyhe telü/ környezetre.

A két fenotípus rátermettsége elegendetlen előfordulásuk esetén a következő a két szélsőséges niche-ben.

Élettér /niche/	Durvaágu fenotípus	Finomágu fenotípus
Hőtörésveszély nincs	$W_{11} = 1,0$	$W_{12} = 0$ a fenotípus növekedésben elmarad, a konkurens fafajok kiszorítják
Rendszeres hőtörésveszély	$W_{21} = 0$ a hőtörés-érzékenység miatt a faj kiszorul az állományból	$W_{22} = 1,0$

A fenti egyenlet alapján a \bar{W} értéket az 1/A táblázat minden kombinációjára kiszámolhatjuk, így pl. a hőtörések 50 %-os gyakorisága / $p = 0,5$ / és a durvaágu fenotípusok 75 %-os gyakorisága / $q = 0,75$ / mellett az átlagos rátermettség:

$$\bar{W} = 0,5 \cdot 0,75(1,0) + 0,5 \cdot 0,75(0) + 0,5 \cdot 0,25(0) + 0,5 \cdot 0,25(1,0)$$

$$\bar{W} = 0,50$$

Az adatokból kiolvasható a populáció rátermettségének alakulása változó környezeti feltételek között.

Hőtörésmentes környezetben a tisztán durvaágu, erőteljes növekedésű populáció a legrátermettebb, ahogy ezt a gyakorlatban is tapasztalhatjuk pl. a francia vagy rajnavidéki származások esetében. Figyelemre méltó, hogy közepes hőtörésveszély mellett bármely fenotípus gyakoriság azonos fitnessértéket képvisel, ez esetben a populáció összetételét véletlen hatások fogják megszabni.

A rátermettség szélső értékei természetesen korántsem kell szimmetrikus értéket felvegyenek, mint azt az 1/B táblázatban bemutatott példán láthatjuk. Ez esetben ugyanazt a két fenotípust vizsgáljuk egy másik niche-dimenzióban; a durvaágu, hosszú vegetációs idejű fenotípus a kései fagyoktól károsodik, míg a finomágu rövidebb vegetációs idejű, ezért a kései fagyok nem károsítják.

Mivel az enyhe éghajlatu /atlanti/ niche variánsban a kései fagyok veszélye nagyobb, a két rátermettségi mutató ebben a kombinációban egymásra helyezhető /1/C táblázat/.

1. táblázat. A niche- és fenotípus gyakoriság hatása a populáció átlagos rátermettségére / \bar{w} /

A/ Durvaágu fenotípus gyakorisága és a hőtörésveszély

Fenotípus gyakorisága /q/		Niche gyakorisága /p/				
		Erős hőtörés- veszély	Időszakos hőtörésveszély			Nincs hőtörés- veszély
			0	0,25	0,50	
Kizárólag durvaágu	1,0	0	0,25	0,50	0,75	1,0
	0,75	0,25	0,375	0,50	0,625	0,25
	0,50	0,50	0,50	0,50	0,50	0,50
	0,25	0,75	0,625	0,50	0,375	0,25
Durvaágu hiányzik	0	1,00	0,75	0,50	0,25	0

B/ Durvaágu fenotípus gyakorisága és a kései fagyveszély

Fenotípus gyakorisága /q/		Nincs kései fagyveszély					Kései fagyve- szélyes th.
		0	0,25	0,50	0,75	1,0	
Kizárólag durvaágu	1,0	1,0	0,75	0,50	0,25	0	
	0,75	0,95	0,76	0,58	0,39	0,20	
	0,50	0,90	0,78	0,65	0,53	0,40	
	0,25	0,85	0,79	0,73	0,66	0,60	
Durvaágu hiányzik	0	0,80	0,80	0,80	0,80	0,80	

C/ A két niche-dimenzió együttes hatása a rátermettségre

Fenotípus gyakoriság a populációban /q/		Niche gyakorisága /p/				
		Hőtörésveszély, nincs kései fagy			Nincs hőtörés, de rendszeres kései fagyok	
		0	0,25	0,50	0,75	1,0
Kizárólag durvaágu	1,0	0	0,19	0,25	0,19	0
	0,75	0,24	0,29	0,29	0,24	0,15
	0,50	0,45	0,39	0,33	0,27	0,20
	0,25	0,64	0,49	0,37	0,24	0,15
Durvaágu hiányzik	0	0,80	0,60	0,40	0,20	0

Érdemes megfigyelni, hogy $p = 0$ és $p = 0,5$ közötti életterekben a tisztán finomágu populációk a legrátermettebbek, $p = 0,5$ felett a mindkét fenotípust azonos arányban tartalmazó populációk.

Az 1. táblázat értékeit két fenotípusra /domináns öröklésmentre/ adtuk meg. Egy lokusz - két allél esetén, három genotípusra a Hardy-Weinberg törvény alapján írható fel az átlagos rátermettség egy /i-edik/ niche vonatkozásában:

$$\bar{w}_i = q^2 w_{1i} + 2q(1-q)w_{2i} + (1-q)^2 w_{3i}, \text{ ahol}$$

q = az egyik allél gyakorisága,

$1-q$ = a másik allél gyakorisága,

w_{li} = az egyik /homozigóta/ genotípus rátermettsége az adott /i-edik/ nicheben stb.

Két eltérő niche-re a genotípusok és a niche-k gyakorisága alapján az átlagos rátermettség függvénypontjai az alábbiak szerint alakulnak:

$$\bar{w} = pq^2 w_{11} + 2pq(1-q)w_{21} + p(1-q)^2 w_{31} + (1-p)q^2 w_{12} + (1-p)2q(1-q)w_{22} + (1-p)(1-q)^2 w_{32}, \text{ ahol}$$

p = az egyik niche gyakorisága,

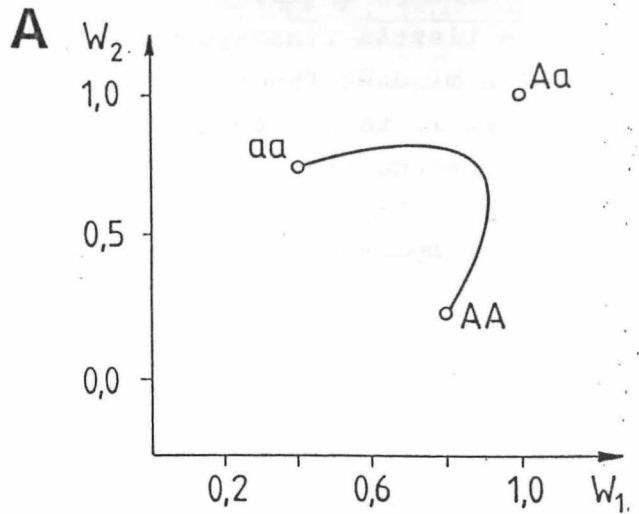
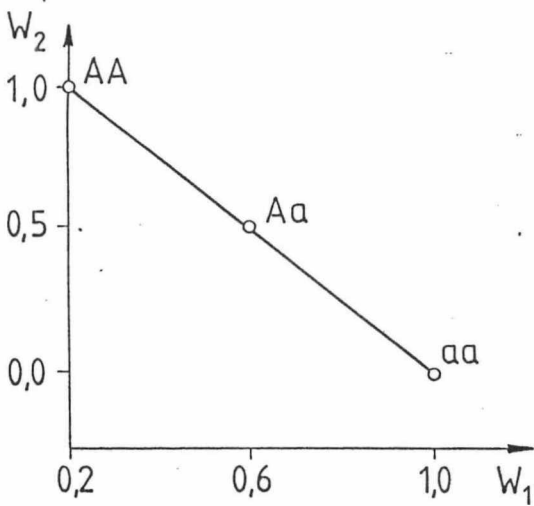
$1-p$ = a másik niche gyakorisága

Amennyiben a heterozigóta genotípus rátermettsége nem középértéke a két homozigótáénak, a géngyakoriság függvényében felhordott rátermettség pontjai görbét alkotnak /3. ábra/. A görbét Levins fitness-készletnek /fitness set/ nevezte el.

Példánkat monogénikus öröklésmentre, azaz osztályokba csoportosítható fenotípusokra és elkülönülő niche-típusokra építettük fel. A gyakorlatban a kvantitativ fenotípusokra összefüggő szórásmezőt találunk, és ugyanez érvényes a környezeti tényezők jó részére is.

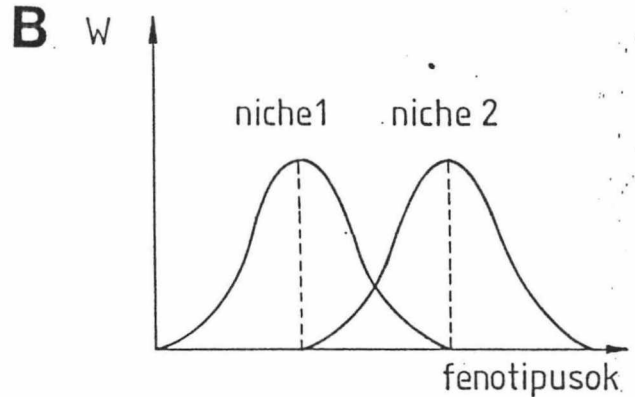
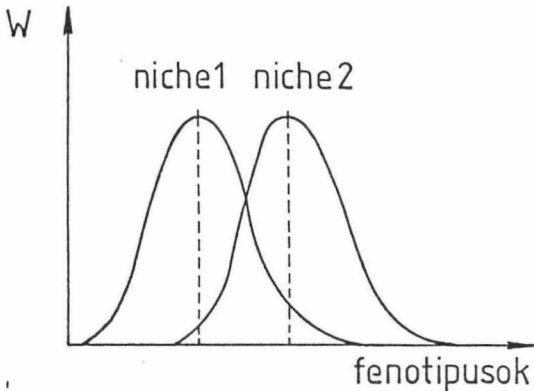
A 3. ábrán 2 niche esetében mérhető fenotípusos szórást mutatjuk be a hozzátartozó fitness-függvények képével. Látható, hogy a függvény alakja a niche-k közötti különbségtől függ. Kis niche különbség esetén a függvény konvex, nagyobb különbség esetén konkáv formát vesz fel, ha a szórásgörbék metszéspontja az inflexió alatt van.

Adott niche gyakoriságok esetére a függvénygörbe érintői határozzák meg az optimális \bar{w} -t nyújtó fenotípust. Konvex függvény ese-

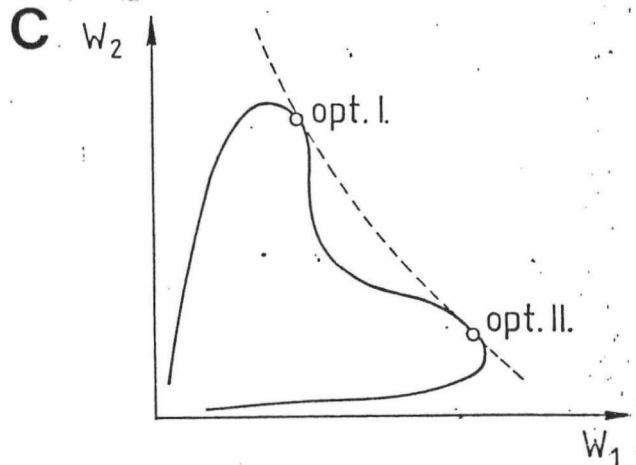
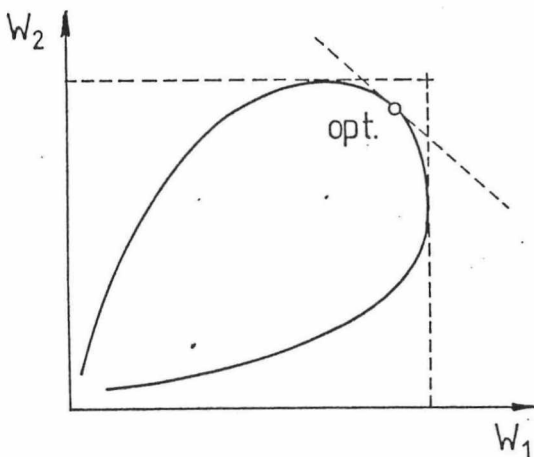


3. ábra. Géngyakorisággal változó rátermettség két niche-ben, ha a három lehetséges genotípus rátermettsége additívan illetve nem additívan alakul.

genotípus	W_1	W_2	genotípus	W_1	W_2
AA	0,2	1,0	AA	0,8	0,4
Aa	0,6	0,5	Aa	1,0	1,0
aa	1,0	0	aa	0,4	0,8



Különböző fenotípusok rátermettsége két niche-ben, aránylag hasonló és hangsúlyozottabban eltérő feltételek esetén.



Az előző esetekre megadott fitness-készletek. Ha a niche-különbségek nem nagyok, egy optimális rátermettséggel rendelkező fenotípus / $W = \text{opt.}$ / van, míg ha nagy a különbség, a fitness-készlet konkáv és több optimális fenotípus lehetséges

tében egy optimum van, viszont konkáv függvény esetén több megoldás lehetséges, vagyis az optimális rátermettséget több fenotípus egyidejűleg is elérheti. Kiinduló példánkban már két lehetséges fenotípus esetére is bemutattunk ilyen helyzetet / $p = 0,5$ esetén az A/ és B/altáblában, 1. táblázat/.

A kérdéses faj genetikai adottságaitól függően a megjelenő változatosság polimorfizmus vagy változat-szinten elkülönülő, de együtt előforduló populációk /korai-kései viritó változatok/ formájában jelentkezhet, vagy a rekombináció során hasadó utódnemzedék-spektrumból válogathat a szelekciós hatás, ez esetben diszruptív jelleggel.

A bemutatott példákból kiviláglik, hogy eltekintve attól a valószínűtlen esettől, hogy egy adott környezetben mindössze egyetlen fenotípus rendelkezik a legnagyobb rátermettséggel, még kiszámítható környezeti feltételek mellett sem tételezhetünk fel genetikailag homogén populációkat. Mivel a fenotípusok rátermettsége a különböző környezeti tényezőkkel szemben nem azonos, a populációszerkezetet minden "zavaró" külső hatás elmaradása, és a tényezők változatlan-sága mellett is különböző fenotípusok különböző gyakoriságu jelenléte fogja jellemezni.

Az adaptációs folyamatot tehát az egész populáció rátermettségének optimalizálására való irányulás jellemzi, amely az egyes egyedek rátermettsége függvényében érvényesül.

2.5 Az alkalmazkodóképesség változatossága: fenotípusos stabilitás

Az eltérő termőhelyeken, azonos genotípusokon észlelhető relatív fatermőképesség-változást, vagyis a genotípusok, populációk teljesítmény-sorrend változását a nemesítési szakirodalom termőhely-genotípus kölcsönhatásként tárgyalja. /Használják még a flexibilitás, plaszticitás - és sajnos nagyon helytelenül, a genotípusos stabilitás fogalmát is. Ezen túlmenően az ökológiai valencia fogalma is azonos jelentéstartalmat hordoz./ Az ökológiai genetikában a fenotípusos stabilitás fogalom látszik helyesebbnek.

Fenotípusosan stabilnak tekintünk olyan genotípusokat, amelyek eltérő ökológiai feltételek között relatív teljesítményüket /a kezelek sorrendjében elfoglalt helyüket/ fenntartják, vagyis nem mutatnak jelentős termőhely-genotípus kölcsönhatást.

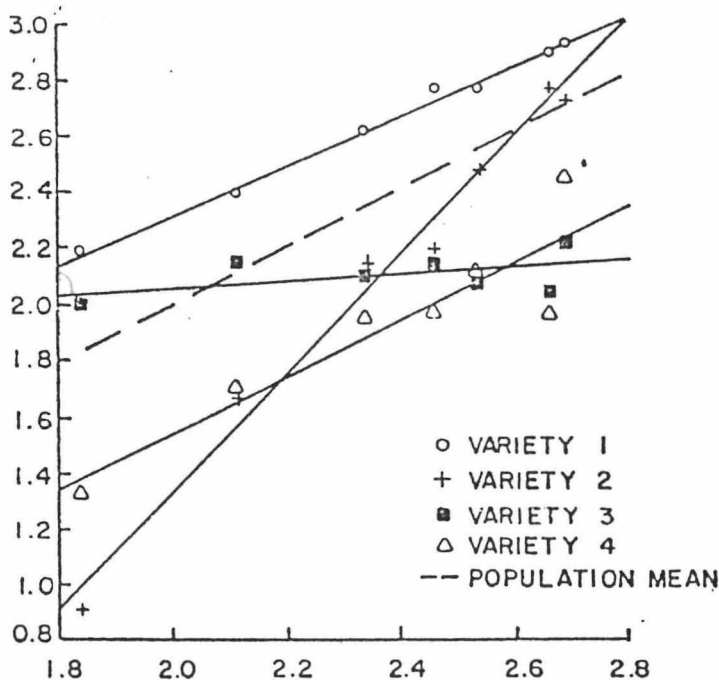
Az adaptációt eredeti megfogalmazása szerint populációkban lezajló folyamatokra értjük. A fenotípusos stabilitás természetszerűleg ezzel összefügg, de mégis bizonyos mértékig elkülönülő bélyeg, ugyanis az egyedek homeosztázisa határozza meg. Épp ezért a stabi-

litás szempontjából nemcsak populációkat, hanem egyedeket /azaz klónokat/ is egybevethetünk.

A stabilitás rendkívül nagy jelentőségű a gyakorlati termesztés szempontjából, mivel a faegyedek helyhezköttetek és változó niche-feltételek között kell fennmaradjanak /gondoljunk a mesterséges felujításra/, így a környezeti heterogenitás térbeli és időbeli változatosságát egyaránt el kell viseljék. Nyilvánvalóan azok a populációk, egyedek a legalkalmasabbak a termesztés számára, amelyek a termőhelyek széles spektrumán nyújtanak egyenletes, jó teljesítményt. Minél inkább specializált egy populáció vagy klón bizonyos termőhelyi körülményekre, annál inkább beszűkül használhatósága és egyúttal bonyolultabb a termesztése, ami megnöveli a helytelen fajtamegválasztásból eredő hibák lehetőségét.

A fenotípusos stabilitást rendszerint egy lineáris modelltől való eltérés mértékével jellemzik.

Finlay és Wilkinson /1963/ a stabilitás mérőszámaként a teljesítmény és a környezeti változás regressziós koefficiensét javasolta /4. ábra/.



4. ábra. Finlay és Wilkinson /1963/ eredeti ábrája a genotípus és a környezet kölcsönhatásáról. Vízszintes tengely: a termőhelyi potenciál szerinti átlaghozam; függőleges tengely: a fajta hozama. A két változó között számított lineáris regresszió hajlásszöge jellemzi a szerzők szerint a stabilitást. Eszerint a 3.sz. fajta tekinthető a legstabilabbnak.

Wricke /1962/ "ecovalence" mutatóját a termőhely-genotípus kölcsönhatásból adódó eltérésnégyzetekből kalkulálja:

$$E \% = \frac{\sum_j (y_{ij} - \bar{y}_{i.} - \bar{y}_{.j} + \bar{y}_{..})^2}{\sum_{ij} (y_{ij} - \bar{y}_{i.} - \bar{y}_{.j} + \bar{y}_{..})^2}$$

vagyis a j-edik genotípus hozzájárulása a teljes kölcsönhatásból adódó eltérésnégyzetösszeghez /i számú genotípus, j számú kísérlet esetén; a képletben szereplő pontok az átlagolás helyét jelzik/.

A stabilitás meghatározásának legkényesebb pontja a termőhely paramétereinek megfelelő meghatározása. Terepi kísérletsorozattal egy vagy néhány paraméter hatásváltozásának pontos kvantifikálása rendkívül nehéz, nemcsak azért, mert a termőhelyi tényezők komplexitása nem helyezhető hatályon kívül, hanem azért is, mert az egymást követő évek időjárása évente változó hatást gyakorol. Ezért egyrészt hosszabb időszak /legalább 10 év/ megfigyelése kívánatos terepen; másrészt igen célszerű a terepi adatok kiegészítése csemetekerti illetve klimakamra mérésekkel, ahol a körülmények ellenőrzése jobban megoldható.

3. AZ ELEMZETT KISÉRLETEK, ÉRTÉKELÉSI MÓDSZEREK ISMERTETÉSE

A vizsgálatok célkitűzésének megfelelően az elemzés a rátermettségben mutakozó különbségek feltárására irányult. Ennek közvetlen mérése, különösen erdészeti fafajoknál aligha kivihető. Már Ayala /1969/ is javasolta, hogy a rátermettség mérésére "a populáció azon képességét hasznosítsuk, amely segítségével a rendelkezésre álló tápanyagot és energiát saját élő anyagává képes alakítani", azaz a szárazanyag-produkciót. Ez a fatermőképességnek felel meg, melynek rész-komponensei közül közismerten a magassági növekedés genetikailag a legszorosabban meghatározott. A kísérletekben ennek meghatározására összpontosítottunk. A szövegben szereplő "növekedés" fogalom általában egy adott korban mért magassággal jellemzett szárazanyag-produkcióra vonatkozik.

A magassági növekedésre megállapított adaptív változatosság viszonyítására, a különböző bélyegeknél eltérő mértékben fellépő szelektív hatások dokumentálására több, a növekedéssel közvetlenül vagy közvetetten összefüggő morfológiai és fenológiai bélyeg változatosságát is elemeztük: így a vegetációs időszak hosszát, a törzs, a koronaszervezet jellemzőit stb.

A soron következő értékelésekben - amennyiben külön említés nem szerepel - a populációk egyes kísérletekben mért átlagteljesítményével /kezelésátlagával/ dolgoztunk. Ebből a szempontból a populáción belül tapasztalható szórásnak nincs nagy jelentősége.

Az adaptációs folyamat populáción belül lezajló része csak kifinomult módszerekkel mutatható ki. A származások átlagadatai e tekintetben nem adnak eligazítást, de a klimatikus-termőhelyi adaptáció értékeléséhez hasznosíthatók. Korábban azon az állásponton voltam, hogy az adaptációval a populációk közötti változékonyságot felmutató tulajdonságok hozhatók elsősorban összefüggésbe /Mátyás 1979c/. Ma már árnyaltabban fogalmaznék, de továbbra is tény marad, hogy a termőhelyi adaptációt elsősorban a klimatikus adaptáció formájában tudjuk tanulmányozni, a származások növekedése és származási helyük ökológiai feltételei összehasonlítása révén. Ennek a kérdésnek a fatermesre való hatása révén közvetlen gazdasági jelentősége van.

Bár a populációk közötti genetikai különbségek elemzése tekintetében hazai kezdeményezések és fontos eredmények is vannak, az elemzés kiszélesítését egyebek mellett az teszi szükségessé, hogy a hazai kísérleti helyszínek ökológiai körülményei nem elegendően eltérőek ahhoz, hogy a populációk környezetváltozás által kiváltott

adaptív reakcióját megfelelően vizsgálni lehessen. Ugyanez érvényes a többi, aránylag kis méretű európai ország kísérleteire is. Kivételt Skandinávia képez, ahol igen éles ökológiai grádiens érvényesül az országhatárokon belül. Nem véletlen, hogy a génökológia tekintetében a legértékesebb kutatási eredmények, szintézisek Skandináviában születtek /pl. Langlet 1936, 1959, 1963/. Emiatt az elemzésekben nagy mennyiségi külföldi adatot kellett felhasználni. A külföldön található kísérletek helyszinelésére, az adatok begyűjtésére számos tanulmányut ill. ösztöndijas ut során került sor /Szovjetunióban, Skandináviában, NDK-ban, Franciaországban, Csehszlovákiában/. A génökológiai elemzés szempontjából legfontosabb Ontario-i banksfenyő kísérletsorozat részletes tanulmányozására a kanadai World University Service ösztöndijával nyílt lehetőségem: 17 hónapot töltöttem a helyszínen /Mátyás 1985a, Mátyás-Yeatman 1986/.

3.1 Az erdeifenyő genetikai változatosságát feltáró származási kísérletek

Az erdeifenyőt /Pinus silvestris L./ Európa-szerte évszázadok óta széles körben telepítik, sokszor eredeti elterjedési határaitól igen távolos területen is. A legtöbbször ismeretlen eredetű szaporítóanyagból nevelt erdőállományok minőségével kapcsolatban már a múlt században is sok panasz hangzott el. Leginkább a telepített erdeifenyvesek gyakorta rossz törzsalakját, durva ágasodásra való hajlamát kifogásolták. Az erdészeti kutatás a századforduló táján tárta fel, hogy az állományok törzsmínőségét, növekedését és ellenállóképességét a mag származása jelentős mértékben befolyásolja, és az erdeifenyvesek sokszor kifogásolt hibáit - a megfelelő erdőművelési irányelvek betartása mellett - a származás helyes megválasztásával lehet befolyásolni, illetve korrigálni. Ehhez természetesen nemzetközi összehasonlító kísérletekre volt szükség.

3.1.1 Előzmények és külföldi kísérletek

Az erdeifenyő morfológiai, fiziológiai és növekedésbeli változékonyságára vonatkozó alapadatokat a származási kísérletek szolgáltattak. Rendkívül nagy mennyiségű információ áll ezekben rendelkezésre, amelynek nagy részét mind a mai napig nem használták ki átfogó elemzések céljára. A legtöbb esetben csak a közvetlen erdőművelési-fatermési célokat szolgáló összehasonlításokat végezték el, ami az ilyen jellegű kísérletek idő- és költségigényességét tekintve tulságosan kevés.

Az első módszeres összehasonlító kísérleteket Wilmorin 1820-ban végezte birtokán Les Barres-ban. A csemeték közötti változékonyságról összegyűjtött adatait 1862-ben publikálta. Eredményei az idő tájt nem keltettek érdeklődést, és átmenetileg feledésbe merültek. A század utolsó harmadában Skandináviában már többen leírták a Németországból importált szaporítóanyag gyenge minőségét és a helyi származások fölényét. Oroszországban Turszkij 1878-ban több helyen létesített összehasonlító telepítéseket helyi és idegen származású populációkkal.

Módszeres kísérleteket létesített már Kienitz, Cieslar /1899/ és Örtenblad. Cieslar megállapította, hogy az északi származások közép-európai viszonyok között használhatatlanok. Örtenblad elsőként figyelte meg, hogy az erdeifenyő származások aktív növekedési periódusa származási helyük ökológiai körülményeivel függ össze és öröklötten meghatározott.

A század elején számos publikáció jelent meg az erdeifenyő származási kérdéssel kapcsolatban Cieslar, Engler, Dengler és Schotte tollából. A megnövekedett érdeklődést tükrözi, hogy a IUFRO az 1906. évi Württemberg-i kongresszus határozata alapján 1907-ben nemzetközi kísérletsorozatot kezdeményezett, amelyben Magyarország is részt vett. A kísérlet kezdeti eredményeit Wiedemann /1930/ összegezte.

Ugyancsak a századfordulón Ogievskij számos helyen létesített összehasonlító kísérletet az Orosz Birodalom európai kormányzóságai-ból származó anyagokkal. A kísérletek eredményeit a szétszórta fellelhető források alapján Giertych és Oleksyn /1981/ értékelte. Kolesznyikov 1928-30 között létesített egy származási kísérletet Kraszno-Trosztjanecben /Ukrajna/, amely megfelelően kezelve, jól dokumentálva maradt fenn /5. ábra/. Eredményeit Patlaj /1965/ értékelte.

Az 1936-ban Magyarországon szervezett IUFRO kongresszuson megállapodás született, hogy az erdeifenyővel kapcsolatos származási kutatást egy részletesebb kísérletsorozat keretében tovább folytatják. A létesített 18 kísérleti helyszín között Magyarország ismét szerepelt. Ezuttal tengerentúli kísérleteket is telepítettek az USA-ban és Kanadában. Az Egyesült Államokban létesített területekről Wright és Baldwin /1957/ készített részletes beszámolót, míg valamennyi terület adatait Giertych /1979/ összegezte.

A skandináv erdeifenyő állományok közötti és egyedek közötti öröklődő változékonyság alakulását a harmincas években alapos csemetekerti kísérletekben vizsgálta O. Langlet. Mind a növekedési, mind a morfológiai-fiziológiai tulajdonságokra vonatkozóan kimutatta a változékonyság folyamatos /klinális/ jellegét és összefüggését az ökológiai viszonyokkal /Langlet 1936, 1959, 1963/.



5. ábra. Fent: az 1909-es IUFRO erdeifenyő származási kísérletsor Roth Gy. által Malackán létesített parcelláinak maradványai 1978-ban /fotó: Mátyás Cs./
Lent: Kolesznyikov 1928/30-ban létesített Kraszno-Trosztjanec-i kísérletének egy részlete. Balra Kokcsetav /Kazahsztán/, jobbra: Szaratov. Az előtérben Szemipalatyinszk parcellája teljesen ki-
pusztult /fotó: Mátyás Cs. 1976/

1945 után a Szovjetunióban több regionális leltározó kísérlet indult /Timofejev 1974/. Az Össz-szovjet Erdészeti Kutatóintézet

/VNIILM/ Maggazdálkodási Laboratóriuma E.P. Prokazin irányításával 1961-től kezdte meg egy egész országra kiterjedő, átfogó leltározó származási kísérlet szervezését és kivitelezését. A IUFRO keretében pedig Bialobok kezdeményezett egy szélességi és egy hosszúsági kör mentén mintázott populációkkal kísérletsort. Mindkét vállalkozásban részt vettünk, a kísérleteket a későbbiekben ismertetjük.

3.1.2 Erdeifenyő származási kísérletek Magyarországon

1945 előtt létesített kísérletek

Magyarország a IUFRO szervezésében indult származási kísérletek révén jutott kísérleti anyaghoz 1909-ben és 1941-ben, melyet Roth Gyula ill. Magyar Pál telepített el.

Az 1909-es kísérletek helyszínéül Roth Gyula nagy előrelátással jórészt hagyományos termesztési tájakon kívül eső, síkvidéki homokterületeket választott Gödöllőn, Malackán /Malacky, CS; 5. ábra/ és Királyhalmán /ma Ásotthalom/. Egyedül a Likava-i /Likavka, CS/ kísérlet esik a szörványos kárpáti hegyvidéki előfordulás területére /27. ábra/. Az egykori magyar kísérletek közül a felvidéki Likava kivételével valamennyi elpusztult, illetve értékelhetetlenné vált. Ez annál is érzékenyebb veszteség, mivel kimondottan hegyvidéki adottságai miatt éppen a likavai sorozat eredményei adaptálhatók legkevésbé hazai viszonyaink között.

Az 1941-ben 19 származási helyről kapott kísérlet anyagát Királyhalmán, ill. Kecskemét környékén ültette el Magyar Pál. Ezek közül a bugaci terület maradt fenn /13. ábra/. Így napjainkban ez maradt az egyedüli kísérlet, ahol mód nyílik a különböző eredetű erdeifenyő populációk összehasonlítására hazai termőhelyi viszonyok között. A bugaci meszes homokon eltelepített kísérlet értékelése nehéz feladat, mivel egyes származások ismétlés nélkül szerepelnek, továbbá a viszonylag sík felszín dacára a parcellák termőhelye igen változó. A területet Magyar Pál 1953 és 1963 évi felvételi adatok alapján részletesen ismertette /Magyar 1964/. A kísérlet újraértékelése az utóbbi években egyre nagyobb mértékben fellépett gyökértapló-károsítás miatt vált halaszthatatlanná. Az újabb felvételek eredményeit Harkai Lajossal ismertettük /Harkai-Mátyás 1978, 1981/.

A kísérleti terület 18 külföldi származásából 5 boreális, illetve hegyvidéki eredetű, gyenge növekedésű populáció. A német-lengyel síkság erdeifenyőjét 7, a balti-bjelorusz térséget 5 származás képviseli. Kontrollként a Zala megyei Lenti szerepel /2. táblázat/.

2. táblázat. A bugaci erdeifenyő származási kísérletben szereplő, 1976 évi fakészlet szerint rangsorolt populációk adatai /forrás: Harkai-Mátyás 1978/

Telepítés éve: 1941

S z á r m a z á s i h e l y	Átl. magasság /m/ 1953	Átl. fa- készlet m ³ /ha 1963	Átl. magas- ság /m/ 1976	Átl. át- mérő d _{1,3} /cm/ 1976	Törzsszám hektáron- ként 1976	Átl. fa- készlet m ³ /ha 1976	Fakészlet a főátlag szá- lékában 1976
Val di Fiemme /Olaszo., Dolomitok/	5,1	162	15,9	21,2	870	275	130
Petkus /NDK, Potsdam/	4,5	198	16,3	20,2	905	260	123
Pförtén /Lengyeló., Alsó-Szilézia/	4,2	176	15,0	20,6	826	240	114
Ljubanl /Szovjetunió, Ny-Ukrajna/	3,9	156	14,5	18,6	1019	237	112
Griva /Szovjetunió, Lettország/	4,6	133	15,9	18,3	1000	236	111
Elmstein /NSZK, Rajna-Pfalz/	4,3	120	14,9	19,3	880	221	104
Zellhausen /NSZK, Hessen/	6,0	245	16,1	23,2	570	218	103
Mustjeki /SZU, Ny-Beloruszlia/	4,1	140	15,3	19,0	866	215	102
Rudczany /Lengyelország, Mazuria/	4,3	165	15,4	20,0	768	214	101
Diever /Hollandia, Drente/	4,4	185	14,6	20,9	692	207	98
Vecmokasz /SZU, Lettország/	3,7	144	14,7	17,9	918	200	95
Lenti /Magyarország, Zala megye/	5,1	162	15,5	18,5	1183	190	90
Göddenstädt /NSZK, Hannover/	4,5	149	15,8	19,8	677	185	87
Tincava /Románia, K-Kárpátok/	3,3	105	13,4	16,3	1040	179	84
Herselt /Belgium, Antwerpen/	4,8	118	14,4	19,0	700	167	79
Asnes /Norvégia, Hedmark/	3,2	150	12,4	17,5	790	160	76
Sääminki /Finnország, Mikkelli/	3,2	130	12,5	17,5	833	160	76
Kistalmács /Románia, Szeben m./	3,9	112	14,0	15,8	960	157	74
Hvitsand /Svédország, Vämländ/	4,4	148	14,7	18,8	575	128	60

Az 1936-38 között a IUFRO által összegyűjtött magminták száma egyébként 55 volt, a magyar kollekcióból ismeretlen okok miatt főleg a cseh és lengyel származások hiányoznak. A bugaci területtel egyidejűleg létesült kísérletek közül egyébként 11 Európában, 1 Törökországban, 2 Kanadában és 4 az USA-ban van.

Kísérletek 1945 és 1975 között

Az 1950-es évek elején meginduló erdeifenyő-nemesítés elsősorban a hazai előfordulások feltárására és összehasonlítására épült. Bánó István klónjait a hazai viszonyok között bevált, megbízható populációkból válogatta össze /Bánó 1956/. Külföldi eredetű származások módszeres kipróbálására ebben az időszakban nem került sor, de ezt a kérdést nem is itélték fontosnak /Retkes 1968/.

1963-ban Pagony H. magyar és külföldi származásokkal /összesen 12 minta/ állított be kísérletet, ahol a csemeték növekedését és Lophodermium-fogékonyságát vizsgálta.

Az MTA Erdészeti Nemesítési Bizottsága a hatvanas évek közepén javaslatot tett céltudatos származási kísérletezés beindítására, a konkrét beszerzési helyek ill. a javasolt telepítési körzetek megjelölésével /Tompa-Tuskó 1967/. Hamarosan mintegy 30 mintát sikerült beszerezni a Szovjetunióból, az anyag azonban súlyos árvizkárt szenvedett a murakereszturi csemetekertben és értékelhetetlenné vált.

Szovjet /VNIILM/ származási kísérletsorozat

Az Össz-szovjet Erdészeti és Melliorációs Kutatóintézet Maggazdálkodási Laboratóriuma /VNIILM, Puskinó/ E.P. Prokazin irányítása mellett a 70-es években az egész országra kiterjedő származási kísérlethálózat létesítésébe fogott, amelyhez a Szovjetunió több mint 120 pontjáról gyűjtöttek be erdeifenyő magot. A mintegy 50 helyen létesített kísérletsorozat méreteit tekintve felülmúl minden hasonló, korábbi vállalkozást. A VNIILM és az ERTI között a fenyőnemesítés területén fennálló kétoldalu együttműködési egyezményt kihasználva E.P. Prokazin révén sikerült megszerezni a mintázott populációk számunkra jelentős részét, összesen 66 tételt /II. függelék/. A kollekciót 3 hazai és 10 közép- ill. nyugat-európai származással kiegészítve Harkai Lajos tud. főmunkatárs közreműködésével 1976-ban ill. 1977-ben vetették el. A megnevelt csemeteanyagot 1978-ban Kerkafalván, Egyházashetyén és Gödöllőn, 1979-ben Recsk khat.-ban telepítették el. Az ERTI Gödöllői Arborétumában létesített kísérlet nem megfelelő kezelés miatt tönkrement, a kerkafalvi, egyházashetyei és

recski terület megmaradása, növekedése megfelelő. Teljes felvételük eddig 5 éves korban készült.

A variabilitás alaposabb megfigyelése érdekében az 1976. évi magvetésből az ERTI Kámoni Arborétumában kisparcellás, un. származási mintaterületet is létesítettünk. Az 1978-ban véletlenszerű, ismétlés nélküli elrendezésben telepített kísérlet egy-egy parcellájába 40 egyedet ültettünk ki, 0,5 x 1,0 m-es hálózatban. A mintaterület az eredetileg 66 szovjet származásból csak 54-et tartalmaz /6. ábra/.

A származásokkal végzett profil-analízis és statisztikai értékelés alapján több populáció helymegjelölése kérdésesnek bizonyult. Ezek a következők:

4. Lett SzSzk, Madona	25°46' K.h.	56°49' É.sz.
5. Lvovi obl., Nyeszterov	24°00' "	50°08' "
6. Minszki obl., Sztarobin	27°20' "	52°40' "
8. Rovnói obl., Szosznovoje	27°10' "	50°14' "
10. Csernyigovi obl., Nyezsin	31°49' "	51°07' "

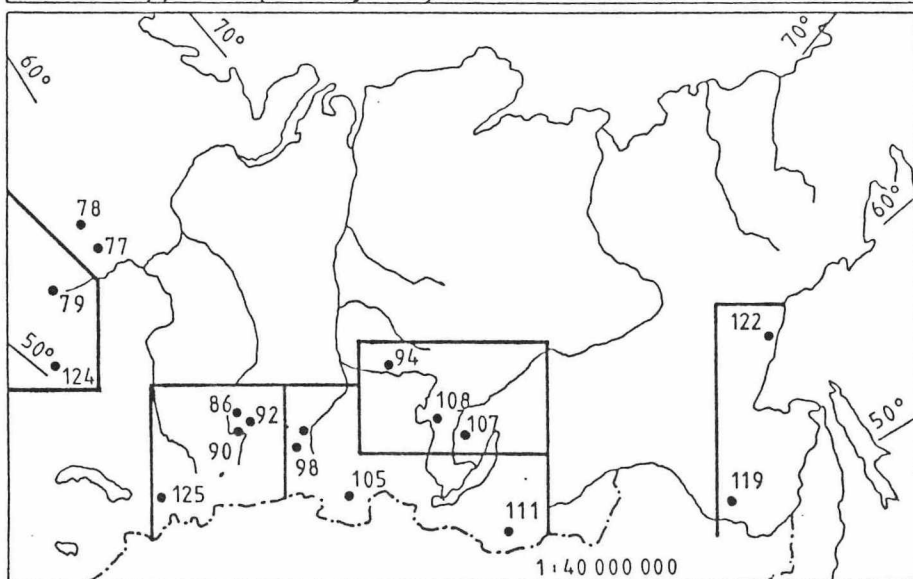
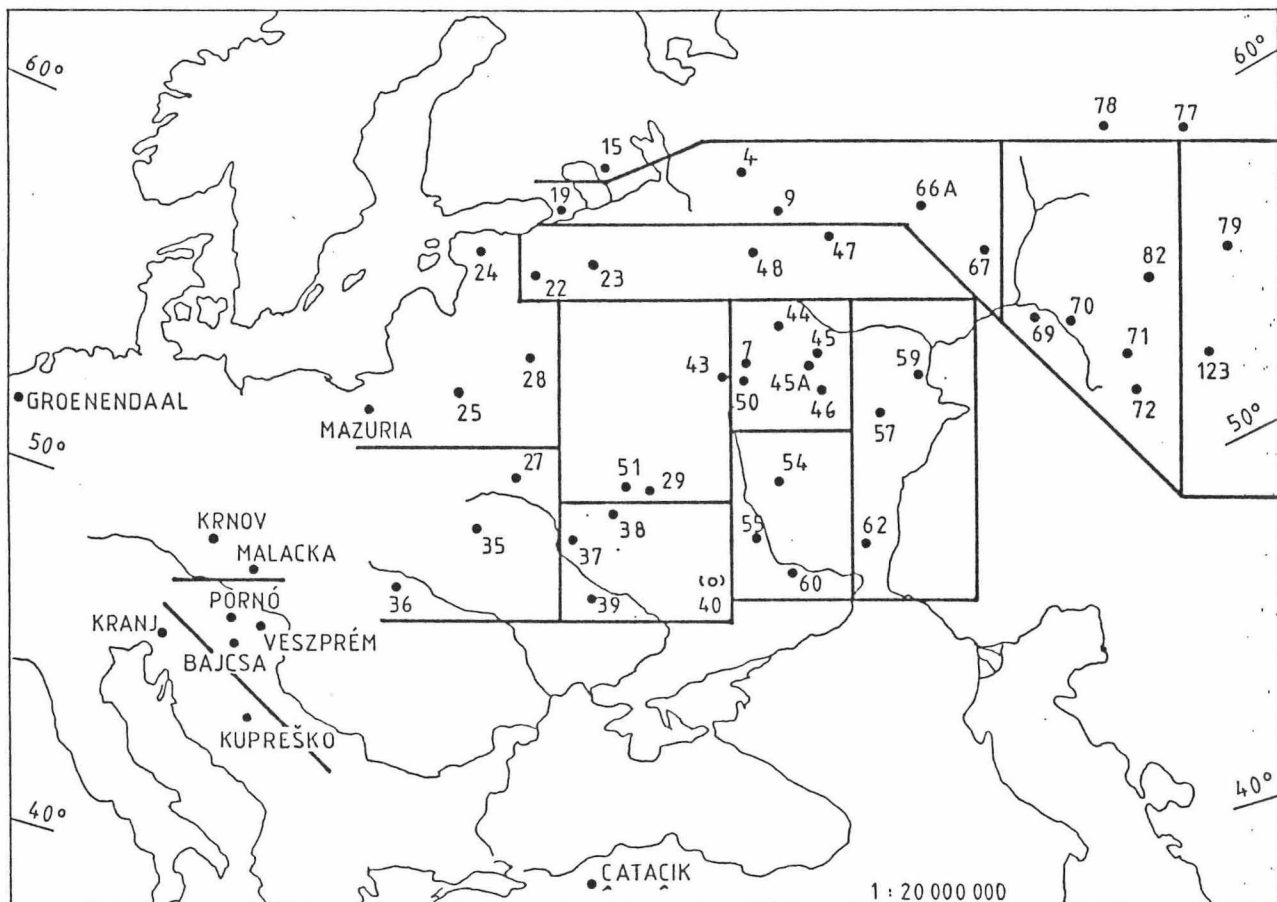
Bár minden próbálkozásunk ellenére a tételek téves megjelölését egyértelműen bizonyítani nem lehetett, értékelésüktől eltekintettünk.

A kísérletbe vont származások egy kivétellel őshonosnak tekinthetők származási helyükön. A "40" jelű Szlavjanszk-i populációról korábban is ismert volt, hogy telepített, nem őshonos állomány. Ez a körülmény a statisztikai értékelések során is egyértelműen megállapítható volt.

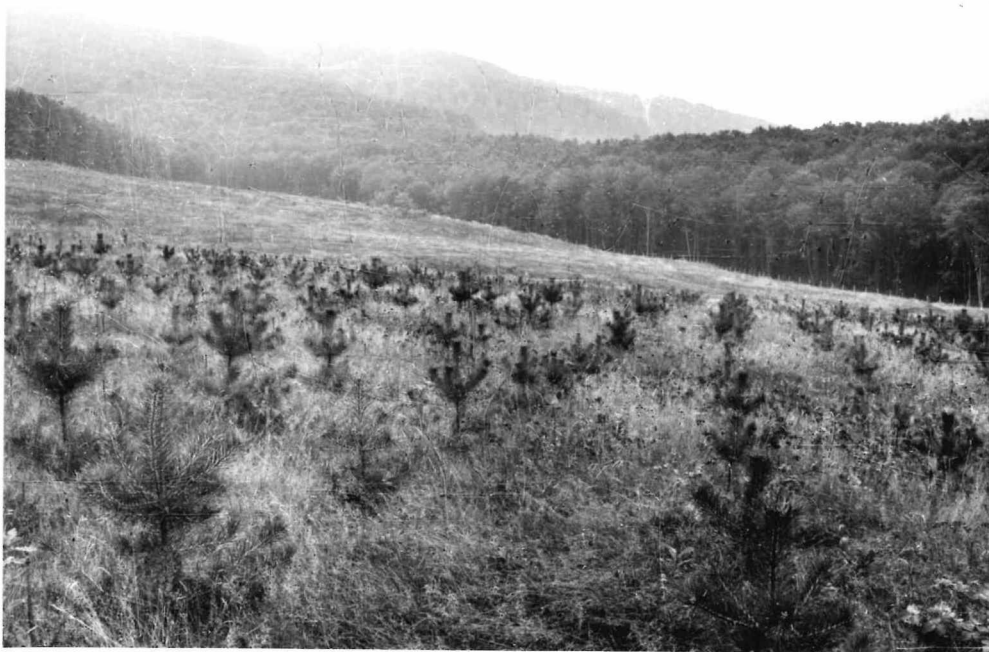
A szovjet származások klimatikus adatait Lydolph /1977/ táblázataiból és klimatérképeiről interpoláltam, mivel a magminták származási helyére vonatkozólag csak a szélességi és hosszúsági adatokat bocsátották rendelkezésünkre /több esetben ezek is hibásak voltak/. A II. függelékben feltüntettük a származási helyre vonatkozó januári és júliusi középhőmérsékletet, az évi csapadékmennyiség adatait, valamint a vegetációs idő hosszára /illetve a hőösszegre/ utaló fagymentes napok számát. A származási helyek tszf. magassági adatai ugyancsak hiányoznak, ez azonban az área kelet-európai illetve nyugat-szibériai részén nem okoz gondot a viszonylag csekély magassági különbségek miatt.

1982-es IUFRO származási kísérlet

A nemzetközi kísérletsort a Lengyel Tudományos Akadémia Kórniki Dendrológiai Intézete kezdeményezte. A populációminták St.Bialobok elképzelésének megfelelően nem a teljes áreát reprezentálják, hanem



6. ábra. A kámoni erdeifenyő származási mintaterület populációi. Szám-megjelöléssel szerepelnek a szovjet VNIILM Intézettől kapott anyagok. A sematikus csoportok képzése több jellemzőre végzett statisztikai hasonlóságvizsgálat alapján történt



7. ábra. A Recsk, csákánykői kísérlet látképe a harmadik vegetációs évben /Fotó: Mátyás Cs. 1981/

megközelítőleg egy szélességi /kb. 50° É-i szél./ és egy hosszúsági /kb. 20° K-i szél./ kör mentén, keresztalakban helyezkednek el, mintegy keresztmetszetet képezve az elterjedési terület gazdaságilag legfontosabb körzetéből. A kísérlet 20 mintát tartalmaz, a legészakibb $60^{\circ}15'$ É-i szél., $29^{\circ}54'$ K-i hossz.-tól /Roscsinszkaja Dacsá, SZU/, a legdélibb $40^{\circ}00'$ É-i szél., $31^{\circ}10'$ K-i hosszúságig /Eskişehir-Çataçık, Törökország/. Magyarországot Pornóapáti képviseli /XXIII. függelék/.

A Magyarországra küldött magmintákat 1982 tavaszán vetettük el Kámonban. A 2/0-ás csemetéket 1984 tavaszán Acsád 2/a erdőrészletébe telepítettük. Két csemetekerti felvétele történt /1982, 1983/. Időközben a pótolhatatlan értékű kísérlet a gazdálkodó /NYFK/ gondatlansága következtében tönkrement, további értékelésre nem alkalmas.

3.1.3 Az értékelésbe közvetlenül bevont külföldi kísérletek

A Plzeň-Bolevec-i populációgyűjtemény

1958 és 1961 között a Plzeň-Bolevec-i Šofronka Arborétumban 259 populációmintát gyűjtött össze K.Kaňák, ebből 127 minta a Szovjetunióból származik. A gyűjtemény ismétlés nélküli parcell-

lákkal, néhány év időeltolódással létesült, azonban gazdagságában így is egyedülálló. Magyarországot 4 populáció képviseli/Kaňák, 1971/. A gyűjteményt többször helyszíneltek, 1975-ben adatfelvételt végeztünk és oltógallyat is gyűjtöttünk kiemelkedő egyedekről, mivel ez a telepítés a hazánkhoz legközelebb eső egyetlen származási kísérlet, amely kielégítően széleskörű anyagot tartalmaz.

J.W. Wright erdeifenyő kísérletei

J.W. Wright, a közismert East Lansing-i /Michigan állam/nemesítő 1958 és 1961 között 122 magmintát gyűjtött össze, főleg az erdeifenyő európai előfordulási helyeiről. A magvetésekben részletes adatfelvételezést végzett, majd a csemetéket az amerikai Észak-Közép államaiban, több mint 30 helyen telepítették el, Minnesotától Ujangliáig. Publikációiban továbbelemzésre alkalmas, nagytömegű alapadatot bocsátott közre /Wright-Bull 1963, Wright et al. 1966, 1976/, amelyekkel elsősorban az erdeifenyő taxonómiai felosztását kívánta dokumentálni. Saját megfigyelési adataink kiegészítésére főleg csemetekerti méréseit használtuk fel /Wright-Bull 1963/.

Wright európai populációmintáit saját "rassz" csoportosítása szerint, összevontan a III. függelék tartalmazza /a Wright-féle "rasszok" elhelyezkedése a 34. ábrán látható/. A származások jellemzésére négy tulajdonságot emeltünk ki: a tühosszt, a Neodiprion fertőzöttséget /százalékban/, a téli színárnyalatot és a fiatalkori magasságot. Utóbbi adat relatív százalékos értékkel szerepel /kísérleti átlag = 100 %/, mivel több adatsor átlagát alkalmaztuk az 5. és 7. évben mért értékekből.

A Puskinó-i VNIILM Intézet kísérletei

A VNIILM Intézet és az ERTI között kialakult együttműködés keretében, az eredmények mielőbbi hasznosítása érdekében, nemcsak szaporítóanyag /mag, oltógally/ behozatalára került sor, hanem értékelés céljából néhány fontosabb kísérlet alapadatait is sikerült beszerezni.

A tanulmányutjaim során helyszíneltek kísérletek közül a továbbiakban két Moszkva környéki terület felvételi adatainak értékelését adjuk közre. Az adatfeldolgozást a magassági adatokra és a megmaradásra korlátoztuk.

Mindkét erdőgazdaság a Moszkva-i oblaszty területén fekszik. A kísérleteket E.P. Prokazin létesítette.

<u>Erdőgazdaság</u>	<u>Kurov</u>	<u>Orehovo-Zujevo</u>
Származások száma	52	103
Parcellaméret	9 x 9	9 x 9
Ismétlés	1 - 5	1
Kor a magasságmérés időpontjában	10 év	18 év

3.2 Az Ontario-i banksfenyő kísérletsor

A Kanadai Szövetségi Erdészeti Kutatóintézet /National Forestry Institute/ által fenntartott, Ontario államban fekvő banksfenyő leltározó kísérletsor a különböző populációk teljesítményösszehasonlítása mellett módot nyújtott arra is, hogy az áttelepítésből adódó hatások figyelembevételével vizsgáljam a fafaj származások között mutatkozó genetikai változatosságát. A fafajt és a kísérletsor hazai ismeretlensége miatt részletesebben mutatom be.

3.2.1 A banksfenyő szerepe és jelentősége Észak-Amerikában

A banksfenyő /Pinus banksiana Lamb./ alapvetően Kanada területén elterjedt boreális faj. Az Egyesült Államok területére csak az öt-tó vidékén huzódik át, Minnesota, Wisconsin és Michigan államok területén. Ökológiai igénye, szerepe az észak-amerikai ökoszisztémákban nagyon sokban hasonlít az erdeifenyőhöz, ezért összehasonlításra igen alkalmas. Jellegzetesen a sovány, száraz, savanyu homokok fafaja, ahol elegyetlenül, vagy rezgőnyárral /P. tremuloides/, nyírral /B. papyrifera/vagy simafenyővel /P. strobus/ elegyesen fordul elő. Jobb vizgazdálkodásu, gazdagabb termőhelyen a gyorsabban növő lombos fafajok, illetve északon a luc /P. glauca, P.mariana/ versengése kiszorítja.

A Nagy-tavak vidékén viszont elterjedése lényegesen megnövekedett annak következtében, hogy pionir jellegénél fogva elfoglalta az üres vágásterületeket, a felhagyott mezőgazdasági földeket és az erdőtüzek által elpusztított területeket.

A banksfenyő a kanadai erdővagyonból mintegy 10-12 százalékkal részesedik, az USA-ban szerepe alárendelt. A fafaj jelentősége az erdőipar szempontjából Kanada keleti felében jelentősen megnövekedett, mivel a luc-tartalékok a túlhasználat és katasztrófális rovarkárosítások miatt megcsappantak. A banksfenyő gyors fiatalkori növekedése, igénytelensége, könnyű felujithatósága miatt ezért területi arányában tovább növekszik, ebben is az erdeifenyőhöz hasonló

szerepe van. Ontario tartományban az iparifa termelésben aránya 20-ról 30 százalékra emelkedett 1946 és 1982 között, ezen belül a fűrészrönk-termelésben részaránya már 50 % fölötti.

3.2.2 A kísérletsor leírása

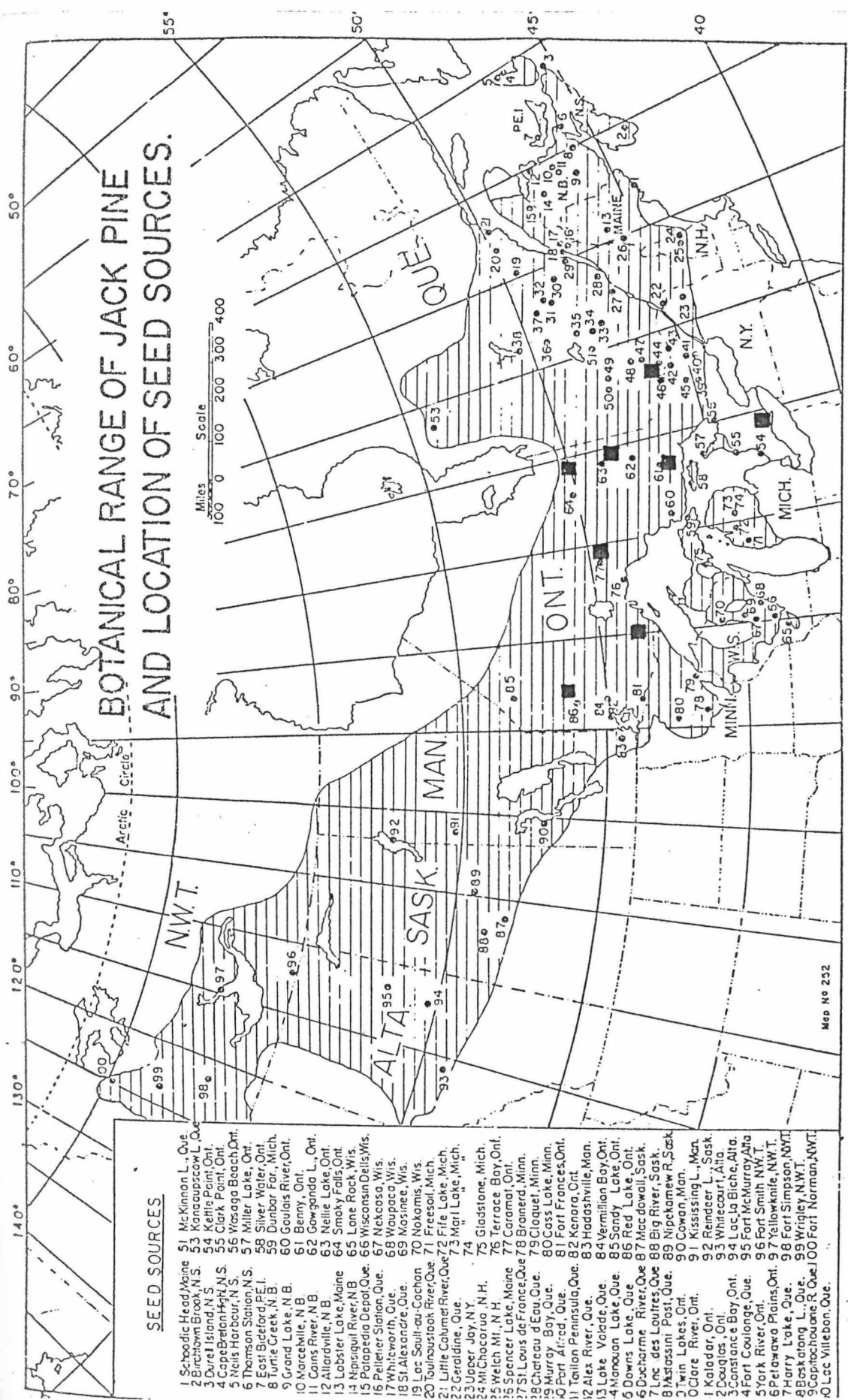
A banksfenyővel már több leltározó származási kísérletet létesítettek /Rudolph-Yeatman 1982/. Az elemzett kísérletsor valamennyi között a legátfogóbb. A kísérletet a Petawawa-i Szövetségi Erdészeti Kutatóintézet munkatársa, M. Holst kezdeményezte 1966-ban. Összesen 99 populációból gyűjtöttek be magot, amelyek közül 24 származott Ontario-ból /8. ábra/. A megnevelt csemetéből Kanadában 12 kísérlet létesült, ebből 8 Ontario tartományban. További kísérleti helyszínek az Egyesült Államok /11 kísérlet/ és több európai állam, többek között Csehszlovákia is, ahol Kañák 3 helyen létesített kísérletet /Kanák és Pagan 1983/.

A vizsgálat a 8 ontariói helyszínen, 15 éves korban mért populációátlagok elemzésére korlátozódott. A 15 éves magasság már jó eligazítást ad a termőhelyi viszonyok és a genotípus kölcsönhatására, és már megbízhatóan jellemzi a genetikai különbségeket.

A kísérletsor 8 helyszínét a 3. táblázat és a 9. ábra tartalmazza. A csemeteanyag korlátozott mennyisége miatt nem mindenütt ültettek el minden származást. A legtöbb származás Petawawa-ban található /98/. A származások megmaradása különösen a rosszabb termőhelyeken igen eltérő volt. A nagymértékben kipusztult populációkat nem lehetett azonos sullyal egybevetni a többiekkel. Ezért az 50 % alatti megmaradást mutató származások az összehasonlításban nem szerepelnek. Az általában rossz megmaradású kísérletek egyidejűleg a leggyengébb termőhelyen is állnak.

A legdélibb Turkey Point kivételével valamennyi helyszín tipikus banksfenyő-termőhely, így valamennyi változó termőképességű homoktalajon áll. Kétségkívül az Espanola-i terület a leggyengébb, itt a sekély, köves termőréteg mellett a nagyobb tengerszint feletti magasság /470 m/ is hozzájárul a gyenge növekedéshez. Valamennyi helyszín glaciális eredetű fenék- ill. végmoréna, a talajfejlődés különböző szakaszában. A Turkey Point-i terület degradált mezőgazdasági területen kialakult futóhomokon létesült.

BOTANICAL RANGE OF JACK PINE AND LOCATION OF SEED SOURCES.



SEED SOURCES

- 1 Schoodic Head, Maine
- 2 Birchtown Brook, N.S.
- 3 Durell Island, N.S.
- 4 Cape Breton Hpt., N.S.
- 5 Neils Harbour, N.S.
- 6 Thomson Station, N.S.
- 7 East Bedford, P.E.I.
- 8 Turle Creek, N.B.
- 9 Grand Lake, N.B.
- 10 Marceville, N.B.
- 11 Cairns River, N.B.
- 12 Allardville, N.B.
- 13 Lobster Lake, Maine
- 14 Nepisiquit River, N.B.
- 15 Palapedia Depot, Que.
- 16 Pelletier Station, Que.
- 17 Whiteworth, Que.
- 18 St. Alexandre, Que.
- 19 Lac South-au-Cochon, Que.
- 20 Mousisioak River, Que.
- 21 Little Calumet River, Que.
- 22 Geraldine, Que.
- 23 Upper Jay, N.Y.
- 24 Michocorua, N.H.
- 25 Welch Mt., N.H.
- 26 Spencer Lake, Maine
- 27 St. Louis de France, Que.
- 28 Charneau d'Eau, Que.
- 29 Murray Bay, Que.
- 30 Port Alfred, Que.
- 31 Tanton Peninsula, Que.
- 32 Alex River, Que.
- 33 Lake Valade, Que.
- 34 Monouan Lake, Que.
- 35 Downs Lake, Que.
- 36 Ducharme River, Que.
- 37 Lac des Louitres, Que.
- 38 Massini, Post, Que.
- 39 Twin Lakes, Ont.
- 40 Clare River, Ont.
- 41 Kaladar, Ont.
- 42 Douglas, Ont.
- 43 Constance Bay, Ont.
- 44 Fort Coulange, Que.
- 45 Fort McMurray, Alta.
- 46 York River, Ont.
- 47 Pelawawa Plains, Ont.
- 48 Harry Lake, Que.
- 49 Eskatong L., Que.
- 50 Capatachouane, R. Que.
- 51 McKinnon L., Que.
- 52 Kanaupscow L., Que.
- 53 Kettle Point, Ont.
- 54 Clark Point, Ont.
- 55 Cape Breton, N.S.
- 56 Wasaga Beach, Ont.
- 57 Miller Lake, Ont.
- 58 Silver Water, Ont.
- 59 Dunbar Farm, Mich.
- 60 Gouais River, Ont.
- 61 Benny, Ont.
- 62 Gowganda L., Ont.
- 63 Nellie Lake, Ont.
- 64 Smoky Falls, Ont.
- 65 Lone Rock, Wis.
- 66 Wisconsin Dells, Wis.
- 67 Nekeosa, Wis.
- 68 Waupaca, Wis.
- 69 Mosinee, Wis.
- 70 Nokomis, Wis.
- 71 Fossil, Mich.
- 72 Fife Lake, Mich.
- 73 Mgrl Lake, Mich.
- 74 Gladstone, Mich.
- 75 Terrace Bay, Ont.
- 76 Caramat, Ont.
- 77 Brainerd, Minn.
- 78 Clouquet, Minn.
- 79 Cass Lake, Minn.
- 80 Fort Frances, Ont.
- 81 Kenora, Ont.
- 82 Haddashville, Man.
- 83 Vermillion Bay, Ont.
- 84 Sandy Lake, Ont.
- 85 Red Lake, Ont.
- 86 Maccowall, Sask.
- 87 Big River, Sask.
- 88 Nipetamew R., Sask.
- 89 Cowan, Man.
- 90 Kississing L., Man.
- 91 Remeder L., Sask.
- 92 Whitecourt, Alta.
- 93 La C. la Biche, Alta.
- 94 Fort McMurray, Alta.
- 95 Fort Smith, N.W.T.
- 96 Yellowknife, N.W.T.
- 97 Fort Simpson, N.W.T.
- 98 Wrigley, N.W.T.
- 99 Fort Norman, N.W.T.
- 100 Lac Villebon, Que.

Map No 232

8. ábra. A banksenyő /pinus banksiana/ elterjedése észak-Amerikában. A térkép a Holst-féle mintagyűjtés alkalmával begyűjtött származások helyét és számát, valamint az Ontario tartománybeli kísérleti helyszíneket /fekete négyzetek/ mutatja Holst /1967/ nyomán /Mátyás-Yeatman 1986/

3. táblázat. Az Ontario tartományban létesített banksfenyő leltározó származási kísérletek főbb adatai

Helyszín /községhat./	Kiültetett származások száma	Értékelt lések száma	Parc.-kénti egyedek száma	Hősszeg 50C felett	Földr. szélesség	Csapadék /mm/	Átl. mag. 15 é.korban /m/	Ökol. távolság Petawawa-tól
Petawawa	98	98	10	1900	45,8	812	6,33	0,0
Turkey Point	81	81	5	2200	42,8	888	5,52	+1,12
Swastika	81	68	5	1450	48,0	856	5,46	-1,17
Fraserdale	79	57	5	1360	49,7	731	4,82	-1,50
Espanola	43	34	5	1520	46,7	820	3,63	
Caramat	46	37	5	1360	49,6	760	4,91	-1,66
Kakabeka Falls	70	70	5	1500	48,2	710	5,03	-1,14
Red Lake	53	43	5	1520	51,0	589	4,42	-1,72

3.2.3 Éghajlati és termőhelyi viszonyok

Az éghajlati viszonyok a mérsékelt kontinentálistól a hűvös boreális klimáig változnak. Bár Red Lake a legészakibb kísérlet 51° É szélességen, a leghűvösebb helyszin Caramat és Fraserdale mindössze 1360°C hőösszeggel, Turkey Point 2200°C hőösszegével szemben. /A hőösszeg adatok mindenütt 5°C feletti hőmennyiségre vonatkoznak./

A származások éghajlati adatait a kísérlet szervezője összeállította /Holst 1967/, pontosságuk azonban nem volt megfelelő, illetve részben elavultak. Revideálásukat a kanadai Meteorológiai Szolgálat klímaadat-bankja alapján végeztem /Canadian Climate Normals 1951-1980/. Az áréára vonatkozó hőösszeg- és csapadékviszonyok a IV. és V. függelék-térképeken láthatók.

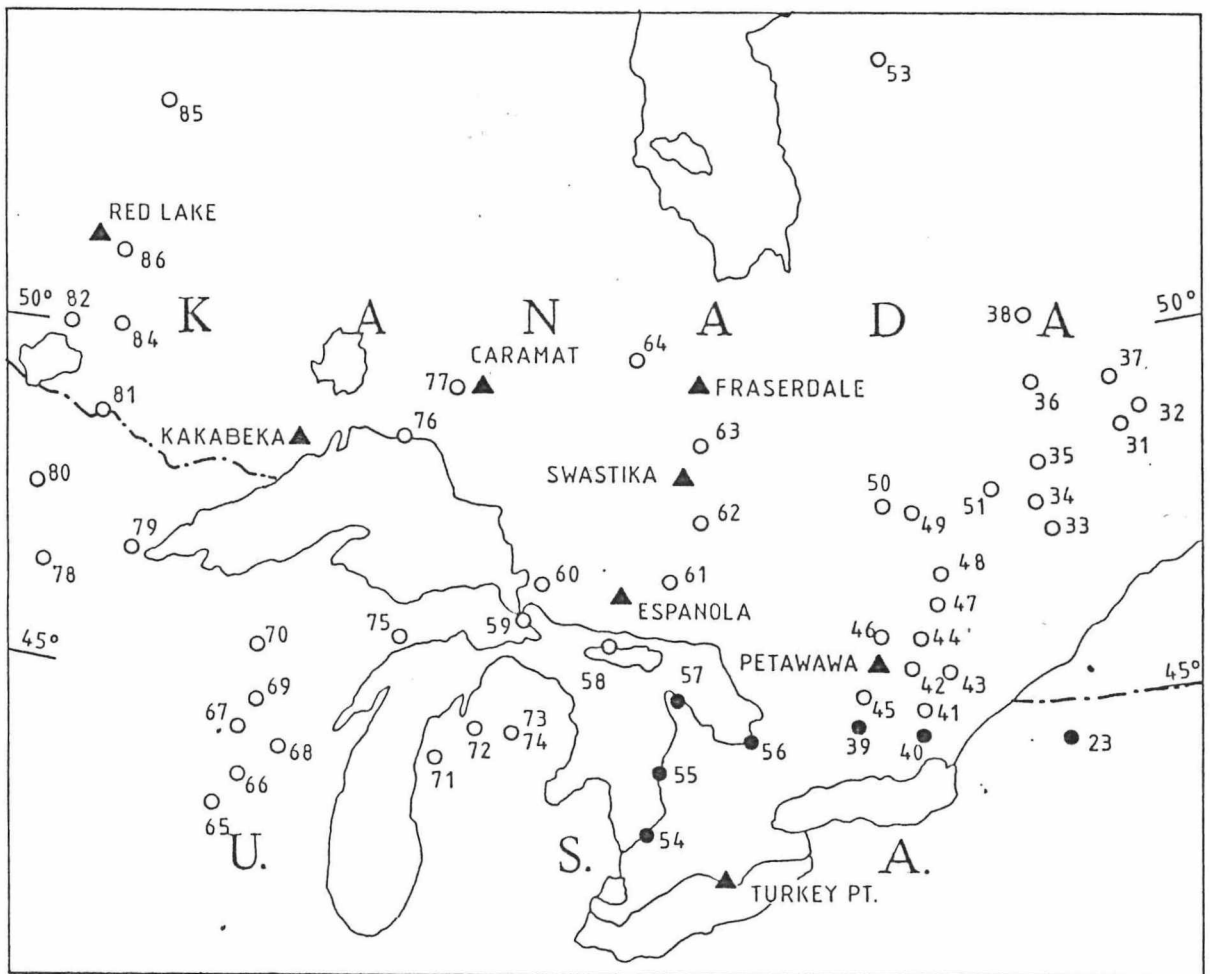
A termőhely, a talaj termőképesség és a klíma együttes jellemzésére a helyi eredetű populáció növekedése tünt a legalkalmasabbnak. Ez a megoldás is bizonyos hibákkal terhelt, amelyek részben ellenőrizhetetlen kölcsönhatások és véletlen hibák, részben pedig mintavételi bizonytalanságokból adódnak, hiszen egy meghatározott populációt standardnak jelöltünk ki. Az összehasonlitások azonban azt mutatták, hogy a "helyi" származás magassága legalábbis ugyanolyan jól használható viszonyítási alapként, mint a nagyobb számú származásból képzett csoportátlag. Az utóbbival szemben viszont szemléletesebb és könnyebben modellbe illeszthető, ill. általánosítható.

Néhány kísérleti helyszinen nem volt kifejezetten "helyi" származás, Turkey Point esetében pedig a földrajzilag közeli származások kisméretű, izolált populációkból származtak, amelyek általában lassu növekedésűeknek bizonyultak. Így a "helyi" populáció kiválasztásánál inkább ökológiailag ekvivalens, genetikailag nem leromlott távolabbi származást választottunk. Az egyes kísérleti helyszíneken "helyi"-ként kijelölt populációk adatai a 4. táblázatban találhatóak.

Mint a későbbiekben látni fogjuk, a kísérleti helyszíneken a származások magassága északról dél felé emelkedik. Bár Turkey Point a legdélebbi, legmagasabb hőösszeggel rendelkező kísérlet, a magasságok messze elmaradnak az északabbi Petawawa-tól. Ennek oka a gyenge termőképességű, gyengén humuszos homoktalaj. Ezért Turkey Point bevonása bizonyos értékeléseknél megzavarja az egyébként világosabb trendeket. Számos értékelést ezért Turkey Point nélkül is elvégeztünk. Bár Turkey Point a faj jelenlegi elterjedési területén kívül esik /9. ábra/, hőösszeg értéke a Wisconsin és Michigan állambeli előfordulásokhoz hasonló, így ökológiailag nem tekinthető áréán kívüli helyszíneknek.

4. táblázat. A "helyi"-ként kijelölt populációk hét ontariói kísérletben

Kísérlet	Átl. magasság 15 é. korban /cm/	Helyi populáció	A "helyi" populáció száma, megnevezése	ökol.távolsága a helyszintől
Petawawa	632,7	726	46 Petawawa	+0,0243
Turkey Pt.	552,4	646	74 Marl Lake	+0,5643
Swastika	545,5	606	62 Gowganda	-0,0565
Fraserdale	481,9	537	64 Smoky Falls	+0,1268
Caramat	490,7	502	77 Caramat	+0,1170
Kakabeka	502,6	576	81 Ft.Frances	-0,1853
Red Lake	442,2	499	86 Sandy Lake	+0,0088



○ MINTÁZOTT SZÁRMAZÁSOK; ● IZOLÁLT SZÁRMAZÁSOK; ▲ KISÉRLETI HELYSZINEK

9. ábra. A részletesebb elemzése vont banksfenyő származások és a nyolc ontariói kísérlet



Banksfenyő /*Pinus banksiana* Lamb./ származási kísérlet Fraserdale, Ontario /fotó: Mátyás Cs./

1. A kísérleti parcellák 1984 telén
2. Két részlet: 99 Wrigley /Északnyugati Területek/ és 64 Smoky Falls /helyi kontroll/ parcellája

3.2.4 A mintázott populációk

A Holst által begyűjtött populációminták három, többé-kevésbé észak-déli metszetét képviselik az elterjedési területnek. A legintenzívebb mintázás a felső Ottawa-völgyben történt /8. ábra/. A származások teljes számához képest aránylag sok déli, szigetszerű előfordulás szerepel a kísérletben. Holst tisztázni kívánta ezeknek a populációknak a jelentőségét, az esetleges beltenyésztségi és drift hatásokat.

Az adaptáció elemzése első lépésként alkalmazott lineáris modellhez csak 10, Ontanrio-n kívüli származást vizsgáltunk az área északnyugati részéről. A részletesebb /nemlineáris, háromdimenziós/ elemzésbe 57 populációt vontam be, amelyek durván 10 szélességi és 15 hosszúsági fokot fognak át Ontario és a határos tartományok ill. államok területén /9. ábra/. A származások földrajzi és fontosabb klimatikus adatait a VI. függelék tartalmazza. A kimaradt 42 populáció Nyugat-Kanada boreális zónájából, illetve az atlantikus hatást élvező keleti partvidékről származik, és Ontario tartomány szempontjából nem jelentős, a lassu növekedés és/vagy nagyobb betegség-érzékenység miatt.

3.2.5 A csehszlovák banksfenyő-kísérletek

1966-ban Holst Kaňák részére, a Sofronka Arborétumba /Plzen-Bolevec/ is küldött egy kollekción a mintázott származásokból. A megnevelt csemetét 1968-ban három helyszínen ültették ki: Sofronkában, Tynište-ben /mindkettő Csehországban/ és Zólyom mellett /Borova Hora/. A csehországi kísérleteket 1975 és 1978-ban nekem is sikerült felkeresnem. Sajnálatos módon a Tynište-i helyszín ápolási problémák miatt nem értékelhető. Nem járt sokkal jobban a zólyomi kísérlet sem, amely a 8. évi felvétel után nem sokkal leégett. A Sofronka-i területen 16 éves korban volt magassági adatfelvétel /Kaňák-Pagan 1983/, ezeket az adatokat egybevetettük az Ontario-i kísérletekkel is.

3.3 A növekedés változatosságának modellezése

Az alkalmazkodás során létrejövő genetikai struktúra a környezeti hatások számának célszerű redukálása után formális matematikai módszerekkel leírható. A matematikai modell lehetővé teszi, hogy a populációk viselkedésének bizonyos vonatkozásairól általános következtetéseket vonjunk le. A szükséges egyszerűsítések

miatt nem várható el, hogy a vizsgált jelenség / esetünkben a növekedés alakulása/ a modell alapján teljes egészében magyarázható legyen.

A modellnek figyelembe kell vennie mind a származások, mind a kísérleti helyek termőhelyi viszonyait. A mért magasságot az adott származás adott környezetben produkált adaptív válasz-reakciójaként értelmezhetjük, amely megfelelő adatmennyiség esetén általánosítható. Az általánosított modell nemcsak arra alkalmas, hogy egy-egy kísérleti helyszínen nem szereplő származás viselkedését előre jelezzük, hanem alkalmas arra is, hogy prognosztizálja a populációk teljesítményét tetszőleges ökológiai környezetben.

A modell funkciója tehát "bármely származás, bármely helyen" nyújtott teljesítményét előre jelezni, természetesen a vizsgált helyszínek és származások ökológiai szórásmezején belül.

A továbbiakban a banksfenyő-populációkra kidolgozott modellt két lépcsőben ismertetjük: egy aránylag egyszerűbb, korlátozott területre kidolgozott lineáris modellt mutatunk be, továbbá egy nagy-számu populációval végzett elemzést, amely egy nemlineáris, háromdimenziós modell kialakításához vezetett, válaszregressziós felület definiálása révén.

A produktivásban mutatkozó regionális trendek kimutatására Kung és Clausen /1984/ használt válaszregressziós felületeket. Az általuk alkalmazott eljárás során kizárólag a földrajzi szélességet használták fel mint a származás ill. a telepítési helyszín ökológiai jellemzőjét, a különböző vizsgált jellemzőkre /megmaradás, magasság 5 éves korban/.

3.3.1 Lineáris modell felállítása

Az ökológiai faktorok hatáselemzése első lépéseként azokat a populációkat elemeztük, amelyek az área északnyugati részéről származtak /85', 87-95 sz. pontok; lásd 8. ábra/. A kérdéses terület kiválasztása mellett szólt, hogy

- a mintavétel aránylag egyenletesen elosztott a körzetben;
- a környezeti tényezők ebben a körzetben választhatók szét a legkönnyebben;
- a kiválasztott terület populációi megfelelően differenciált mintázatot mutatnak;
- valamennyi populáció az ontarioi kísérleti helyszíneken kívüli térségből származott, így többé-kevésbé lineáris növekedési reakcióra lehetett számítani az ontarioi kísérletekben.

A modellt a szemléletesség érdekében két független változóra korlátoztuk, ennek megfelelően a magasság becslésére szolgáló egyenlet:

$$\hat{H} = a + b_1 F_1 + b_2 F_2, \quad \text{ahol}$$

F_1 és F_2 a növekedés változatosságát befolyásoló ökológiai faktorok.

3.3.2 Nemlineáris, háromdimenziós modell felállítása

A háromdimenziós modell kialakításánál elképzelésem az volt, hogy a populáció növekedését /illetve tulajdonképpen a növekedésben megnyilvánuló rátermettségét/ egy adott környezetben nem annyira a konkrét ökológiai tényezők segítségével definiáljam, hanem ehhez figyelembe vegyem a populáció feltételezett adaptációs optimumától való távolságát a telepítés helyszínén. Adaptációs optimumként természetes populációk esetében a mindenkori származási hely ökológiai környezete adható meg /bármit takarjon is ez az adaptáció/.

Ha a rátermettséget egy adaptációs szempontból szelektív hatású jellemző dimenziójában vizsgáljuk, a rátermettség alakulása matematikailag egy másodfoku görbével jellemezhető, melynek csúcspontján helyezkedik el az adaptációs optimum./A csúcsponttól távolabb vizsgált intervallumban az összefüggés közelítőleg lineárisnak tekinthető. Ezért volt lehetséges a származási helyüktől aránylag távol telepített északnyugati populációk lineáris modellezése./

A 10. ábrán a földrajzi szélesség dimenziójában két kísérleti helyszínre adjuk meg a populációk magassági adataiból számított "rátermettségi görbéket". Látható, hogy a görbe maximuma a kísérleti helyszín ökológiai adottságaival összefüggésben vándorol.

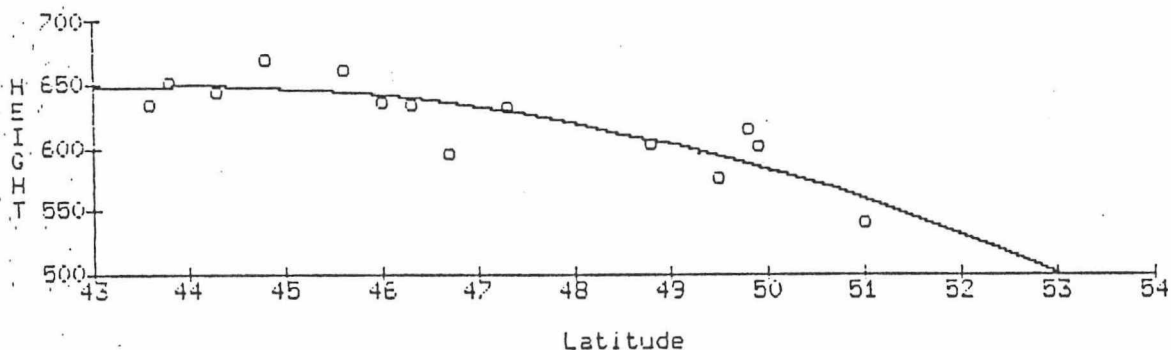
Valamennyi ontarioi kísérleti helyszín görbéit a 11. ábrán mutatjuk be. A legdélibb Turkey Point maximuma 44,0 északi szélességnél, a legészakitt Red Lake maximuma 47,9 szélességnél található. A görbék magasságát nyilvánvalóan a helyszín termőhelyi feltételei szabják meg: legjobb adottságokkal Petawawa rendelkezik. A görbék tehát még egy harmadik dimenzió irányában is rendezhetők: a "termőhelyi potenciál" szerint.

Az így létrejövő háromdimenziós térszerkezet /12. ábra/ sejteti, hogy a dimenziók célszerű megválasztása esetén a magassági növekedés változatosságára regressziós felület definiálható. Az egyes származások lineáris reakciójának feltételezése a kísérleti helyszínek változásával összefüggésben természetesen csak egyszerűsítés, tulajdonképpen ebben a dimenzióban is másodfoku összefüggést kell feltételezni.

TURKPTC

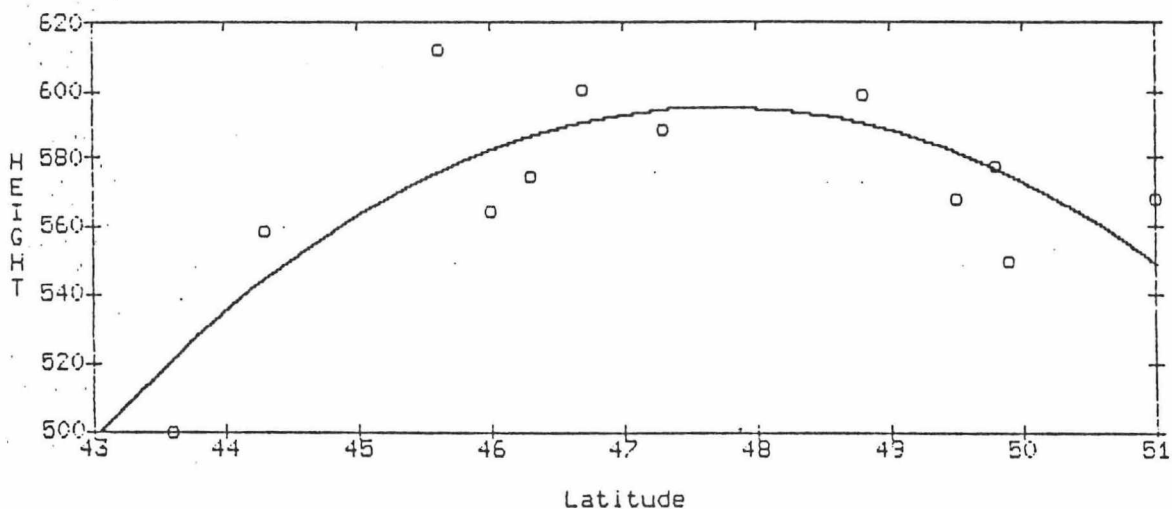
24-JAN-85 8:47 Page 1

latitude - height regression
(Section C sources tested at Turkey Pt.)



THE EQUATION OF THE BEST FIT IS:

$$-1.8348 * X^{**2} + 161.471904 * X - 2903.400194$$

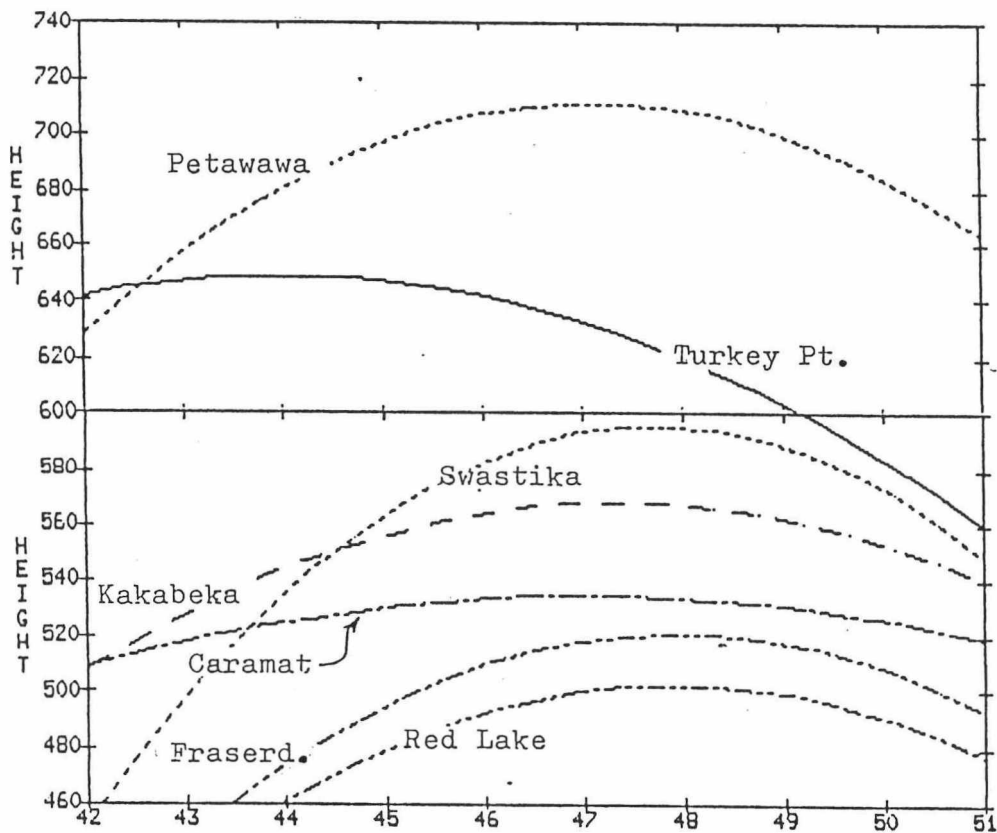


THE EQUATION OF THE BEST FIT IS:

$$-4.359882 * X^{**2} + 416.087833 * X - 9331.903405$$

10. ábra. A "rátermettségi görbe" alakulása a Turkey Point-i /fent/ és a Swastika-i kísérletben. X változó: földr. szélesség, Y változó: a származás magassága. A nyugat-ontarioi populációk adataiból /Mátyás 1985a/

Soron következő feladat a konkrét ökológiai dimenzió /példánkban a földr. szélesség/ helyett az adaptációs optimumtól való ökológiai távolság meghatározása a modell számára.



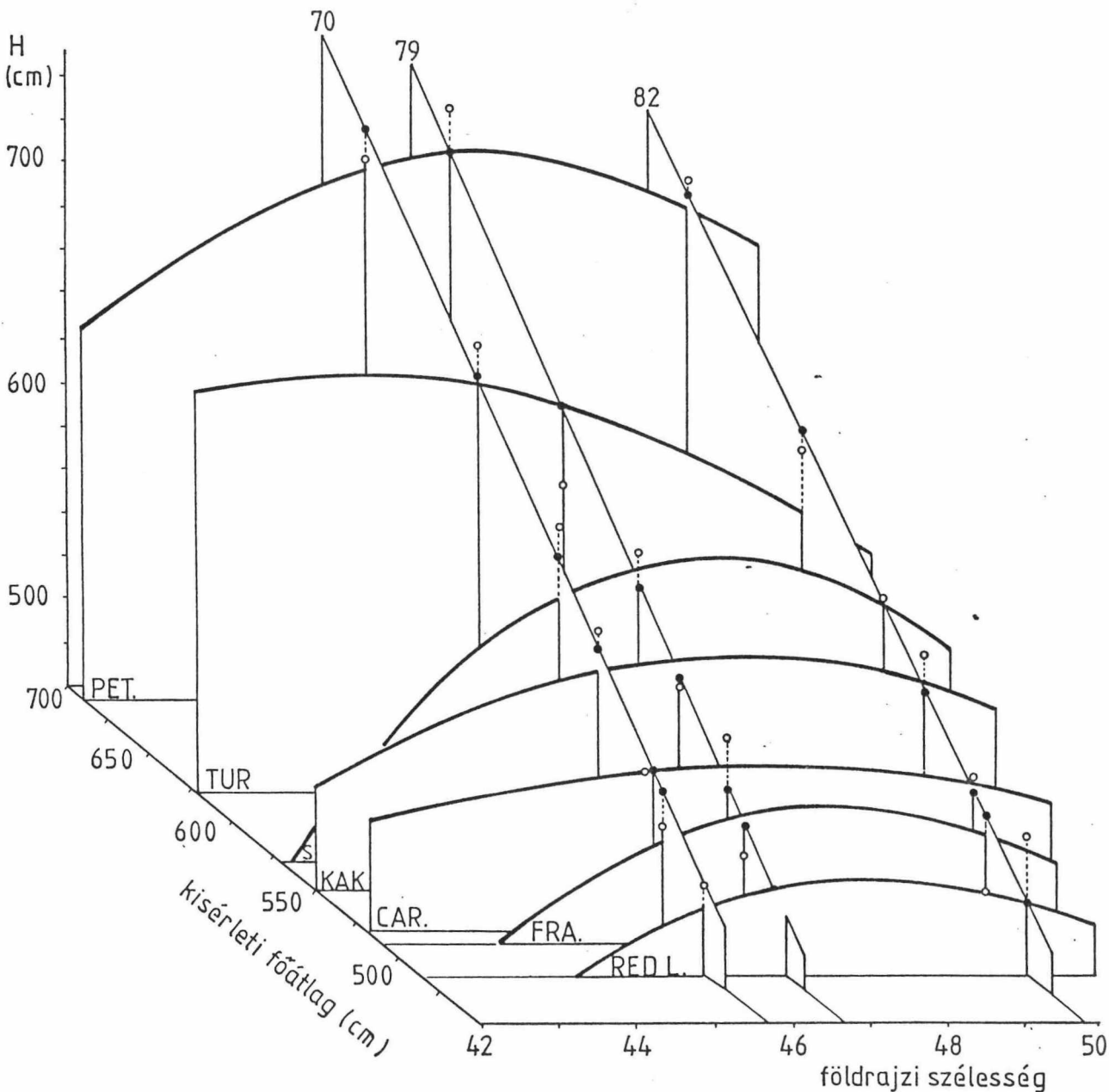
Petawawa:	$H = -3.184(LAT)^2 + 300.0(LAT) - 6355$
Turkey Pt.:	$H = -1.835(LAT)^2 + 161.5(LAT) - 2903$
Swastika:	$H = -4.360(LAT)^2 + 416.1(LAT) - 9332$
Kakabeka:	$H = -2.089(LAT)^2 + 197.9(LAT) - 4119$
Caramat:	$H = -0.985(LAT)^2 + 92.8(LAT) - 1651$
Fraserdale:	$H = -3.039(LAT)^2 + 291.4(LAT) - 6464$
Red Lake	$H = -2.678(LAT)^2 + 256.7(LAT) - 5649$
(Esplanada):	$H = -0.389(LAT)^2 + 35.9(LAT) - 448$

11. ábra. Hét ontarioi kísérlet alapján számított "rátermettségi görbék" és egyenleteik a nyugat-ontarioi populációk adataiból /Mátyás 1985a/

3.3.3 Az ökológiai távolság ill. ökológiai index fogalmának bevezetése .

A kísérleti helyek ökológiai viszonyai /szélesség, hőösszeg/^x rögzítettek. A kísérlet helyén eltelepített valamennyi származás eredeti földrajzi szélessége és eredeti hőösszege különbségeként is kifejezhető: a kísérleti hely és a származás adatai különbségeként.

^xA szélesség és a hőösszeg kiemelésével itt t.k. előreboctatjuk a 4.2.3 fejezetben ismertetett eredményt, a növekedést meghatározó fő komponensek tekintetében.



12. ábra. A. 11. ábrán bemutatott görbék térbeli elhelyezkedése a kísérleti helyszínek termőhelyi potenciálja szerint /kísérleti átlaggal jellemezve/. Az ábrán feltüntettük három származás számított /telt kör/ és ténylegesen mért /üres kör/ magasságát is

A helyi származás esetében a különbszet értéke 0. A különbségek plasztikusabbá tétele érdekében a különbszet negatív értéket vegyen fel az esetben, ha a populációt eredeti előfordulási helyéről észak felé, és a pozitívat, ha dél felé mozdítjuk el. A különbszet számítása ennek megfelelően:

$$DLAT = SLAT - LLAT$$

$$DHEAT = LHEAT - SHEAT, \text{ ahol}$$

DLAT és DHEAT = szélesség és hosszszeg különbszetek

SLAT és SHEAT = a populációk földrajzi szélessége és hosszszege eredeti előfordulási helyükön

LLAT és LHEAT = a kísérleti helyszínek földrajzi szélessége és hosszszege

Ugyanugy, ahogy a földrajzi szélesség és a hosszszeg-adatok korrelálnak, a számított különbszetek összefüggése is nyilvánvaló. Valamennyi származás és valamennyi kísérleti hely adatának elhelyezkedését a hosszszeg és szélesség-különbszetek koordináta-mezőjében a 15. ábra szemlélteti.

Ha a szorosan korreláló kétféle különbszeti értékeket főkomponens-analízisnek vetjük alá, az első komponens a szóródás igen nagy százalékát fedezi le. A komponens tartalmazza az eredet és a telepítési hely szélességi és hosszszeg adatait, ezzel a populáció származási helyéről való elmozdításának mértékét és kifejezi a két helyszín közötti ökológiai távolságot /ecodistance/.

Az ökológiai távolság fogalmát a származási helyükről elmozdított populációk környezet-változásának mértéke jellemzésére vezetjük be.

Az ökotávolság a földrajzi szélesség- és hosszszeg-különbségek főkomponens-analízisének első tengelyén fejezhető ki ill. mérhető. Egy adatpár főkomponens értékei a következő képlettel határozhatók meg:

$$ECODIST = \left\{ \frac{DLAT - \mu_L}{LSTDEV} \right\} E_L + \left\{ \frac{DHEAT - \mu_H}{HSTDEV} \right\} E_H, \text{ ahol}$$

μ_L és μ_H = a változók középértékei /L = szélesség, H = hosszszeg/

LSTDEV = a szélességi adatok szórása

HSTDEV = a hosszszeg adatok szórása

E_L és E_H = a változók eigenvektor-értékei; két változó esetében mindkettő értéke $\sqrt{0,5}$

A főkomponens-analízisbe kettőnél több változó is bevonható, de két változó alkalmazása esetén a kapott értékek világosabban értékelhetők és a kiinduló adatokkal egybevetethetők. Egy-egy származás ökológiai távolság értéke minden kísérleti helyszínen más és más.

Hasonló főkomponens-analízis végezhető az eredeti hőösszeg és földrajzi szélesség adatokkal is. Ez az érték az ökológiai viszonyok szemléletes összehasonlítására alkalmas. A továbbiakban ökológiai index-ként szerepeltetjük. Az ökológiai index /ecoindex/ tehát a származási hely földrajzi szélességének és hőösszegének egy számértékben való kifejezése oly módon, hogy az adatpárokkal végzett főkomponens-analízisből az első komponens értékét alkalmazzuk /az index értéke természetesen telepítési helyszíntől függetlenül állandó/.

3.3.4 A származás-adatok rendezése a modellezéshez

Az adatok részletesebb értékelésekor megállapítható volt, hogy a magassági növekedés válaszreakciója csak az eredeti ökológiai feltételek megváltozásának bizonyos határáig szabályos. A populációk extrém mértékben megváltozott körülmények között több-kevesebb depressziót mutatnak, szélsőséges esetben felfokozott mortalitás jelentkezik. A válaszreakció jellege az áttelepítés által okozott környezetváltozás mértékétől függ. Ezt a korábbiakban ismertetett ökológiai távolsággal jellemeztük.

A modell kialakításához a depressziót ill. mortalitást mutató adatokat különválasztottuk. Az elemzést ennek megfelelően az adatok három csoportjával végeztük:

a/ A "szabályos" válaszreakciók, amelyek az ökológiailag még tolerálható és még ésszerűnek látszó áttelepítés határain belül jelentkeznek. A "még tolerálható" áttelepítés megközelítő határa a kedvezőtlen ökológiai változások irányában /magasabb szélesség, kevesebb hőösszeg/ - 1,0 ökotávolság körül érzékelhető.

b/ Depresszív válaszreakciók, amelyeket szélsőséges áttelepítés váltott ki, pl. michigani származások telepítése észak-ontariói kísérletekbe. A depresszió tényét csak kedvezőtlen környezetváltozás esetén sikerült kimutatni, tehát északi származások enyhébb klímába való áttelepítésekor nem. Ennek megfelelően depressziót mutató mérési adatok az ökológiai távolság skáláján a negatív végen jelentkeztek.

c/ Az 50 % feletti mortalitást, illetve erős Scleroderris-károsítást mutató populációkat teljesen külön kellett kezelni, mivel adataik nem vethetők egybe a többi megfigyeléssel.

Ezen túlmenően, az adathalmaz néhány olyan populációt tartalmazott, amelyek szemmel láthatóan kirittak a többi származás közül, általánosságban gyenge növekedésükkel. Válaszreakciójukat minden kísérleti helyen összehasonlítottuk a többi megfigyeléssel. Csak azokat a származásokat emeltük ki a teljes elemzésből, amelyeknél a termőhelyi ill. állományleírás /Holst 1967 adatközléséből/ indirekt bizonyítékot szolgáltatott arra, hogy genetikai drift ill. depresszió hatása alatt álló populációkkal állunk szemben.

A szabályos válaszreakciót és a depresszív hatást mutató adatok szétválasztását cluster-analizissel végeztük. A többféle lehetséges cluster-képzési eljárás közül a centroid módszert alkalmaztuk. Ez az eljárás a csoportátlagok közötti geometriai távolság alapján határozza meg a clusterek egymástól való távolságát, és erősebben diszkriminatív mint más eljárások /Anderberg 1973/. A módszer által definiált clusterek az egy-egy kísérleti hely adatsorára számítható regressziós görbe mentén helyezkednek el. "Szabályos" válaszreakciónak fogadtuk el azokat az adatokat, amelyek olyan cluster-be estek, amelyek a regressziós görbe mentén \pm szigma távolságon belül helyezkedtek el. Értelemszerűen csak a -1 szigma határ alatti clustereket ítéltük depresszív hatás alatt lévőknek.

Megjegyzendő, hogy egy-egy származás válaszreakciója a kísérleti helyszintől /az ökológiai távolságtól/ függően eshetett a "szabályos" illetve a "depresszív" kategóriába is.

A csoportba sorolást más módszerrel /kovariancia-analizissel ill. t-teszttel/ is ellenőriztük.

3.3.5 A magassági adatok elemzése a nemlineáris modell segítségével

Szabályos értékek elemzése

Valamennyi származás, valamennyi kísérleti helyen mért adatának modellezésére egy másodfoku háromdimenziós felületet választottunk, ahol a két független változó hatványozott értékei és szorzata határozza meg a magasság mint függő változó értékét a harmadik dimenzióban.

A függvényfelület egyenlete:

$$z = \beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 y + \beta_3 x^2 + \beta_4 y^2 + \beta_5 xy + \varepsilon, \text{ ahol}$$

Z = a mért magassági válaszreakció,
X és Y = a két legfontosabb független változó,
 β_0 -tól β_5 -ig = becsült együtthatók
 ε = hiba

Az alkalmazott válaszregresszió függvény segítségével "hegygerinc", "völgy" vagy "nyereg" formájú felületek definiálhatók.

Az együtthatók meghatározására, a függvényfelület definiálására az alkalmazott SAS programnyelven programcsomag áll rendelkezésre. A program alapján először az ismeretlen paraméterek kerültek meghatározásra, majd a két változónak különböző értékeket adva a felület "szintvonalait" definiáltuk.

A depresszív magassági adatok elemzése

A modellezéshez azt a differenciát alkalmaztuk, amely a "szabályos" válaszreakciók által meghatározott függvényfelület és a ténylegesen mért értékek között jelentkezett. A különbséget a kísérleti helyszín maradvány szórásával standardizálva, regressziót számítottunk az értékekhez tartozó ökotávolságokkal. Az eltérések és az ökotávolságok regressziója leírja azt a növekvő depresszív hatást, amelyet a telepítési környezet romlása /egyre negatívabb ökológiai távolság/ fejt ki az áttelepített származások magasságára /lásd 19. ábra/. A regresszió egyenlete:

$$z_{ij}/s_j = - \left\{ \beta_0 + \beta_1 x_{ij} + \beta_2 x_{ij}^2 + \varepsilon \right\}, \text{ ahol}$$

z_{ij} = a "szabályos" modelltől való eltéréssel jellemzett depresszió /i-edik származás a j-edik kísérleti helyszínen/,
 s_j = a j-edik kísérleti helyszín maradvány /hiba/ szórása

x_{ij} = ökológiai távolság /i-edik származás a j-edik kísérleti helyszínen/

β_0 -tól β_2 -ig = a becsült együtthatók

ε = hiba

Az erős mortalitást ill. Scleroderris károkat mutató származások elemzése

A felfokozott mortalitásig menő környezeti hatások elemzése több nehézségbe ütközött. Egyrészt a kísérleti helyszíneknek csak egy része alkalmas ilyen megfigyelésre, másrészt a nyilvánvalóan alkalmatlan populációkat érthető okokból sok esetben kihagyták a

telepített származásokból. Így csak töredékes információkra támaszkodhattam, emiatt az elemzést arra korlátoztam, hogy egy valószínűségi görbét határozzak meg. A görbe a sikertelen telepítés /letális áttelepítési hatás/ valószínűségét határozza meg az ökológiai távolság függvényében. Letalitásnak a megmaradás 50 % alá csökkenését tekintettük.

A részletesebb elemzés ellen szólt az a körülmény, hogy a mortalitás fellépését számos ellenőrizhetetlen tényező is befolyásolhatta /csemeteméret, ültetési hibák, időjárás, mikrotermőhelyi hatások stb./.

A három lépcsőben végzett modellezés segítségével a vizsgált bankszferyő populációk viselkedésére egy általánosított modellt kívántunk kialakítani, amely a vizsgált ökológiai határokon belül bármely helyszínen, bármilyen eredetű populáció átlagosan elvárható válaszreakcióját leírja. Az analízis a következő lépésekben történt:

- a válaszreakciót meghatározó fő környezeti változók meghatározása sokváltozós regressziókkal;
- a változók számának redukálása a modell egyszerűsítésének érdekében; végül
- a mérési adatok alapján a modell definiálása.

Az ismerttetett számításokata Petawawa-i Nemzeti Erdészeti Intézet VAX 11/780 számítógépén végeztem. Az elemzéshez SAS /Statistical Analytic Systems, N.C. University, Raleigh, USA/ programokat használtam fel.

3.3.6 A származások fenotipusos stabilitásának becslése

A fenotipusos stabilitással foglalkozó fejezetben ismerttetett számításmodok mellett egy saját stabilitás-indexet is kidolgoztunk, ugyanis a származások rendszertelen előfordulása és a felállított modell nemlineáris jellege miatt a szokványos eljárások nem alkalmazhatók.

Az index számításához a modelltől való eltérés szórással standardizált adatait alkalmaztuk a következő képlettel:

$$st_i = \left[\sum_n \left\{ (z_{ij} - z'_{ij}) / s_j - \sum_n (z_{ij} - z'_{ij}) / ns_j \right\}^2 / n-1 \right]^{1/2}$$

ahol

St_i = az i-edik származás fenotipusos stabilitás indexe,

Z_{ij} = az i-edik származás j-edik kísérletben mért magassága,

Z'_{ij} = ugyanazon származás modell szerint becsült magassága /az ökológiai távolság és a termőhelyi potenciál alapján/,

S_j = a j-edik kísérleti helyszin nemlineáris előrebecslési függvényének hibaszórása,

n = a kísérleti helyszinek száma

A képlet a "szabályos" modelltől való eltéréssel számol, tehát a teljesítmény stabilitását a modell szerinti görbefulülethez képest adja meg.

4. A NÖVEKEDÉS SZÁRMAZÁSOK KÖZÖTTI GENETIKAI VÁLTOZATOSSÁGA

A növekedés vagy vigor legmegbízhatóbb jellemzője a magassági növekedés, ezért az átmérő ill. fatömeg adatokkal ebben az összefüggésben nem foglalkozunk. Az értékelhető magassági adatok kivétel nélkül aránylag fiatal kísérletekből származnak. Az eredmények extrapolálhatóságát az időkorrelációs összefüggések alapján már egyebütt kimutattam /Mátyás 1979c, 1986/.

4.1 Erdeifenyő

4.1.1 A bugaci IUFRO kísérlet értékelése

A zömében Észak-, Közép- és Kelet-Európát felölelő kísérlet korábbi értékelésekor kitűnt már, hogy az északi származások növekedése messze elmarad a közép- és kelet-európaiakétól, bár törzs- és koronaalak szempontjából kedvező tulajdonságokkal rendelkeznek. A hazai származásu kontroll /Lenti/ növekedése jó, de törzsalakja viszonylag gyengének bizonyult /Magyar 1964/.

Az 1976. évi adatfelvételek értékelése /Harkai-Mátyás 1978b, 1981/ - a kísérlet ekkor 35 éves volt - meglepő eredményeket hozott. A korábbi felvételek alkalmával közepes teljesítményt nyújtó Val di Fiemme-i származás /Olasz Dolomitok/ mind az átlagos átmérő, körlap-összeg, mind a fatömeg vonatkozásában az első helyre került /lásd 2. táblázat/. A rajnavidéki származások közel azonos eredményt értek el mint az olasz, de görbe törzsalakjuk és durva ágaik miatt fatermesztési értékük kisebb. Átlagmagasság és átmérő tekintetében a lenti származás is az "élmezőnyben" található, jellegében a rajnai származásokkal tart rokonságot, tehát viszonylag görbe törzs, szabálytalan korona jellemzi.

A hazai erdeifenyő állományok minőségének megjavítása szempontjából fel kell figyelni Közép-Európa mérsékelt kontinentális hatás alatt álló területeire az Északnémet-Alföldtől Bjeloruszsiáig. Az innen származó faállományok egyöntetűek, törzsük egyenes, a korona szabályos kupalaku, a törzs felső egyharmadában helyezkedik el.

A csapadékosabb és kiegyenlítettebb klimájú európai országokban igéretesnek mutatózó belga-holland származások nem tudtak megfelelően alkalmazkodni az alföldi meszes homokhoz, növekedésük visszaesett. Kezdetből fogva rosszul bírták a bugaci termőhelyi viszonyokat a Keleti- és Déli-Kárpátok hegyvidéki származásai, valamint az észak-európai származások, amelyek törzs- és koronaalakja megfelelő ugyan, de növekedésük messze elmarad a többitől.

13. ábra. A bugaci erdeifenyő származási kísérlet 38 éves korban.
Balra fent: Pforthen, Szilézia; jobbra fent: Rudczany, Mazuria;
balra lent: Val di Fiemme, Dolomitok; jobbra lent: Tinoava, Kár-
pátok /fotó: ERTI, Körmeny/

A terület 1982 évi újabb felvételezése a korábbi eredményeket erősítette meg, a terjedő Fomes-károsítás nehezedő feltételei között /VII. függelék/.

4.1.2 A magyar VNIILM-kísérletek eredményei

Terepi kísérletsorok

Az ország 3 pontján eltelepített kísérletsor 5 éves felvételi adatai valamennyi területre rendelkezésre állnak /Harkai-Mátyás 1984/. A disszertáció összeállításakor a már biztonságosabban értékelhető, 10 éves kori adatok még hiányoztak. Harkai L. részleges felvételeiből azonban a 8 ill. 9 éves recski ill. egyházashetyei kísérletek parcelláiból rendelkezésre állnak azon kezelések adatai, amelyek a hazai kontroll populációkat megközelítették /5. táblázat/. A terepi kísérletek - Kámonnal összehasonlítva - extenzivebb körülmények között voltak, ezért, bár amazzal ellentétben ismétléses elrendezésűek, pontosságuk ebben a korban nem jobb /ez különösen Kerkafalvára érvényes/.

Az 5. táblázatból látható, hogy Recsken még a legjobb ukrán populációk sem haladják meg a hazai kommersz /Veszprém/ teljesítményét. Ki kell emelni a szovjet tipológia szerint sztyepp zónába eső Szvesszk és Cserkasszi származások teljesítményét. Az ezután következő 3 származás a Kiev környéki, ill. Don menti erdősztyepp-ről származik. Összehasonlításképpen szerepel a minőségileg kiváló mazuriai származás, amely a Mátrában gyenge növekedésű volt.

Alapvetően azonos a kép Egyházashetyén: Szvesszk mellett az ugyancsak sztyepei Vesenszkaja szerepel, utána következnek az előbb említett erdősztyepp-populációk. Egyházashetyén a bemutatott 6 populáció magassága meghaladta a magyar kommersz anyag magasságát, a Cserkasszi származás pedig a legjobb szelektált hazai populáció, Pornóapáti teljesítményét elérte.

Kerkafalváról csak 5 éves kori adatok állnak rendelkezésre. A nagyobb pontatlanság ellenére az "élmezőnyben" többségében itt is sztyepei ill. Ny-ukrajnai populációk szerepelnek. Cserkasszi és Voronyezs Pornóapátival egyenrangú növekedést mutatott.

Kámoni mintaterület

Ismétlések nélkül is a kámoni mintaterület adatai a belterjesebb körülmények miatt alkalmas a fiatalkori növekedés értékelésére.

A VIII. függelékben feltüntettük a származások vetéstől számított 1., 4., 8. és 11. évi magasságát. Az egyéves magoncok magasságát tekintve figyelemre méltó, hogy a származások értékére vonatkozóan már az első éves adatok durva eligazítást adnak, egyfajta "Frühtest"-ként.

5. táblázat. A hazai kontrollt megközelítő populációk átlagmagassága a magyar VNIILM kísérletekben /Harkai L. által felvett adatok/

1. Recsk-csákánykői kísérlet

Származás /azonosítási szám/	5 éves kori magasság /cm/	8 éves kori /1986 aug./ magasság /cm/	rel.magasság /%/
Pornóapáti	81,0	407,6	106,2
Bajcsa /üzemi/	-	401,8	104,7
Veszprém /üzemi/	73,9	388,5	101,2
Cserkasszi /39/	78,8	388,3	101,2
Szvesszk /38/	71,6	386,9	100,8
Voronyezs /55/	75,9	385,1	100,3
Borispolszk /37/	77,5	369,5	96,3
Olevszk /35/	80,0	364,5	95,0
Ruciane /Mazuria/	60,9	319,1	83,1
P = 5 %-on szign. különbség	-	30,7 cm	-

2. Egyházashetyei kísérlet

Származás /azonosítási szám/	5 éves kori magasság /cm/	9 éves kori /1986 szept./ magasság /cm/	rel.magasság /%/
Pornóapáti	255,7	426	104,9
Bajcsa	230,3	380	93,6
Veszprém	225,2	387	95,3
Cserkasszi /39/	228,2	424	104,4
Vesenszkaja /60/	241,8	414	102,0
Voronyezs /55/	238,2	408	100,5
Olevszk /35/	228,9	405	99,7
Borispolszk /37/	244,6	405	99,7
Szvesszk /38/	241,4	405	99,7
5 %-on szignifikáns különbség	-	28,4 cm	-

5. táblázat folytatása

3. Kerkafalvai kísérlet

Származás /azonosítási szám/	5 éves kori magasság /cm/	Származás /azonosítási szám/	5 éves kori magasság /cm/
Pornóapáti	163,3	Navlaja /51/	150,0
Cserkasszi /39/	170,7	Boriszpolszk /37/	149,3
Nyezsin /10//bizony- talan eredetű/	165,0	Nadvornaja /36/	148,5
Voronyezs /55/	160,3	Djutjuli /69/	145,9
Leninszkij /29/	156,9	Sz vesszk /38/	145,1
Dubravica /33/	155,3	Or. Zujevo /43/	144,9
Oszipovicsi /27/	154,8	Rjazany /50/	144,3
Szosznovka /54/	154,5	Vesenszkaja /60/	142,5
		Melekevszk /59/	142,2
5 %-on szign. különbség		21,3 cm	

4 éves korban a hazai populációkkal egybevethető magasságot ért el Krnov /Dél-Csehország/, a boszniai Kupreško, valamint a szovjet származások közül Nyugat-Ukrajna, az ukrán sztyepp, az elegyes erdők, a Volga és Don menti populációk jó része. A Baltikum térségéből csak a lengyel területre eső Mazuria mutatott hasonló növekedést.

A négyéves korban kialakult helyzet a későbbiekben alig változott. Az 1986-os /11 éves/ felvételek alapján az alábbi származásokat emelhetjük ki.

- 144 Krnov /Dél-Csehország/
- 35 Olevszk /Ny-Ukrajna/
- 38 Sz vesszk /Ukrán sztyepp/
- 39 Cserkasszi /Ukrán sztyepp/
- 55 Voronyezs /Don völgye/
- 60 Vesenszkaja /Don völgye/
- 29 Leninszkij /Elegyes erdőzóna/
- 41 Mazuria /Baltikum/

Látható, hogy a legjobb populációk túlnyomórészt a kelet-európai área déli pereméről származnak.

Nyugat-Magyarország klimájában különösen gyenge teljesítményt mutattak az európai tajga északi zónájából, valamint a Közép-Szibériából származó populációk. A leggyengébb növekedést egy urali populáció, Verhnye Szaldinszk produkálta /tszf. magassága ismeretlen, de feltehető, hogy a hegység magasabb övezetéből származik/. A Csendes-óceán partjáról, Ajanból származó populáció egyedei közül egy sem érte meg a 11 éves kort.

Figyelemreméltónak tartjuk azt a körülményt, hogy az Uralt és a tajga északi és középső övezetét leszámítva, kb. az 58° szélességtől délre fekvő kelet-európai terület összes képviselt populációi a magyar kontroll magasságának 80 %-át meghaladó magasságot értek el. Az ökológiailag legtávolabb eső, a magyar populációkkal egyenértékűnek tűnő származás Voronyezs /55/.

4.1.3 Két Moszkva környéki VNIILM kísérlet elemzése

A Kurov-i erdőgazdaság területén létesített kísérlet 53 populációt tartalmaz, a fontosabb erdőzónákat 10-20 populáció képviseli /IX. függelék/. Kontrollként egy helyi, Moszkva melletti populáció szerepel, amely az elegendő erdőzóna középső körzetéből származik. Az első öt, legfontosabb erdőzóna adatait áttekintve az tűnhet meglepőnek, hogy a terület méreteihez és a klíma ill. termőhelyi viszonyok szélsőséges eltéréseihez képest aránylag csökkent mérvű különbségeket találunk. A három legalacsonyabb /és különböző okokból az alapsokaságból kiugrónak tekintendő/ körzet-átlagot leszámítva a helyi kontrollhoz képest az áttelepítés következtében fellépő legnagyobb mérvű magassági növekedésváltozás 10 % körül mozog.

A helyi kontrollhoz képest nagyobb magasságátlagot találunk két körzet átlagában, további 4 körzetben fordulnak elő a kontrollt meghaladó populációk. A jobb növekedésű populációk a telepítési helyszintől nyugati-déli irányban találhatók, esetenként igen jelentősen eltérő klímaviszonyok között. Kivétel nélkül valamennyi esetben magasabb átlaghőmérsékletű /hőösszegű/ és alacsonyabb szélességű helyről származó populációk ezek /1. 6. táblázat/.

A legtávolabbi mintázott és a helyi kontrollnál magasabb populáció Donyeck, mintegy 850 km-re déli irányban fekszik a telepítési helyszintől, 8 szélességi fokkal délebbre, átlaghőmérséklete $4,6^{\circ}\text{C}$ -al magasabb! A hőösszeg-különbség kb. 600°C -ra tehető. Kétségtelen, hogy ezek közül némely populáció megmaradása elmarad a kontrolltól, de pl. a jó megmaradású Gomel és Breszt ökológiai távolsága a kísérlettől nem sokkal csökkentebb /6. táblázat/.

6. táblázat. A helyi kontrollt elérő ill. meghaladó populációk a Moszkva melletti Kurov-i kísérletben

Erdőzóna, körzet	Származás /oblaszty/	Magasság /parcella átl./ 10 éves korban /cm/	Megmaradás [%/	Évi k.hőm. /°C/°*	Földr.szélesség /kerékítve/ °
<u>Elegyes erdők</u>					
Középső körz.	Moszkva /kontroll/	400	87	3,4	56
Nyugati körz.	Minszk	409	94	5	54
		419	75		
		398	74		
	Mogiljov	446	95	6	54
		418	60		
		421	84		
<u>Lombos erdők</u>					
Nyugati körz.	Breszt	479	100	7	52
		391	84		
	Volinszk	429	72	7,0 ^x	50
		366	57		
Középső körz.	Gomel	437	81	7	52
<u>Erdősztyepp</u>					
Középső körz.	Lipeck	411	79	4,8 ^x	53
	Mordvaföld	427	64	3,6	54
<u>Sztyepp</u>					
Középső körz.	Szumi	417	66	6,6 ^x	51
Keleti körz.	Uljanovszk	404	71	3,7 ^x	54
Donyeck	Donyeck	418	68	8 ^x	48

A *gal jelzett adatok Lydolph /1977/ nyomán, a többi a VNIILM által szolgáltatott adatok alapján

Az Oreĥovo-Zujevo-i erdőgazdaságban létesített származási kísérlet 18 éves kori adatai /X. függelék/ még meggyőzőbbek. Az északi tajga és a délkelet távoli populációi kivételével a kísérletben részt vevő populációk teljesítménye egyenrangú vagy jobb a helyi kontrollnál. Az előző kísérletnél érezhetően kedvezőbb termőhelyi körülmények között kiemelkedően jó növekedést mutatnak a nyugati és déli eredetű populációk, ezen kívül három északabbról származó populáció is a jők között szerepel, de itt is az átlaghőmérséklet meghaladja a kontrollét /7. táblázat/.

7. táblázat. A helyi kontrollt legalább 10 %-kal meghaladó növekedést mutató populációk az Orehovo-Zujevo-i kísérletben /18 éves korai adatok/

Erdőzóna, körzet	Származás száma	Származás helye	Átl.magasság /cm/	A kontroll %-ában	Évi k.hőm. /°C/	Szélesség /°/
<u>Déli tajga</u>	29	Pszkov Sztr.Krasznyin	775,5	113,4	3,7	58
<u>Elegyes erdők Baltikum</u>	22	Észtorsz. Elva	766,3	112,0	4,6	58
Ny-i körz.	19	Grodno Szlonyim	779,2	113,9	6	54
	20	Vityebszk Roszsoni	762,9	111,5	4	55
Középső körz.	43	Jaroszlavl Pereszlav	769,2	112,4	3,7	57
	56	Vlagyimir Guszev	779,1	113,9	3,4	56
	57	Moszkva /kontroll/	<u>684,1</u>	<u>100,0</u>	<u>3,4</u>	<u>56</u>
<u>Lombos erdők</u>						
Középső körz.	16	Gomel Gomel	777,5	113,7	7	52
<u>Erdősztyepp</u>						
Középső körz.	55	Mordvaföld Temnyikov	755,0	110,4	3,6	55
	64	Tambov Morsanszk	777,3	113,6	4,8 ^x	53
	65	Tambov Tambov	833,1	121,8	4,8 ^x	53
	67	Rjazan Pervomajszk	765,7	111,9	4 ^x	54
<u>Sztyepp</u>						
Nyugati körz.	14	Cserkasszi Szmeljan	785,0	114,7	7 ^x	49
Középső körz.	10	Szumi Jampol	781,8	114,3	6,6 ^x	51
Déli körz.	136	Rosztov Kamenszk	838,6	122,6	7	48
	140	Rosztov Mitjakin	783,0	114,5	7	48

^xLydolph /1977/ nyomán

Alapvetően tehát itt is megállapítható, hogy a magasabb hősszegű körzetek származásai produktívabbnak mutatkoznak 18 éves korban is. A 10 éves kori adatokkal összehasonlítva a populációsztintű szórás csökkenő tendenciát mutat /v.ö. IX. és X. függelék/. Ez a jelenség megegyezik az utódvizsgálatokban is tapasztalható jelenségekkel.

Az Orehovo-Zujevo-i adatokra lehetőség nyílt a populáción belüli, átlagolt szórások számítása a populációk közötti szórással való egybevetés céljából /X. függelék/. A variációs koefficiensek egybevetése alapján megállapítható, hogy annak ellenére, hogy a kísérlet rendkívül nagy ökológiai szélsőségeket ölel fel, a populációk között jelentkező változékonyság alatta marad az egyes populációkon belül tapasztalható szórásadatoknak. /Ez a jelenség kisebb területről vett minták esetén még élesebben jelentkezik./

Különös figyelmet érdemel még a sztyepp erdőzónában mintázott Buzuluk-i erdeifenyő /Orenburgi oblaszty/, mely mindkét kísérletben szerepel. A 100 éves, I. fto.-ba tartozó állomány tölgygel és hárssal elegyes, aránylag kedvező klimában fekszik /3,4°C átl.hőmérséklet, 453 mm csapadék/. A populáció mindkét esetben kirívóan elmarad növekedésben az övezetben előforduló többi származástól. A csökkent növekedésben nagy valószínűséggel szerepe van az izolált előfordulásokban észlelhető drift-jelenségnek. Hasonló, még erősebb depresszió figyelhető meg az Észak-Kaukázus izolált előfordulásaiban is /Sztavropol-Zelencsukszkaja, 1400 m tszf. m., 8,2°C átl.hőm., 550 mm csapadék, kulturállomány/.

4.1.4 A Plzeň-Bolevec-i kísérlet

Az 5 és 10 éves kori magassági adatok alapján K. Kaňák értékelte a Szovjetunió területéről származó populációkat. A legjobb minősítést kapott származások körzetei a 37. ábrán láthatók: Bjelorusz-szia, Nyugat-Ukrajna, a Volgáig terjedő sztyepp, továbbá Közép-Oroszország. A kísérlet 15 éves korában már annyira záródott, hogy teljes felvétele nem volt lehetséges. Ekkor részben magasságmérés, részben összbenyomás-értékelés alapján a több mint 250 populációból az alábbiakat találtam a legkedvezőbbnek növekedésük, törzs- és koronaalakjuk szempontjából:

1. Mogiljev-Podol /Ukrán sztyepp/
3. Ólevszk /Ny-ukrán erdősztyepp/
9. Harkov /Ukrán sztyepp/
53. Rilszk /Délorosz erdősztyepp/
55. Voronyezs-Krasznolesznij /Don völgye, sztyepp/
105. Vesenszkaja /Don völgye, sztyepp/
106. Kazanszk /Don völgye, sztyepp/
108. Gorodiscsenszk /Volga völgye, sztyepp/
111. Kamenszk /Don völgye, sztyepp/
112. Krasznodonyeck /Don völgye, sztyepp/

Valamennyi származás az 52° É-i szélességtől délre helyezkedik el, jellemző módon csak kettő esik az erdősztyepp-övezetbe, a többi az erdeifenyő elterjedési területén kívül található. Nem ismeretes, hogy a felsorolt származások között van-e mesterséges eredetű. Ez különösen a 108, 111 és 112 számú származásokkal kapcsolatban valószínű.

4.2 Banksfenyő

4.2.1 Alapvető statisztikai értékelések

Az egyes populációk növekedése közötti különbségek legegyszerűbben egy-egy kísérleten belül elemezhetők. A 15 éves kori magasság parcella-átlagaival végzett varianciaanalízis valamennyi kísérletben legalább 0,1 %-on szignifikáns eredményeket szolgáltatott, ami nem különösebben meglepő a kezelések nagy száma és a nagymérvű heterogenitás miatt /XI. függelék/. Ettől függetlenül a "származások közötti" komponens szignifikanciája /ill. a számított F érték/ kísérletenként eltérő. A két legdélibb helyszín /Petawawa és Turkey Pt./ mutatta a legmagasabb, a termőhelyileg leggyengébb helyszín /Española/ a legalacsonyabb F értéket. A kísérleti főátlag eltérései az éghajlat és termőhely alapvető mértékű különbségeit jelzik.

A származás-átlagokkal elvégzett statisztikai összehasonlítás már kevésbé kielégítő eredményt szolgáltat. A számítógépen elvégzett Duncan-teszt /P = 5 % szign. szinten/ aránylag nagy populáció-csoportok között nem tesz különbséget /XII. függelék/. A földrajzi eredetet, a származási hely ökológiai viszonyait a rangsorolás nem tükrözi megfelelően, így tulajdonképpen az összehasonlítás sok esetben erőszakolt /pl. egy boreális és egy atlanti tengerparti eredetű, bár közel azonos növekedésű származás között/.

Másrészt a különböző kísérletek eredményei nem hozhatók közös nevezőre. A kísérleti helyek hatásának kiszűréséhez faktoriális analízist kell végezni, amelyhez csak azok a származások alkalmazhatók, amelyek minden értékelt helyszínen megvannak. Mivel csak 11 származás szolgáltatott értékelhető adatot minden helyszínen, a faktoriális kísérletet egy kompromisszumos megoldással 23 származásra, 5 helyszínre számítottuk.

A szűkített 23 x 5 faktoriális adatkészlet varianciaanalízise /8. táblázat/ azt jelzi, hogy a helyszín- és a származás-hatások ugyan egyaránt szignifikánsak, de a helyszín /termőhely/ hatása a magasság varianciájára meghatározóbb. A maradvány-variancia mértéke, amely a kölcsönhatásokat is tartalmazza, meglepően alacsony.

8. táblázat. A szükített, 23 x 5 faktoriális adatkészlet variancia és kovariancia analízise eredményei

A magassági adatok varianciaanalízise

T é n y e z ő	F.G.	S.Q.	M.Q.	F	r ²
Származások között	22	110.321	5.014	8,33 ^{xxx}	0,901
Helyszínek között	4	369.189	92.297	153,34 ^{xxx}	
Maradvány /szárm. x helysz./	88	52.969	692		

A magasság és az ökológiai távolság kovariancia-analízise

T é n y e z ő	F.G.	S.Q.	F	r ²
Származások között	22	203.408	2,75 ^{xx}	0,425
Ökotávolság hatása	1	115.718	34,36 ^{xxx}	
Maradvány	91	306.439		

4.2.2 A változatosság lineáris modellezése

Ökológiai paraméterek és a növekedés

A vizsgált származások adatait a XIII. függelék tartalmazza. A három figyelembe vett környezeti tényező /földrajzi szélesség, hőösszeg és csapadék a származási helyen/ egymással és a kísérleti helyeken mért magassággal is különböző mértékű korrelációban van. A Petawawa-i /15 éves kori/ magassági adatokkal számított egyszerű korrelációs koefficiensek mátrixa a következő /Mátyás 1985a/:

Változó	Hőösszeg X ₂	Csapadék X ₃	Magasság Y	Szignif. X, Y között	F érték
X ₁ Föld.szélesség	-0,859	-0,332	-0,962	0,0001	98,1
X ₂ Hőösszeg		0,054	0,846	0,002	20,2
X ₃ Csapadék			0,142	0,696	0,16

A vizsgált körzetben a földrajzi szélesség korrelál legerősebben a magassággal. Bár a hőösszeg-értékek több származási helyen a banksfenyő minimumához állnak közel, és az izotermák kevésbé párhuzamosak a szélességgel, mint az área bármely más részén, a hőösszeg csak másodlagos tényezőként jelentkezik. /Ebben a körülményben némileg a hőösszeg-értékek bizonytalanabb meghatározása is szerepet játszik./ Mint várható volt, a csapadék szerepe teljességgel alárendelt, de nem teljes mértékben elhanyagolható ebben a körzetben, mert a földrajzi hosszúsággal kapcsolatos hatásokat tartalmaz.

A többszörös regressziószámítás varianciaanalízise alapján a földrajzi szélesség és a csapadékmennyiség változókombináció niche-dimenzióként alkalmazva a magassági növekedés modellezésére felhasználható /XIV. függelék/.

Az északnyugati származások változatossága lineáris modellje

Az előbbieket alapján a származások magassági növekedése az alábbi egyenlettel modellezhető:

$$\hat{H}_{ij} = a + b_1 \text{LAT}_j + b_2 \text{PREC}_j, \text{ ahol}$$

\hat{H}_{ij} = a "j" származás becsült magassága az "i" kísérleti helyszínen,
 LAT_j = a "j" származás eredeti földrajzi szélessége,
 PREC_j = a "j" származás eredeti csapadékmennyisége.

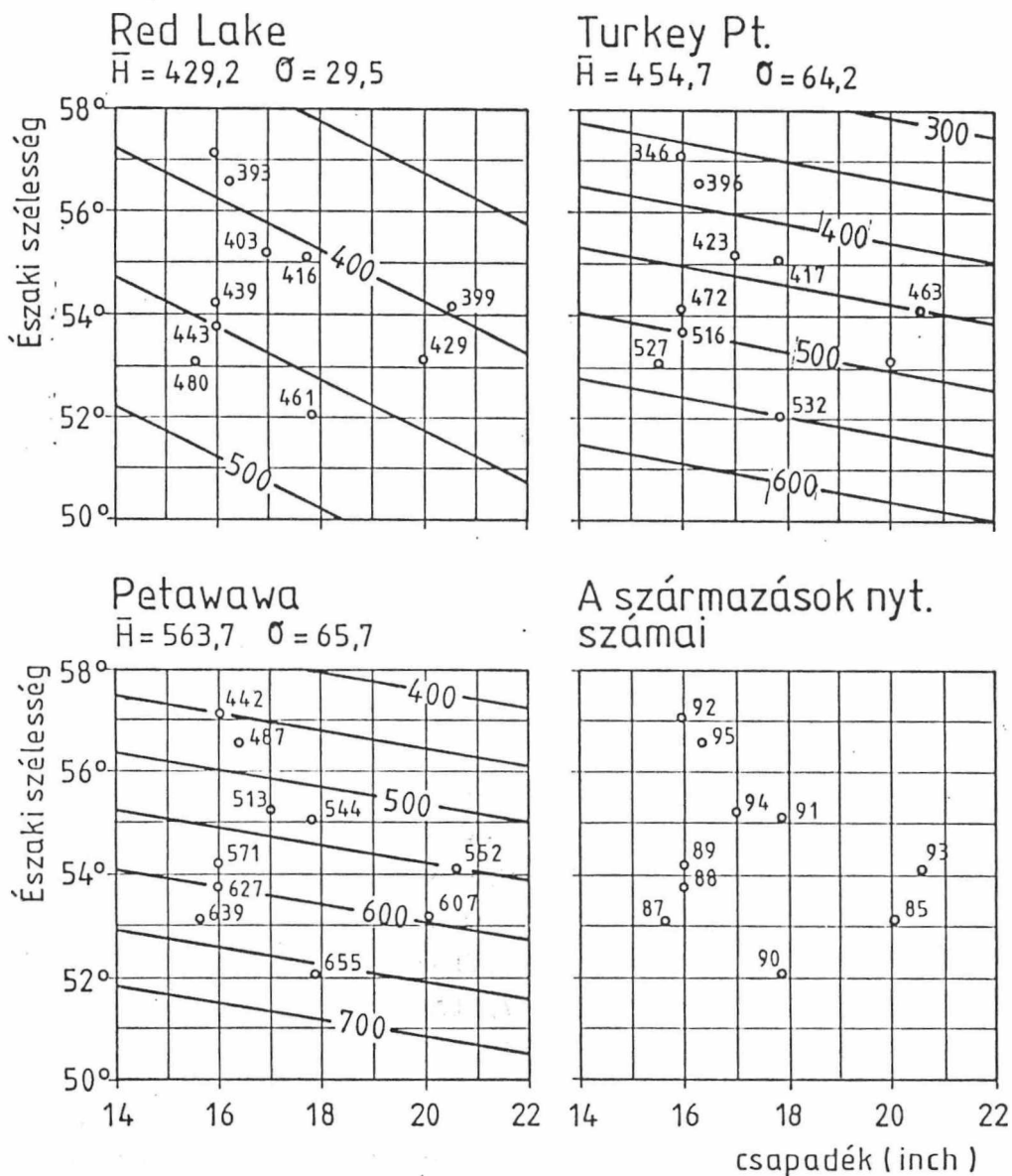
A két változó alkalmazása egyben lehetővé teszi az ökológiai tér térképszerű ábrázolását is, amint a későbbiekben bemutatjuk.

A különböző kísérleti helyszínekre számított egyenletek a következők:

Turkey Pt.	$\hat{H} = 2755,9 - 40,0\text{LAT} - 6,77 \text{PREC}$
Petewawa	$\hat{H} = 3174,9 - 45,4\text{LAT} - 8,01 \text{PREC}$
Fraserdale	$\hat{H} = 1940,0 - 25,1\text{LAT} - 7,77 \text{PREC}$
Red Lake	$\hat{H} = 1683,8 - 20,1\text{LAT} - 9,67 \text{PREC}$
Swastika	$\hat{H} = 1923,6 - 25,0\text{LAT} - 3,02 \text{PREC}$
Kakabeka F.	$\hat{H} = 1938,3 - 25,7\text{LAT} - 4,18 \text{PREC}$
Espanola	$\hat{H} = 1717,8 - 27,4\text{LAT} + 5,42 \text{PREC}$
Caramat	$\hat{H} = 602,3 - 7,6\text{LAT} + 15,30 \text{PREC}$

Espanola és Caramat egyenletei a kis számú vizsgált populáció /4 ill. 5/ miatt nem megbízhatóak, emiatt bevonásuktól eltekintettünk.

Az egyenletek \hat{H} értékei helyére változó értékek helyettesíthetők be. A behelyettesítés után az egyik független változóra /esetünkben LAT/ kifejtett egyenletek ökológiai térben ábrázolhatók. A 14. ábrán a megmintázott északnyugati ökológiai térrészt ábrázoltuk a két független változó koordinátarendszerében, amely megközelíti a térképszerű elrendezést. A három kísérletben ténylegesen mért származásátlagok mellett feltüntettük az egyenletekkel becsült magasságot is. A 15 éves korban becsült magasságot 50 cm-enkénti izogramok jelzik. Látható, hogy a lineáris egyenletek meglepő jól alkalmazhatók a modellezéshez. Tulajdonképpen egy adott hajlásszögű "lejtőt" határoznak meg, amely alatt és felett helyezkednek el a ténylegesen mért adatok.



14. ábra. Az északnyugati banksfenyő-származások lineáris egyenlettel becsült és mért magassága három kísérletben. A D részábra a származások eredeti számozását adja meg /eredeti elrendezésüket lásd a 8. ábrán/

A különböző kísérleti helyekre számított nomogramok között sok hasonlóság akad. Érdekes módon a származási hely csapadékanak csökkenésével a telepítési helyen várható növekedés javul. A jelenség legélesebben az északi kísérletekben jelentkezik. A "csapadékmenyiség" tényező feltehetőleg más, adaptívan fontos környezeti tényezőket tartalmaz, mint pl. a nyári nedvességhiány.

Az izogramok egymástól való távolsága /vagyis a "lejtő" hajlásszöge/ is különbözik az egyes kísérleti helyeken. A nagyobb térköz gyengébb, a kisebb térköz erősebb differenciálást jelez. Feltételezhető volna, hogy a származások közötti differenciálás a származási körzethez földrajzilag ill. éghajlatilag legközelebbi kísérleti helyeken a legélesebb. Ezzel szemben a legkedvezőbb ökológiai feltételekkel rendelkező két kísérlet /Petawawa és Turkey Pt./ adja a legvilágosabb elkülönítést a populációátlagok között. Ez is rámutat arra, hogy a termőhelyi viszonyok lényeges szerepet játszanak a genetikai különbségek megjelenésében - akár kísérletről, akár nemesített anyaggal létesített erdőtelepítésről van szó.

4.2.3 A nemlineáris modell fő változói

A származások valamennyi helyszínen mért átlagmagasságait többváltozós regresszióanalízisnek vetettük alá, hogy a növekedést meghatározó fő környezeti változókat azonosítsuk. Az elemezett változók a következők: csapadék, földr. szélesség, hőösszeg adatok a származási helyen, valamint ugyanezek a kísérleti helyszíneken, továbbá a "helyi" származás magassága /mint a termőhelyi potenciál jellemzője a kísérleti helyszínen/. A regresszióanalízisben a változók négyzetét és szorzatait is önálló változóként szerepeltettük. Az elemzést a három mintavételi pontra külön is elvégeztük, esetleges trendeltérések azonosítása céljából.

Az analízis célja a lehetséges változók lecsökkentése a minimumra oly módon, hogy kapcsolatuk a függő változóval /magasság/ lehetőség szerint ne csökkenjék lényegesen. A változók minimálisan szükséges számát Mallows $C(p)$ állandója segítségével állapítottuk meg /Mallows 1964/.

A $C(p)$ érték az összes hiba-eltérésnégyzet mérőszáma a következő képlet alapján:

$$C(p) = (SSE/S^2) - (N - 2p) , \text{ ahol}$$

SSE = a sokváltozós modell szerinti hiba SQ érték,

S^2 = a modell szerinti hiba MQ,

N = a változók száma összesen,

p = a kiválasztott változók száma

A kiválasztott változók száma akkor van optimumban, ha a Mallows-állandó értéke a kiválasztott változók számához közelit, vagyis

$$C(p) \approx p$$

A három pontraj adataival párhuzamosan végzett elemzések során össze lehetett válogatni 6-8 változót, amelyek a magassági adatok változékonyságának 85-90 %-át meghatározták /1. a 9. táblában megadott koefфициenseket/. A kiválasztott változók megerősítik a származási és a telepítési hely földr. szélessége és hőösszege, valamint a "helyi" származás magassága jelentőségét. A négyzetes tényezők jelzik az összefüggés nem lineáris jellegét.

9. táblázat. Környezeti paraméterek és származások magassága sokváltozós regressziószámítása, ill. a főváltozók kiválasztása 7 ontariói kísérleti helyszínen

V á l t o z ó	Változók optimális kombinációja			Összes adat együtt
	nyugati	közép	keleti	
	pontraj adatai			
Eredeti földr.szélesség, lineáris	-	x ^{xxx}	x ^{xxx}	x ^{xxx}
- " - négyzetes	-	x ^{xxx}	x ^{xxx}	x ^{xxx}
Eredeti hőösszeg, lineáris	x ^{xxx}	-	x ^{xxx}	x ^{xxx}
- " - négyzetes	x ^{xxx}	x ^{xxx}	x ^{xxx}	x ^{xxx}
Eredeti csapadék	-	-	-	-
Kis.hely földr.szélesség, lineáris	xa ^{xxx}	-	x ^{xxx}	xa ^o
- " - négyzetes	xa ^{xxx}	-	-	-
Kis.hely hőösszeg, lineáris	xb ^{xxx}	xa ^{xxx}	x ^{xxx}	xb ^o
- " - négyzetes	xb ^{xxx}	xb ^{xxx}	-	-
Kis.hely csapadék	-	x ^{xxx}	-	-
"Helyi" szárm.magassága, lineáris	x ^{xxx}	x ^o	x ^{xxx}	x ^{xxx}
- " - négyzetes	x ^{xxx}	x ^x	x ^{xxx}	-
Kiválasztott változók /db/	6	7	8	6
Determinációs koefфициens /r ² /	0,908	0,870	0,833	0,855
Mallows-féle C(p) érték	6,26	7,05	8,28	6,10

Szignifikancia-szintek: o = 10 %, x = 5 %, xx = 1,0 %, xxx = 0,1 %

Az "a" és "b" betűjel felcserélhető változókat jelöl azonos r² érték mellett.

Valamennyi koefфициens P = 0,1 % szinten szignifikáns.

Bár a bemutatott változó-kombinációk látszottak a legjobb megoldásnak, a csapadék tényezőt leszámítva a változók egymással nagymértékben helyettesíthetők voltak az r² érték jelentős változása nélkül. Ez jelzi, hogy a csapadék-adatokat kivéve valamennyi változó lineáris és négyzetes komponense helyet kell kapjon a modellben.

4.2.4 Az ökológiai távolság és index számítása

A származások földr. szélesség és hősszeg-adatát használtuk az ökológiai index számításához. Mivel a két változó szoros korrelációban van $|r| = 0,87$ a főkomponens-analízis első komponense a variancia 93,5 %-át meghatározta /XV. függelék "A" része/. Ezt az értéket használtuk ökológiai indexként.

Az ökológiai távolság meghatározásához a 3.3.3 fejezetben leírtak szerint a hősszeg és földr. szélesség különbözetek első főkomponensét használtuk. Amint várható volt, a különbözetekkel számított analízis az előzőhöz nagyon hasonló adatokat szolgáltatott. Az első komponens által meghatározott variancia 93,6 %-ot tett ki. A XV. függelék "B" részében bemutatott adatokból egyébként az is látszik, hogy a származásokat a földr. szélesség tekintetében megközeleltőleg egyforma mértékben telepítették át észak ill. dél felé, mivel a középérték ≈ 0 . Hősszeg tekintetében egy enyhe északi irányú eltolódás észlelhető a negatív különbözet-átlagnak megfelelően.

A 15. ábra bemutatja a szélesség- és hősszeg-különbözetek szórását és a számított főkomponens tengelyeket. Az ökológiai távolság értékeit az első komponens tengelyén a szemléletesség kedvéért fel-tüntettük.

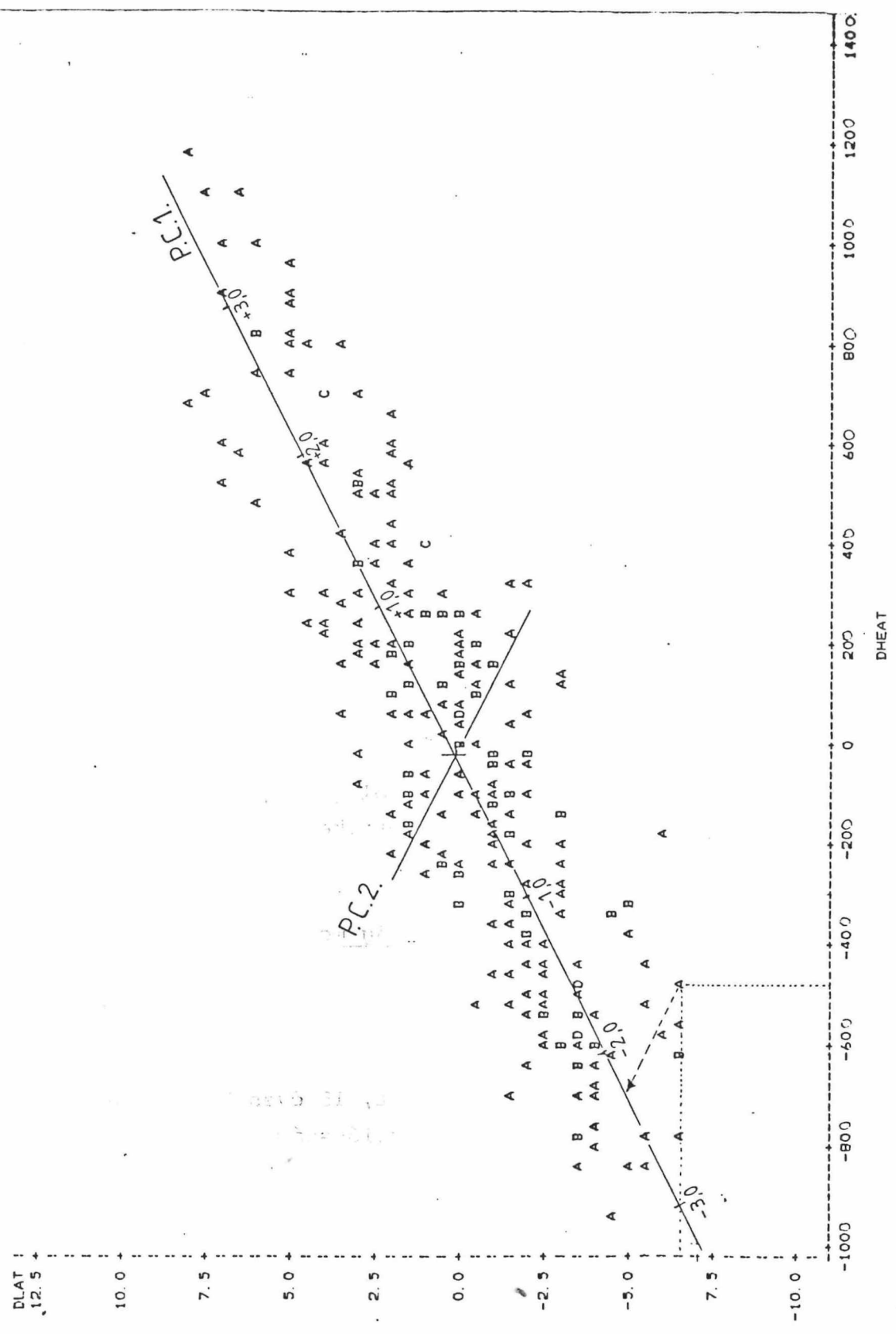
A XVI. függelék ábráján az ökológiai index és ökológiai távolság földr. szélesség és hősszeg értékekből való grafikus leolvasásához adunk meg nomogramot.

4.2.5 A magassági változatosság modellezése válaszregressziós felület segítségével

"Szabályos" adatok

A különböző kísérletekben mért, 15 éves kori átlagmagasságot mint függő változót, válaszregresszió-számítás segítségével modelleztük. Független változóként a "helyi" származás magasságát és az ökológiai távolságot alkalmaztuk. Míg az előző változó a tágabb értelemben vett termőhelyi potenciál jellemzésére szolgált, az ökológiai távolság egyszerre négy változót tartalmaz: a származási hely és a telepítési helyszín földrajzi szélességét és hősszegét. A két független változó tehát 5 változót képvisel. Mivel a válaszregresszió-számítás a változók négyzeteivel is kalkulál, a lineáris és négyzetes tényezők együttes száma tulajdonképpen 10, ami a 9. táblázat valamennyi változóját jelenti, a csapadéktényezők kivételével. A regressziós egyenlet emellett a két fő változó szorzatát is tartalmazza.

SCATTER OF ALL SOURCES IN 7 ONT TRIALS: LAT AND HEAT SUM DIFF
PLOT OF DLAT+DHEAT LEGEND: A = 1 OBS, B = 2 OBS, ETC.



NOTE: 133 OBS HAD MISSING VALUES

15. ábra. A földrajzi szélesség /DLAT/ és hosszszeg /DHEAT/ különbözetek a hét ontariói kísérlet adataira. Berajzoltuk a két főkomponens /P.C.1 és P.C.2/ számított tengelyeit, valamint az első főkomponens dimenziójában megadott "ökológiai távolság" értékeket /A = 1 adat, B = 2 adat stb./

A válaszregresszió-számításhoz a kísérleti helyszínek adatso-
rait különböző kombinációkban alkalmaztuk, mivel a környezeti ténye-
zők hatása nem párhuzamosan változik /10. táblázat/. A legjobb il-
leszkedést a három kelet-ontariói /Petawawa, Swastika, Fraserdale/
helyszín adatsoraival kaptuk $/r^2 = 0,939/$. Ez nem meglepő, mivel az
éghajlati tényezők változása itt a légszabályosabb. A nyugat-onta-
riói két kísérlet és Caramat bevonása az illeszkedést alig rontják
 $/r^2 = 0,912/$. Mint várható volt, Turkey Pt. nem nagyon illeszthető
be a többiek közé, bár a determinációs koefficiens még így is $r^2 =$
 $0,832$. A "szabályos" adaptív válaszreakciót leíró másodfoku többvál-
tozós egyenlet 6 ontariói helyszín magassági $/H_{cm}/$ adatai alapján a
következő:

$$Z_1 = 529,49 - 85,62X - 16,996X^2 - 0,85Y + 0,0015Y^2 + 0,0956XY$$

ahol

Z_1 = az előrebecsült magasság /cm/,

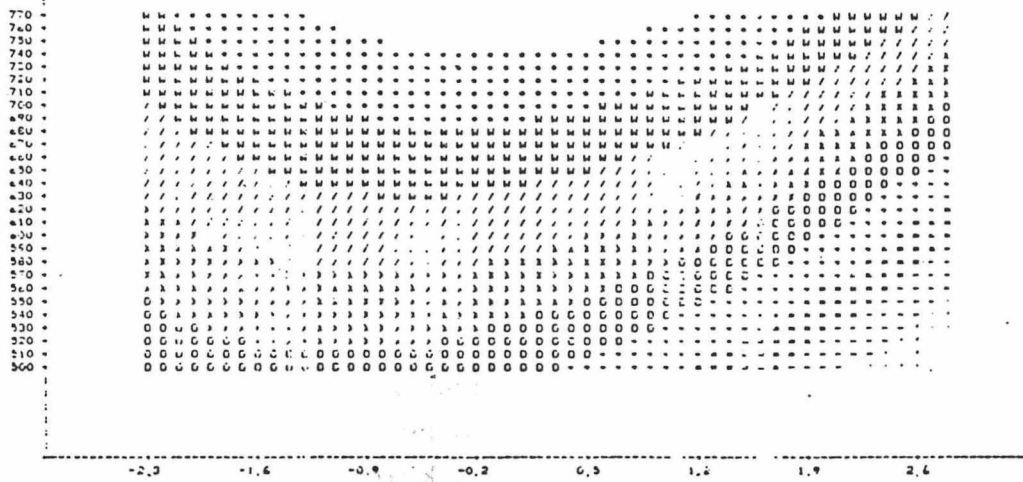
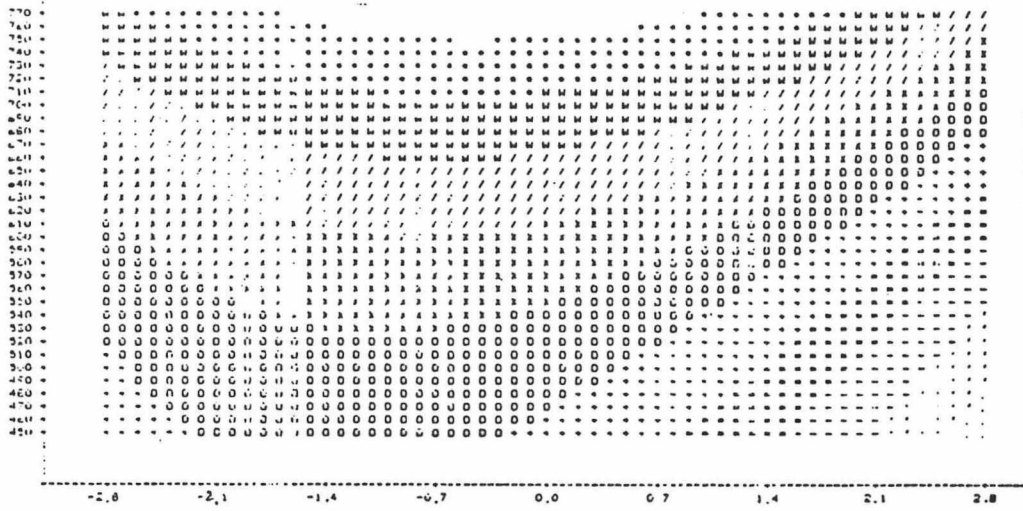
X = az eredeti származási hely és az ültetési helyszín közötti öko-
lógiai távolság,

Y = az ültetési helyszín termőhelyi potenciálja, a "helyi" száрма-
zás magasságával jellemezve

A regressziószámítás a magasságra igen erős lineáris hatást mu-
tatott ki, amelyet a helyi származás magasságának döntő hatása ma-
gyaráz /10. táblázat alsó fele/. A négyzetes komponens kicsi /10 %
alatt/ és a szorzat-hatás, amely a kölcsönhatást jelzi, gyakorlati-
lag hiányzik.

A helyi populáció növekedéséhez viszonyított relativ magasság
/%/ vizsgálatok a "helyi" magasság erős lineáris hatása eltűnik,
így a négyzetes komponensek erősebbek. Bár szignifikánsak a szorzat-
komponensek is, nagyságrendjük elhanyagolható, ami a kölcsönhatások
csekély mértékére utal.

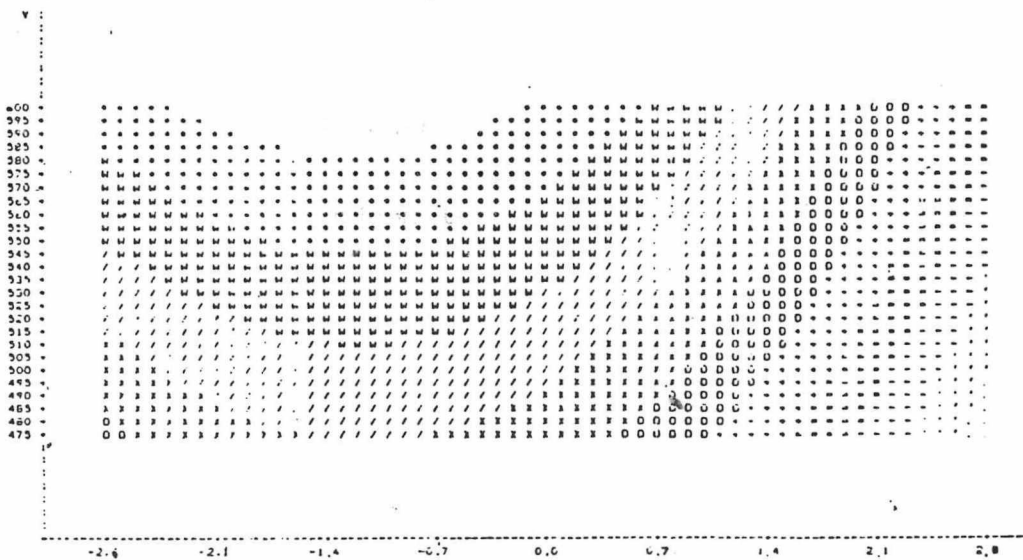
A válaszregresszió-analizissel meghatározott görbefuléletek a
16., 17. és 18. ábrán láthatók. /Emlékeztetünk arra, hogy a felület
csak "szabályos" reakcióju adatokra vonatkozik./ A tényleges magas-
sági adatok /cm/ felülete egy domborulatot képez, amely maximum ér-
tékét megközelítőleg 0 ökotávolság értékénél éri el. A domborulat
"gerince", /egy adott termőhelyi potenciállal rendelkező helyszínen
legjobb teljesítményt nyújtó populáció ökotávolsága/ a csökkenő ter-
mőhelypotenciál irányában a negatív ökotávolságok felé hajlik el,
ami azt jelenti, hogy a délről észak felé szállított populációk a
helyieknél jobb teljesítményre képesek.



CONTOUR PLOT OF HEIGHT (Y) IN FUNCTION OF ECODISTANCE (X).
 REVISED VALUES = PRINCIPAL COMPONENTS 1 & 2 FROM ONTARIO ONI TESTS
 CONTOURS ARE RESPONSE HEIGHTS IN CM AGE 15

8 37 TUESDAY, DECEMBER 10, 1985

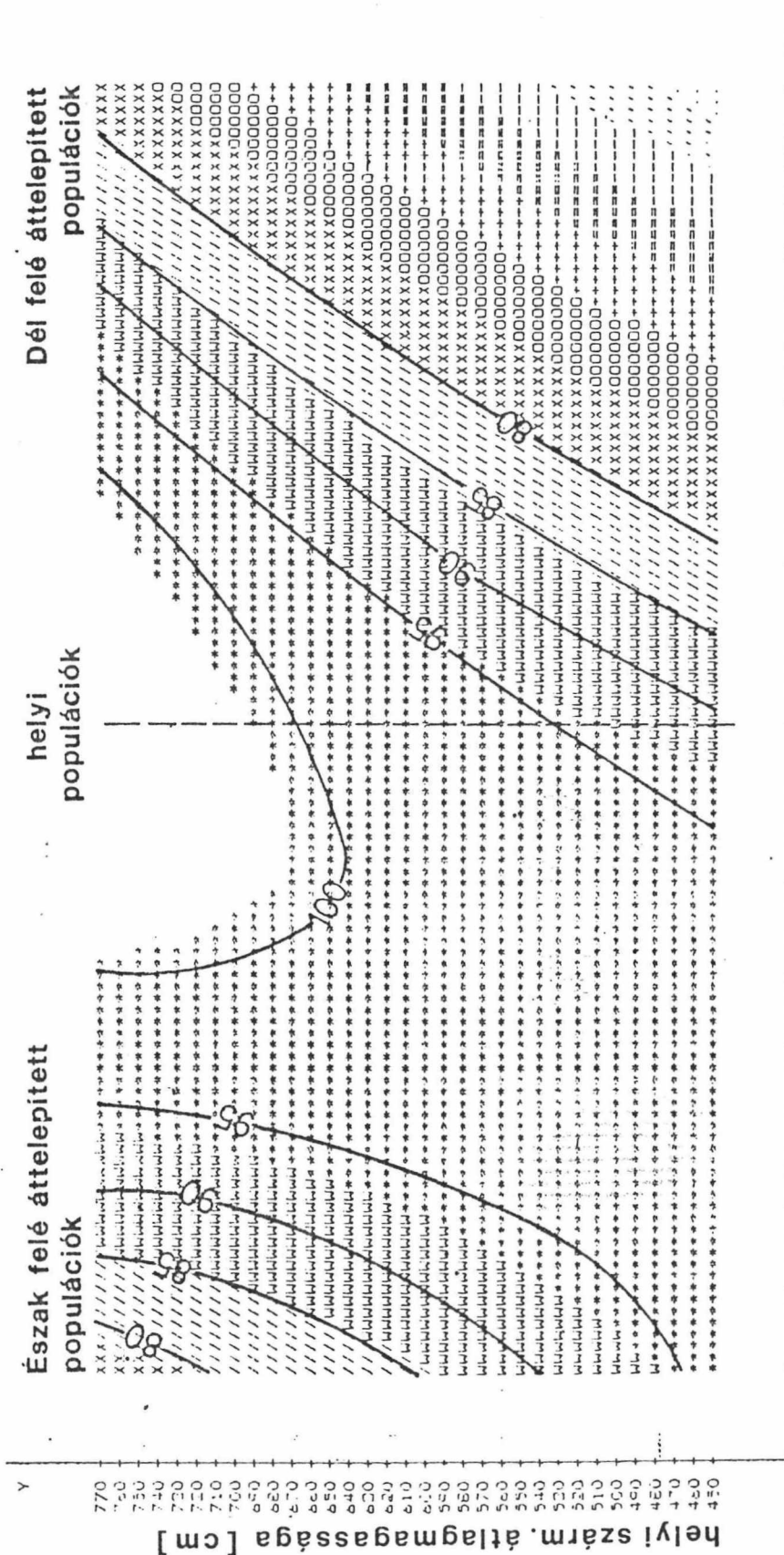
CONTOUR PLOT OF Y23



16. ábra. A tényleges magasság /"szabályos adatok"/ válaszregressziós felületei. Felülről lefelé: hat kísérlet, három kelet-ontariói, illetve két nyugat-ontariói kísérlet anyagából számítva. Vízszintes tengely az ökológiai távolság, függőleges a helyi populáció magasságával jellemzett termőhelyi potenciál

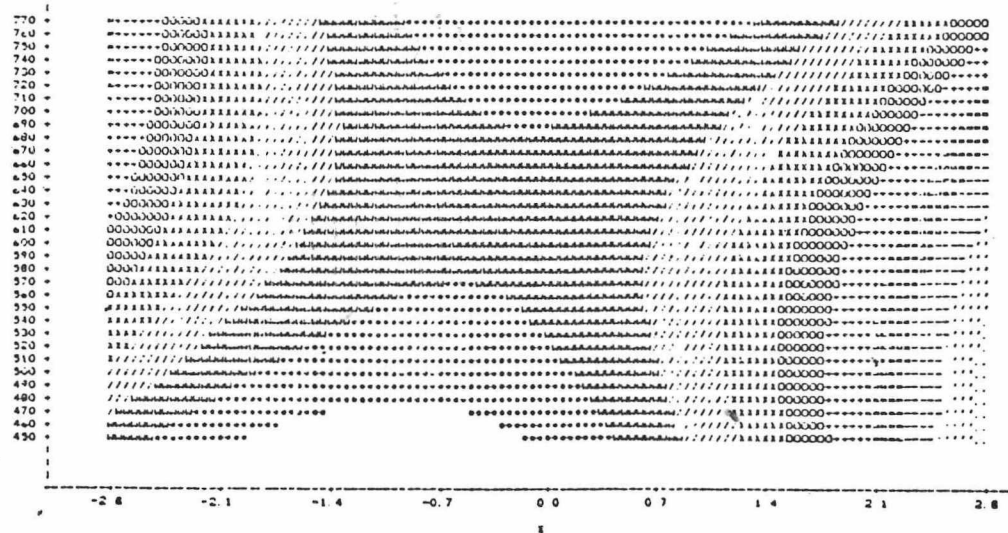
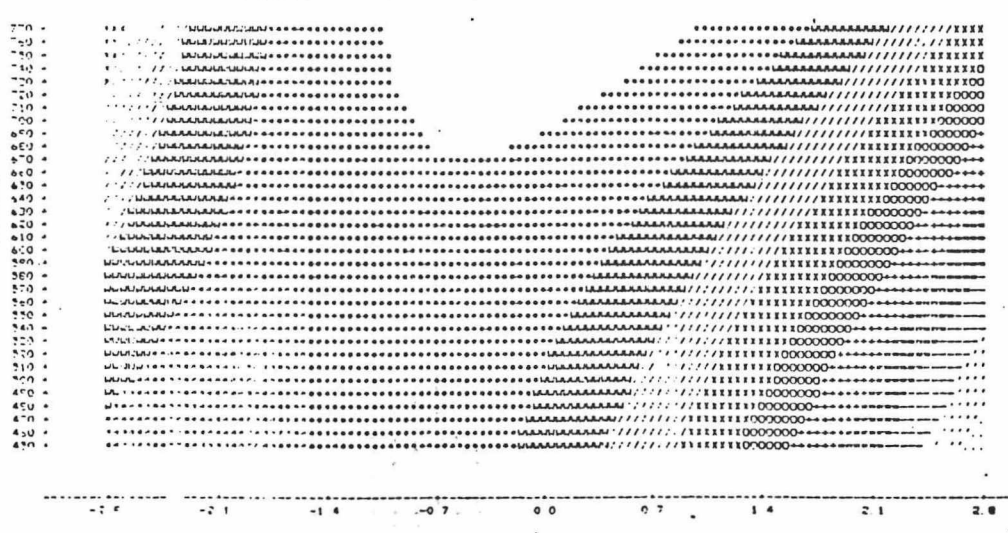
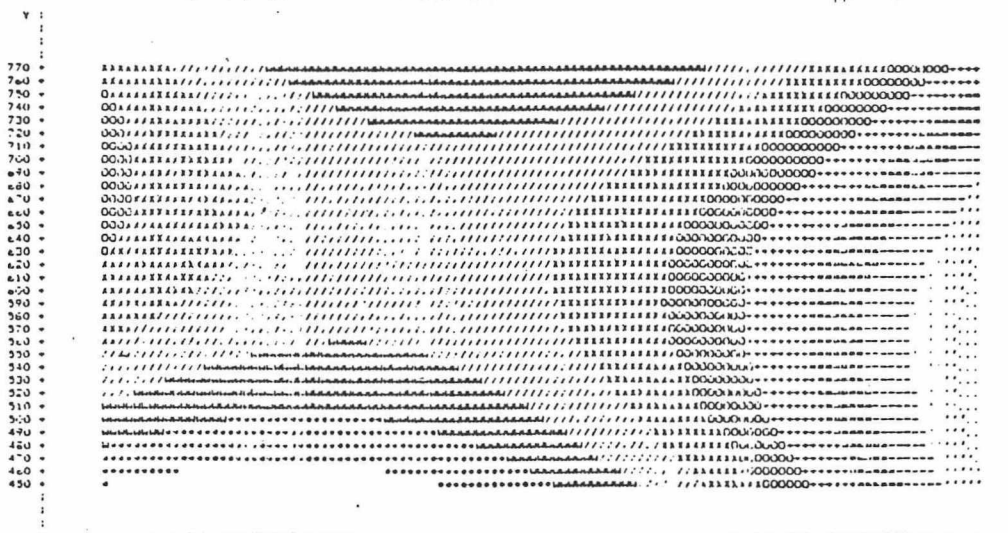
CONTOUR PLOT OF HEIGHT KEEP IN FUNCTION OF ECUDI-STANCE. HULL
 REVISED VALUES OF TRANSECT 3 IN 0 DMT. TESTS (TURK P EXCL.)
 CONTOURP APÉ RELATIVE HEIGHTS IN %

CONTOUR PLOT OF Y*X



SYMBOL	Z	SYMBOL	Z	SYMBOL	Z
---	31.9 - 35.5	=====	50.2 - 57.5	XXXXXX	72.1 - 79.4
---	35.5 - 42.9	+++++	57.5 - 64.8	././././	79.4 - 86.7
---	42.9 - 50.2	000000	64.8 - 72.1		86.7 - 94.0
				*****	94.0 - 101.3
					101.3 - 105.0

17. ábra. A helyi származás százaléklában kifejtett relatív magasság alakulása az ökológiai távolság és a termőhely függvényében. Hat ontariói kísérlet adataiból szerkesztett választ-regressziós felület



SYMBOL	Z	SYMBOL	Z	SYMBOL	Z	SYMBOL	Z
52 1 - 54 0		63 2 - 70 4		88 9 - 86 1		96 6 - 101 4	
54 0 - 63 0		70 4 - 75 7		86 1 - 91 4		101 4 - 104 4	
63 0 - 63 2		000000		75 7 - 80 9		86 1 - 91 4	

18. ábra. A relatív magasság válaszregressziós felületei. Felülről lefelé: hét kísérlet, hat kísérlet és három /kelet-ontariói/ kísérlet anyagából számítva.

10. táblázat. Származások magasságával végzett válaszregresszió-számítás eredményei, szabályos adatokra. Független változók: helyi származás magassága, ökotávolság

A d a t k é s z l e t	Lineáris	Négyzetes	Szorzat	Teljes r^2
	r^2 komponensek			
a/ <u>Magasság /cm/</u>				
7 Ontariói kísérlet adatai	0,78 ^{xxx}	0,05 ^{xxx}	0,00	0,83 ^{xxx}
6 Kísérlet adatai /Turkey Pt. nélkül/	0,83 ^{xxx}	0,08 ^{xxx}	0,00	0,91 ^{xxx}
3 Kelet-ontariói kísérlet adatai	0,87 ^{xxx}	0,06 ^{xxx}	0,01 ^{xx}	0,94 ^{xxx}
b/ <u>Relativ magasság /%/</u>				
7 Ontariói kísérlet adatai	0,41 ^{xxx}	0,11 ^{xxx}	0,00	0,53 ^{xxx}
6 Kísérlet adatai /Turkey Pt. nélkül/	0,38 ^{xxx}	0,23 ^{xxx}	0,02 ^{xx}	0,63 ^{xxx}
3 Kelet-ontariói kísérlet adatai	0,59 ^{xxx}	0,16 ^{xxx}	0,04 ^{xxx}	0,80 ^{xxx}

Megjegyzés: kerekítés miatt a rész-komponensek összege nem feltétlen azonos az összeggel. A szignifikancia jelzése mint a 9. táblázatban

A változók hozzájárulása a varianciához:

V á l t o z ó	7 ontariói	6 ontariói	3 K-Ont.	2 Ny-Ont.
	kísérleti helyszín MQ értéke			
a/ <u>Magasság /cm/</u>				
Ökotávolság	75.950	63.279	56.634	8.613
Helyi magasság	286.819	300.441	185.891	27.168
b/ <u>Relativ magasság /%/</u>				
Ökotávolság	1,714	1,406	1,191	271
Helyi magasság	/37,2/	304	178	/2,71/

Minden MQ érték $P = 0,1 \%$ szinten szignifikáns, kivételt képeznek a zárójelben lévő értékek

A modell még látványosabb, ha a relativ magassági adatokkal számolunk /a "helyi" származás %-ában/. A válaszregresszió egyenlete egy nyeregfelületet határoz meg, amely a termőhelyi potenciál-skála mindkét végén kiemelkedést mutat. A téridom "gerincvonalának" negatív ökotávolság felé tolódása itt is megfigyelhető. A közepes th. potenciál körül megfigyelhető nyereg úgy értelmezhető, hogy olyan környezeti feltételeket képvisel, amelyre a származások differenciálódása nem alakult ki tulságosan. Tény, hogy az ebbe a zónába eső kísérletekben /Kababeka és Swastika/ aránylag távoli származások is megközelítőleg azonos telje-

sitményt nyújtottak, ami a populációk gyenge differenciálódását eredményezte. Mind az északibb, mind a délibb helyszínek jobban differenciáltak.

A modell alapján megállapítható, hogy egy populáció produkciója egy adott termőhelyen az intraspecifikus változatoság által meghatározott öröklött adottságtól, a termőhely minőségétől és a származási, valamint a telepítési helyszínek ökológiai távolságától függ.

A depresszív hatás modellezése

A "szabályos" adatok modellezése után érdemes szemügyre venni a termőhelyi kölcsönhatás révén jelentkező depresszív hatásokat. Aránylag kevés a -2,0 ökotávolság alatti megfigyelés, amelynek oka nemcsak az, hogy kevés származást telepítettek el ilyen messzire észak felé, hanem a nagymérvű környezetváltozás miatt fellépő pusztulás is. Az életben maradt populációk között a legalacsonyabb ökotávolság érték -2,64 volt /23 sz. populáció Red Lake-be telepítve/. Ebben az esetben ez 6,7° észak felé telepítést és 780° hőösszeg-veszteséget jelent. A származás a helyi populáció magasságának 76,6 %-át érte el.

A depresszív környezethatás számszerűsítésére nemlineáris regressziót számítottunk az ökotávolság és a "szabályos" modelltől való eltérések között /19. ábra, XVII. függelék/. A regresszió az összes maradvány-variancia 9,5 %-át értelmezi és $P = 0,1$ %-os szinten szignifikáns.

A depresszív hatás egyenlete 7 ontariói helyszín adataiból, cm-ben megadott magasságra:

$$Z_2 = -(-0,342 + 0,350X - 0,0839X^2) S_j, \text{ ahol}$$

Z_2 = az előrebecsült depresszív hatás /cm/,

X = az áttelepítés ökológiai távolsága,

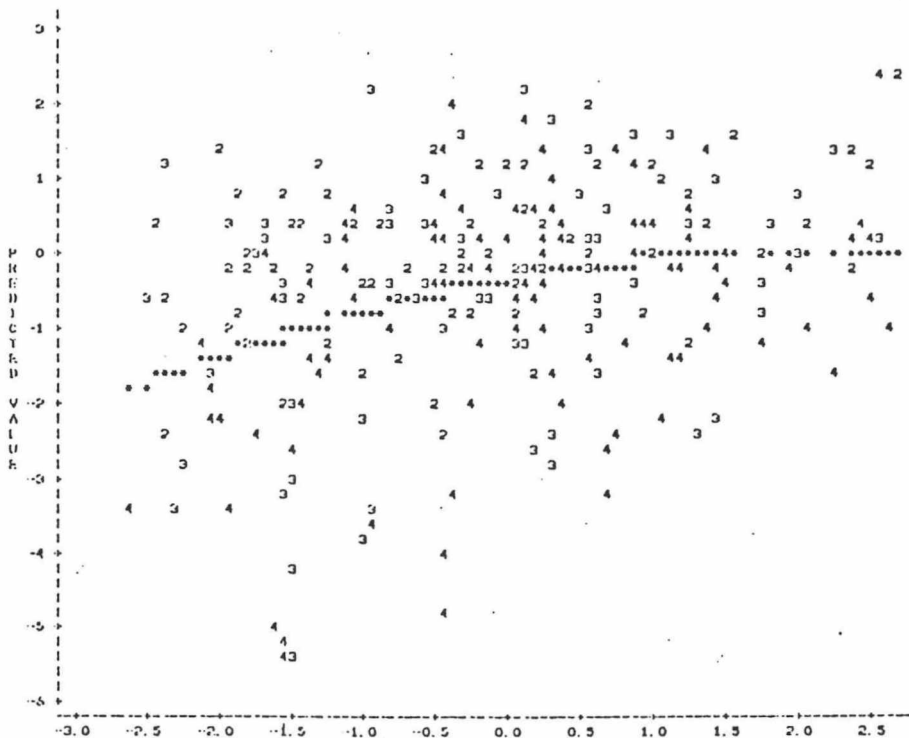
S_j = a kísérleti helyszín hibaszórása

Átlagos szórásviszonyokat feltételezve [$S_j \approx 0,1 \bar{H}$] a depresszív hatás -0,5 ökotávolságnál éri el az átlagmagasság 5 %-át, -1 és -2 ökotávolság között pedig a 10 %-át. Figyelembe véve azt a körülményt, hogy a "szabályos" modell magassági adatai -0,5 ökotávolság körül kulminálnak, a még elhanyagolható mérvű depresszió határát -0,5 és -1,0 ökotávolság között tételezhetjük fel.

REGRESSION OF STD. RESIDUAL ON ECODISTANCE (QUADRATIC)

PLIN OF STRES*SQPIN
PLIN OF PRED*SQPIN

SYMBOL IN VALUE OF TRANS
SYMBOL USED IS *



19. ábra. Az ökológiai távolsággal összefüggő depresszív hatás nem-lineáris regressziója. A számjelek az adott származás megfelelő pont-rajba tartozását jelzik /Nyugat-, Közép- és Kelet-Ontario = 2, 3, 4/. Vízszintes tengely: ökológiai távolság; függőleges tengely: a kísérleti terület maradvány-szórásával standardizált eltérés a modelltől

A letális hatás fellépésének valószínűsége

Az 50 %-ot meghaladó mortalitás fellépésének matematikai kifejezéséhez 82 esetet vizsgáltunk meg /ezen belül egyes származások több helyszínen is előfordultak/. A kezelésenként meghatározott ökológiai távolságokat osztályokba sorolva eltérő valószínűséget kapunk a letális hatás /50 % feletti pusztulás/ fellépésére. Az áttelepítés okozta letalitás 0 ökotávolságnál nyilvánvalóan 0 valószínűségű, extrém áttelepítés esetén 1,0 értéket kell felvegyen. Az összefüggés az adott esetekre

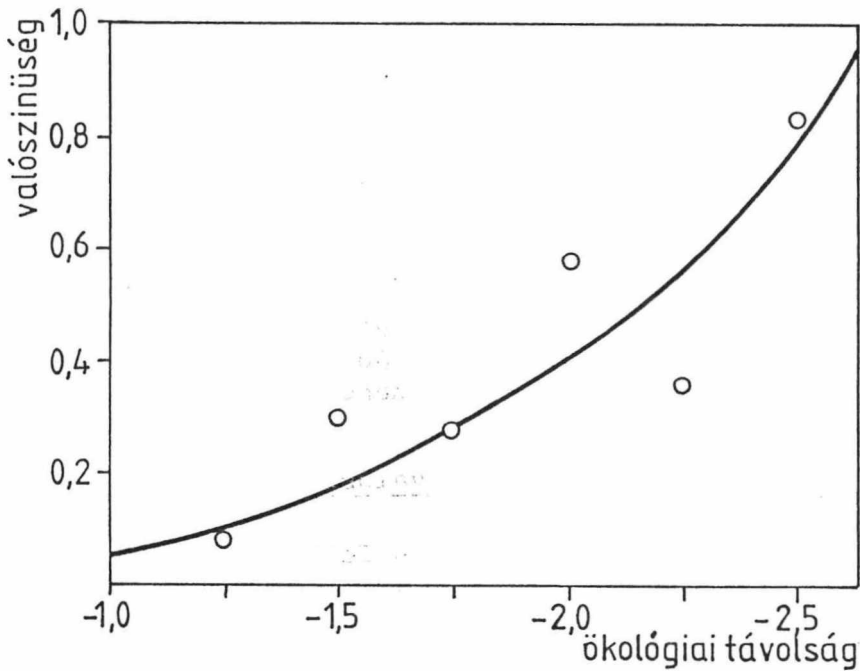
$$P_{\ell} = 0,062 d^{2,75}$$

egyenlettel, elfogadható biztonsággal /korr. koeff. $r = 0,888$, regr. $F = 14,96$ / leírható, ahol

P_{ℓ} = a letális hatás fellépésének valószínűsége,
 d = az ökológiai távolság

Az egyenlet $-2,75$ ökológiai távolságnak megfelelő áttelepítés esetére $P = 100$ %-os valószínűséget prognosztizál az adott körül-

mények feltételrendszerében /20. ábra/. Ekkora ökológiai eltérést 4,5 szélességi fok és kb. 1000° hőösszeg-különbözetnek megfelelő áttelepítés idéz elő.



20. ábra. Az ökológiai távolság és a mortalitás fellépésének valószínűsége hét ontariói banksfenyő kísérlet anyagából számítva. A körök az egyes távolság-osztályokra átlagolt valószínűségeik

Amennyiben $P = 5\%$ -os valószínűséget veszünk alapul a letalitás fellépésére, azaz gyakorlati szempontból elhanyagolhatónak itéljük, úgy az egyenlet szerint $-0,92$ ökológiai távolságra való áttelepítés a lehetséges szélső határ. Ez a XVI.függelék nomogramából leolvasva mintegy 2 szélességi fok és kb. 300° hőösszeg-különbségnek felel meg. Azonos szélességen maradva a hőösszegre kb. 600° különbséget kapunk.

Ez az érték tulajdonképpen nem más, mint a szaporítóanyag forgal-
zás során alkalmazható legnagyobb áttelepíthetőség határértéke.

A magassági növekedés kombinált előrejelzése

A magassági adatok ismerttetett modellezése alapján a vizsgált területre vonatkozóan valamely származás 15 éves kori várható magassága egy ökológiailag meghatározott ponton a következő módon írható le:

$$Z_{ij} = Z_{lij} + Z_{2ij}, \text{ továbbá } P_l = f/d/, \text{ ahol}$$

- Z_{ij} = az előrebecsült magasság,
- Z_{lij} = a "szabályos" modell szerinti magasság,
- Z_{2ij} = az áttelepítés következtében fellépő depresszív hatás,
- P_l = az áttelepítés miatt fellépő letalitás valószínűsége,
- d = az eredeti származási hely és a választott telepítési hely közötti ökológiai távolság

A prognosztizáló egyenletek statisztikai jellemzői a XVIII. függelékben található.

Összefoglalva, bármely származás magassági növekedése, mint a környezeti hatásokra adott adaptív válaszreakció, az alábbi információk birtokában előre becsülhető a modell alapján:

- az ültetési helyszín termőhelyi potenciálja;
- az áthelyezés ökológiai távolsága;
- a környezeti /hiba/ variancia várható nagysága.

Az alkalmazott modell realitástartalma az előrebecsült és a mért magasságok egybevetése alapján mérlegelhető.

A hat ontariói helyszín /Turkey Pt. és Espanola kivételével/ tényleges magasságra / H_{cm} / vonatkozó S.Q. adatai:

Összes S.Q.	1 501 193
A "szabályos" modell alapján előre-	
becsült magasságok S.Q.-ja	<u>1 337 237</u>
Maradvány S.Q.	163 956

A maradvány-variancia mintegy 10 %-át az áthelyezés által okozott depresszív hatással tudjuk magyarázni.

A relatív magassági értékek modellezése kevésbé eredményes. Egy kiválasztott "helyi" származáshoz való viszonyítás önmagában sok bizonytalanságot hordoz. A hat ontariói helyszínre hasonló módon számított S.Q. adatok:

Összes S.Q.	10 807
Előrebecsült magasságok S.Q.	<u>6 696</u>
Maradvány S.Q.	4 111

4.2.6 Termőhely-genotípus kölcsönhatások és a populációk fenotípusos stabilitása

Rudolph és Yeatman /1982/ a régebbi kísérletekre vonatkozó forrásokot áttanulmányozva nem találtak egyértelmű bizonyítékot a kölcsönhatás-jelenség fellépésére a banksfenyőnél, bár valamennyi elemzett kísérlet aránylag kisebb ökológiai körzetben tesztelt kisebb számu származást.

Az általunk vizsgált banksfenyő származási kísérletsorozat önmagában nem túl ideális objektum a kölcsönhatások vizsgálatára; a faj aránylag érzéketlen a termőhely minőségével szemben és a kísérletsorozat elrendezése olyan, hogy igen nagy földrajzi-ökológiai teret fog át, ezért a gyakorlati életben előforduló termőhelyi különbségeknél lényegesen nagyobb szélsőségek fordulnak elő. A szélsőséges mértékű áttelepítés új környezetbe nemcsak növekedési zavarokkal jár, hanem jelentősen megnövekszik a betegségek, rovarkárosítások és az időjárási károk /hőtörés, téli kiszáradás/ gyakorisága is. A kísérleti eredményeket szisztematikus hiba is terhelheti amiatt, hogy még azonos kezelés mellett is a származások növekedési erélye igen eltérő, és hálózati igényük nehezen egységesíthető /Yeatman 1974/.

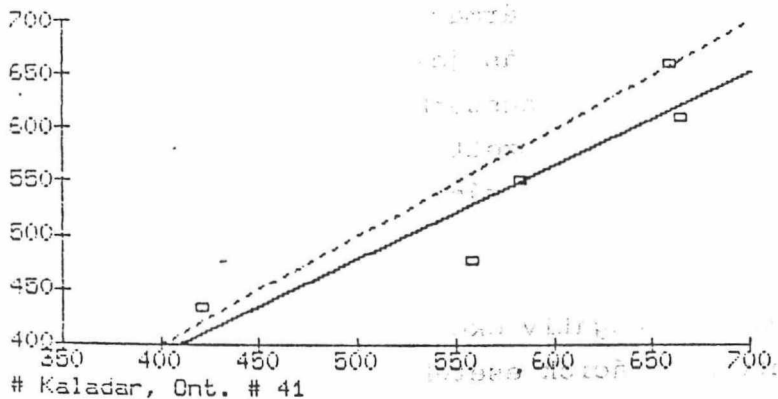
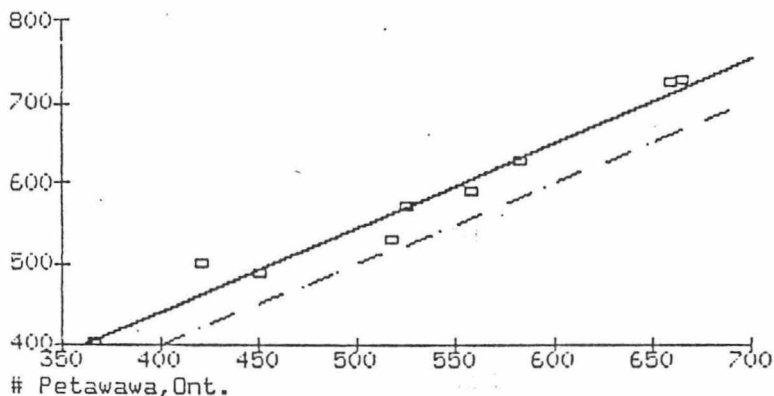
Amennyiben a kísérletsor adataiból számított depresszív hatást tekintjük kölcsönhatásnak, ez az érték mindössze 9,5 %-át teszi ki a maradvány-varianciának /XVII. függelék/. Ha a 10. táblázatban megadott szorzat-tényezőt tekintjük kölcsönhatás-jellemzőnek, a legmagasabb variancia-részarány $4\% /r^2 = 0,04/$. Mindkét érték meglepően alacsony, ha figyelembe vesszük, hogy milyen széles termőhelyi skálát képviselnek mind a származások, mind a kísérleti helyszínek. Megjegyzendő viszont, hogy ezek a statisztikai arányok a kölcsönhatás extrém formáját, vagyis a letális hatást természetesen nem tartalmazzák.

Fenotípusos stabilitás-értékek egybevetése

A fenotípusos stabilitás korábbi szerzők által ismerttetett számítási módszerei faktoriális típusu kísérletek értékeléséhez alkalmazhatók. Az általunk vizsgált kísérletsor esetében - mint már korábban ismertettük - csak 23 kezelésre és öt kísérletre lehetett

teljes adatsort összeállítani. A stabilitás becslési eljárásait ezen az adatcsoporton vetettük egybe. A XX. függelékben az alábbi mutatókat adtuk meg:

- r^2 értékek a kölcsönhatás mértéke /a modelltől való eltérés/ és az ökológiai távolság korrelációjára;
- Finlay-Wilkinson értelmezése szerint a kölcsönhatás mértéke és az ökológiai távolság regressziójának hajlásszöge;
- Wricke ökovalencia-tényezője; valamint
- az általunk kifejlesztett "St index" értéke.



21. ábra. A kísérleti főátlag /X tengely/ és a populáció átlag /Y tengely/ között számított regressziók /folyamatos vonal/, és a populációk átlaga /szaggatott vonal/ viszonyából a fenotipusos stabilitás mértékére következtethetünk. Fent: Petawawa /46/ kiemelkedően jó származás. Lent: Kaladar /41/ gyenge növekedésű, izolált előfordulás

Az adatsor alapján a különböző becslési módszerek egybevethetők. Finlay-Wilkinson /1963/ módszere, bár egyébként igen szemléletes lehetőséget ad a populációk értékelésére /21. ábra/, a kiválasztott adatsoron valószínű a linearitás hiánya miatt nem ad megbízható eredményeket, sem az r^2 , sem a regressziós hajlásszögek értékelése esetén.

Wricke ökovalenciája viszont jó egyezést mutat az "St index" értékekkel. Ellentmondó értékelést adó esetben az "St index" jellemzése tűnik jobbnak.

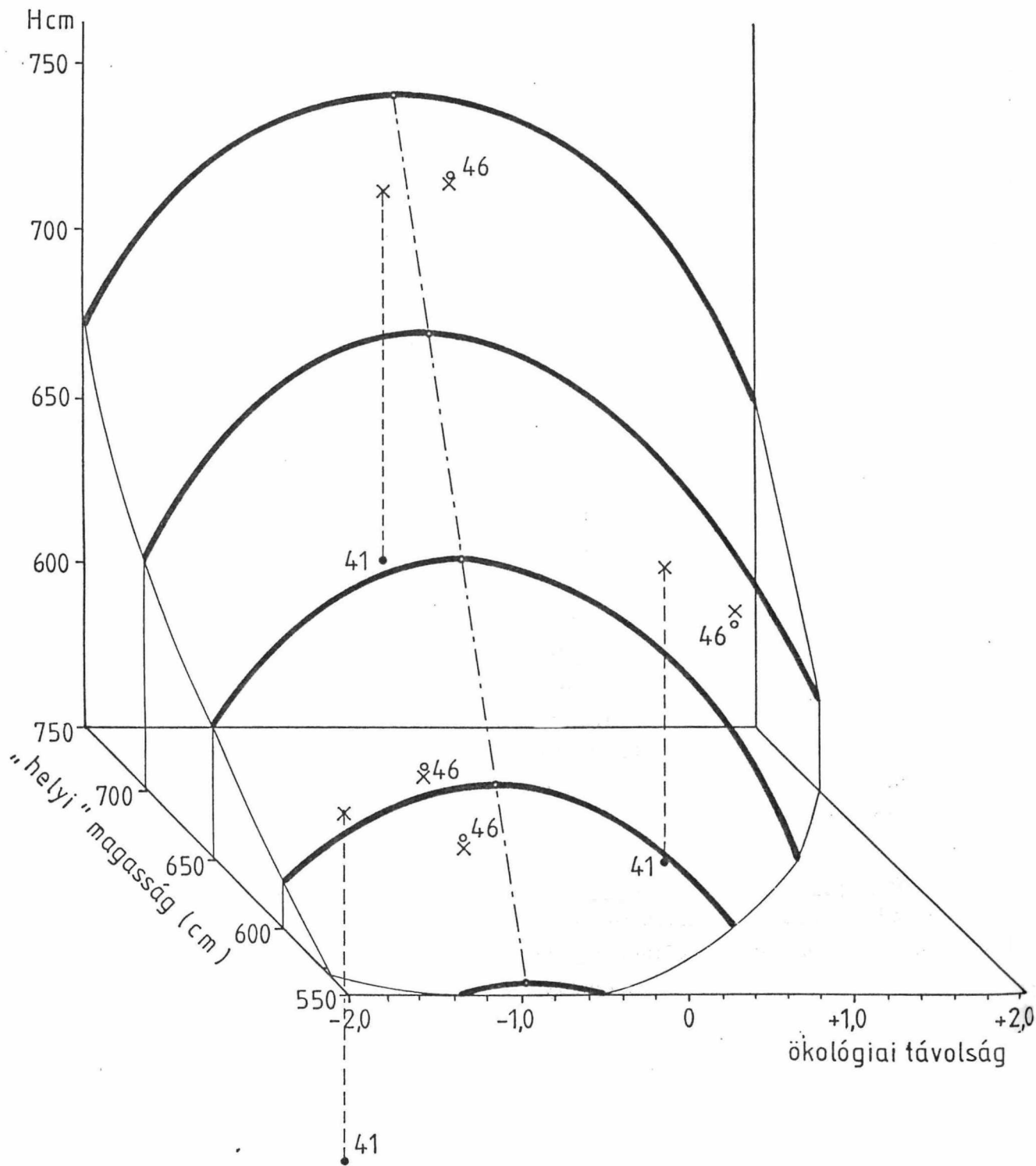
Valamennyi értékelt származásra csak az "St index" volt megadható, a korábban ismertetett okokból. Az adatsorok a XIX. függelékben találhatóak. Az "St" mellett megadtuk a "szabályos" modelltől való eltérés átlagát is, előjellel együtt /3. oszlop/. Az erősen negatív eltérést jelző származások teljesítménye gyenge, a pozitív értékek átlagosnál jobb növekedést jeleznek.

A növekedési teljesítmény stabilitását az "St index" következőképpen jellemzi: alacsony értéke nagy stabilitást, csekély kölcsönhatást jelez. Kiemelkedően stabil származásoknak bizonyultak a következők:

- 46, 47, 48 /Felső Ottava völgy/
- 50, 51 /Québec/
- 60, 61 /Huron tó északi partja/
- 78 /Wisconsin/
- 76, 77 /Felső tó északi partja/
- 80 /Minnesota/

A legstabilabb populációk nem szükségszerűen a legjobb növények, pl. a 76, 77 számú származások. Másrészt viszont az Ottawa völgyi származások kiemelkedő növekedést és jó fenológiai stabilitást egyesítenek magukban, ami ezen származások különös értékére utal.

A fenotipusos stabilitás jellemzésére használt átlagos eltérés vizuális érzékeltetésére megszerkesztettük a 16. ábra legfelső regressziós felületével jellemzett "szabályos" magasságok téridomának axonometrikus képét a 22. ábrán. Az ábra érzékelteti a fenotipusosan stabil ill. labilis származások eltérő viselkedését, valamint azt a körülményt, hogy a becsült optimális teljesítmény /a felület "gerincvonala"/ negatív ökológiai távolságra, vagyis észak felé áttelepített populációk esetében várható.



22. ábra. Hat ontariói kísérlet adataiból szerkesztett "szabályos" magassági reakciók válaszregresszió felületének axonometrikus képe. A 16. ábra legfelső regressziófelületével azonos. Az ábrán pontvonal jelzi a maximum-érték vonalát, "x" a felületen fekvő, becsült adatokat, "o" a ténylegesen mért értékeket. A kettő különbsége a modelltől való eltérés. A két feltüntetett populáció Kaladar /41/ és Petawawa /46/; az előbbi esetében az erős drift-hatás miatti gyenge növekedés jól érzékelhető

5. AZ ERDEIFENYŐ NÉHÁNY KVALITATIV BÉLYEGÉNEK GENETIKAI VÁLTOZATOSSÁGA

A nemesítési és erdőművelési irodalomban szép számmal található morfológiai vizsgálatok az erdeifenyő származásának jellemzésére ill. a különböző növekedési erélyű egyedek felismerésére, azonosítására.

A tülevelek méretkülönbségeinek felhasználása taxonómiai célra már a múlt század vége óta foglalkoztatja a szakembereket. Schott, Cieslar, Dengler, Sylvén és mások vizsgálatai alapján ismeretes, hogy a síkvidéki, déli populációk tühossza nagyobb, mint az északi és hegyvidéki származásoké /Bialobok 1976/. Ujabban Gencsi /1981/ végzett tülevél-méréseket, a hazai populációk mellett külföldi anyagot is felhasználva. Elsősorban a "pinea" és "picea" típusok elkülönítésére találta alkalmasnak a tűméretet. Hasonló eredményre jutott Majer /1984/ is, több morfológiai bélyeg figyelembevételé alapján.

A tülevelek méretét, a korona alakját származási kísérletben Wright és Bull /1963/ és Shrum /1975/ vizsgálták, míg a pereszlenenkénti ágak számát, hosszát és a rügyek morfológiáját Ehrenberg /1963/ tanulmányozta. A koronaalak és a tűk morfológiai változatosságával részletesen foglalkozott Mamaev /1972/, vizsgálatai azonban csak az elterjedési terület kis részére koncentráltak.

A toboz mérete is régóta vizsgálat tárgya. A legalaposabb vizsgálatokat Staszkievicz /1961/ és Pravdin /1964/ végezték. Általánosságban megállapítható, hogy az északi vagy magas hegyvidéki erdeifenyő toboza kisebb és kevesebb termőpikkelyt tartalmaz, mint a délieké.

Majer Z. /1936/ a mag tömegét /ezermagsúlyt/ a hazai populációk elkülönítésére alkalmas bélyegnek ítélte. A magszint nem találta jellemzésre alkalmas tulajdonságnak, ugyanígy alkalmatlannak bizonyultak az alakkal, fajsúllyal kapcsolatos adatok.

Összességében megállapítható, hogy a morfológiai-fenológiai elemzéseket legnagyobb részben "in situ" végezték, ami az eltérő környezeti hatások miatt nehezen értékelhetővé teszi az eredményeket. A továbbiakban kizárólag olyan megfigyeléseket ismertetünk, amelyeket egységes feltételek mellett /általában a származási kísérletekben/ végeztünk. Ily módon az eredmények egymással és a magassági növekedéssel, mint gazdaságilag legfontosabb jellemzővel egybevetethetők.

5.1 A törzsegyenesség változatossága

Közismerten a törzsalakban a származások között mutatkozó öröklött eltérések irányították a figyelmet a populációk összehasonlító elemzésére. Ennek ellenére kevés egzakt adatot találhatunk a törzsegyenesség változatosságáról. Ennek oka a tulajdonság nehéz meghatározásában rejlik. Fiatal korban értékelése bizonytalan, idősebb korban viszont értékelhető ugyan, de csak szubjektív skála alapján, mivel a görbültség számszerű meghatározása aránytalanul nagy munkát igényelne. Emiatt a különböző helyszíneken, különböző módszerekkel felvett törzsegyenesség-adatok nehezen egyeztethetők. A nehézséget fokozza, hogy a törzsegyenességet a fellépő rovar- és hőkárok jelentősen befolyásolják, azoktól nem különíthető el biztonsággal.

A populációk törzsminősítését általában fatermési minősítési osztályozás alapján végzik. Ilyen elemzést végzett Magyar /1969/ a bugaci IUFRO kísérletben, 22 éves korban. A 13. táblázatban a minőségi törzsek arányát a pontosság fokozása érdekében körzetenkénti bontásban adjuk meg, egyidejűleg szerepeltetjük a Rhyacionia /Evetria/ buolliana károsítás adatait is. Az összeállításból látható, hogy Bugacon - az északi származásokat leszámítva - a balti-mazuriai-litvániai térség populációi emelkednek ki. Rossz törzsalakjával kitűnik a magyar kontroll /Lenti/ és a Rajnavidék.

Az 1982 őszén végzett újabb felvétel, amely ugyancsak fatermés-tani szempontok szerint történt, megerősítette Magyar eredményeit /VII. függelék/. A legmagasabb minőségi osztályba eső törzsek aránya alapján kiemelkedik az alsó-sziléziai Pförten, az északnémet Göddenstädt, valamint a balti-mazuriai térség több populációja.

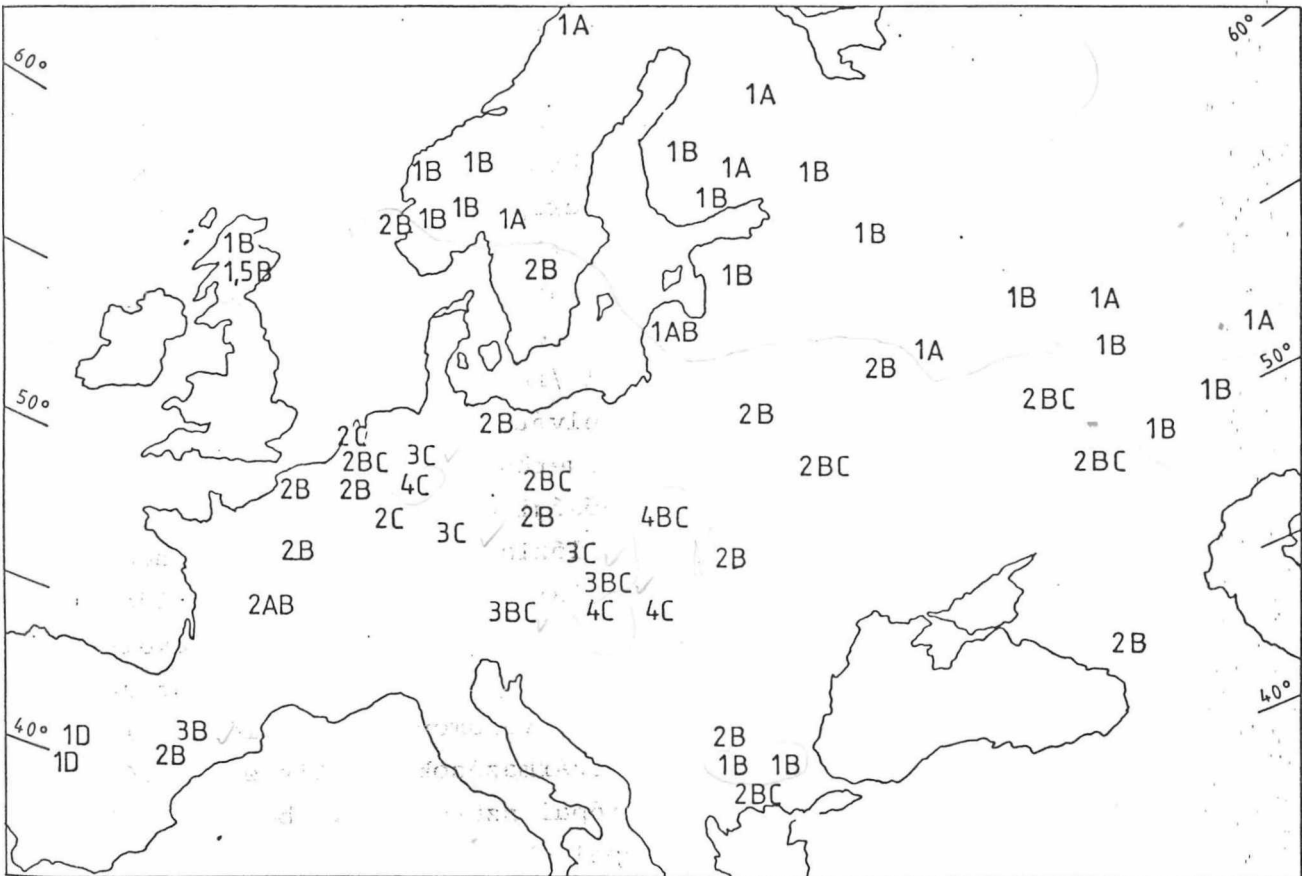
Wright a nemesítés szempontjait szem előtt tartva értékelte az általa létesített IUFRO kísérleteket. Körzetenként összevont anyagából némileg eltérő kép bontakozik ki: valamennyi hegyvidéki előfordulás, valamint a balti és északi származások pozitív értékelést kaptak, míg a síkvidéki, közép-európai származások, beleértve Lengyelországot is, gyengébben szerepeltek. Németalföld populációi szolgáltatták a legrosszabb adatokat, a magyar származás aránylag kedvező helyet foglal el /11. táblázat/.

A nyugati és keleti populációk összevont értékelésére Plzeň-Bolevecben nyílt lehetőségem. Az 1975-ben 15 éves korban végzett adatfelvételkor a koronaalakot és a törzsminőséget együtt értékeltem, a felvétel eredményét a 23. ábrán grafikusán mutatom be. Az értékelés szerint három szélsőséges korona- és törzsalaktípus különíthető el az európai áréában:

11. táblázat. Görbült törzsek százalékos aránya Wright kísérletében.

Forrás: Mátyás-Harkai /1982/

Körzet	Törzsgörbeség / % /	Körzet	Törzsgörbeség / % /
Lappföld	3	Szilézia	20
Ural	9	<u>Magyarország</u>	<u>18</u>
Lettország	9	Románia	6
ÉK-Lengyelorsz.	16	Bulgária	6
Német-Csehorsz.	18	Törökország	14
Németalföld	29	Spanyolország	12



23. ábra. A Plzeň-Bolevec-i erdeifenyő származások törzsalakja és koronaformája. Felvétel ideje: 1975 őszén

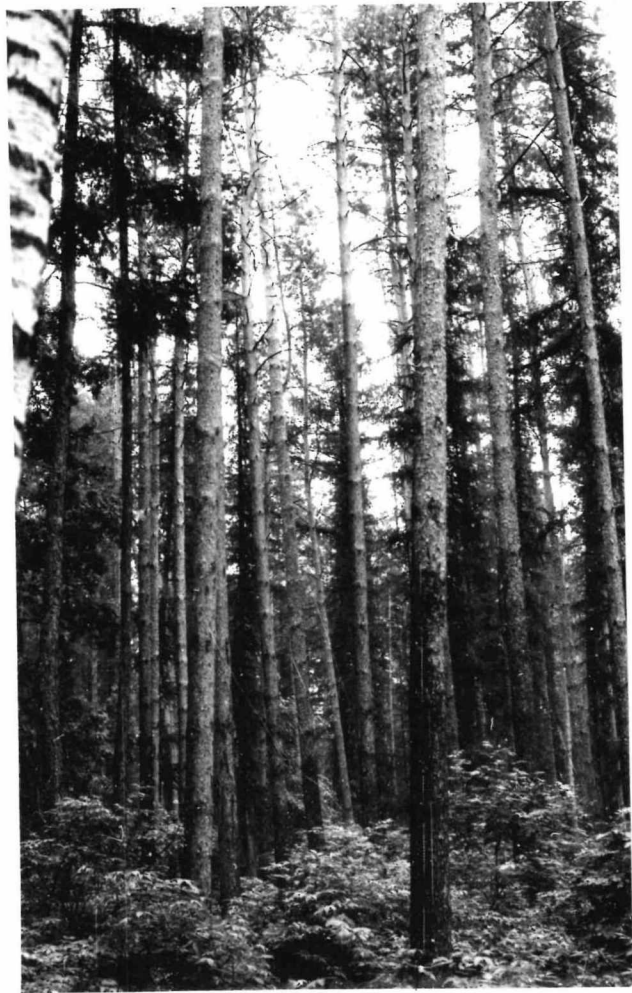
- | | |
|--|--------------------------------------|
| 1 = egyenes törzsű populáció | A = északi típusu, ritkaárgu korona |
| 2 = enyhén görbült törzsek | B = átmeneti koronaalak |
| 3 = gyakori erős alakhibás egyedek | C = tömött lombozatú, széteső korona |
| 4 = tulnyomórészt erősen görbült törzsek | D = szabályos tojásdad korona |

1A: egyenes törzsű, ritka ágállású északi típus

4C: erősen görbült törzsű, szabálytalan, tömött koronájú közép-európai típus

1D: egyenes törzsű, tömött, szabályos koronájú, déli-hegyvidéki típus.

Az 1A ill. 4C típus a Majer-féle "picea" ill. "pinea" típusal hozható összefüggésbe.



24. ábra. Baloldalt: Darmstadt-i /rajnavidéki/ eredetű erdeifenyő állomány Kraszno-Trosztjaneceb /Ukrajna/. Jobboldalt: Őshonos erdeifenyves Kraszno-Trosztjaneceb /Fotó: Mátyás Cs. 1976/

Az egyenes törzs- és koronaalak-típusok földrajzi elterjedésére vonatkozólag kiemelendő, hogy a rossz koronaalakkal párosuló görbe törzs a magyar populációkon kívül /Kunadacs, Fenyőfő/ csak a német Rajnamentén bukkan fel. Alig jobb minősítést kapott egy lengyel

származás /Podhalan/, a Tátra térségéből, feltehetőleg egy elszigetelt, gyenge adottságu állományról származik.

Jó növekedéssel párosuló elfogadható törzsalakot /2B/ Belgium, Észak-Németország és Nyugat-Ukrajna területéről származó populációkban találunk. Míg az első kettőt a IUFRO kísérletek adatai erősítik meg, az ukrajnai erdősztyepp erdeifenyőjének törzsalakban, ágminőségben megnyilvánuló értékét Oleksyn-Giertych /1984/ adatai támasztják alá /12. táblázat/. A 70 éves kísérletben a helyi lengyel populációnál jobb növekedésü, és jobb törzsalaku származásnak bizonyult Nyugat-Ukrajna. Legjobb törzsalakja a Kiev-i származásnak volt.

12. táblázat. Néhány származás törzs- és ágjellemzői a Puławy-i erdeifenyő kísérletben, 70 éves korban
/Oleksyn-Giertych 1984 nyomán/

Származás	Fakészlet m ³ /fa	Törzs-	Ág-	Ág-
		egyenesség	tisztulás	vastagság
		p o n t o k b a n ^x		
Volhinia /Ny-Ukrajna/	437,7	3,5	3,4	3,1
Kiev	287,4	4,3	3,8	3,5
Kurland /D-Lettország/	284,5	3,8	3,3	3,5
Lublin-Puławy /helyi pop./	283,1	2,6	2,6	3,1
Voronyezs	243,3	4,0	3,6	3,5
Kars /Örményorsz./ - /izolált előford./	130,6	2,4	1,8	1,8

^x1 = legrosszabb 5 = legjobb

5.2 Csucsdominancia vizsgálata a vezérhajtáson

A Pinus-félék vezérhajtása jellegzetesen erős apikális dominanciát fejt ki: egyrészt gátolja a rövidhajtások továbbfejlődését, másrészt az oldalágak növekedését szabályozza, dorziventrális /oldalagszerű/ szimmetriájukat fenntartja. Az oldalrügyekből fejlődő oldalhajtások kezdetben erős negatív geotropizmust mutatnak, majd fokozatosan lefelé görbülnek. A vízszintessel bezárt hajlásszög augusztus közepéig alakul ki véglegesen, mintegy 4-6 héttel a hajtás-hossznövekedés befejezése után. A hajlásszög a későbbi években már csak a honyomás hatására változik /Jankievicz 1966/.

A csucsdominancia a villásodás, a kedvezőtlenül szétterülő koronaalak kialakulásában kétségtelenül szerepet játszik, ezért a károni származási mintaparcellákban megkíséreltük a származások vezér-

hajtás-oldalág viszonyát numerikusan meghatározni. Mértük az utolsó évi növedék hosszát, a vezérhajtás és az első pereszlen ágainak átmérőjét, az ágak számát, vízszintessel bezárt szögét. A felmérés 1982/83 évben készült.

A vezérhajtás hossza és átmérője pontosan tükrözi a magassági növekedésben tapasztalható eltéréseket; a legmagasabb értékeket az ukrán erdősztyepp zóna két populációjában mértük /Cserkasszi és Voronyezs/, utánuk Pornóapáti következik. A növekedésben messze elmaradnak a három magyar kontrolltól a Kárpát-medencét határoló hegyvidékek származásai /XXI. függelék/.

Az oldalágak tekintetében a vizsgálat megerősíti azt a megállapítást, hogy a hazai populációk erősen ágasak és ennek megfelelően tömött koronájuk. Az első ágörben található oldalágak darabszáma a hazai populációkban a legmagasabb, az ukrán erdősztyepp övezetben alacsonyabb, bár a különbség nem szignifikáns. Az ágak vastagsága tekintetében is a három hazai kontroll populáció vezet, de alig valamivel alacsonyabb értékek mérhetők az ukrán és lengyel származásokban.

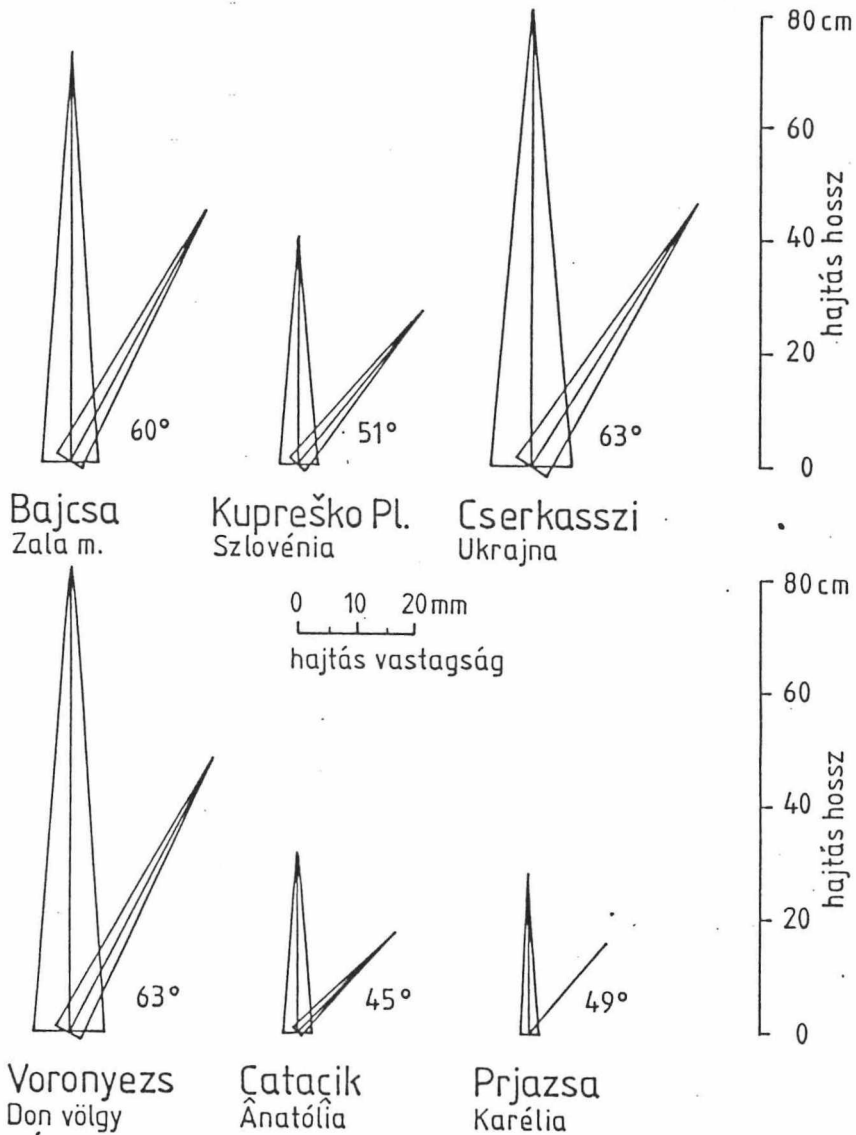
Az oldalágak hossza és vízszintessel bezárt szöge a koronaalak szempontjából meghatározó fontosságu. Emellett információt szolgáltat a csucsdominancia erősségét illetőleg, azaz milyen erős az egyed hajlama a villásodásra, elbokrosodásra. E tekintetben az adatok a vártnál csekélyebb mérvű eltérést mutattak ki. A hazai és ukrán populációk aránylag meredekebb ágállásával szemben kitűnnek a hegyvidéki /Kupreško, Çataçik/ illetve távoli északi származások vízszinteshez jobban közelítő ágállásukkal /25. ábra/.

Szibéria és Távols-Kelet populációi lassu növekedésüknek megfelelően jellegzetesen ritka és finom águak, ágállásuk a magashegyvidéki populációkhoz hasonló.

A tömött koronájú, erőteljes növekedést mutató közép-európai síkvidéki és ukrainai populációk oldalágainak hajlásszöge eléri illetve meghaladja a 60° -ot, míg a kifejezetten hegyvidéki ill. északi származások 55° alatt maradnak.

A felvételi adatok alapján rajzolt térkép /26. ábra/ szerint a 60° és az azt meghaladó átlagos ágállást mutató populációk Közép-Kelet Európa síkvidéki térségét fogják át. A térképen szaggatott vonallal jelzett körzeten belül három populációt találunk, amely a 60° -ot nem éri el:

- Malacka / 52° /: ágállása alapján a kárpáti, hegyvidéki populációkhoz sorolható származás;
- Veszprémi kommersz / 58° /: ismeretlen eredetű;

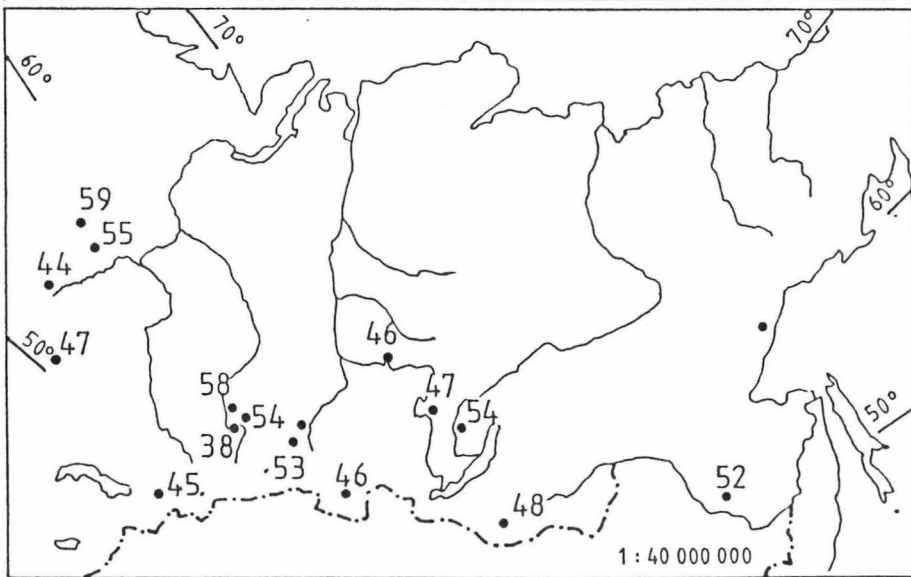
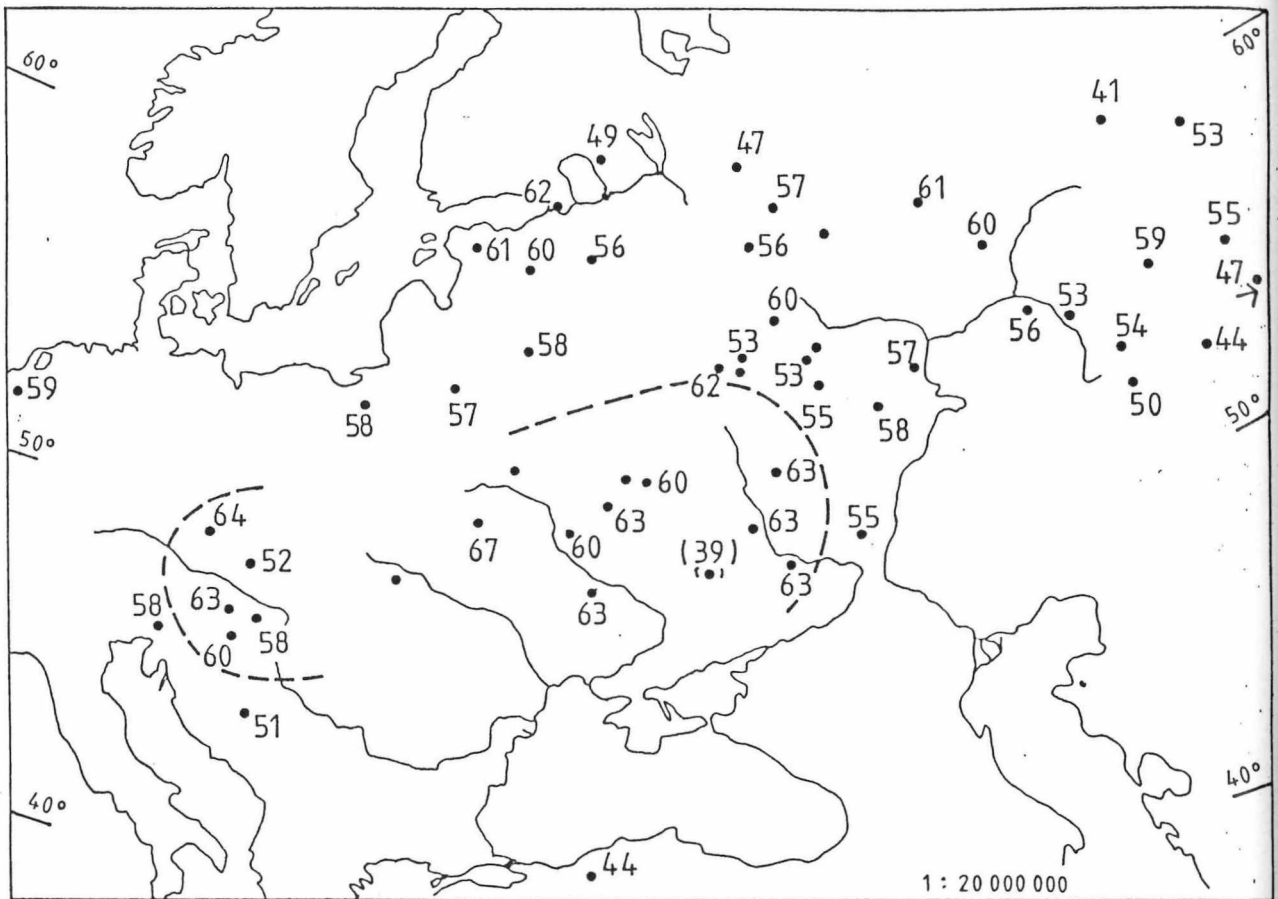


25. ábra. Néhány jellegzetes erdeifenyő származás vezér- és oldal-hajtás méretei és ágyszöge /populáció-átlagok; felvétel 1982 őszén a károni mintaterületen/

- Szlavjanszk /39°/: az egyéb megfigyelések alapján egyértelműen nem őshonosnak minősített populáció, adataival e tekintetben is kiválik környezetéből.

Az ágállás ill. a koronaszerkezet alapján tehát nemcsak egyedi szinten, hanem populációk között is kimutathatók a különbségek, legalábbis nagyobb térségek vonatkozásában.

Sajnálatos módon a meredekebb ágállás a nagyobb növekedési eréllyel kapcsolt tulajdonságnak látszik. A nemesítés egy fontos eredménye lehetne a jó növekedésű, de horizontális ágállású ideotípus kialakítása. Ez a célkitűzés északon természetesen könnyebben megvalósítható /Kärki 1978/.



26. ábra. Az első pereszlen oldalági vízszintessel bezárt szöge /a három legvastagabb ág átlaga/ a kámoni erdefenyő mintaterületen, 1982 őszén. A 60°-nál meredekebb ágállású populációk megközelítő elhelyezkedését szaggatott vonal jelzi /mértékegység: fok/

27. ábra. A Roth Gy. által telepített Likava-i /Likavka, CS/ IUFRO erdőifenyő kísérlet két parcellája. Baloldalt: a finomágu, kupos koronájú "Szepesség"; jobboldalt: a durvaágu, hőtörésre érzékeny Murat /Franciaország/. /Fotó: Mátyás Cs. 1978/

5.3 Az aktiv növekedési periódus változatossága

Az erdőifenyő fenológiai változatosságával kapcsolatosan kevés részletes vizsgálatot publikáltak. A legalaposabb méréseket Wright és Bull /1963/ végezték, michigan-i származási kísérletekben. A rügyfakadást Steiner /1979/ is analizálta, más Pinus-fajokkal egybevetve. Mindkét feldolgozásból hiányoznak azonban Kelet-Európa populációi.

A rügyfakadás változatosságát az 1981 tavaszán /IV.10./ a Kámoni Arborétumban telepített származási mintaparcellákban végzett felvétel alapján mutatjuk be. A felvételt átlagosan 20 növényen vé-

geztük. A fenofázisokat a rügy megnyultsága ill. a gyertyán található fedőpikkelyzet aránya szerint rögzítettük /1: zárt, fejletlen gyertya; 5: fedőpikkelyzet nélküli, megnyult gyertya/. A fenofázisok gyors változása és a becslés bizonytalansága miatt a felvételt kétszer egymásután végeztük.

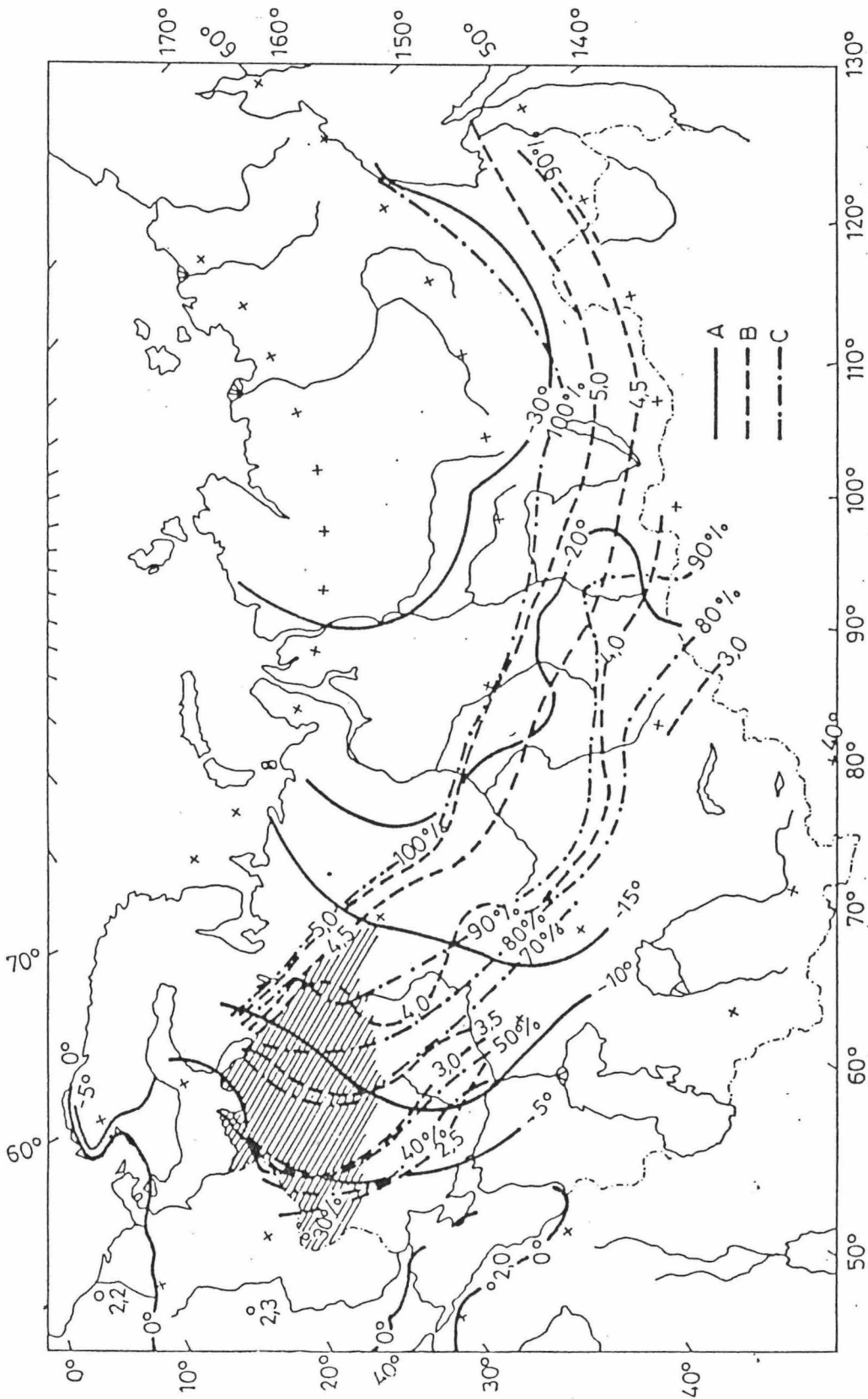
A rügyképződés változatosságát a nyárvégi időszakban már rügygel rendelkező csemeték százalékos arányával jellemeztük. Az ismételt felvételek közül a legjellegzetesebb eredményeket az 1976. IX. 6-i mérés adta, a továbbiakban ezt az adatsort mutatjuk be.

5.3.1 A rügyfakadás

A változatosság vizsgálata az erdeifenyő esetében nem könnyű, mert a különbségek aránylag csekélyek. White et al. /1979/ megfigyelései szerint a kihajtásban észlelhető eltérések hűvös, késedelmes tavaszon jelentkeznek élesebben. Ezt saját megfigyeléseink is alátámasztják. Wright és Bull /1963/ publikáltak rügyfakadásra vonatkozó megfigyeléseket, de a csekély különbségek miatt az adatokat nem értékelték. Steiner /1979/ a faj európai elterjedési területén alig talált különbségeket, a dél-európaiakat leszámítva. A dél-európaiak között több korai fakadót talált, ezt a származások magashegységi eredetével magyarázza.

A vizsgált populációk rügyfakadására kapott adatokból az azonos fenofázisokat összekötő görbék /izofázisok/ szerkeszthetők. A 28. ábrán bemutatjuk a Szovjetunió területére szerkesztett izofázis-görbét. A fenológiai megfigyelések bizonytalanságai dacára a térképről jól leolvasható, hogy azonos környezeti feltételek mellett a fakadási fenofázis észak ill. kelet felé egyre előrehaladottabb. Kelet-Európa területén a klinális változás iránya és mértéke szemmel láthatólag nem hozható egyértelmű összefüggésbe a földrajzi szélességgel /vagyis a fotoperiodussal/. Steiner megfigyeléseivel ellentétben pedig az anatóliai populációt /Çataçik, Törökország/ késői fakadónak találtuk /l. XXII. függelék/.

A Kelet-európai síkság középső és nyugati részén az atlanti hatás erőteljesen érvényesül. Az atlanti hatást a januári izotermák jól érzékeltetik. A 28. ábrán látható, hogy a izofázis-görbék egy háromszög alakú /vonalkázott/ területen szinte párhuzamosak az izotermákkal. Eszerint pl. a Kiev és Riga környéki erdeifenyő populációk megközelítőleg azonos fenológiai viselkedést mutatnak. Elgondolkoztató, hogy Mazuria, az erdeifenyő optimumának tartott körzet, a térség súlypontjában fekszik.



28. ábra. Az erdeifenyő fenológiai változatossága a Szovjetunió területén. A térképen a januári izotermákat /A/ Lydolph /1977/ nyomán ábrázoltuk.

A rügyfakadás fenofázisát /B/ az 1981.IV.10-i felvétel alapján /1,0 = zárt fedőpikkelyzetű rügy, 5,0 = megnyult vezérhajtás/, a rügyképzés százalékát /C/ az 1976.IX.6-i állapot alapján ábrázoltuk. Az atlanti hatás alatt álló területet vonalkázás jelzi

Az említett térségtől északra és délre az izofázis-görbék a szélességi körökkel megközelítően párhuzamos lefutást mutatnak, ugyan-
ezt tapasztalhatjuk az Uralon túli elterjedési területen is.

5.3.2 A rügyképzés időpontja

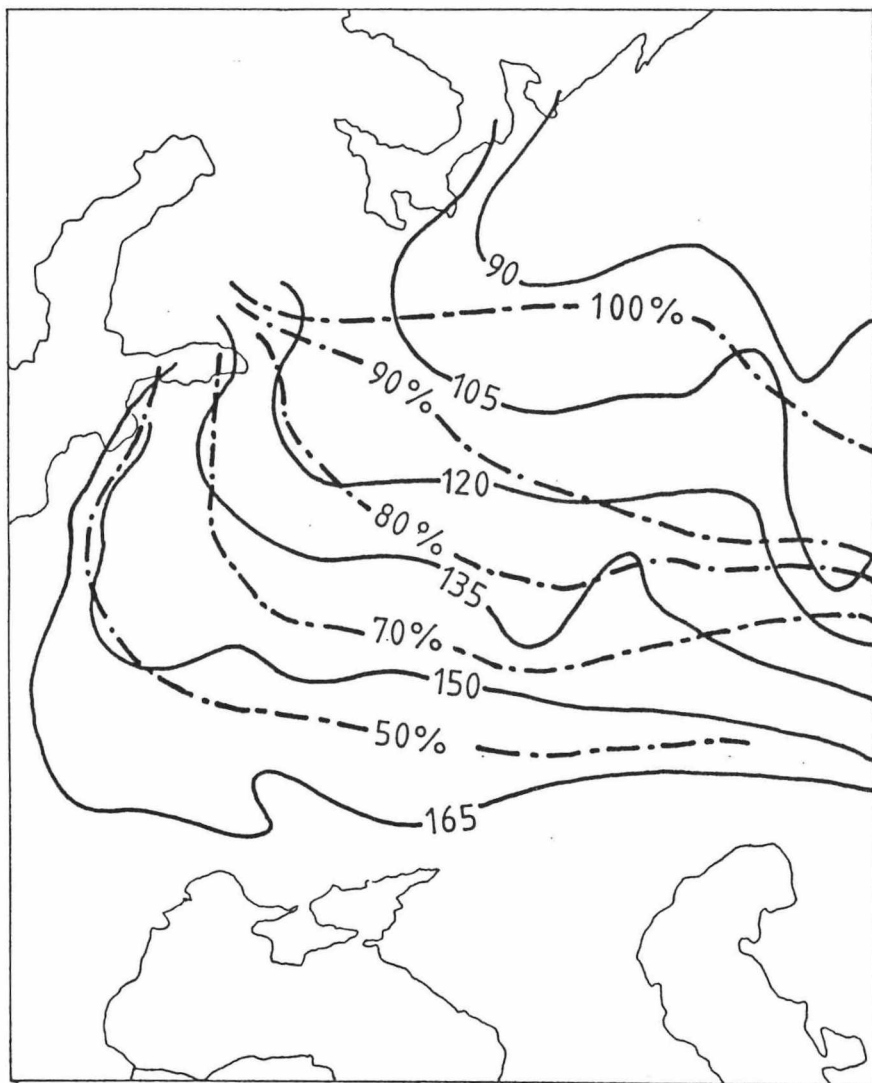
A rügyképzéssel kapcsolatban egyedül Wright és Bull /1963/ publikáltak részletes megfigyeléseket. Igen élesen megnyilvánuló észak-déli irányu klint mutattak ki a nagyobb földrajzi tájak populációi között. Patlaj /1965/ megfigyelései szerint az erdeifenyő aktív növekedési időszakának hossza északnyugat-délkelet irányu, klinális változást mutat. Szerinte az urali és Bajkálon túli populációk ettől eltérően viselkednek, mert növekedésüket korábban fejezik be. Przybylski /1972/ lengyel populációkon végzett vizsgálatai szignifikáns különbségeket mutattak ugyan, de nagyobb összefüggések kimutatására nem voltak alkalmasak.

A saját adatfelvételek alapján szerkesztett görbék jó egyezést mutatnak a rügyfakadás görbéivel. Ez az azonosság a vizsgált terület egészére kiterjed. Eszerint szinte azonos időpontban fejezik be a növekedést az ukrán erdősztyepp és a balti partvidéki populációk is. A rügyfakadásnál megállapított anomália azonosan jelentkezik; az említett "háromszögben" a rügyképzés a vegetációs idő hosszához és a téli hőmérséklethez igazodik /l. 29. ábra/. A 120 fagymentes nap feletti területen az izofázis-görbék az ábrán látható módon követik a vegetációs idő hosszabbodását /illetve a hőösszeg növekedését/, ez alatt a rügyképzés izofázis-görbéi inkább a szélességi körökkel párhuzamosak /l. még XXII. függelék is/.

5.3.3 Az aktív növekedés befejezésének folyamata

Az első rügyet képzett csemeték megjelenésétől az egész populáció leállásáig 30-60 napos időszak telik el. Az 1982-es IUFRO kísérlet csemetéin két évben vizsgáltuk a rügyképzés folyamatát. Az 1982-es adatokat a XXIII. függelék, az 1983 éveket a 30. ábra mutatja be. A felvételi adatok alapján a populációk négy csoportba sorolhatók:

1. Legrövidebb vegetációs idejűek az észak-európai és észak-balti /Silene/ populációk.
2. Közepes vegetációs idejűeknek bizonyultak a mazuriai /Miłomlyn, Suprasl/ és egyes balkáni hegyviéki populációk /Maočnica/.

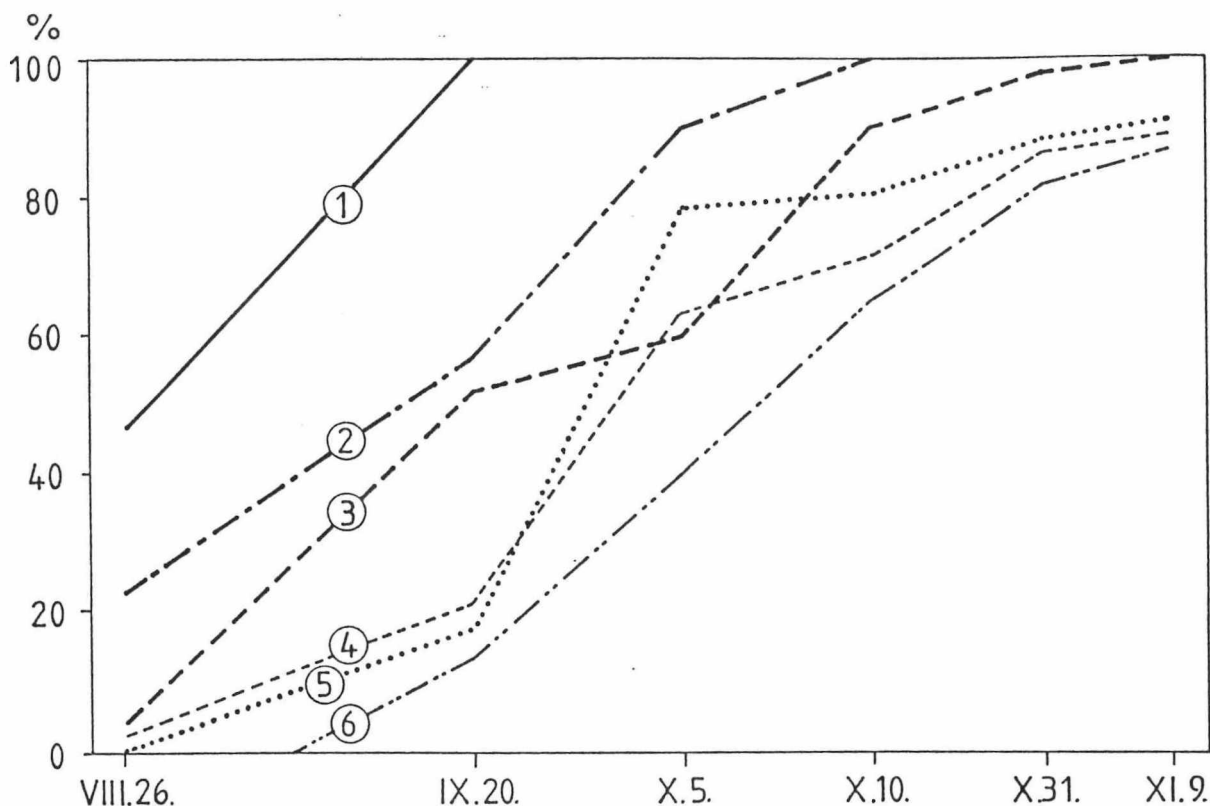


29. ábra. Egyéves erdeifenyő csemetek rügyképzése változatossága Kelet-Európában. /Eredményvonal: rügyes csemetek százaléka 1976. IX.6-án, Sárváron; folyamatos vonal: fagymentes napok száma; Lydolph 1977 nyomán/

3. Hosszu vegetációs idejük a lengyel-német síkság /Spała-tól Betzhorn-ig/, valamint a magas hőösszegű területek hegyvidéki populációi /Franciaország, Balkán/.

4. Legkésőbbben fejezik be vegetációjukat a legnagyobb hőösszeget kapó nyugatnémet és elzászi populációk /Lampertheim, Haguenau/, a Kárpát-medencéből származó Záhörje és Pornóapáti, az olasz Trento és a török Çataçik.

A rügyképzés folyamata az egyes évek között jelentős naptári eltolódásokat mutat /20-30nap/, de a populációk sorrendje lényegében azonos marad. Azonos fotoperiódus-viszonyok mellett /vagyis



30. ábra. Az aktív növekedés befejezésének folyamata /rügyképzés/ az 1982 évi IUFRO kísérlet hat populációjában. /Felvétel: 1983 őszén/ Kámonban/

1 = Szerebrjanszkoje /SU/	59°58' É.sz.	33°30' K.h.
2 = Suprasl /PL/	53°12' "	23°22' "
3 = Spała /PL/	51°37' "	20°12' "
4 = Pornóapáti /H/	47°20' "	16°28' "
5 = Grenendaal /NL/	50°40' "	4°26' "
6 = Çataçik /TR/	40°00' "	31°10' "

egy adott helyen telepítve/ a populációk aktív növekedési időszakának kezdetét és végét döntően a telepítési hely hőösszege határozza meg. Amennyiben a fotoperiódusos szabályozás lenne a meghatározó, az egyes években a fenofázisok megjelenése azonos naptári időponthoz lenne köthető.

Az aktív időszak hosszát /a hasznosított hőösszeg mennyiségét/ természetesen a genetikai tényezők határozzák meg, ez az időjárás-tól független. Az ismertetettel azonos eredményeket kapott Mikola /1982/ finn származásokkal végzett vizsgálatait során.

5.4 Téli /szezónális/ túsárgulás

Az erdeifenyőtök klorofilltartalma a téli, viszonylagos nyugalmi állapotban lecsökken. A színváltozás a közép-európai populációk esetében nem feltűnő, az északi származások viszont télen többé-kevésbé intenzív sárga szint vesznek fel.

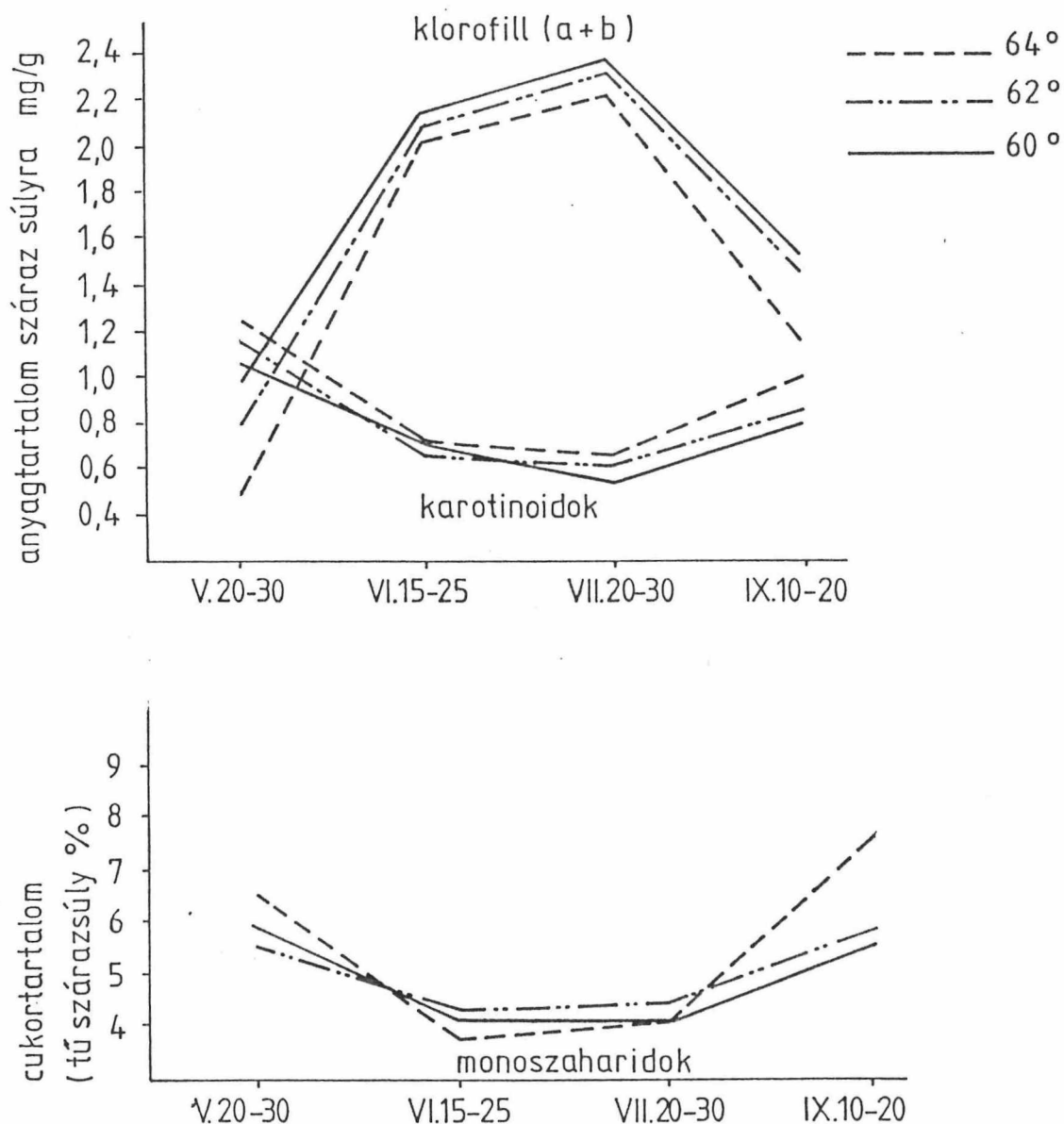
A téli elszíneződésnek Amerikában közvetlen gazdasági jelentősége is van, mivel az erdeifenyőt ott karácsonyfaként használják /Wright et al. 1966/.

A túsín szorosán összefügg a klorofilltartalommal. A kloroplastok zöld pigmentjei az a-b klorofill, míg a sárga szint a karotinoidok / α és β karotén, lutein és xanthofilok/ okozzák. A magoncok vöröses színváltozását a rhodoxanthin felhalmozódása okozza. Az elszíneződés a klorofill ill. karotinoidok arányának változása következtében jön létre. Az elszíneződésnek nincs kapcsolata a tápanyagfelvétellel, trágyázással sem szüntethető meg, míg a klorózis megszüntethető /Gerhold 1959/. Wright /1966/ a termőhely és az elszíneződés között tapasztalt némi összefüggést: kötött talajon az elszíneződés gyengébben mutatkozott.

Az erdeifenyő származások eltérő mérvű téli elszíneződésére már Engler /1908, cit. in Gerhold 1959/ felfigyelt. Helyesen ismerte fel az elszíneződés északi-déli klinjét, érdekes módon úgy vélte, hogy az északiak erős téli sárgulása Közép-Európában elmúlik /lamarckizmus/. Dengler /1938, cit. u.o./ a színeződés öröklődését a második nemzedékben is kimutatta. Az elszíneződés változékonyságával Baldwin /1955/, Gerhold /1959/ és Csubarjan /1962, cit. in Pravdin 1964/ foglalkoztak behatóbban. Langlet /1936/ is kimutatta, hogy a déli származások tüje télen zöldebb marad. A szinkülönbségeket Wright és Baldwin /1957/ felhasználta az 1938-as IUFRO kísérlet "rasszainak" szétválasztására. Wright-Bull /1963/ legzöldebbnek a skót és belga erdeifenyőt találták, legsárgábbak a lappföldiek voltak. Következtetésük szerint az északi-déli trend a fényviszonyok /fotoperiódus/ hatását tükrözi: "a téli elszíneződés feltehetőleg adaptívan összefügg a fényviszonyokkal, evolúciós mechanizmusa azonban nem világos". Az aránylag északi skót populációk zöld színét, az aránylag déli urali és szibériai származások sárgulását pleisztocénkori vándorlással magyarázták.

A fotoperiódusos elképzeléssel szemben Pravdin /1964/ helyesen állapítja meg az elsődlegesen hőmérsékleti hatást. Csubarjan és Keborkov /1962, cit. in Pravdin 1964/ az eltérő mértékű elszíneződést a kontinentális klíma erős inszolációjával, a hideg-száraz téllal, erőteljes párologtatással magyarázzák.

Sulgin /1975/ a Komi ASzSzk területén, 60° és 64° északi szélesség között begyűjtött tűmintákon vizsgálta a cukor-, klorofill- és karotintartalom szezonális változását. Adatai meggyőzően mutatják, hogy télen a cukor- és karotintartalom emelkedik, a klorofilltartalom csökken. Másrészt a vegetációs idő kezdetén a 60° szélességen kétszer olyan magas a tűk klorofilltartalma, mint 64° szélességen /31. ábra/.



31. ábra. A klorofill-, karotin- és cukortartalom szezonális változása az erdeifenyő tűjében, 60 , 62 és 64° szélességen gyűjtött mintákban /Sulgin 1975 nyomán/

A magas cukortartalom egyuttal jobb fagyűrőképeességet eredményez. Érdekes módon a vizsgálati adatok alapján Sulgin egy külön őszi és tavaszi csucsot tételez fel, ugyanezt vélik Stalfeldt és Zaharova is /cit. in Pravdin 1964/. Az őszi beltartalom-változás téli visszafordulása valószínűtlennek tünik.

Cikotai klónarchívumunkban közvetlen bizonyíték is mutatkozott a beltartalmi különbségekre: az északkelet-európai oltványokat rendre minden télen lerággják az őzek, feltehetően magasabb cukortartalmuk miatt.

A kámoni származási mintaparcellákban csemetekorban végeztünk tüzsin-vizsgálatot, parcellánként 20-20 csemetén. A színmeghatározáshoz a filatéliában használatos szinskálát használtuk /Lipsia Philat. Farbentafeln, Berlin/. Az 1980 februárjában elvégzett és 1982 februárjában ismételt ellenőrzött felvétel során az alábbi színárnyalatokat különböztettük meg:

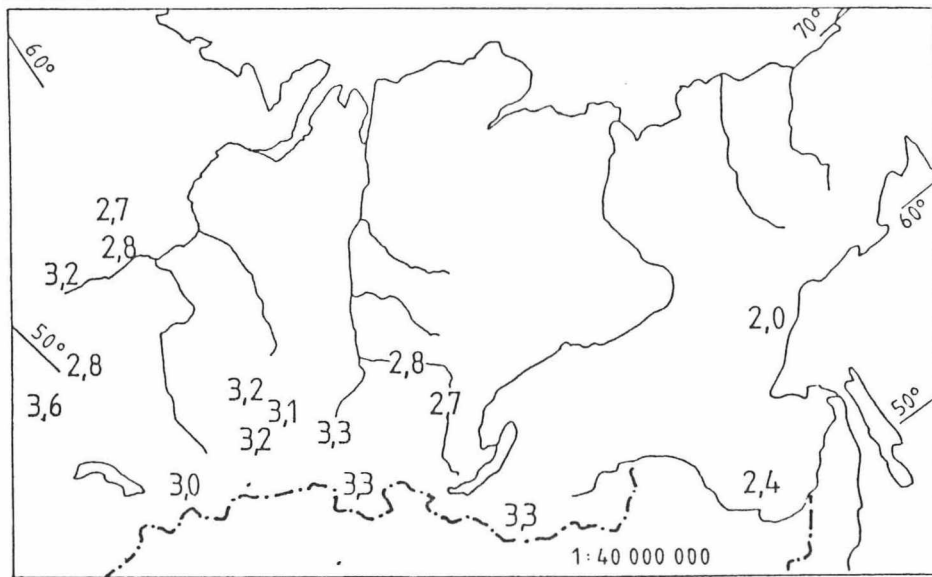
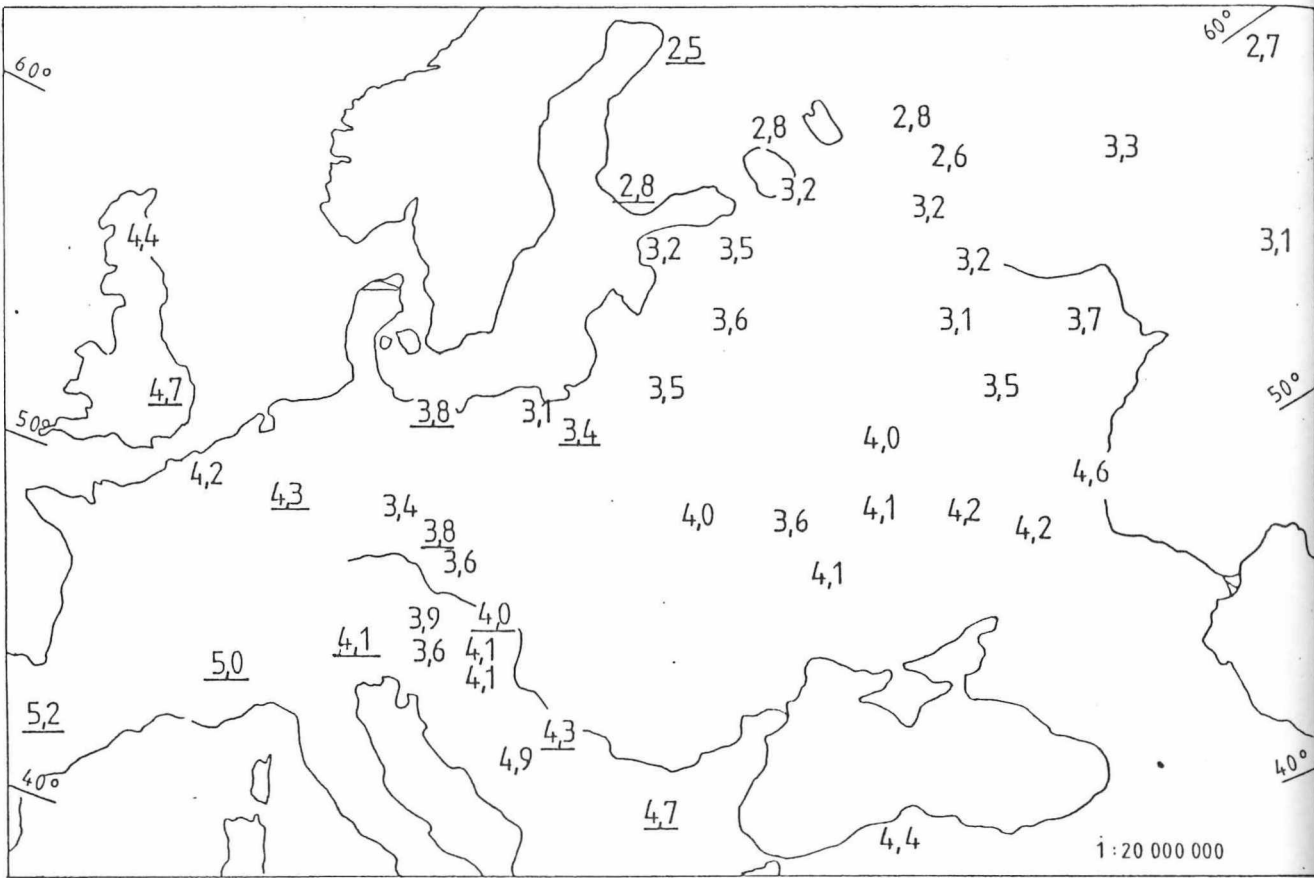
- | | |
|-------------------|------------------------------|
| 1. mattsárga | 4. szürkés oliv |
| 2. sárgás-narancs | 5. zöldes oliv |
| 3. sárgás oliv | 6. olivzöld /sötét olivzöld/ |

Wright /1966/ nyugat-európai mintákon más módszerrel végzett mérési adatait az ismerttetett skálaértékekre átszámítottuk, és a saját eredményekkel együtt a 32. ábrán mutatjuk be /l. XXII. függelék is/.

A legjobban a spanyol és dél-francia populációk tartják zöld színüket, ezért a karácsonyfatermesztés céljára Wright ezeket a származásokat javasolta. Magas értékkel szerepelnek még a balkáni és anatóliai hegyvidék állományai is. Figyelemreméltó, hogy míg megjelenésében /koronaalak, növekedés/ és a tük morfológiai jellemzőiben a dél-európai hegyvidéki erdeifenyő az északi származásokhoz hasonló, addig mind a fenológiai jellemzők, mind a színárnyalat tekintetében déli jelleget mutatnak.

A rügy-fenológiával kapcsolatosan leirt atlanti klima-anomália hatása a színárnyalat adatsorában is érzékelhető. A Don vonalától keletre eső, kontinentális zónában a klin észak-déli irányu, míg London-Berlin-Moszkva vonalában kifejezetten nyugat-kelet orientációt mutat. A rügy-fenológiai adatokhoz hasonlóan Leningrád szélességén látszik hatástalanná válni az atlanti légtömegekkel érkező nyári hőösszeg-többlet, északabbra észak-déli klin érvényesül.

A Dunántulról származó kommersz tételek /Veszprém, Bajcsa/ színértéke az erdőszyepp kiev-donvidéki szakaszával tart rokonságot. Pornóapáti valamivel alacsonyabb értékével jelzi, hogy valószínűleg északabbról behozott populáció. A hazai előfordulásokhoz legközelebbi származások elütő értékekkel jelzik alkalmatlan-



32. ábra. Erdeifenyő származások téli /februári/ tüzsin-árnyalata Kámonban. Az área nyugati felét Wright /1966/ adataival egészítettük ki /aláhuzott számok/. 1 = mattsárga /legvilágosabb/, 6 = olivzöld /legsötétebb/



1. kép



2. kép

A növekedés, a téli tűszin és a Lophodermium-érzékenység különbségei a kámoni erdeifenyő származási kísérletsor parcelláiban 1981 telén /fotó: Mátyás Cs./



3. kép



4. kép

1. SU-02 Pecsenga /Murmanszk/
2. SU-40 Szlavjanszk /Donyeck/; azonosítatlan eredetű
3. TR-66 Catacik /Törökország/; a háttérben PL-41 Ruciane /Mazuria/
4. Baloldalt: Veszprém, kommersz kontroll; jobboldalt: SU-45A Gorodec /Gorkij/



1. kép



3. kép



2. kép



4. kép

A növekedés, a téli tűszín és a Lophodermium-érzékenység különbözőségei a kámoni erdeifenyő származási kísérlet sor parcelláiban 1981 telén
/fotó: Mátyás Cs./

1. SU-125 Beszkaracsajszk /Szemipalatyinszk/
2. SU-107 Uszty-Kút /Irkutszk/; a háttérben Bajcsa, kommersz kontroll
3. SU-108 Břatszk /Irkutszk/; a háttérben balra YU-18 Kranj, jobbra SU-45A Goródec /Gor'kij/
4. SU-122 Ajan /Habarovszk/; a jobb szélén Pornóapáti, szelektált kontroll; az előtérben Çataçik /Törökország/

ságukat. Érdekes a Wright /1966/-féle kísérletben Észak-Olaszországban mért, a hazaihoz hasonló adat /1. 32. ábra/: ismeretes, hogy a bugaci kísérletben az olasz Dolomitok igen jól szerepelnek /Harkai-Mátyás 1978/. Ugyanez vonatkozik a holland származásra. Az észak-kelet-lengyel származások aránylag nagy eltérése a hazai értékektől jelzi, hogy adaptációjuk az itthoni viszonyokhoz már nem annyira megfelelő mint Nyugat- és Észak-Európában.

A Wright /1966/-féle adatokkal négyféle klimajellemzővel végzett regressziószámítás a téli színárnyalat tekintetében azt az érdekes eredményt szolgáltatotta, hogy míg a többi vizsgált tulajdonság esetében erős négyzetes komponens volt tapasztalható /vagyis a mért értékek a vizsgált área közepetáján érik el maximumukat/, addig a téli színárnyalat regressziója a klimajellemzőkkel gyakorlatilag lineáris: a zöld szín maximumát a legenyhébb, legdélibb klimában éri el /Spanyolországban/, függetlenül attól, hogy a déli származások mind magashegységek /1. 45. ábrát/. A négy számításba vont klimajellemző közül valamennyi a színárnyalattal adta a legmagasabb korrelációs értéket, ami egyértelműen arra utal, hogy a téli színárnyalat a klimadaptáció egyik legjobb jellemzője. Ugyanerre az eredményre jutottunk saját adataink egybevetése és korrelációvizsgálata alapján is /17. táblázat/.

5.5 Tükarcgomba-érzékenység

Aránylag kevés származási kísérletet értékelték a gombabetegségekkel szembeni érzékenység szempontjából.

Hattmer /1965/ német kísérleteket értékelve úgy találta, hogy csak az észak-norvég származások mutattak szignifikánsan nagyobb rezisztenciát a betegséggel szemben. A déli származásokat érzékenyebbnak találta. Mańka /1976/ szerint ugyancsak az északi /skandináv/ származások immunisabbak mint a német és lengyel alföldi populációk. A legérzékenyebbnak a dél-francia, osztrák és magyar erdeifenyőt találta. Egy-egy kisebb körzeten belül /Lengyelország, Csehszlovákia/ nem lehetett egyértelmű földrajzi trendeket rögzíteni.

Pagony /1981/ származási és utódvizsgálati kísérletekhez nevelt csemeteanyagon végzett tükarcgomba-felvételeket. Az Erdőházán és Nádasdon eltelepített idegen származású populációk közül a legérzékenyebb egy spanyol származás volt /Sevilla/. Ennél még a legfrissebb tük is károsodtak. Igen fogékony volt a bolgár anyag /Rila/. A magyar utódnemzedékek a származástól függetlenül ellenállóbbak voltak. A norvég eredetű csemeték szinte kármentesek maradtak. Az erdő-

házi csemetekerti kísérletben a svéd volt a legrezisztensebb, kissé gyengébb a fehérorosz /Brjanszk/ populáció. Zalaerdődi utódvizsgálataimban végzett, megfelelően értékelhető adatok szerint a hazai származások között is szignifikáns különbségek vannak, legellenállóbbak a pornói és novai utódnemzedékek.

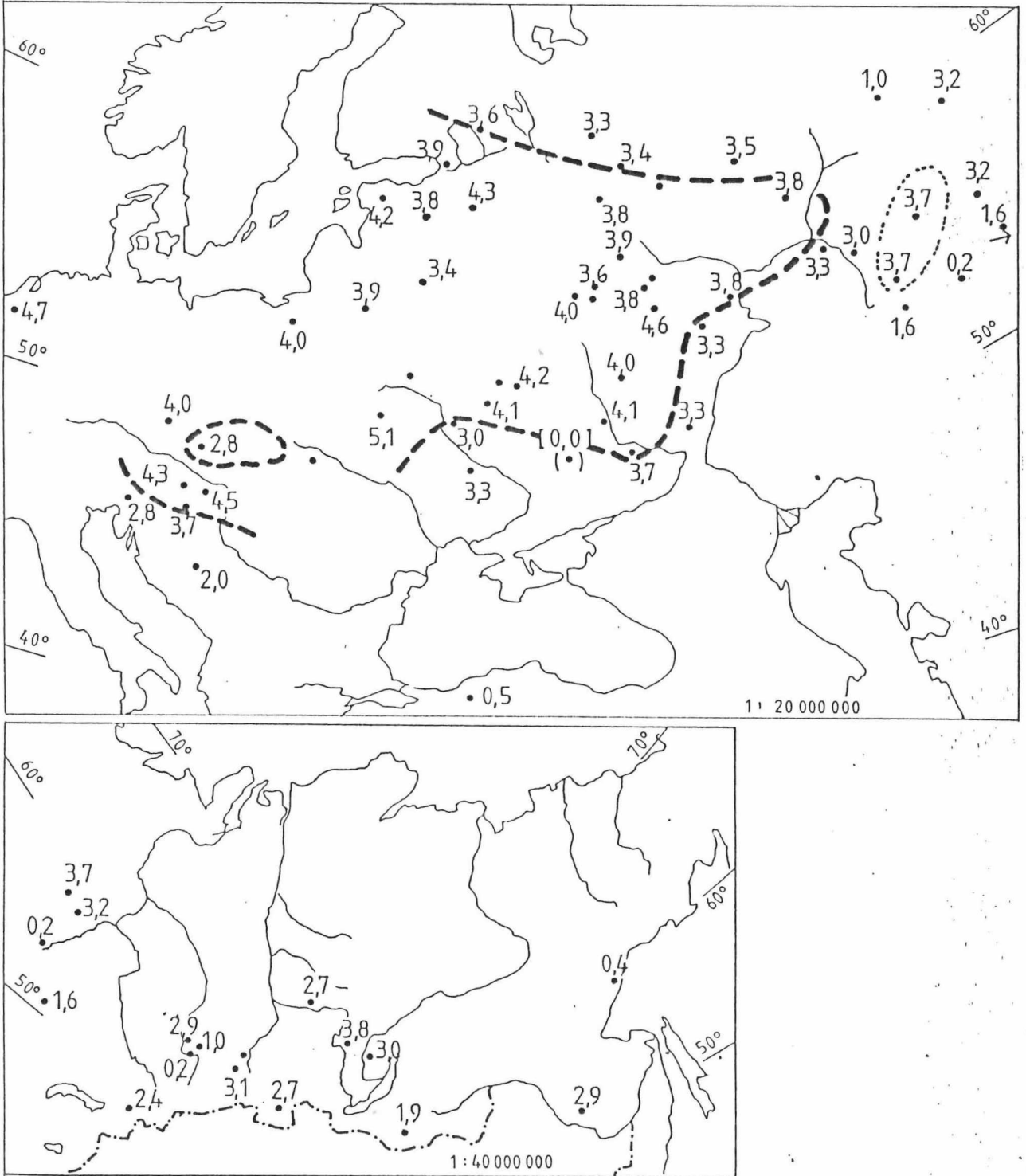
A VNIILM-kísérlet kámoni mintaterületén 1981 tavaszán végeztünk felvételt /XXII. függelék/. A 33. ábrán látható, hogy Kelet-Európa vonatkozásában is jelentős érzékenység-különbségek vannak. A hazai származásoknál érzékenyebbnek találtuk a közép- és dél-európai, anatóliai hegyvidéki származásokat, az erdősztyepp-övezet, a Volgavölgy populációit, és gyakorlatilag valamennyi ázsiai populációt. Az irodalmi forrásokkal ellentétben a kifejezetten északi származások érzékenysége alatta maradt a hazaiakénak, bár a vizsgált anyagban Skandinávia nem szerepelt.

A pornóapáti populáció e tekintetben is a legjobbak között szerepel /4,3-es átlaggal/. A tükarc-gomba-rezisztencia észlelt mintázata nagy valószínűséggel összefüggésben van a gomba terjedése szempontjából kedvező atlanti klimahatásokkal. A kontinentális kazah sztyepp és Távols-Kelet származásai különösen fogékonyaknak bizonyultak. Szlavjanszk itt is kitűnik rendkívüli érzékenységgel /0,0 pontértékkel/.

5.6 Rovarkárosítás - prediszpozíció

A bugaci IUFRO-kísérletben Magyar 22 éves korban végzett Rhyacionia-kár felvételt /13. táblázat/. Adatai szerint az északi /svéd, norvég, finn/ és balti populációk alig szenvedtek a fenyőiloncától, míg a németalföldi, rajnavidéki és román kárpáti populációk erősen fertőzöttek voltak 50% feletti károsítással. A mazzuriai populációk ugyancsak erős károsítása valószínűleg inkább véletlen hibának tulajdonítható. Általánosítva a nyugat-európai síkvidéki előfordulások erősen prediszponálnak tünnek, míg a skandináv-balti származásokat aránylag elkerülte a fenyőilonca.

Wright /1966/ Neodiprion-károsításra vonatkozó adatsorait elemezve érdekes módon hasonló eredményre juthatunk /34. ábra/. Míg Kelet-Anglia és Nyugat-Európa populációit erősen károsította a fenyődarázs, a skandináv-balti populációkat alig, csekélyebb volt a kár a dél-európai származásokon is. A magyar /kontroll/ származások mindkét esetben a károsítás felső átlagmezőnyében helyezkednek el.



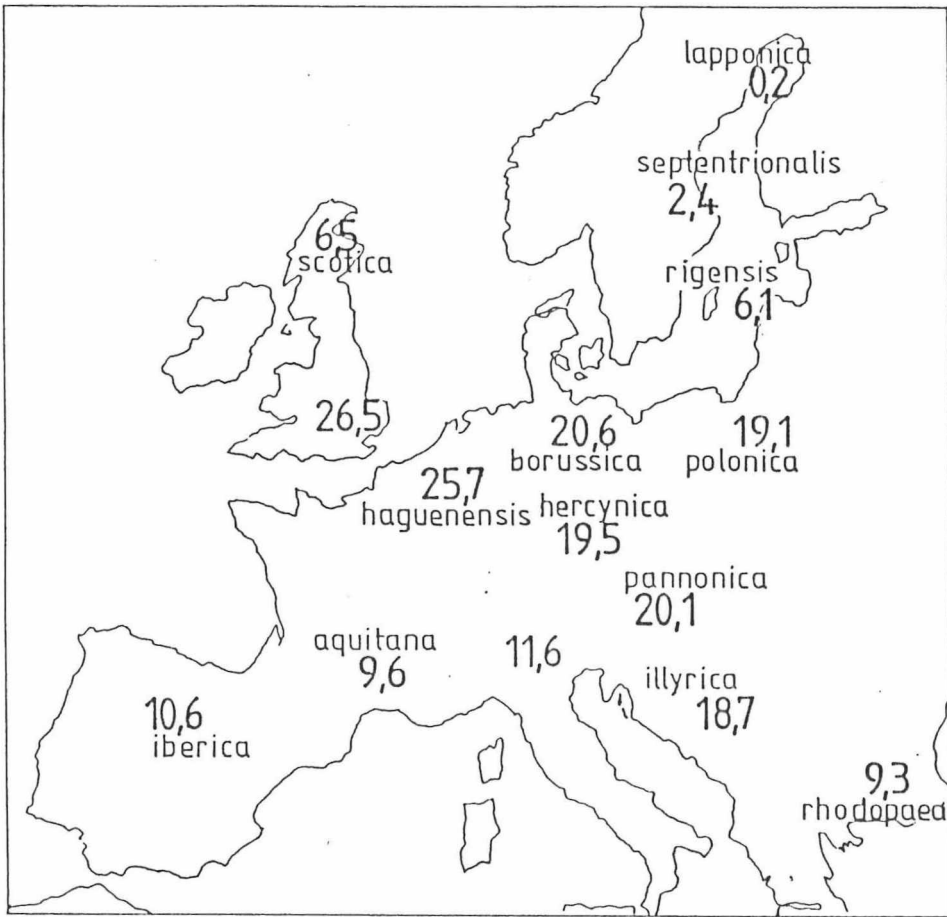
33. ábra. A tükarcgomba-érzékenység változatossága a károni származási mintaterületen /0 = legfogékonyabb, 6 = legellenállóbb/. Pontozott vonal választja el a hazaiaknál érzékenyebb populációkat. Felvétel időpontja: 1981 tavasza

13. táblázat. A bugaci IUFRO származási kísérlet populációinak körzetenként össze-
sített minősítési adatai /Magyar 1969 nyomán/

Sor- sz.	Származási helyek	Átlagmagasság /m/ a Rhyacionia ká- rosítás idején /1953/	Rhyacionia	Minőségi törzsek
			károsítás %	aránya %
			22 éves korban /1963/	
1	Olasz-Dolomitok	5,1	39	39
2	Rajnavidék	5,1	50	26
3	Zalai-fenyőrégió	5,1	40	23
4	Sziléziai-síkság	4,2	37	45
5	Litván-síkság	4,4	28	53
6	Északnémet alföld	4,5	46	47
7	Belorusz-síkság	3,9	40	40
8	Mazur-tóhátság	4,3	51 /?/	52
9	Belga-holland alföld	4,6	51	40
10	Balti-rigai származások	3,7	28	60
11	Déli- és Keleti Kárpátok	3,6	53	30
12	Északi származások	3,6	25	70

A Wright-féle Neodiprion-adatok a klimajellemzőkkel aránylag gyengén korreláltak, ami feltehetőleg összefügg a károsítás esetlegességével, a szomszédos parcellák átfertőzésével, ami a tükarcgomba esetében is megfigyelhető volt.

Nehéz elkülöníteni a genetikai prediszponáltság és a magasság hatását, amely szintén genetikai okokra vezethető vissza. /Ismertetes, hogy a kiemelkedő egyedeket a károsítók előszeretettel keresik fel./ Egyértelmű azonban, hogy a magassági különbségektől függetlenül is jelentős eltérések vannak. Így pl. Magyar kísérletében a leggyengébb román származások fertőzöttsége volt a legerősebb.

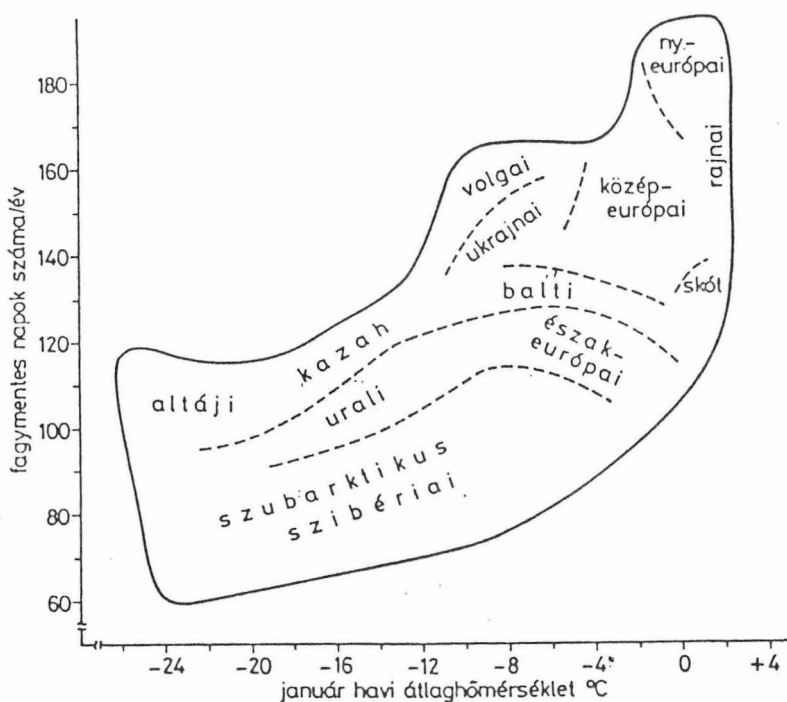


34. ábra. Wright /1966/ Európára kimutatott erdeifenyő "rasszai" átlagos *Neodiprion*-fertőzöttsége /százalékban/. Wright michigani kísérleti adataiból szerkesztve

6. AZ ERDEIFENYŐ EURÓPAI ÁREÁJÁNAK ÁTFOGÓ ÉRTÉKELÉSE

6.1 A taxonómiai felosztás kérdése

Kézenfekvő, hogy az ökológiai variabilitás vizsgálatához a taxonómia segítséget nyújthat. Az erdeifenyő área taxonómiai felosztására rendkívül sok kísérlet történt /1. Białobok 1976, Mátyás 1979/. Származási kísérletek értékelése alapján Wright fektetett legnagyobb energiát alfajok elkülönítésébe /Ruby-Wright 1976/. Felosztása a 34. ábrán és a III. függelékben látható. Saját adataimmal ismételten megpróbálkoztam részben az elkülönített "rasszok", "ökotípusok" azonosításával, részben saját, gyakorlatilag beosztás létrehozásával a célból, hogy a további nemesítő tevékenységbe vonandó körzeteket egyértelműen lehessen körülhatárolni /6. és 35. ábra/.



35. ábra. Az erdeifenyő elterjedési területe által elfoglalt niche két jellemző klimatényező koordinátarendszerében. A rajzon jeleztük a fontosabb származási körzetek elhelyezkedését /Mátyás 1986/

Az elemzések, értékelések tapasztalata az, hogy annál könnyebb az elkülönítés, minél kevesebb ill. ritkább mintavétel áll rendelkezésre - vagyis a különböző, vélt elkülönítő bélyegek inkább a mintavétel tökéletlenségét tükrözik. A genetikai változatosság mintázatában egyértelmű diszkontinuitást azonosítani nem lehetett, legálábbis az összefüggő áreára vonatkoztatva. Ez egyuttal azt is je-

lenti, hogy rasszokat, ökotípusokat biztonsággal elkülöníteni nem lehet. A viselkedésük, növekedésük alapján kirajzolódó körzetek /"Baltikum", "Németalföld" stb./ ugyan Turesson eredeti értelmezése szerint ökotípusként foghatók fel, helyesebb azonban talán "klimatípusról" /klimaváltozatról/ beszélni, mivel a változatos-
ságot döntő mértékben az éghajlati tényezők határozzák meg.

Morfológiai és adaptációs szempontokat figyelembe vevő taxonómiai elkülönítésre a legnagyobb esély az área peremterületein van, ahol a szelekciós nyomás és az izoláció hatására alkalmazkodottságukban és külső megjelenésükben elkülönülő populációk alakultak ki. Ilyen megfontolásból leggyakorlatiasabbnak tűnik Pravdin /1964/ felosztása, aki az alábbi "alfajokat" különíti el:
ssp. sylvestris L.: Európában 62° szélességtől délre; ssp. hamata Fomin: Krim és Kaukázus izolált előfordulása; ssp. lapponica Fries.: Európában a 62° szélességtől északra; ssp. sibirica Ledeb.: Ázsiában az 52° szélességtől északra; ssp. kulundensis Sukachev: Ázsiában a sztyeppterületeken, az 52° szélességtől délre.

A felosztás láthatóan nem nyújthat sok segítséget az adaptív készség alapján történő válogatáshoz. Ugy véljük, nemcsak az erdei-fenyőre egyedül érvényes azonban az, hogy a hagyományos taxonómiai megközelítés génökológiai vizsgálatok céljára kevésbé alkalmas. Alapvető problémát jelent az a körülmény, hogy a klasszikus taxonómia által alkalmazott minőségi bélyegek /levél, termés stb. jellemzők/ nagy része nincs olyan erős szelekciós nyomásnak kitéve, hogy változatosságából génökológiai következtetéseket lehessen levonni. Ugyanakkor az adaptáció szempontjából legfontosabb bélyegek, mint pl. a növekedési periódus hossza, morfológiai szempontból használhatatlanok.

Mind a mai napig azonban a morfológiai szempontok tulértékelése nyomonkövethető. Ott, ahol a populációgenetikus egyetlen faj változatosságát látja, a taxonómus esetleg külön fajt, alfajt, ökotípust határoz meg. A taxonok elhatárolásában pedig az ökológiai genetika szempontjait kellene figyelembe venni. Kozsevnyikov /1987/ egyenesen a genetikai változatosság feltárását tartja a taxonómia alapvető feladatának.

A klasszikus taxonómiai megközelítés értékét tovább rontja az a körülmény, hogy a morfológiai bélyegeket a termőhelyi feltételek jelentősen befolyásolni képesek. A különböző ökológiai körülmények között begyűjtött növényi részek összehasonlító morfológiai vizsgálata esetén a genotípusos különbségeket termőhelyi, fenotípusos hatások módosítják, általában a különbségek fokozása irányában. Emiatt az eredeti termőhelyeken begyűjtött növényanyag mintái kö-

zött szabatosabb eltérések mutathatók ki, mint a közös tenyészertben /származási kísérletben/ egységes körülmények között növekvő populációkon. Ezért génökológiai célú morfológiai-fenológiai elemzést tulajdonképpen csak egységesített környezetben, telepített kísérletben lehet megfelelően végezni.

Vizsgálataink során egyértelműen sikerült kimutatni a különböző minőségi és mennyiségi jellemzők szórásviszonyai között fellelhető eltéréseket adaptációs értékük szempontjából. Megállapítható, hogy a csékély adaptív értékkel rendelkező, szelekciós szempontból közömbös tulajdonságok szórása a nagy távolságokon belül igen hatá-
sosan működő génkicserélődésnek köszönhetően elsősorban az egyedi változatosság szintjén jelenik meg, populációk jellemzésére kevésbé alkalmas. Végső soron belátható, hogy alárendelt ökológiai jelentőségű bélyeggel olyan taxon nem definiálható, amely ökológiai szempontokat vesz figyelembe. Ezt a körülményt látta előre W.Schmidt /1936/ amikor kijelentette: "Ob es gelingen wird, überhaupt bei den physiologischen Untereinheiten einer Spezies ... parallel vererbte morphologische Charakteristiken zu finden, ist sehr zweifelhaft".

Függetlenül attól, hogy az área taxonómiai igényü felosztása nehézségekbe ütközik, a megfigyelt változatossági mintázat számos olyan jellegzetességgel rendelkezik, amely általánosítható valószínű több fafajra is. Az értékelés biztonságát a párhuzamosan létesített ill. értékelt kísérletek tapasztalatainak összesítése szolgálhatja.

A Nyugat- és Közép-Európa területén honos származások viselkedésére vonatkozóan a hazai értékelhető kísérletek mellett rendelkezésre állnak a korábbi, jórészt IUFRO által szervezett leltározó kísérletek adatai /Langlet 1959, Wright-Bull 1963, Białobok 1967, Giertych 1970, 1979, Przybylski et al. 1976/. Kelet-Európa területén leltározó nemzetközi származási kísérlet nem létesült, e tekintetben a cári Oroszország ill. a Szovjetunió által szervezett belföldi összehasonlító kísérletek nehezen hozzáférhető információira vagyunk utalva /Giertych és Oleksyn 1981, Oleksyn és Giertych 1984/, illetve a hazánkban is eltelepített VNIILM kísérletsorozat újabb adataira /Mátyás-Harkai 1982/.

A korábbiakban ismertetett eredmények, valamint a külföldi kísérletek hozzáférhető információi alapján az alábbi általános tapasztalatok szűrhetők le.



1. A bugaci IUFRO kísérletben jól szerepelt olasz Val di Fiemme /Trentino/ erdeifenyője /fotó: Mátyás Cs. 1976/
2. A rajnavidéki erdeifenyő populációk eredeti származási helyükön is rossz törzsalakuak: Darmstadt közelében készült felvétel /fotó: Mátyás Cs. 1976/

6.2 Helyi származásu, autochton populációk produkciója

Azon régi felismerés, hogy a helyi populációk alkalmazkodtak legjobban az adott ökológiai feltételekhez, annyiban igazolható, hogy gyakorlatilag minden kísérletben a helyi származások a jobb növekedésű populációk között vannak, de korántsem mindig a legjobbak. A bugaci kísérletben /2. táblázat/ a lenti származás megmaradása volt 1976-ban a legjobb, magasság tekintetében meghaladta az olasz, az észak-német és két balti-bjelorusz populáció /az átmérő és fatömeg összehasonlítása hasonló eredményre vezet, de kevésbé megbízható/. Törzsalak /VII. függelék/ tekintetében nagyon hasonló a Lenti-vel azonos értékű ill. jobb származások köre.

A hazai VNIILM kísérletekben legalábbis a kommersz erdeifenyő kontrollal azonos értékűnek találjuk az ukrán erdősztyepp illetve sztyepp zóna populációit /pl. Cserkasszi, Olevszk/, valamint a Don menti populációk közül néhányat /Voronyezs, Vesenszk/. Törzsalak tekintetében a hazaiaknál jobb eredményt fognak szolgáltatni, erre vonatkozó felvételi adatokkal még - a fiatal kor miatt - saját adatokkal nem rendelkezünk.

A helyi populációk alulmaradása a fenotípusosan stabil, idegen eredetű származásokkal szemben a nyugat- és észak-európai kísérletekből általánosan ismert tény. Az 1907 és 1938 évi IUFRO kísérletek adatait földrajzi eloszlásuk szerint értékelve /36. ábra/ azt észlelhetjük, hogy a kísérlet helyéhez közeli populációk jó teljesítménye /tehát a "helyiek" fölénye/ az alábbi két esetben észlelhető:

a/ Azoknál a kísérleteknél, amelyek az erdeifenyő genetikailag kiemelkedő övezetében fekszenek, ahol a populációkat nagymérvű fenotípusos stabilitás tünteti ki /tehát más területre telepítve is megőrzi jó növekedési hajlamukat/, a helyi populációk teljesítménye kiemelkedő, és emellett egy nagyobb összefüggő terület populációi is közel egyenértékűek. Ez a terület többé-kevésbé az előbb említett kiemelkedő övezetet foglalja magába Belgiumtól a Baltikumig.

Ide sorolható kísérletek: 1907: Chorin, a 3 belga kísérlet és részben Tharandt; 1938: Finowtal /gyakorlatilag Chorin-nal azonos helyszin/, Herbeumont, részben Hürky.

b/ A "helyi" származások fölénye olyan kísérletekben is jól érzékelhető, ahol a termőhelyi feltételek extrémnek mondhatók, és ehhez megfelelően alkalmazkodott, autochton populációk állnak rendelkezésre. Az ilyen típusu kísérleti helyszíneken a "helyi" származá-

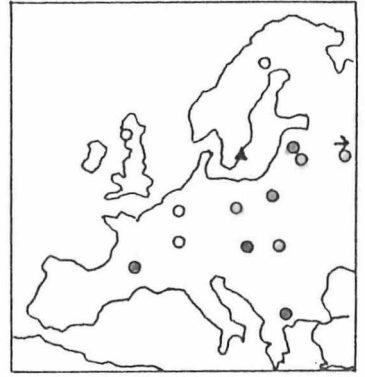
CHORIN (DDR)



THARANDT (DDR)



HÄSSLEBY (S)



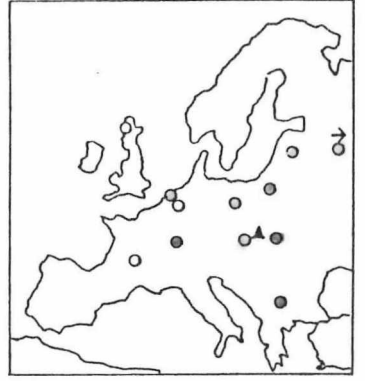
BELGIUM (3 kísérlet)



KOOTWIJK (NL)



LIKAVKA, 560m (CS)



- ▲ kísérleti helyszín
- + elpusztult szárm.
- térképen kívüli szárm.

növekedés :

- kiváló
- jó
- átlag feletti
- átlagos
- átlag alatti
- ROSSZ

36. ábra. A/ Az 1907 évi IUFRO erdeifenyő származási kísérletsor populációinak teljesítménye néhány helyszínen /Giertych /1979/ összesített adatai alapján szerkesztve/

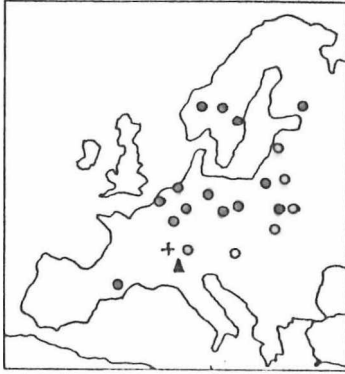
sokon kívül aránylag szűkkörű populáció bizonyult alkalmasnak, jellemzően nem szerepel az előbb említett belga-balti övezet egységes egészként. Ide sorolható: Likava /1907/: tszf. magassága /560 m/ miatt hőtörés-veszélyes helyszín; Kootwijk /1907/: tengerhez közeli helyszín; Ruotsinkylä /1938/: északi-kontinentális helyszín.

A helyi populációk lemaradását, aránylag távoli származások jó szereplését észlelhetjük azokon a kísérleti területeken, ahol

FINOWTAL (DDR)



COMO (I)



LES BARRES-ROYAT(F)



RUOTSINKYLÄ (SF)



HERBEUMONT (B)



MATRAND (N)



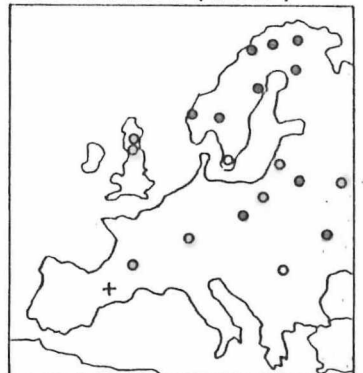
NEW HAMPSHIRE (USA)



MICHIGAN (USA)



PETAWAWA (CDN)



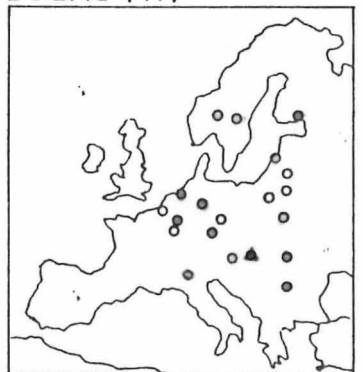
HURKY (CS)



BAHÇEKÖY (TR)



BUGAC (H)



36. ábra. B/ Az 1938/39. évi IUFRO erdeifenyő származási kísérletsor populációinak teljesítménye néhány helyszínen /Giertych 1979 összesített adatai alapján szerkesztve/. Jelek mint 36/A ábrán

megfelelően adaptálódott populációk nem alakultak ki, illetve a helyi populációk izolációs és drift hatások miatt genetikailag alacsonyabb értékűek. Ezt a jelenséget dokumentálják az alábbi kísérletek /1938-ból/: Como két kísérlete, Les Barres és Royat, Bugac és Bahçeköy.

Jellegzetes példa Como esete, ahol az alig 100 km-nyi távolságból származó Val di Fiemme-i populáció /amely egyébként a bugaci homokon jól vizsgázott/ átlagos magassága 14,75 m, átlagfatömege 0,308 m³ volt 38 éves korban, ugyanakkor a hesseni Zellhausen adatai 18,84 méter, illetve 0,726 m³ /Tocci 1976/.

6.3 Az áttelepítés hatása a növekedésre

Az eredeti származási helyükről elmozdított, áttelepített populációk általában az alacsonyabb hőösszegű telepítési helyen /északbabra, illetve keletebbre/ mutatnak a helyi kontrollnál nagyobb produktivitást. Ezt a jelenséget a 36. ábrán Dél-Svédország /Hässleby, 1907/ és Dél-Norvégia /Matrand, 1938/ példáján szemléltethetjük. Nem véletlen, hogy éppen Dél-Skandinávia érdekelt a közép-európai populációk importjában a produkció növelése érdekében. A Belgiumtól a Baltikumig huzódó, kiváló adottságú övezet jelenléte miatt Közép-Európában ezt az effektust nem tapasztalhatjuk, legkevésbé az area déli peremén Franciaországtól Törökorszáig. A kelet-európai síkságon azonban, ahol nagyobb területen egyenletesebb génkicserélődésre kerülhetett sor, az északi és keleti irányban áttelepített populációk kedvező növekedése a VNIILM kísérletek adataiból nyomonkövethető. Legszélsőségesebb példa erre a 6. táblázatban bemutatott donyecki származás növekedése, amely a Moszkva melletti helyszínen meghaladta a helyi kontroll magasságát.

A leirt jelenségből adódó, talán még figyelemreméltóbb tény, hogy a telepítési helyeken a helyi, autochton populációval egyenértékű vagy esetleg jobb populációk köre a legtöbb esetben korántsem szűkíthető le egy kisebb földrajzi körzetre, hanem több száz kilométer átmérőjű körzetnagyságok rajzolódnak ki, amely egyrészt nagyon effektív génkicserélődésre, másrészt aránylag csekély mérvű helyi differenciálódásra utal.

6.4 A fenotipusos stabilitás, vagyis a széleskörű áttelepíthetőség szempontjából kiemelkedő körzetek

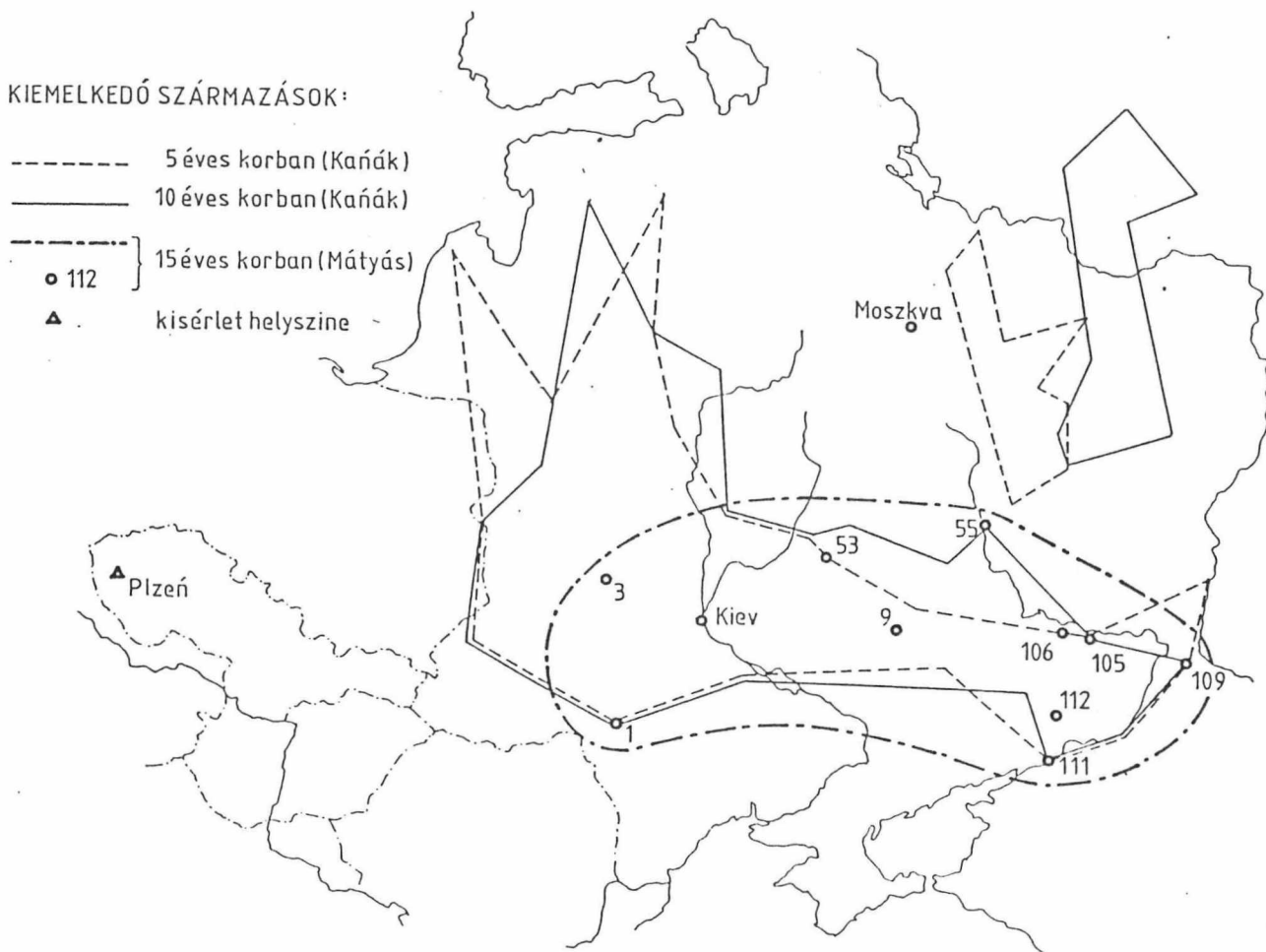
Giertych és Oleksyn /1981/ a századeleji orosz leltározó kísérletek alapján értékelték Kelet-Európa erdeifenyő áréáját /41. ábra/. Értékelésüket mind a hazai, mind a szovjet VNIILM kísérletek megerősítik. Eszerint jó növekedésükkel, stabilitásukkal kiemelkedő körzetek huzódnak ÉK-Lengyelországtól /az egykori Kelet-Poroszországtól/ Nyugat-Ukrajnáig. A Moszkva környéki populációk is aránylag jónak bizonyultak.

Sok tekintetben hasonló eredményre jutunk, ha a Plzeň-Bolevec-i kísérlet adatait hordjuk fel Kelet-Európa térképére. A magyar viszonyokhoz aránylag közeli klimatikus feltételek mellett /8,6°C évi átlaghőmérséklet, 522 mm csapadék/ megerősíthető Nyugat-Ukrajna és Közép-Oroszország populációinak jó növekedése, de egyuttal kirajzolódik az área déli szegélyén huzódó sztyeppe populációk előnyös tulajdonsága is /37. ábra/.

A nyugat-ukrajnai erdősztyepp illetve ukrajnai sztyeppe származások előnyös növekedését fiatal korban a hazai eredmények is igazolják /5. táblázat/, bár a kontrollt képviselő magyar populációk növekedését egyelőre nem haladják meg. Ehhez figyelembe kell venni az áttelepítés ökológiai feltételeit tekintve kedvezőtlen irányát /nyugati irányban, magasabb hőösszegű környezetbe/. Az egyházashegyei kísérletben az üzemi kontroll magasságát így is jelentősen túlhaladták a sztyeppe populációk.

Nyugat-Ukrajna populációi kiemelkedő tulajdonságaikat, úgy tűnik, magas korig megtartják. Egy századeleji, Oleksyn-Giertych /1984/ által értékelt leltározó kísérletben még 70 éves korban is kimutatható volt a kievi-volhiniai populációk fölénye, pedig a kísérlet helyszíne kedvezőtlen áttelepítési irányban, mintegy 500-700 km-re nyugatra fekszik, Lublin mellett /12. táblázat/. A stabil viselkedést a körzet populációira különböző, egymástól független elemzések-ből is kikövetkeztethetjük, sulyozottan Nyugat-Ukrajna területére érvényesen /XXIV. függelék/.

Az área észak- és nyugat-európai részét tekintve sokkal nagyobb tömegű, átfogóbb információ-tömegre támaszkodhatunk a fenotipusos stabilitás megítélésében. Az irodalomból közismert a balti populációk jó szereplése. A IUFRO kísérletek alapján úgy tűnik, hogy a fenotipusos stabilitás szempontjából legértékesebb körzet a volt Kelet-Poroszország területénél nem terjed északabbra, majd onnan Ny felé Lengyelországon és az NDK-n keresztül az NSZK középső és északi területein huzódik át, egészen az Ardennekig. Magyar viszonylatban az em-



37. ábra. A Plzeň-Bolevec-i erdeifenyő kísérletben kiemelkedőnek mutatkozó származások körzetei 5, 10 és 15 éves korban Kaňák illetve Mátyás szerint /a számozott, legjobb populációk megnevezése a szövegben/

litett körzet keleti felének populációi /Lengyelország, a Szovjetunió határos területei/ növekedés szempontjából némileg elmaradnak, feltehetőleg a nagyobb hőösszeg eltérése miatt, míg a körzet nyugati fele, az Északnémet Alföld populációi, fatermési szempontból ígéretesnek bizonyul. Az erősebb atlanti klimahatás alatt álló németalföldi-belga populációk használhatósága erősen kontinentális klímákban bizonytalanak tűnik, bár növekedési erélyük kiváló.

6.5 Az izolált előfordulások teljesítménye

A szigetszerű, gyakorta hegyvidéki előfordulások általában gyenge növekedésűnek, illetve áttelepítésre érzékenynek bizonyultak.

A kis földrajzi távolság ellenére pl. a Keleti- és Déli-Kárpátok populációi Bugacon a legrosszabbak között vannak /4. táblázat/. Hasonlóan rosszul szerepelnek a Kaukázus, valamint a Volgán tuli sztyeppe /Buzuluk-Orenburg/ szigetszerű előfordulásai /IX. és X. függelékben "izolált erdőfoltok" megnevezéssel/. Ugyanezek a populációk származási helyüknek megfelelő termőhelyi adottságok között elfogadható, ill. jó teljesítményt mutatnak /pl. a "Szepesség" származás a Roth-féle Likava-i kísérletben a jók között van - l. 27. ábra/. E tekintetben az erdeifenyő viselkedése némileg eltér a luc-, ill. a vörösfenyő viselkedésétől, amelyek esetében hegyvidéki populációk /is/ szerepelnek a legjobb teljesítményű, fenotípusosan stabil származások között /Beszkidek, Keleti-Kárpátok a lucnál, Szudéták a vörösfenyőnél/. Kétségtelen viszont, hogy az erdeifenyő montán előfordulásai elszigeteltebbek és egyedsűrűségüket tekintve is korlátozottabbak.

6.6 A domesztikált populációk teljesítménye

Az erdőművelés "házasító" hatásának kitett kulturpopulációk általában értékesnek bizonyultak új környezetben is. Ilyenek Hollandia populációi, amelyek Bugacon is aránylag jól szerepeltek, de a pannon térség kulturpopulációi is: a hazai kulturpopulációk törzsalakjuktól eltekintve a kifejezetten produktív származások közé sorolnak számos telepítési helyen. Kulturpopulációnak tételezhető fel az igen jól szereplő szovjet sztyeppe-i származások egy része is /l. VNIILM kísérletek, valamint Plzeň-Bolevec/.

6.7 Kvalitatív bélyegek

Az egyenes törzs és a finom, horizontális ágállás sajnálatos módon a gyenge növekedési erélyű, montán ill. északi populációk sajátja. A hazai populációk nemzetközi kísérletekben is feltűnő, kedvetlen, törzs- és koronaalakja egyedül a rajnavidéki populációkkal vethető egybe. Ez megerősíti azt a feltételezést, hogy a hazai előfordulások részben német /"darmstadti"/ forrásokból eredeztethetők.

Az aktív vegetációs időszak hosszát meghatározó rügyfakadás és rügyképzés időpontja szoros összefüggésben van a magassági növekedéssel. A populációk fenológiai viselkedése /különösen a rügyzáró-

dásé/ jól felismerhetően jelzik a hősszeg-viszonyok meghatározó jelentőségét az ökológiai változatossági mintázat kialakulásában.



38. ábra. Darmstadti /rajnavidéki/ erdeifenyő állomány a fafaj optimum-övezetének tartott egykori Kelet-Poroszországban, Olsztyn mellett /Fotó: Mátyás Cs. 1980/

Ugyancsak termikus hatások szabályozzák a tüzsin téli elváltóságát. A színelváltóság populációk közötti különbségei igen élesek, ezért a rügyképzéssel együtt korai tesztelésre jól használható jellemzőnek tűnnek. A növekedési és alaki jellemzőkkel ellentétben azonban a színárnyalat változása dél felé lineáris klint jelez.

A tűk mérete, és ugyanigy az ágállás is, a változatossági mintázat jellemzésére és a populációk közti különbségek kimutatására csak kisebb mértékben bizonyult alkalmasnak.

A rezisztencia tekintetében némileg ellentétes klin mutatkozik a tükarcgomba ill. a rovarkárosítás esetében. Mig a tükarcgomba-ellenállóképesség a növekedési eréllyel sokban egyező mintázatot mutat, ugyanakkor a Neodiprion- és Rhyacionia-károsítás legerősebben éppen a leggyorsabban növekvő rajnavidéki-némalföldi populációkat sujtotta. A tendencia ellentétes a hegyvidéki és északi származások esetében is.

6.8 A magyar erdeifenyő populációk helye az áréában

A több mint husz évre visszatekintő utódvizsgálatok során arra kerestünk választ, hogy a fatermőképesség szempontjából milyen különbségek vannak a hazai populációk ill. törzsfák között /Mátyás 1979/. Ez a problémakör tulajdonképpen nem foglalja magában annak a megválaszolását, hogy a magyar állományok génkészlete a közép-európai áréához viszonyítva milyen értéket képvisel. A válaszadás eleve nem lehet kielégítő amiatt, hogy közismerten heterogének erdeifenyveseink az évszázadok óta tartó termesztés és szaporítóanyag behozatal miatt. Ezt a tényt az utódvizsgálatok eredményei is megerősítik, hiszen az erre alkalmas kísérletekben a magassági növekedés származások /állományok/ közötti varianciája általában az összehasonlítható külföldi eredményeknél nagyobb, jelentős komponensként jelentkezik, az állományon belül mérhető változatossággal egybevetve /Mátyás 1979/.

A ma rendelkezésre álló, még mindig szerénynek mondható információk alapján a vizsgált délnyugat-magyarországi populációk /Zala, Vas és Somogy megye/ a sikvidéki-pannon erdeifenyő jó fatermőképességével rendelkező populációi, jellegzetesen sűrű koronával, gyengén fejlett apikális dominanciával /a korona alig kupos/, gyakran görbülésre hajlamos törzssel. Ezek a tulajdonságok a külföldön magyar anyaggal létesített kísérletekben is megfigyelhetők /Kanák 1971, Giertych 1979, Wright 1966/. Mig a magyar származások egyes igen távoli telepítési helyeken is jó növekedést adnak /pl. Michigan államban/, hátrányos törzsalakjuk általában negatívumként jelentkezik.

Nem tűnik ki produkciójával a fenyőfői populáció; az Alföldről szelektált törzsfák utódai pedig a leggyengébb teljesítményt nyújtják. E tekintetben párhuzamosság ismerhető fel mind a banks-, mind az erdeifenyő külföldi származásai viselkedésével: a kedvezőtlen ökológiai feltételek sok esetben a produkció gyengülését eredményezik.

A fenyőfői előfordulást régebbi szakirodalmunk, beleértve Fekete-Blattny alapvető munkáját, nem tartja őshonosnak, ujabban a botanikai vizsgálatok alapján többnyire elfogadják őshonos előfordulásnak /Majer 1984/. A fenyőfői előfordulás morfológiailag bizonyos fokig elüt a többi hazai populációtól. Majer /1984/ a "nyugat-dunántuli, pinea típusu változat /var. pannonica /Schott/ PK./ legkeletibb ökotípusának" tartja.

Az újabb származási kísérletekben többször szerepelt Pornóapáti, mivel az utódvizsgálatok eredményei hazai vonatkozásban kiemelkedő

tulajdonságait igazolták, bár eredete nem határozható meg. Jó "helyezését" ez a populáció a nemzetközi mezőnyben is megőrizte.



39. ábra. Baloldalt: A pornóapáti származás utódai a szlovákiai kísérletekben is kiemelkedőnek mutatkoztak /a kép jobb oldalán; fotó: Mátyás Cs. 1978/. Jobboldalt: A pornóapáti törzsfák oltványjaival létesített plantázs Acsád-Cikotán /fotó: Mátyás Cs. 1980/

Összességében megállapítható, hogy a hazai előfordulások aránylag nagyfokú heterogenitásuk mellett olyan bélyegekké rendelkeznek, amely /legalábbis a hagyományos vas-zalai termesztési területre vonatkoztatva/ lehetővé teszi a helyi feltételekhez alkalmazkodott kulturpopulációként való besorolásukat. A kedvezőtlen törzsalak és koronaszerkezet a genetikai változatosság földrajzi mintázatában a hazai ökológiai feltételek mellett jobbra természetzerű és "helyén van", függetlenül attól, hogy ezek a populációk részben különböző helyekről importált származások utódai. Az erdeifenyő szempontjából

nagyon hosszú vegetációs idő, magas hősszeg és viszonylag kedvező tápanyagellátottság szelekciós hatása nyilvánul meg ily módon; éppen ezért a kedvezőtlen tulajdonságok teljes mértékű kiküszöbölése nem lehet reális célkitűzés. Ebből a szemszögből nézve a rajnavidéki erdeifenyő behozatala Magyarország esetében tekinthető a legindokoltabbnak. Lényegesen súlyosabb szakmai hiba volt elterjesztése az erdeifenyő klasszikus termesztési tájain /l. 24. és 38. ábra/.

6.9 Honosítási lehetőségek

A hazai honosítási lehetőségek szempontjából kedvezőtlen, hogy a Kárpát-medence hősszeg-viszonyai tulajdonképpen "tulságosan jók", az erdeifenyő adaptációs skáláján kívül maradnak /l. 42. ábrát/.

A lehetőségeket javítja viszont az a körülmény, hogy az áréában fenotípusosan stabilnak bizonyuló körzetek fölénye Giertych /1979/ feltételezése szerint abból adódik, hogy ezek a származások a vegetációs időt nem elsősorban hosszabb növekedési periódus révén használják ki, hanem az arra alkalmas időszakban gyors, intenzív növekedésre képesek. Ily módon lényegesen alacsonyabb hősszegű helyszinről való áttelepítés is hozhat pozitív eredményt, ha a számításba jövő populáció megfelelő fenotípusos stabilitással rendelkezik.

A kelet-európai elterjedési területre vonatkozóan a származási kísérletek kezdeti eredményei, illetve azt megelőzőleg a külföldi eredmények extrapolálása alapján már felhívtam a figyelmet az ukrán erdősztyepp és sztyepp övezet populációinak értékére /Mátyás 1979, Mátyás-Harkai 1982/. Ezekről a populációktól a hazai szelektált populációkkal azonos növekedési erélyt, de jobb törzsalakot, szárazságtűrést és kedvezőbb rezisztencia tulajdonságokat várunk.

A közép- és nyugat-európai área területéről a IUFRO kísérletek eredményei alapján adhatók meg a legígéretesebb körzetek. A Belgiumtól Mazuriáig húzódó kedvező övezet legnyugatibb része erőteljes növekedése dacára kifejezetten kontinentális klímánkban telepítésre nem ajánlható, de keresztezési partnerként számításba veendő. Teljes mértékben kihagyandó a Rajnavidék, rendkívül rossz törzsalakja miatt. Az Északnémet Alföld populációi viszont ígéretesek amiattis, mert hősszeg-viszonyaik igen közel állnak a hazaihoz. Az egyébként kiváló Mazuria hazánkban úgy tűnik már nem képes összehasonlítható teljesítményre, így csak keresztezési partnerként jöhet számításba.

A bugaci IUFRO kísérlet meglepetése volt a Val di Fiemme-i származás jó szereplése. Bár nem sikvidéki előfordulás, magasabb hősszegű környezetből, de azonos szélességről került a Kárpát-medencébe. Váratlanul jó növekedése alapján több olasz származást is össze-

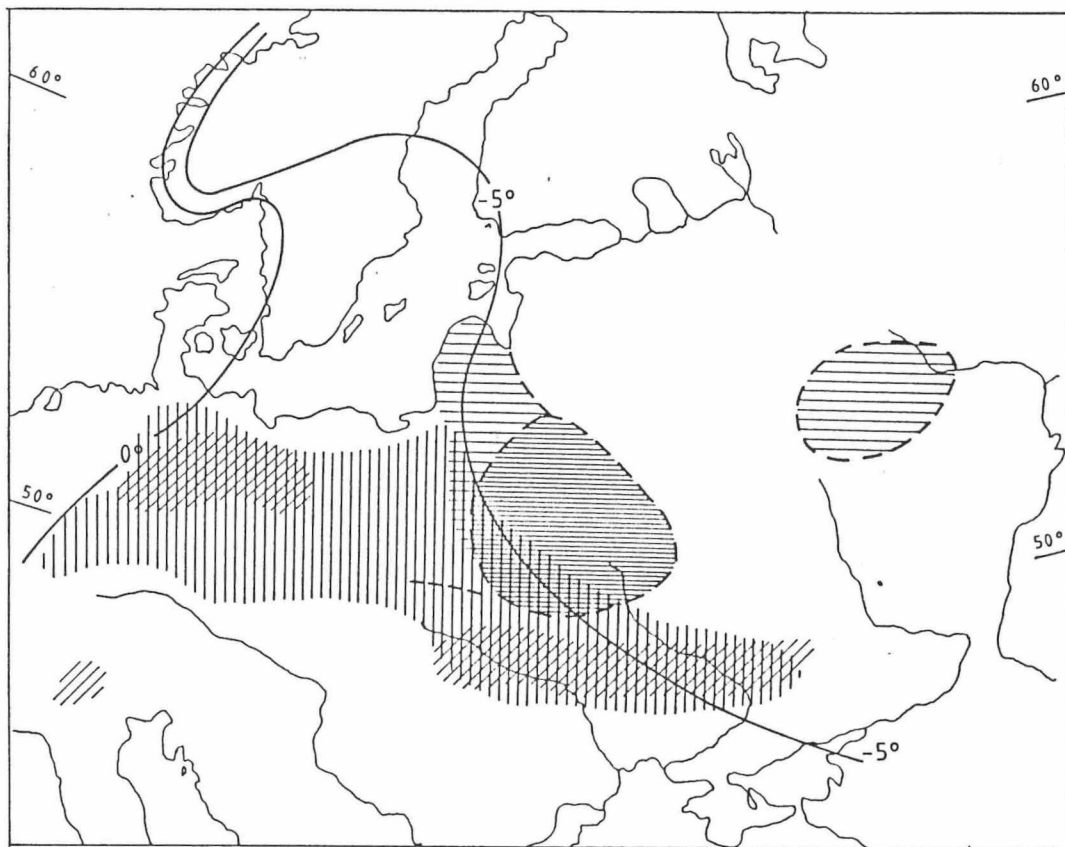
hasonlító kísérletbe állítottunk, a bugaci parcella legjobb fáit pedig leoltottuk és a Mátrai EFAG hatvani magtermesztő ültetvényében egy megőrző ültetvényben helyeztük el.

Az ismertetett kísérletek anyagában nem szerepel, de a teljesség kedvéért itt említjük meg, hogy az ötvenes évek közepén Mandzsuriából kapott, ismeretlen eredetű populáció a Duna-Tisza közti homokon jó megmaradást és erőteljes növekedést produkált. Nyilvánvalóan egy száraz-kontinentális klímához alkalmazkodott populációról van szó. Feltehetőleg kultur-eredetű, mert az erdeifenyőt kisterületű természetes előfordulásán kívül széles körben használják Mandzsuriában az erdősitésekben /40. ábra/. A populáció fajtaminősítése, szaporítása folyamatban van, de pontos termőhelyi igényének meghatározására további összehasonlító kísérletek szükségesek.



40. ábra. Mintegy 25 éves erdeifenyő kulturálmány Mandzsuriában /Tajlin-i erdőgazdaság, Heilungcsiang tartomány; fotó: Mátyás 1986/

Nem tekinthetjük teljesen lezártnak az európai área vizsgálatát sem. A leltározó kísérletek után most egy módszeres mintavételezésre kellene sor kerüljön egy korlátozott területen belül. A mintavételezésre javasolható területet nyugaton a 0° , keleten a -5° -os januári izoterma határolja, északon a balti partvidékig terjed, délen pedig körülbelül a 45° északi szélességig /41. ábra/. Ezen a területen belül kell megtalálni azokat a honosítható populációkat, amelyek vagy összfatermés, vagy minőség szempontjából a jelenleg termesztett po-



41. ábra. Az erdeifenyő área hazai honosítás szempontjából igéretes, illetve legfontosabb körzetei /függőleges és ferde vonalkázás/. A Giertych és Oleksyn értékelése szerint kiemelkedő és jó kelet-európai körzeteket sűrű ill. ritka vízszintes vonalkázás jelzi

populációkat felülmulják. Kiemelt feladatként jelentkezik ezért, hogy az említett területen belül süríteni kell a populáció-mintavételi pontokat és a populációk teljesítményét hazai ökológiai viszonyok között egybe kell vetni a meglévő szelektált növényanyaggal.

7. AZ ADAPTÁCIÓ STRATÉGIÁJA ÉS KORLÁTAI

Stratégia alatt ez esetben nem célraorientált tervezés értendő, hanem az a folyamat, amely cél nélküli véletlenek kölcsönhatása révén létrehozta az egyedek látszólag célszerű alkalmazkodását a környezeti feltételekhez. Az adaptáció "stratégiája" csak visszamenőlegesen értelmezhető, a jövő tekintetében nem adhat eligazítást; Harper /1982/ szerint olyan, mint az egyszeri katonai akadémia tisztjeinek kiképzése, akiket ragyogó ismeretekkel ruháztak fel - az elmúlt háborúk csatáinak megnyeréséhez.

7.1 Az evolúciós dilemma

Általában feltételezik, hogy az erdei fafajok, különösen a boreális fenyőfajok, a termőhelyi és klimatikus viszonyokhoz messzemenőleg alkalmazkodtak /Nienstaedt 1982/. Bizonyosan nem a hiányos mintavételezés eredménye, hogy a kísérletek elemzése alapján kialakuló benyomás az, hogy a populációk eléggé konzervatív mértékben idomulnak a környezeti tényezők változásához. Az adaptációt azonban nem lehet adott termőhelyi viszonyokhoz való optimális alkalmazkodásra leszűkíteni. Érdeemes idézni Fisher eredeti definícióját az adaptációról:

"Egy organizmus csak annyiban tekinthető egy bizonyos környezetben alkalmazkodottnak, amennyiben elképzelhetők kissé eltérő környezeti feltételek, amelyekhez egészében kevésbé adaptálódott: és ugyanúgy csak annyira, amennyire elképzelhetők kissé eltérő genotípusok, amelyek kevésbé adaptálódtak az adott környezethez.

Geológiai és klimatikus változások folyamatosan következnek be és a legtöbb esetben a változások az adaptálódott organizmust tekintve káros irányúak. A többség szempontjából a fizikai környezetet folyamatosan romlónak kell tekintenünk. Másrészt arra a következtetésre kell jussunk, hogy a szerves világ csak olyan mértékű adaptációra hajlamos, amelynek szintjén a környezet romlásának üteme nagyjából egyenlő a természetes szelekciós rátával. Így az adaptáció általános szintje majdnem konstansnak vehető"/Fisher 1958/.

Kimura maximum-elve kimondja, hogy a természetes szelekció során a populáció átlagos rátermettsége mindig a leghatásosabb változás irányába tolódik el. Az alapelvből az következne, hogy a populációk szelekciós hatások érvényesülése révén, többé-kevésbé hűen követik a termőhelyek különbségeiből adódó változásokat, az adaptációt mint egy aszimptotikus folyamatot értelmezve. Állandó környezeti feltételek mellett arra számíthatnánk, hogy bizonyos számú gene-

ráció után a természetes szelekció a genetikai varianciát elfogyasztja, a rátermettség maximumát nyújtó genotípus jut egyeduralomra. Az előzőkben azonban rámutattunk arra, hogy ez még konstans környezetben sem valósul meg.

Az optimális genetikai összetétel és az optimális rátermettség egyfajta egyensúlyi állapotban stabilizálódik, melyet Ayala /1969/ "evolúciós dilemmának" nevez.

A "dilemma" lényege, hogy az adaptációs optimumnak az egyed és a populáció szintjén más genetikai értéke van. Az egyed szempontjából az adaptációs optimumot az éppen adott termőhelyi niche kihasználására leginkább rátermett /maximális fitneszü/ genotípus képviseli. Ugyanakkor a faj, vagy a populáció szintjén az optimális rátermettséget valamennyi lehetséges genotípus, valamennyi előforduló környezeti feltétel esetén megnyilvánuló rátermettségének integrálása valósítja meg. Ez azt jelenti, hogy a különböző környezeti és genetikai hatások eredőjeként megvalósuló adaptációnak nagyon határozott korlátai vannak.

Az adaptáció "tökéletlenségében" a biológiai organizáció egy jellegzetessége: a represszió manifesztálódik. A represszáltság az adaptációs folyamat terelő /kanalizációs/ jellegéhez kötött /Juhász-Nagy és Vida 1978/. Az adaptáció korlátozottságát a faj evolúciósan kialakult adottságain, genetikai rendszerén /szaporodásmódján/ túlmenően két fő tényező befolyásolja:

- a környezet térben és időben megnyilvánuló heterogenitása, és
- a rendelkezésre álló /pánmixiában résztvevő/ génkészlet.

7.2 A tér- és időbeni környezeti heterogenitás hatása

A környezet "állandóságának" megítélésénél figyelembe kell venni, hogy míg az öröklődés diszkontinuus, az evolúció és a környezeti tényezők változása kontinuus, ami eleve az adaptáció "lemaradását" eredményezi. Ennek a körülménynek az erdei populációk szempontjából különleges jelentősége van, mivel rendkívül hosszú élettartamu és helyhez kötött organizmusokról van szó. Az évi hőmennyiség vagy csapadék ingadozására másként reagálhat egy lágyszáru, egynyári növény populációja, mint egy évszázados kort megérő faállomány.

Az eddigi bemutatott példákban konstans élettér gyakorisággal számoltunk. Térben vagy időben változó egyetlen környezeti tényező populációszerkezetet befolyásoló hatására a 14. táblázatban mutatunk be egy példát.

A számítás két fenotípust tételez fel, q ill. $1-q$ gyakorisággal. A két fenotípus rátermettsége a két feltételezett niche-ben el-

14. táblázat. A populációszerkezet változása rendszertelenül változó környezetben két eltérő mortalitású fenotípus esetén

Nemzedék száma	Kiinduló gyakoriság /%/		Az érett kort elért egyedek maradék gyakorisága /%/			
	f.típus 1	f.típus 2	Niche 1		Niche 2	
	q	1-q	$e_{11} /q/$	$e_{12} /q-1/$	$e_{21} /q/$	$e_{22} /q-1/$
0	83,5	16,5	41,8	3,3	-	-
1	92,7	7,3	-	-	23,2	5,5
2	80,9	19,1	40,5	3,8	-	-
3	91,4	8,6	45,7	1,7	-	-
4	96,4	3,6	-	-	24,1	2,7
5	90,0	10,0	-	-	22,5	7,5
6	75,0	25,0	37,5	5,0	-	-
7	88,2	11,8	44,1	2,4	-	-
8	94,9	5,1	47,5	1,0	-	-
9	97,9	2,1	-	-	24,5	1,5
10	94,0	6,0	-	-	23,5	4,5
11	83,9	16,1				

térő. A kiinduló populációból a felujulás idejére életben maradt egyed arányát e -vel jelölve, a megmaradást a következőképpen szabtuk meg:

Niche

	1	2
fenotípus 1	$e_{11} = 0,5$	$e_{21} = 0,25$
2	$e_{12} = 0,2$	$e_{22} = 0,75$

Látható, hogy a fenotípusok gyakorisága az élettér változásait csak bizonyos "fenntartással" követi. Minél kisebb a fenotípusok közötti rátérmettség-különbség, annál kevésbé élesen jelentkeznek az adaptáció hatására kialakuló változatossági mintázat. Ez a tény ismét utal arra, hogy az adaptív mintázat létrejöttét csak azokon a bélyegeken tanulmányozhatjuk, amelyek megfelelő adaptív változatossággal rendelkeznek.

Egy adott földrajzi térben tenyésző populáció számára például a természetes felujulás során fluktuáló tényezőként jelentkeznek:

a/ a rendelkezésre álló terület inszolációs, mikroklimatikus és talajviszonyai;

b/ a maghullás és csirázás idején uralkodó időjárási, állomány-szerkezeti és talajvegetációs viszonyok;

c/ kompetíciós feltételek a felnövekvő fiatalosban /állománysűrűség, felsőszint megléte, idegen versengő fajok stb./.

Míg a termőhelyi tényezők egy része időben vagy térben stabilnak vehető /talaj pH, napszakhossz/, addig más részük évről évre változó lehet. Ide tartozik a napi, havi átlaghőmérséklet, az éves csapadékmennyiség /és eloszlása/, a téli minimumhőmérséklet stb.

A termőhelyi tényezők kontinuitásának jellemzésére a populáció-ökológiában a környezettipizálásra használt szemcsézettség fogalmát kölcsönözzük. Az eredeti, állati táplálkozásra alkalmazott értelmezéstől kissé eltérve a stabil, állandónak vehető termőhelyi tényezőket tekintjük durvaszemcsésnek és a labilis, előre nem becsülhető átmeneteket képezőket finomszemcsésnek.

A finomszemcsés tényezők a fák esetében jellegzetesen az egyedélete során eltérőnek tapasztalt tényezők közül kerülnek ki /időbeni heterogenitás/. A finomszemcsés tényezők esetében különös jelentősége van a szélsőséges értékeknek, amelyek sokszor csak több évtizedes szünetekkel jelentkeznek és végsőkéig próbára teszik az egyed alkalmazkodóképességét. Az erdei ökoszisztémák létét, összetételét ezek a ritkán bekövetkező események jelentősen befolyásolják, esetenként meghatározzák. Ide sorolhatjuk az időjárás ingadozását, pl. a téli extrém fagyokat /a mérsékelten hidegtűrő fajok szempontjából/, vagy a fenyőerdő-formációkban fellépő nagy erdőtüzeket. /Közismert, hogy a sziklás-hegységi védett mamutfenyő-állományokban az erdőtüzek megakadályozása miatt az elmúlt száz év alatt gyakorlatilag leállt a mamutfenyő felujulása és erős jegenyefenyő-szukcesszió indult meg, amit csak mesterséges erdőtüzekkel sikerül visszafordítani./

A környezet időbeni heterogenitásának jelentősége az egyed ill. a faj élettartamától függ, elképzelhető, hogy a fáknál a legmagasabb mértékű, valamennyi organizmust egybevetve, a baktériumoktól az emberig. Az erre adható adaptív válasz csak az alkalmazkodóképesség maximálása lehet.

7.3 Az adaptációt fékező genetikai hatások

7.3.1 Migráció

Az erdei populációk változékonyságát fenntartó, és ezáltal az adaptációt korlátozó hatások között nagy valószínűséggel döntő jelentősége van a pollen, kisebb részben a mag terjedése révén létrejövő génvándorlásnak, migrációnak. Kevés kivétellel az erdei fafajok szélporzók. A turbulens légköri áramlásokkal a pollen több száz, sőt több ezer km távolságra is eljuthat /Mátyás 1986, Koski 1970/. Bár az egyes fák effektív beporzási távolsága többféle mérési módszer szerint az 50-100 m-es körzetet alig haladja meg, populáció szinten rendkívül nagymértékű génvándorlással kell számolni. Koski /1970/ az általa vizsgált erdei- és lucfenyő állományban mintegy 60 %-ra becsülte az állományon /szubpopuláción/ kívülről érkező virágpór mennyiségét. Saját megfigyeléseink is hasonló nagyságrendű génkicserélődésre utalnak /Mátyás 1979/.

Az effektív génkicserélődés, valamint a beltenyésztett egyedek szelekciós hátránya az elméletileg elvárható szomszédsági-rokonsági strukturákat nem engedi kialakulni. Szemléltető adatokat szolgáltat ehhez a ma még erősen vitatott kérdéshez Yazdani /1985/, aki egy skandináv erdeifenyő magtermelő állományban izoenzim-módszerrel vizsgálta a természetes ujutat genetikai összetételét. Megállapítása szerint

- az embriókban /az anyafákon/ 12 % önbeporzás volt kimutatható;
- a homozigóta önbeporzott egyedek 10 és 20 éves kor között el-
tűntek a természetes ujutatból;
- az anyafák hozzájárulása a közvetlen környezetükben növe-
lathoz mintegy 5 %-ra tehető;
- a nyomon követhető gének az anyafától számított bizonyos kör-
zetben az alábbi százalékos megoszlás szerint voltak kimutathatók:

0- 5 m távolságra	4 százalékuk
5-10 m "	8 "
10-15 m "	11 "
15-50 m "	40-75 "

Tigerstedt és munkatársai /1982/ finn erdeifenyő anyafák alatt ujuló utódnemzedékek genetikai összetételét analizálva megállapították, hogy az egyes "kotlósfák" alatt fellelhető utódnemzedékek minden tekintetben rendkívül heterogének, eltérnek a feltételezett és elvárható genotípus-összetételtől és meglepő módon a felettük álló anyafákkal nincsenek szorosabb genetikai kapcsolatban. Ugy látszik,

a természetben rendkívül hatásos folyamatok működnek a korlátozott méretű szomszédságokban kialakuló beltenyésztés lehetőségével szemben, ami egyuttal a szűkebb értelemben vett termőhelyhez való optimális alkalmazkodást is korlátozza.

7.3.2 Genetikai sodródás /drift/

A pionír jellegű fajok esetében drift-hez vezető jelenség lehet az erdőégés által elpusztított területek gyors kolonizálása. Ilyenkor az alapítóként /szülőként/ szereplő kis számú egyed utódainál /legalább átmenetileg/ alapító /founder/ effektus léphet fel.

Driftet okozhat a párosodásban jelentkező szabálytalanság is. Az evolúcióbíológiaiában, populációgenetikában használatos modellek javarészt pánmiktikus viszonyokat tétéleznek fel /a populáció egyedei egymással véletlenszerűen, egyforma valószínűséggel párosodnak/. Az erdei fafajokra általában, de a Pinus-félékre különösen nagytömegű bizonyíték áll rendelkezésre, amely egyértelműen bizonyítja, hogy:

- a párosodás térben korlátozott;
- rovarmegporzó fajoknál /akác/ a porzást végző rovarok szelektálva végzik a megporzást /Wright 1962/;
- a populáció egyedei még azonos állományban elfoglalt helyzet esetén is rendkívül eltérő mértékben vesznek részt a gaméták termelésében /him ill. nőivarú virágok, strobilusok száma egyedek között igen nagy szórást mutat; l. Bánó 1969, Retkes 1965, Bánó-Mátyás-Tuskó 1978/.

A populáció génkészletét változtató hatása a véletlenszerűen létrejövő és állandósuló DNS-mutációk által okozott sodródás. Ez természetesen elsősorban a pillanatnyilag szelekciósan semleges tulajdonságokra vonatkozik. Új genotípusok megjelenését eredményezheti a mendeli szabályoktól eltérő rekombináció /linkage/ vagy poliploidia létrejötte is. Ezek jelentőségéről erdei populációkban egyelőre nincsenek adatok.

Jelentős driftet eredményezhet a környezeti változások komplexitása is. Ha csak egy tényező változik, csak a génállomány egy kis része kell reagáljon. A változások komplexitásának növekedése a génállomány egyre nagyobb részét érinti, ezzel a lehetséges alkalmazkodási sebesség is csökken. /A klasszikus Biston betularia lepke esetében leírt gyors alkalmazkodás az iparilag szennyezett környezetben azért volt lehetséges, mert a színt egyetlen lokusz két allélja szabályozza./

Ha a környezeti tényező változása gyors és nagy területet érint, a populációkban "palacknyak-effektus" léphet fel, vagyis a genetikai

sokrétűség a fellépett tényezővel szemben érzékeny egyedek rovására csökken, ezzel együtt a génállomány más szempontból fontos része is veszendőbe megy. A hatás kiterjedtsége miatt a veszteség migrációval nem pótolható.

A komplex, illetve a kevés tényezőt érintő, de nagyterületű, gyorsan előrehaladó környezeti változások a populációk alkalmazkodóképességét különösen nagy terhelésnek teszik ki. A napjainkban fellépő immiszió-károsítások ebbe a csoportba tartoznak.

7.3.3 Izoláció és kedvezőtlen termőhelyi adottságok

Az izoláció valamennyi vizsgált esetében kedvezőtlen környezeti adottságokkal járt együtt, ezért a két tényezőt együtt tárgyaljuk.

Az izolált, kis populációk csekélyebb mérvű diverzitással rendelkeznek, amelyet migrációval nem képesek növelni. Az egyedszám csökkenésével megnő a populáció génkészlet-változásának valószínűsége. Az egyedszám mellett ebben az allélgyakoriság is szerepet játszik:

$$v_p = \frac{p(1-p)}{2N}, \text{ ahol}$$

p = az allélgyakoriság,

N = a populáció egyedszáma

Az utódgeneráció genetikai összetételének bizonytalanságát növeli tehát az allél ritkasága és a populáció csökkent mérete.

A szigetszerű előfordulások elkülönülése különösen a banksfenyő esetében jól tanulmányozható a vizsgálati eredményekből. A szigetszerű előfordulások rossz termőhelyére és kedvezőtlen fenotípusára már az állományok mintavételezésekor találunk utalást /Holst 1967/

Míg a mérsékeltövi-boreális fafajok elterjedésének északi /tszf. magassági/ határát éghajlati adaptációs képességük korlátai határozzák meg, az área déli határa általában kevésbé tisztán definiálható és a versengő fafajok kompetitív hatásának az eredménye. A banksfenyő mintázott izolált előfordulásai csak azokra a gyenge termőhelyekre korlátozódnak, ahol a kompetíció gyenge /sziklakibuvások, homokdűnék/.

Kézenfekvőnek tűnik, hogy kedvezőtlen termőhelyen tenyésző állományok esetében az egyes tulajdonságok fitness-értéke megváltozik. Nyílt formációkban pl. a magassági növekedés, törzsegyenesség adaptív értéke csökken. A gyengébb adottságu termőhelyekről származó populációk elmaradó növekedését Squillace /in: Heybroek 1974/ már kimutatta.

Közvetett utalást találunk erre Prokazin-Bogacsev /1975/ elemzésében is, akik erdeifenyőre korrelációt tudtak kimutatni az anyaállományok termőhelyi osztálya és az utódok növekedése között /az eredmény értékét csak az csökkenti, hogy a mintavételbe éghajlatilag jelentősen eltérő termőhelyeket vontak be, így az összefüggésben az éghajlati klin is jelen van/.

Az általam vizsgált izolált banksfenyő populációkban kifejezett depressziós hatások mutathatók ki /23, 39, 40, 41, 57 sz. populációk*, l. XIX. függelék/. A depresszióhoz önmagában nincs szükség beltenyésztés fellépésére, de nem kizárt, hogy ez a tényező is szerepet játszik.

Az erdeifenyő kelet-európai /sikvidéki/ előfordulásának déli szejelyén mintázott populációkban a depresszió nem mutatható ki. Ezek az állományok produktív termőhelyeken állnak, Voronyezs kivételével I. tho.-u állományok. Kivétel Orenburg, amely annak ellenére, hogy kiválónak tartott, I. tho.-u populáció, a VNIILM kísérletekben gyengén szerepel /IX. és X. függelékben "izolált erdőfoltok" megnevezés alatt/.

A populáció termőhelyi adottságai és éghajlati viszonyai jónak mondhatók /VNIILM 1987/. Ez esetben tehát hasonlóképpen az elszigetelődés okozta genetikai sodródással kell magyaráznunk a gyenge növekedést. A populáció a magyar kísérletsorozatban sajnos nem szerepel.

A hegyvidéki előfordulások elszigeteltsége és a megváltozott természetes szelekciós nyomás következménye az erdeifenyő montán populációinak ugyancsak jól kimutatható gyenge szereplése sikvidéki termőhelyeken /pl. Kistalmács a bugaci kísérletben, 2. táblázat/. A banksfenyő esetében - a bemutatott adatfeldolgozás körén kívül eső - Appalache hegységi, valamint atlanti izolált populációk depressziója igen kifejezetten jelentkezett és jól értékelhető volt.

Megállapítható tehát, hogy a tulságosan kicsi és reprodukció szempontból izolált populációk alkalmazkodóképessége lecsökken. A kedvezőtlen termőhelyen álló, izolált előfordulások génkészletében a mesterséges termesztés szempontjából fontos, zárt formációban előnyös gének /egyenestörzsűség, gyors növekedés/ adaptív előnye megszűnik, és úgy tűnik, gyorsan "kikophatnak" a populációból a csekély egyedszám miatt.

*Az állományleírások alapján nem értelmezhető az 56.sz. populációnál elmaradó depresszió, lehetséges, hogy mégsem természetes eredetű állományról van szó.

7.3.4 Heterozigóták fölénye

Heterozigótákat előnyben részesítő környezetben a szükségszerű hasadás miatt elve nem számolhatunk genetikailag egységes és adaptálódott utódnemzedékre. A fekete luc /Picea mariana/ lápi és ásványi moréna talajon tenyésző populációinak egybevetése során O'Reilly és társai /1985/ a lápi populációkban nagyobb heterozigóciát és polimorfizmust találtak. Müller-Starck /1985/ egy erdőpusztulástól érintett bükkösben a kevésbé érzékeny egyedeknél 1/3-dal nagyobb heterozigóciát talált, mint a károsodottaknál, egyes genotípusok ill. allélok csak a toleráns csoportban fordultak elő.

Mindkét eredmény értelmezhető oly módon, hogy erősebben fluktuáló ill. stresszelt környezetben a heterozigóták előnyben vannak /Johnsson in: Ayala 1976/.

Az erdei populációkban mind egyedi, mind populáció szinten valószínűsíthető nagymérvű heterozigócia közvetett bizonyítéka, hogy az erdei fáknál a heterozigócia, és ezzel együtt a produkció megnövelésére tett kísérletek távoli populációk keresztezése révén nem hoztak eredményt. /Már a fajkereszteзések körébe tartozik a Populus x euramericana és a Larix x eurolepis hibridek közismert fölénye./ Kiterjedten végzett populációkereszteзések sem a banksfenyőnél /Yeatman szem. közlés/, sem az erdeifenyőnél nem hoztak átütő sikert. Az alkalmanként tapasztalható pozitív eredmények inkább a földrajzi áttelepítési effektus hatására vezethetők vissza.

A heterozigócia jelentős mértékének közvetett bizonyítéka az a körülmény is, hogy az erdeifenyő utódvizsgálatok során nem sikerült szignifikáns különbségeket kimutatni az ugyanazon klón szabad és ellenőrzött beporzásu utódnemzedékei növekedésének szórásadatai között, azaz az ellenőrzött beporzás dacára a testvérek közötti szórás nem csökkent kimutatható mértékben /Mátyás 1979/.

Más élőlényekkel összehasonlítva, a fáknál valóban úgy tűnik, hogy magasabb szintű heterozigócia mutatható ki /1. 15. táblázat/. Ez egyúttal azt is jelenti, hogy heterozigótákat előnyben részesítő természetes szelekciós hatások esetén a szükségszerű szegregáció miatt az adaptáció az utódnemzedékben csak konzervatív mértékben érvényesülhet, és még "éles" szelekciós hatások is csak csekély nyomot hagynak az utódnemzedék génekészletében. Az adaptáció ily módon inkább az egyedi kiválogatódás révén valósul meg.

A heterozigócia és a nagyon hatásos génkicserélődés önmagában kizárja a kisebb léptékű ökológiai különbségekhez való pontosabb

15. táblázat. Génikus heterozigócia néhány organizmusban

O r g a n i z m u s	Vizsgált lokuszok száma	Ált. heterozigócia
Ember /Homo sapiens/	70	0,067
14 rágcsáló faj átlaga	/Selander-Kaufman 1973/	0,056
19 Drosophila faj átlaga		0,145
3 csigafaj átlaga		0,207
Bükk /Müller-Starck 1985/	14	0,314

alkalmazkodást. Nem lehet véletlen, hogy lágyszáruaknál nagyobb mérvű fajon belüli differenciáltságot állapítottak meg, mint fás növényeknél /Brown 1979/.

7.4 Egyéb biológiai hatások

7.4.1 Biotikus környezeti hatások

A fizikai környezet valamennyi várható és váratlan tényezőjével együtt még feltehetőleg kiszámíthatóbb, mint az organizmusra ható biotikus tényezők /fajon belüli és fajok közötti versengés, parazitizmus stb./. Nagy valószínűséggel igaz lehet, hogy minden biotikus tényező fellépése megváltoztathatja a szelekció irányát, esetleg teljesen megfordítja azt. Példaként említhető, hogy az erdeifenyő utódvizsgálatokban végzett Rhyacionia /fenyőilonca/ kárfelvételkor megállapítható volt, hogy a károsításban fennálló különbségek nemcsak a rezisztenciával hozhatók összefüggésbe, hanem a családok magassági növekedésével is. A kiemelkedő növekedésű családok károsítása a rovar életmódjából adódóan nagyobb volt /Mátyás 1980/. Hasonló jelenség figyelhető meg a feketefenyő származási kísérletekben, ahol éppen a kiváló növekedésű laricio származás szenved legjobban a vadkártól, teljesítményét ezért nehéz értékelni.

Ilyen hatások eredőjeként egyértelmű végpontot kijelölni nem lehet; az evolúció valószínűleg inkább a komplexitás növelése, mindsem a környezet-organizmus kapcsolat pontos egyeztetése irányában alakul /Huffaker in: Harper 1982/.

Aránylag tisztán értelmezhető a kompetíció /versengés/ hatása, amely a formációtól függően eltérő irányba mutathat. Zárt erdőállományokban a szelekció iránya az erőteljes magassági növekedés, egytörzsűség, kései virágzás, hosszú életkor elérése irányába mutat. A zárt állományban való termesztés "javító" hatását erdeife-

Wilusz és Giertych /1973/, Pinus radiata-ra Bannister /in: Heybroek 1974/ mutatta ki.

Nyitott formációban a szelekció a fizikai korlátozó tényezők irányába tolódik el. Az erőteljes növekedés csak a kezdeti időszakban előny; a szelekció később inkább a szétterülő korona, korai termőfordulás irányába hat. A hosszú életkor nyitott formációban csak akkor ad szelekciós előnyt, ha extrém viszonyok miatt a felujulási lehetőség csak nagy időközönként adódik. Az izolált előfordulásokban kimutatott depresszió valószínű összefügg a nyitott formációkban megváltozó szelekciós hatásokkal.

7.4.2 Életmód-stratégia szerepe

Az evolúcióökológiában MacArthur és munkatársai kezdeményezték az életmóddal összefüggő környezethatások szelekciós következményeinek vizsgálatát. Az általuk kidolgozott elmélet alapján a "specialista" illetve "generalista" stratégiának megfelelően kétféle, a "K" illetve "r" típusu* szelekciós mechanizmust tételeznek fel.

Az életmódot tekintve a pionir fajok hatásosabb migrációs képességükkel tűnnek ki /bőséges magtermés, szélbeporzás, apró vagy repülőképes mag/. A nagyfokú populáción belüli változatosság fenntartása szükségszerű, mert az általuk kolonizált ökológiai terek termőhelyi tényezői igen eltérőek és bizonytalanok /16. táblázat/. A vizsgált pionir jellegű Pinus-fajok tulajdonságai igen jól fedik a MacArthur által "r" típusnak nevezett stratégiát.

A klimax-fajok /tölgy, bükk/ inkább a "K" stratégia felé közelítenek. Ezen fajok gécserélődési mechanizmusa kevésbé fejlett /ritkán termő fajok, repülésképtelen mag/. Elvileg ebből arra lehetne következtetni, hogy az életmód az ökotípusos változatossági mintázat felé orientál. Sajnos ennek mértékére vonatkozólag konkrét vizsgálatok egyelőre hiányoznak.

7.4.3 Kompenzáció

Végül meg kell említenünk a kompenzáció lehetőségét is, mint az optimáló szelekció ellen ható körülményt. Eszerint bármilyen előállt változás egy organizmusban valószínűleg egy másik területen kompenzáló hatást vált ki, pl. a növekedési erély és magtermőképesség vo-

*Az "r" tulajdonképpen a születési és a halálozási ráta különbözete, "K" alatt pedig egy adott környezet eltartóképességét, illetve egy genotípus vagy populáció adaptáció-optimalizálta rátermettségét értjük.

16. táblázat. A MacArthur-féle "r" stratégia jellemzői, és a vizsgált Pinus banksiana és P. silvestris tulajdonságai

Jellemző	r-stratégia jellemzői /Pásztor 1985/	P.banksiana, P.silvestris klímákkal egybevetve
Klíma /= termőhely/	Változékonny, bizonytalan	Az área súlypontjában a boreális övezetben a felújulás szabálytalan időközönként ismétlődő erdtűzek nyomán történik
Halálozás	Gyakran katasztrofális, denzitásfüggetlen	
A populáció mérete	Időben változó, sokszor telítetlen, rekolonizáció	Felújítás jellegzetesen bolygatott termőhelyeken, szabálytalan felújulás katasztrofák után
Intra- és interspecifikus kompetíció	Változó, gyakran enyhe	Gyenge vagy hiányzó kompetíció a felújulás időszakában
A szelekció hatásiránya	Gyors fejlődés és gyarapodás	Magassági növekedés és fatermés a vágáskor első felében messze a klímákkal felett
	Korai szaporodás, kis testméret	30-40 évvel korábban fordul termőre mint a klímákkal faj. Maximális törzsméret a klímákkal fajnak kb. 1/3-a
	Egyszeri szaporodás	A terület kolonizálása után kompetitív fafaj jelenlétében /LF, B/ képtelen felújulni ismét
Élethossz	Rövid	A klímákkal faj 1/3-a, 1/2-e
A szelekció eredménye	Produktivitás	"Gyorsan növő" fafajok /10 m ³ /év/ha felett/

natkozásában. Egy genotípus megjelenése és viselkedése ezért valószínűleg egy sor kompromisszum eredménye. Ezért egy-egy kiragadott tulajdonság tekintetében problematikus adaptációs optimumot keresni.

Az említetteken kívül bizonyára még további hatások is közrejátszanak. Valamennyiükben közös, hogy korlátok közé szorítják a lehetséges genotípusok életfeltételeit, megszabják életterüket és fitnessüket. Tulajdonképpen éppen ezért célszerűbb lenne az adaptáció természetete helyett a korlátozó tényezők természetét vizsgálni.

8. KLIMATIKUS ADAPTÁCIÓ AUTOCHTON ÉS ÁTTELEPITETT POPULÁCIÓKBAN

8.1 A klimatényezők szerepe az adaptív változatosság alakításában

8.1.1 A termoperiódus

A hőmérséklet az északi mérsékelt és boreális erdőövben a legfontosabb korlátozó tényező a növekedés és a túlélés szabályozásában. Számos szerző szerint termális grádiensek alakítják az adaptív genetikai változatosság klinjeit nemcsak a növekedés, hanem a fagy-tűrés és a betegség-ellenállóképesség tekintetében is /Sarvas 1972/74, Morgenstern 1978, Yeatman 1984b, Wareing 1951/.

A termoperiódus szabályozó szerepével részletesen foglalkozott R.Sarvas /1969/. Szerinte alapvetően három hőösszegérték szabályozza a vegetációs időszak hosszát:

- az őszi és tél eleji mélynyugalmi állapot "negatív hőösszege", azaz a növényt megfelelő hideghatás kell érje a mélynyugalmi állapot feloldásához /tapasztalataink szerint az erdeifenyő hazánkban már november végére áthalad ezen a szakaszon/;

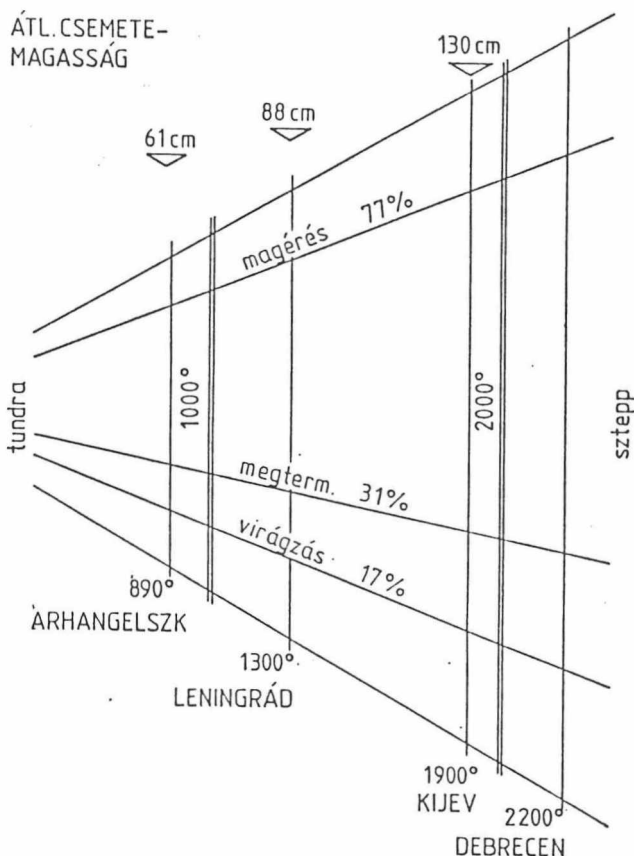
- a téli nyugalmi állapot megszűnéséhez, vagyis a rügyfakadáshoz szükséges hőösszeg;

- a rügyképzéshez ill. a nyugalmi állapot beállításához szükséges hőösszeg, amelynek elérésével az aktív vegetációs periódus befejeződik.

A Sarvas által alkalmazott "Linsser-elv" szerint a fenológiai fázisok a növény éves vegetációs ciklusában határozott hőösszeghez köthetők, pontosabban mindenütt az évi átlagos hőösszeg azonos arányát igénylik /pl. az erdeifenyő esetében a pollentokok felhasadása az átlagos évi hőösszeg 17%-ának elérésekor következik be; l. 42. ábrán/.

A termoperiódus meghatározó szerepét támasztják alá a korábbiakban bemutatott rügyfenológiai vizsgálatok. A 28., 29. ábrákon jól követhető, hogy az azonos fenofázisok görbéi és a januári izotermák szinte párhuzamosan haladnak. Még jobb az egyezés a fagymentes időszak hosszának izotermáival.

A hőösszeg determináló szerepét a fotoperiódussal szemben egyébként logikusan is levezethetjük abból a körülményből, hogy a rügyfakadásban az északi származások vezetnek, a déliek később következnek - holott hosszú nappalosak lévén, tulajdonképpen az északi származások kellene utóbb fakadjanak. Az északi és déli származások fakadási különbsége időben csak 1-2 hét hazánkban, ami alatt a fotoperiódus változása nem olyan jelentős mértékű, a hőösszeg viszont gyorsan



42. ábra. A "Linsser-elv" szerinti hőösszeg-mennyiségek az erdeifejnyő vegetációs ciklusa néhány kardinális pontjára R.Sarvas szerint. Az ábrába berajzoltuk három származás hőösszegigényét és fiatalkori növekedésük mértékét. A hőösszeggel párhuzamosan növekvő produkció elve durván 1000 és 2000° között érvényes. Látható, hogy a hazai termőhelyek jó része a hőösszeg szempontjából szélső helyzetet foglal el

növekszik a meleg tavaszi napok beköszöntével. Erre a tényre már korábban, Wright és Bull eredeti anyagának elemzésekor rámutattam, bár saját adatokkal még nem rendelkeztem /Mátyás 1976; 44. ábra/. Időközben Steiner /1979/ is összefüggésbe hozta az általa meglehetősen pontatlanul észlelt rügyfakadási különbségeket a januári izotermával, ill. a téli hónapok havi átlaghőmérsékletével. A téli hőmérséklet jelentősége kézenfekvő, mivel az erdeifejnyő télen is fotoszintetizál /Gencsi 1974/. A rügyfakadással azonos eredményeket szolgáltatott a rügyképzés elemzése is.

Az ismerttetett banksfejnyő leltározó származási kísérletsorozat populációival végzett fitotron-kísérletekben ugyancsak kimutatható, hogy a csiracsemeték magassági növekedése és szárazanyagprodukciója a származási hely hőösszegével korrelált a legjobban /Yeatman 1966, Giertych-Farrar 1962/. A csemetekertben mért magasság és a származási hely hőösszege közötti kapcsolatot több más szerző is kimutatta

/Holst és tsai 1969, Skeates 1979/. Fiatal korban /17-19 éves állományban/ ugyancsak a származási hely hősszege korrelál legjobban a növekedéssel /Holst-Yeatman 1961, Jeffers-Jensen 1980/. A Holst-féle kísérletsorozat ontariói adataiból kapott és a korábbi fejezetekben bemutatott eredményei ugyancsak megerősítik ezt a megfigyelést.

Az erdeifenyő esetében fellelhető szórványos megfigyelések a banksfenyővel alapvetően egyező adaptív mechanizmusra utalnak. Így pl. az általunk vizsgált szovjet származásokkal közel azonos anyagon Prokazin és Bogacsev /1975/ megkísérelte a klimatényezők hatását matematikailag összefüggésbe hozni a származások növekedésével. A származások 8 éves kori magassága korrelációja a vegetációs idő hosszát és a hőösszeget tartalmazó "klimaindex"-szel szorosabbnak mutatkozott, mint a földrajzi szélességgel / $r = 0,635$ illetve $0,537$ /.

Saját adatbázisunkból a kelet-európai térség erdeifenyő származásaival végeztünk alaposabb összehasonlítást /a kámoni mintaterület megfigyelései alapján/. A térségben tszf. magassági különbségek alig vannak, az izotermák a földrajzi szélességtől eltérően futnak, így a klimahatások szétválasztására aránylag kedvezőek a feltételek.

A 17. táblázatban bemutatott adatok igazolják, hogy a magassági növekedés változatossága jobban igazodik a hőösszegértékekhez, mint a szélességhez. A termikus jellemzőkhöz képest elhanyagolható szerepe van a csapadéknak. /A teljes korrelációs mátrixot a XXV. függelék tartalmazza./ Az összefüggés a növekedés és klimatényezők között lineáris jellegű, másodfoku értelmezéssel nem javítható.

A 17. táblázat korrelációs tényezői szerint a termikus hatás dominálása nemcsak a magasságra /és vezérhajtáshosszra/ mutatható ki, hanem az ágak hajlásszögére, a rügyfenológiára és a téli tűszinre, kisebb biztonsággal a Lophordermium-rezisztenciára is. Az ugyancsak kevésbé szignifikáns oldalágszám-korreláció esetében ez nem látszik bizonyíthatónak, ugyanez a helyzet a tűhossz esetében is.

Némileg zavarónak tűnhet, hogy a különböző összehasonlításokban más és más termikus tényező szerepel. Ennek oka abban keresendő, hogy a különböző térségekre nem állnak rendelkezésre egységes klimatológiai adatok. Az adaptációban betöltött szerep szempontjából azonban az éves termoperiódust jellemző, különböző klímaadatok alapvetően nem különböznek. Nincs lényegi különbség a különböző külsőértékekkel számított hőösszegadatok között, hasonló hatásu a fagymentes időszak hossza, vagy a nyári hőviszonyok stb. Általában az 5°C feletti hőösszeg jellemzi a hőmérsékleti hatást a legjobban.

17. táblázat. 35 kelet-európai /szovjet/ származás 8 jellemzőjének korrelációs mátrixa néhány klímátényezővel /A kámoni VNIILM kísérlet adataiból számítva/

Tényező	Fagymentes napok száma /hősszeg/	Földr. szélesség /fotoperiódus/	Januári átl. hőmérséklet	Juliusi Csapadék /mm/	Absz. értékek átlaga	
11 é. kori magasság	0,812	-0,692	0,614	0,620	0,138	0,575
11 é. kori vezérhajítás h.o,859		-0,742	0,642	0,689	-0,171	0,621
Oldalágak száma	0,438	-0,557	0,284	0,415	-0,184	0,376
Ág hajlásszög	0,699	-0,540	0,620	0,351	-0,084	0,459
Lophoderm.reziszt.	0,455	-0,148	0,536	0,064	0,288	0,298
Rügyfakadás	-0,839	0,715	-0,706	-0,619	0,115	0,599
Rügyképzés	-0,822	0,750	-0,622	-0,576	0,167	0,587
Tűszin /télen/	0,797	-0,724	0,577	0,749	-0,294	0,628
Absz.értékek átlaga:	0,715	0,609	0,575	0,510	0,180	
Szignifikancia-határok: P = 5 % : r = 0,320; P = 1 % : r = 0,420; P = 0,1 % : r = 0,520						
12 populáció alapján mérve:						
Tűhossz	0,738	-0,746	-0,420	0,624	-0,645	0,495
Szignifikancia-határok: P = 5 % : r = 0,580; P = 1 % : r = 0,710; P = 0,1 % : r = 0,820						

8.1.2 A fotoperiódus

A fotoperiódus /földr. szélesség/ kapcsolatát a növekedéssel többen kimutatták, mivel a szélességi adatok általában könnyebben hozzáférhetőek és pontosabbak, mint a hőmérsékleti viszonyok. Több fenyőfajjal végzett klasszikus munka Vaartaja-é /1959/, aki a vizsgált fajokra "fotoperiódusos ökotípusok" létezését mutatta ki. Dormling /1979/ pedig kísérletes uton bizonyította lucfenyő esetében a fotoperiódus jelentőségét a rügyfakadás és rügyképzés tekintetében, vagyis a dominancia megszűnésében és kiváltásában. Mindez ellentmondani látszik az előbb leirtaknak.

Az ellentmondást szerintünk részben az a körülmény magyarázza, hogy a két fő környezeti tényező, a foto- és termoperiódus jelentőségét értékelni csak olyan adottságok között lehet, ahol grádiensük eltérő irányba mutat, azaz ahol változásuk nem párhuzamosan alakul. Ilyen vizsgálatra pl. Svédország területe alkalmatlan, viszont kedvező az általam vizsgált kelet-európai térség, ahol az atlanti klímahatás miatt az izotermák helyenként a szélességi körökre merőlegesen haladnak /Baltikum, Bjeloruszszia területén/.

További magyarázattal szolgál az a tény, hogy a termoperiódus domináló hatása a vizsgált áréák északi peremén gyengülni látszik. Így a külön elemzett északnyugati banksfenyő populációk /a "lineáris modell" tiz származása/ esetében a földrajzi szélesség, vagyis a fotoperiódus meghatározó szerepe bizonyítható. Többváltozós regressziószámításokkal kimutattam, hogy a hőösszeg jónak tűnő összefüggése is nagyrészt a földrajzi szélesség rejtett hatásából adódik /Mátyás 1985a/. A csapadéktényező szerepe itt is elhanyagolható /XIV. függelék/.

A hőösszeg alárendelt jelentősége a magassági növekedés adaptív változatossági mintázatának formálásában meglepőnek tűnik, hiszen éppen a hőtényező van minimumban a boreális övezetben. Emellett a termális hatások kimutatására a vizsgált övezet igen alkalmas, mert az izotermák ÉNY-DK tájolásuak és ezért hatásukban a fotoperiódustól, vagyis a földr. szélességtől jól elkülöníthetők. Hasonló eredményre jutott azonban Giertych-Farrar /1962/ is, amikor az északi banksfenyő származások csiracsemetéinek növekedését vizsgálták.

Az erdeifenyő esetében ugyancsak kaptunk közvetett bizonyítékokat arra vonatkozólag, hogy az északi populációkban a vegetációs idő hosszának szabályozása erősebben a fotoperiódus, mint a hőösszeg hatása alatt áll.

Már Sarvas is rámutatott arra, hogy a "Linsser-elv" csak bizonyos határok között érvényes. Ebből a szempontból érdekes, hogy a

hőösszeg-törvény érvényesülésének északi határát megközelítőleg a 62° északi szélesség felett vonja meg /kb. 1000°C hőösszeg alatt/. Adataink a 60° szélesség környékén jeleznek változást. Ebben az övezetben 110 vagy kevesebb az évi fagymentes napok száma, a júliusi átlaghőmérséklet 16° alatt marad. Ilyen ökológiai feltételek mellett úgy tűnik, hogy az adaptációs mechanizmusban a nyári hőösszeg mellett a fotoperiódus is fontos szerephez jut a vegetációs idő kihasználásának szabályozásában, illetve a fagykárok elkerülésében, talán a hőmérsékleti viszonyok növekvő bizonytalansága, illetve az ezzel együttjáró kockázat növekedése miatt.

Az elmondottakat alátámasztja a kelet-európai /szovjet/ erdei-fenyő származások fenológiai vizsgálatának eredménye: az izo-fázis-görbék kb. Leningrád szélességétől északra már nem követik az izotermákat /28. ábra/.

A fotoperiódus észak felé növekvő jelentőségére utal a sokváltozós hasonlóság alapján képzett szovjet származás-csoportok alakja is 60° szélesség magasságában /6. ábra/. Ezt a jelenséget a nemrégiben kialakított szovjet származási körzetesítésnél is figyelembe vették /Goszkomitet 1982, Patlaj 1965/. Ezt erősíti meg Eriksson /1980/ megfigyelése is, aki megállapította, hogy a 61° szélességtől északra lévő svéd populációk megmaradását áttelepítésük esetén elsősorban a szélességi fok-különbség befolyásolta. Pravdin /1964/ az általa elkülönített "ssp. silvestris" és "ssp. lapponica" határát pedig 62° szélességnél szabja meg.

Az éghajlati tényezők adaptációra kifejtett hatását összefoglalva az alábbiakat állapíthatjuk meg:

a/ az egyes klimatényezők hatása az áreán belül eltérő mértékben érvényesülhet, szinergisztikus összehatásuk alakítja a változatoság mintázatát;

b/ az área döntő részén mindkét vizsgált fafaj esetében a termikus hatások az elsődlegesek, ezek közül a legjobban alkalmazható a hőösszeg /fagymentes időszak hossza/. A földrajzi szélesség, azaz a fotoperiódus hatása élesebben csak az elterjedési terület peremén, északon jelentkezik. A csapadék szerepe elenyésző;

c/ klímaadaptációs hatások legjobban a növekedéssel, vegetációs idővel összefüggő jellemzőkön mutathatók ki. A morfológiai bélyegek erre alkalmatlanok.

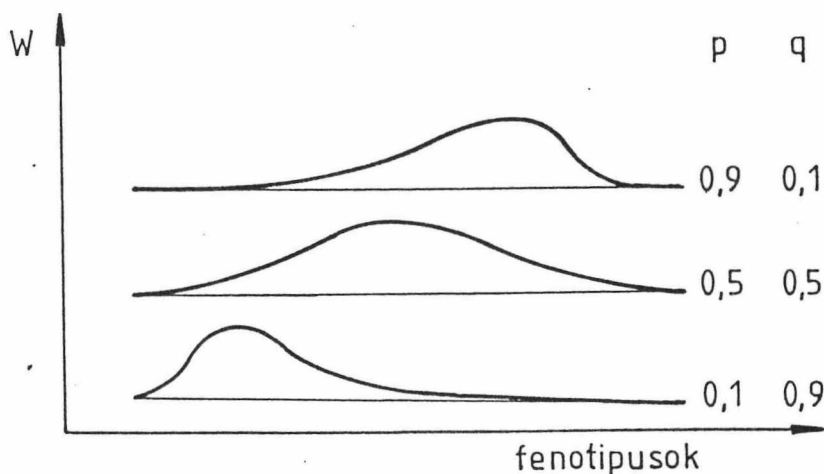
8.2 Adaptív változatossági mintázatok

Levins koncepciója szerint az adaptív változatossági mintázatot az határozza meg, hogy a faj által elfoglalt életterek eltérései milyen mértékűek az egyedi homeosztázishoz képest. A koncepciót a 18. táblázat mutatja be. Kis különbségek esetén a természetes szelekció intermedier fenotípusoknak kedvez, míg nagy különbségek esetén specializálódás, ill. polimorfizmus jelentkezik /ugyanazt ábrázolja tulajdonképpen a 3. ábra is/. A "kis" és "nagy" különbségek a "finomszemcsés" és "durvaszemcsés" környezeti tényezőkkel hozhatók összefüggésbe.

8.2.1 Klinális változatosság

Klinális változatossági mintázat esetén a populáció genetikai összetétele fokozatos átmenetet mutat a szomszédos populációk felé. A klinális változatosság térben egyenletesen változó ökológiai tényezők hatására alakul ki /pl. napszakhossz, vegetációs idő hossza stb./.

Klinek létrejöttét a szelekciós hatás változásából következő gényakoriság-változások alapján aránylag egyszerű magyarázni. A legegyszerűbb /de a gyakorlatban a ritkább/ esetet, egyetlen allélpár gyakoriságával összefüggő klin kialakulását a 43. ábra szemlélteti. A populáció-szinten jelentkező korreláció a gén- /allél-/gyakoriság és a kvantitatív bélyeg megnyilvánulása között a populáción belül, egyedek szintjén természetesen nem érvényesül szükségszerűen.

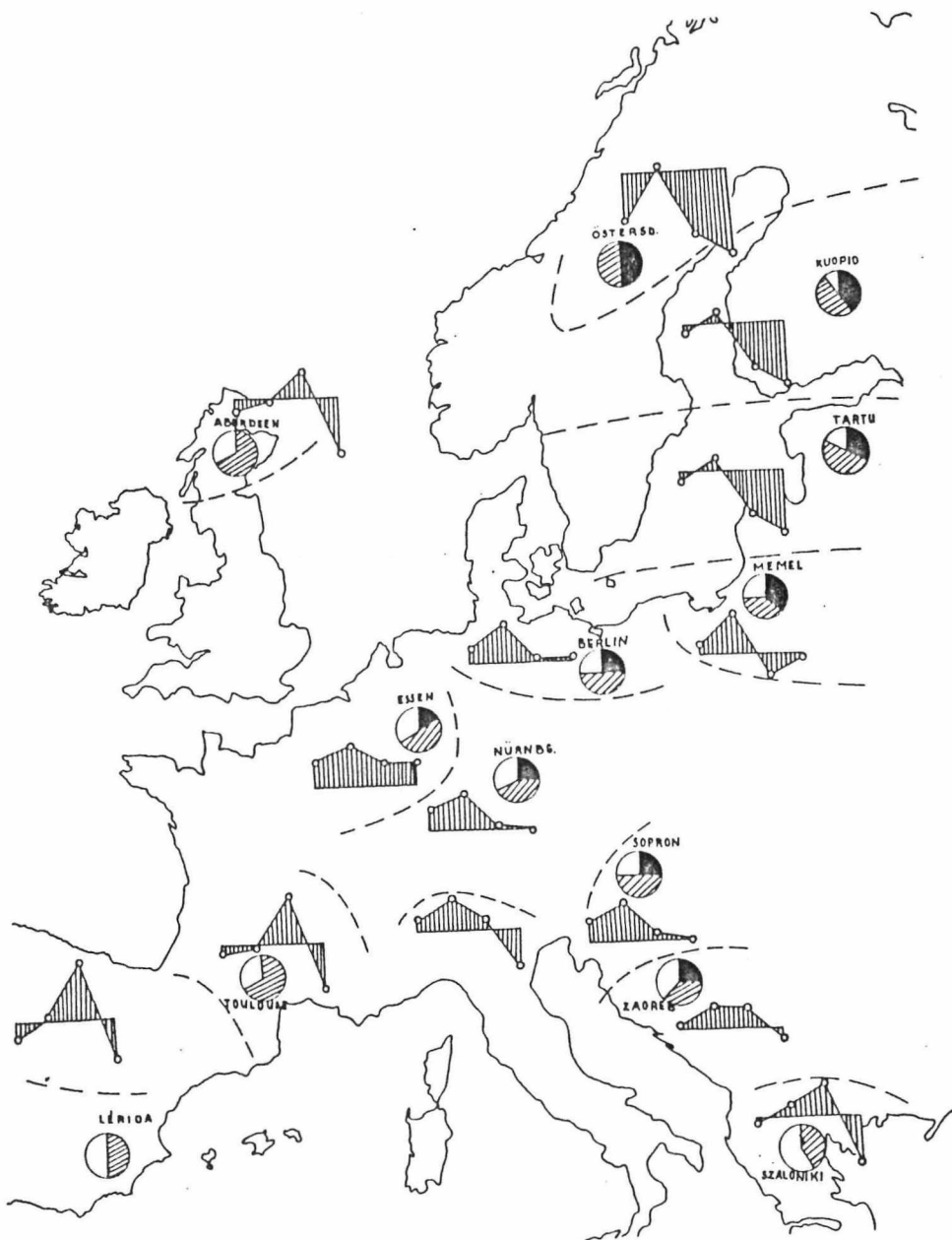


43. ábra. A klinális változatosság legegyszerűbb esete: egy allélpár gyakoriságával összefüggő mintázat kialakulása

18. táblázat. Adaptív változatossági mintázatok kialakulása Levins koncepciója nyomán

	Az egyedi homeosztázishoz képest kis különbségek a niche optimumok között	Az egyedi homeosztázishoz képest nagy különbségek a niche optimumok között	
		Térben heterogén környezet	Időben heterogén környezet
Optimális fenotípus:	A két niche között intermedier fenotípus	A gyakoribb niche-hez adaptálódott /specializálódott/ fenotípus	Egyik vagy másik niche-hez adaptálódott /specializálódott/ fenotípus
Optimális populációstruktúra:	Monomorf, minden niche-ben mérsékelt rátermettséggel	Monomorf, specializálódott	Specializált típusok polymorf elegye
A niche-gyakoriság földrajzi grádiense mentén kialakuló mintázat:	Folyamatos klin	Elkülönülő rasszok, amelyek a niche-gyakoriság valamely kritikus pontján válnak el	Azonos polymorf típusok klinje
Az adaptív szelekciós hatások működése	Stabilizáló jellegű hatások	Felujulásakor iránvitott /lineáris/ szelekciós hatások	Diszruptív szelekciós erők, az egyed élete során érvényesülnek
Jellegzetes példa	Legtöbb fafaj növekedési klinje	Előfordulása csak lányszárúaknál bizonyított egyértelműen	Korán- és későn fakadó típusok tölgynél, lucnál

Amennyiben elfogadjuk az éghajlati tényezők szerepét az adaptációs mintázat kialakulásában, a klimatikus adaptáció klinális jelleget is bizonyítottnak tekinthetjük. A klin mem feltétlen mutat azonos irányba minden bélyegnél, így több tulajdonság relatív adatait egymás mellé sorolva jellegzetes profildiagramokat kaphatunk, amelyek jól jellemzik a mintázat földrajzi összefüggéseit /44. ábra/.



44. ábra. Néhány európai erdeifenyő származás profildiagramja és a téli hónapok hőmérsékleti viszonyai /Mátyás 1976/
Jelmagyarázat: A profildiagramok relatív adatokat ábrázolnak. Balról jobbra: 1. relatív magasság 5-7 é. korban; 2. relatív tühossz; 3. relatív tüzsin; 4. relatív Diprion-károsítás. A kördiagramok az éves hőmérsékleti viszonyokat szemléltetik. Fekete: 0° havi átlagu hónapok; vonalkázva: hónapok

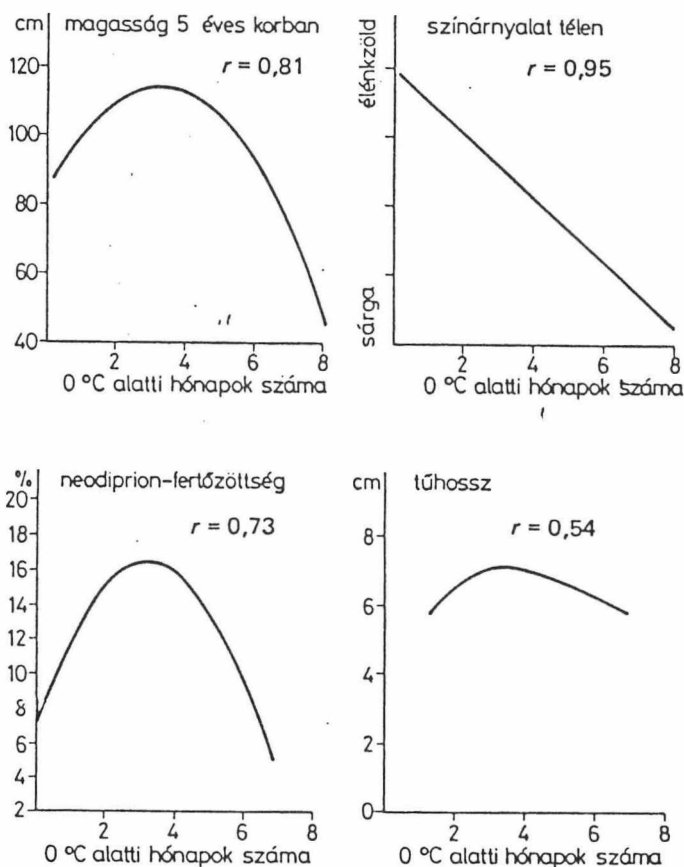


Erdeifenyő származási kísérlet parcellái, Plzeň-Bolevec, Šofronka Arboretum /fotó: Mátyás Cs. 1975/

- 1. Zselicség /H/
- 2. Voronyezs /SU/

- 3. Perm /Ural, SU/
- 4. Troms /N/

Az éghajlati klin lehet lineáris, de általában a bélyegtől és a vizsgált árearész nagyságától függően inkább többé-kevésbé görbével jellemezhető. Ez azt jelenti, hogy a tulajdonság a kedvezőbb adottságu területek felé haladva egyre javul, majd egy maximumot túlhaladva ismét romlani kezd /45. ábra/.



45. ábra. Erdeifenyő származások klinális változatossága néhány bélyeg esetében, a 0°C alatti átlaghőmérsékletű hónapok függvényében /Mátyás 1986/

A bemutatott erdeifenyő adatokból kivehető, hogy ahol a hőviszonyok változása nagyjából párhuzamos a szélességi körökkel, ott észak-déli klint találunk, egyébként pedig a klinék inkább az izotermákat követik. Megfigyelhető, hogy a kedvezőbb adottságu környezet irányában

- a növekedési erély egyre nagyobb;
- a törzs egyenessége, a korona kupossága, az ágak finomsága romlik;
- a levelek mérete, a mag tömege növekszik;
- a tűlevelek téli színe egyre élénkebb zöld;
- a fagyűrőképesség romlik;

- a tavaszi rügyfakadáshoz egyre nagyobb hőösszegre van szükség;
- a vegetációs időszak egyre hosszabb, a zárórügyek egyre később képződnek.

A banksfenyő esetében a változatosság klinális jellegét már Schoenike /1976/ és Jeffers-Jensen /1980/ is megfigyelte az área déli részén, míg Rudolph-Yeatman /1982/ véleménye szerint a klimatikus klinek az área boreális övezetében kevésbé érvényesülnek. Az általunk értékelte adatsorok alapján ez csak annyiban fogadható el, hogy az áreahatárhoz közeledve a hőösszeg meghatározó szerepe gyengül a korábbiakban ismertetett módon.

Az észak-déli trendet helyi éghajlati eltérések módosíthatják. Így Észak-Amerika csendes-óceáni partvidékén a Sziklás-hegység vonulatai miatt nyugat-keleti trend tapasztalható. A partvidéki származások "déli" jellegűek, pl. a duglászfenyő esetében a leggyorsabb növekedésűek, a legzöldebb tűjűek és a kései fagyra legérzékenyebbek.

Európában az óceáni éghajlat hatása egészen az Uralig követhetően befolyásolja az észak-déli klin érvényrejutását: itt is nagy területen nyugat-keleti klint állapítottunk meg az erdeifenyőre, amely pl. a rügyfenológia esetében jól tanulmányozható /28., 29. ábrák/.

Hasonló anomália mutatható ki a banksfenyő esetében. A kelet- és nyugat-ontariói csemeték fitotronban kimutatható viselkedésbeli eltéréseire már Giertych és Farrar /1962/ és Yeatman /1966/ rámutattak. Saját elemzésünk egy aránylag szerényebb, de szignifikáns különbséget mutatott ki az azonos szélességről származó populációk viselkedésénél. A különbségek kialakulását Rudolph és Yeatman /1982/ a populációk eltérő migrációs multjával magyarázzák. Szerintünk ez esetben is csak a hőviszonyok anomáliája okozza az eltérést, Nyugat-Ontario ugyanis azonos szélességen magasabb hőösszeghez jut /1. IV. függelék/.

Mind az erdeifenyő, mind a banksfenyő autochton populációit tekintve a magassági növekedés /ezzel együtt a produkció/ klinális grádiense a korábban feltételezettnél enyhébb. Megfelelően egyenletes termőhelyi viszonyok között, ha a klíma is mentes hirtelen változásoktól, legalább 50-100 km lehet az a távolság, amelyen belül az alkalmazkodás ismertetett korlátai a klimatikus adaptációból adódó különbségeket kimutathatatlaná teszik, vagyis a körzet az adaptáció szempontjából egységesnek fogható fel. Korlátozottabb mennyiségű populáció vizsgálata alapján Yeatman /1975/ és Canavera /1975/ is hasonló eredményre jutottak. A korábbiakban ismertetett eredmények alapján természetesen valószínűtlen, hogy egy ilyen körzet populációit morfológiailag definiálni lehetne. Figyelmreméltó, hogy Dengler már 1908-ban ezzel kapcsolatban a következőket jegyezte

meg: "die Tatsache eines verschiedenen biologischen Verhaltens bei sonst völliger morphologischer Gleichheit soll mit unserem Ausdruck Klimaherkunft bezeichnet werden, womit man sich vielleicht am besten begnügen lässt".

Az általa javasolt klimakörzet vagy klimatípus fogalmának alkalmazását a kísérletes adataink teljes mértékben indokolják. Ez alatt nem szabatosan körülhatárolható területet értünk, hanem azt a körzetet, amelyen belül a populációk oly mértékben adaptálódtak az adott klimatikus /ökológiai/ viszonyokhoz, hogy elkülönítésük sem a produkció, sem morfológiai bélyegek alapján nem lehetséges. /A hangsúly természetesen a produkción van./ A klimakörzet a gyakorlatban egybeesik a későbbiekben ismertetett származási körzet fogalmával.

8.2.2 Rasz /ökotípusos/ változatosság

Rasz- illetve ökotípusos változatosságnak lehet felfogni minden olyan populációk közötti különbséget, amely a klinális mintázattól eltér. Fellépését "durvaszemcsés" ökológiai feltételekkel, pl. az alapkörzet illetve a vizgazdálkodás különbségeivel hozzák összefüggésbe.

Bár a rasszokra, ökotípusokra az erdőművelési irodalom kiterjedten hivatkozik, ezek egzakt kimutatása rendkívül nehéz, ha eltekintünk a természetesen izolálódott área-részterületek esetétől. A rasszok létezését terepi kísérletekkel sem lombos fajok /pl. kőris/, sem fenyők /Murray és Skeates 1985/ esetében nem lehetett eddig egyértelműen igazolni.

A rassz- illetve ökotípusos változatosság elméletének újabb tápot szolgáltatott az elmúlt évtizedben megkezdett izoenzim-vizsgálatok, amelyek során a populációk között kimutatható eltéréseket a termőhelyi adaptációval hozták összefüggésbe. Ilyen eredményeket publikált luc- és sárgafenyőre egyebek között Bergmann /1978/ és Mitton /1980/, erdeifenyőre Mejnartovich /1979/ és Gullberg /1982/.

Függetlenül attól, hogy az izoenzimekkel kimutatható különbségek adaptációs értéke legalábbis megkérdőjelezhető /Kólata 1974, Nagy 1981/, valószínű mintavételi hibák terhelik az eredményeket. Ezt igazolni látszik, hogy a Gullberg és társai /1985/ által legújabban végzett részletes, ellenőrző vizsgálatok, melyeket 9 skandináv populációban, eltérő termőhelyeken, 9 polimorf lokuszra végeztek, azt eredményezték, hogy az izoenzimekkel kimutatható genetikai diverzitás döntő hányada /96-99 %-a/ a populációkon belül jelentkezett. A szerzők a termőhelyi rasszok hiányát a boreális fenyők nagyon rövid posztglaciális multjára vezetik vissza. /Skandinávia viszonylatában

legfeljebb 100 generáció válthatta egymást a jég visszahuzódása óta. Itt ismét utalunk az adaptáció általunk ismerttetett mechanizmusára, amely önmagában elegendő magyarázattal szolgál; a skandináv eredményeket ilyen értelemben nem mint kivételt, hanem éppen mint jellemző információt kell értelmezzük.

Saját erdeifenyő adatsorainkhoz megfelelő termőhelyi adatok nem álltak rendelkezésre, így ilyen jellegű elemzésre nem nyílt mód. A változatosság ismerttetett mintázata azonban az összefüggő árearterületen belül alig hagy helyet rasszok, ökotípusok feltételezésére. Ökotípusként esetleg a peremterületek izolált előfordulásai foghatók fel, mint pl. az Orenburg környéki sztyepp erdeifenyője.

A banksfenyő kísérletsorozatban az 57 és 58 sz. populáció /mindkettő izolált előfordulás/ dolomit alapkőzetről származik, és kovariancia analízissel minden más származástól elkülöníthető volt, azonban minden kísérleti helyszín savanyu kémhatásu lévén, a meszes termőhelyen mutakozó fölényük bizonyítása nem lehetséges. Nem tisztázható az sem, hogy eltérésük nem az izoláltsággal függ-e össze.

Az adatfeldolgozás eredményei és az irodalmi források alapján pionir fafajoknál ökotípusos változatosság tehát legfeljebb az áreák peremterületein tételezhető fel, de ott sem hozható egyértelmű összefüggésbe a talajviszonyokkal. Nem világos, hogy a klimax-fafajok esetében ettől mennyire eltérő viszonyokra kell számítanunk.

8.2.3 Polimorfizmus

A jelenséget az erdészetben elsősorban morfológiai értelemben vizsgálták. A morfológiai polimorfizmus alatt a populációban jól elkülöníthető genotípusok párhuzamos előfordulását értjük. A klin és a rassz mintázattal szemben a polimorfizmus olyan változatosságot jelöl, amely diszkrét csoportok formájában jelentkezik a populáción belül. Megnyilvánulását a lucfenyő esetében tanulmányozták a legalaposabban. Ismeretes a toboz színében /zöld, piros/, az elágazás típusában /kefés, fésűs, lemezes/, a toboz alakjában és pikkely formában /europea, acuminata, obovata típus/ megnyilvánuló polimorfizmus.

Az eddig megállapított morfológiai vagy fenológiai polimorfizmusok nagy részénél a tulajdonság adaptív jelentősége nem tisztázott. /Kivétel a fakadási idő polimorfizmusa és talán az elágazás típusok polimorfizmusa, ahol az összefüggés a tszf. magassággal többé-kevésbé kimutatható; Mátyás 1983, Rohmeder-Schönbach 1960/.

Az adaptáció szempontjából igen jelentősnek tűnik a genetikai értelemben vett polimorfizmus, amely a génlokuszokként általános két allél mellett további allél-változatok megjelenését jelenti.

A polimorfizmust a szelekciós mechanizmus tartja fenn, amennyiben az egyes allélok adaptív jelentőséggel rendelkeznek. Semleges bélyegek esetében a polimorfizmus a "véletlen generációs mintavétel" /Juhász-Nagy és Vida 1978/ produktuma lesz.

Az adaptációt elősegítő változatosság fenntartásának úgy tűnik "leggazdaságosabb" módja a gén-polimorfizmus és az ezzel összefüggő heterozigócia. Vida /1978/ kiemeli a polimorfizmus döntő jelentőségét, hiszen a lehetséges genotípusok száma az allél-változatok számával szorosan összefügg Grant képlete szerint:

$$G = \left[\frac{r(r+1)}{2} \right]^n, \text{ ahol}$$

G = a lehetséges genotípusok száma,

r = az allélok átlagos száma génlokuszonként,

n = változékony /polimorf/ gének száma.

Természetesen "n" nagyságára vonatkozólag nincsenek adatok, "r"-re pedig korlátozott értékű információk vannak. 5000 polimorf gént feltételezve, ha átlagosan 2,5 alléllal számolunk, a lehetséges genotípusok száma $7,8 \cdot 10^{3205}$, míg 2 alléllal "csak" $4 \cdot 10^{2386}$, azaz 819 nagyságrenddel kevesebb.

Bármennyire is hibákkal terhelt ez a becslés, ha ezeket a számokat összehasonlítjuk az egy hektáron szaporodóképes kort megérő egyedek számával /maximálisan 10^3 /, vagy akár a valaha egyáltalán élt összes egyed számával /maximálisan 10^{20} /, az arányok érzékelte-tik a polimorfizmus óriási jelentőségét.

Ma általában elfogadják azt a feltételezést, hogy a polimorfizmus /és az ezzel összefüggő heterozigócia/ mértéke összefügg az ökológiai körülmények változékonyságával. Mivel magasabb evolúciós szinten álló élőlények jobban meg tudják választani környezetüket, itt kevesebb polimorfizmusra számíthatnánk. Ez a jelenség kis is mutat-ható: Kiss /1981/ szerint gerincesekben 15-25 %, gerinctelenekben 25-50 % a polimorf génlokuszok száma /l. 15. táblázatot is/.

Erdei fáknál a hosszú élettartam, az immobilis életmód és az erdei ökoszisztéma komplexitása miatt az allél polimorfizmust fokozott mértékben kellene fellelni. Több jel arra utal, hogy ez így is van: a populáció szinten kimutatható polimorfizmus fenyőknél szélesebb körű mint bármely lágyszárúnál vagy állatnál; monomorf gének /homozigócia/ az eddigi vizsgálatok során csak a pánmixiától jelentősen eltérő, izolált vagy valamilyen okból beltenyésztődő populációkban fordulnak elő.

Levins koncepcióját erdei fafajokra alkalmazva azt kell megállapítanunk, hogy a klinális változatosság tulsulya a fák nagymérvű egyedi és populációs szintű homeosztázisát erősíti meg. A klinális változatosság fenntartásában, az adaptáció korlátozott érvényesülésében a polimorfizmus és a heterozigócia nagy valószínűséggel fontos szerepet játszik.

8.3 A populációk közötti és populáción belül észlelhető változatosság viszonya

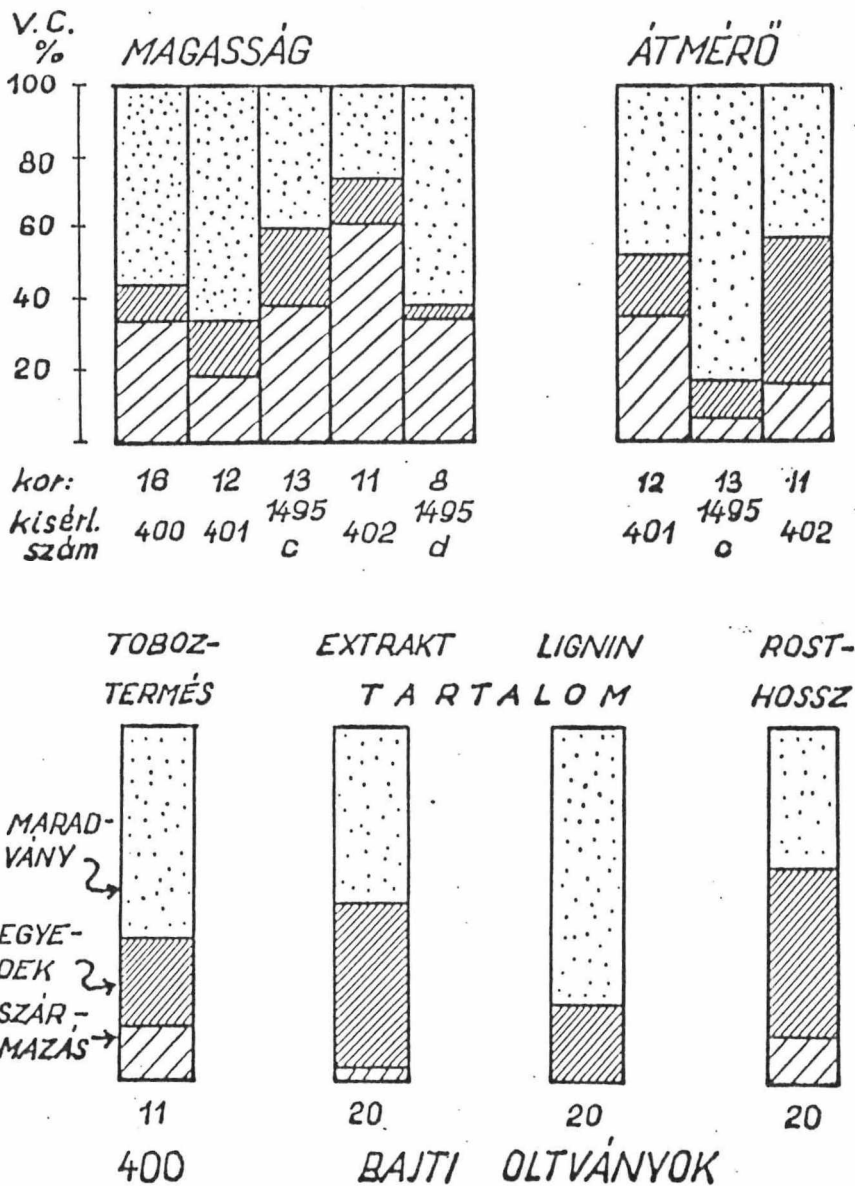
Az erdeifenyő utód- és klónvizsgálatok elemzése során a korábbiakban már ismertettük néhány öröklődő bélyeg populációk közötti és populáción belül észlelhető változékonysági különbségeit /Mátyás 1979/. A származások /populációk/ közötti variancia aránya jelentős volt a magasság és kisebb mértékben az átmérő esetében, míg az egyedek közötti variancia dominált a toboztermőképesség és a beltartalmi tulajdonságok tekintetében /46. ábra/. Az előbbieket adaptív, utóbbiakat non-adaptív bélyegként értelmeztem.

A 19. táblázatban közölt eredményekből is leolvasható a különböző tulajdonságok változatosságának aránya populációk közötti szinten. Kiemelkedően vezet a téli tüzsin és a magasság, mint a klimatikus adaptáció szempontjából döntő bélyegek. A koronaalak és a tühhossz jelentősége ehhez képest gyengének tűnik.

19. táblázat. 20 származás adataiból számított varianciaanalízis eredményei /Kámoni VNIILM kísérlet/

Tényező	F érték	Származásátlag		SzD 5 %
		minimum	maximum	
Magasság /m/	28,01	2,66	6,18	0,44
Átmérő /mm/	7,29	30,4	62,6	10,31
Ágszög /fok/	8,79	38,6	67,2	6,41
Tühhossz /mm/	7,35	57,4	96,3	12,02
Téli tüzsin	43,50	2,6	4,5	0,56
Fatömeg /dm ³ /	7,0	2,34	11,26	6,05

Klimatikus adaptációs jelentőségre utal a bélyegek klimatényezőkkal megállapított korrelációjának szorossága is /17. táblázat/. Minél szorosabb a korreláció, annál nagyobb a bélyeg adaptív jelentősége. E tekintetben ismét a tüzint és a magassági növekedést találjuk az élen /a vezérhajtás-hossz a teljes magasságnál jobb eredményt ad, mivel a csemetekori véletlen hatások kevésbé befolyásolják/.



46. ábra. "Adaptív" és "non-adaptív" tulajdonságok variancia komponens arányai erdeifenyő utód- és klónkísérletekben [Mátyás 1979]

A rügyfenológiai jellemzők erős korrelációja a vegetációs idő hosszának jelentőségét huzza alá. A tühossz, koronaalak és rezisztencia gyengébb összefüggéseket mutat.

A genetikai változatosság arányaiból arra lehet következtetni, hogy a változatosság mértéke ill. mintázata a tulajdonság adaptív értékével szorosan összefügg. Ez alapján az egyes bélyegek adaptációs szempontból értékelt jelentőségét is rangsorolhatjuk. Az adaptív érték csökkenő sorrendjében az alábbi rangsor állitható fel

a 17. és 19. táblázat adataiból, illetve az utódvizsgálatok varianciavizsgálataiból /mindkét sorrend erdeifenyőre vonatkozik/:

Klimakorreláció alapján

téli tüzsin
magasság /vezérhajtás h./
vegetációs idő hossza
ág hajlásszög
oldalágak száma
rezisztencia /Lophodermium/
tühossz

Varianciaösszetevők alapján
/Mátyás 1979, 1986/

magasság
átmérő
sudarlósság
koronaalak
faszövet sűrűség
mag- és termésméret
magtermőképesség
faanyag beltartalom

A populáción belül, egyedek között jelentkező változatosság adaptív értékét sok esetben nehéz elbirálni. Ahogy a korábbiakban körvonalaztuk, bizonyos környezeti feltételek esetleg jelentősen eltérő fenotípusok párhuzamos előfordulását idézhetik elő. Ily módon az alkalmazkodás szempontjából jelentős bélyeg változatossága hasonló formát ölthet, mint egy többé-kevésbé semleges hatású tulajdonságé /47. ábra/.



47. ábra. Észak-skandináv erdeifenyő-populáció koronaalak-változatossága: az északi sarkkör magasságában is található széleskoronájú fenotípusok /Jokkmokk, Lappmark, Svédország; fotó Mátyás Cs. 1972/

A különböző bélyegek változatosságának egybevetésekor azt is figyelembe kell venni, hogy a felvétel ill. a becslés pontossága is szerepet játszhat a megállapított változatosság mértékénél.

8.4 Fenotipusosan stabil körzetek és a klimatikus adaptáció

Bár a stabilitásban fennálló különbségek tényét mind egyedek /1. nyárklónok!/, mind populációk /származások/ szintjén ismerjük, a jelenség magyarázatára kevés kísérlet történt. Az a gyakran olvasható feltevés, hogy a fenotipusosan stabil populációk azért alkalmazkodnak jobban az eltérő ökológiai viszonyokhoz, mert elegendően széles, egyedek közötti genetikai változékonysággal rendelkeznek /forrásokat l. Spitters 1980 cikkében/, feltételezi, hogy a növényállomány szerkezete komplexebb, így jobban képes a termőhely hasznosítására, vagy pedig hogy a változatos génkészletű állományból mindig a legmegfelelőbbek maradnak meg. A fenotipusos stabilitás-eltérésekkel kapcsolatban azonban a terepi kísérletek sem állományszerkezeti, sem mortalitás-eltéréseket nem mutatnak. Ilyen eltérések klónkísérletben nem is értelmezhetők, pedig a jelenség ott is regisztrálható. A fenotipusos stabilitás tehát az egyed szintjén öröklődő tulajdonság kell legyen.

A környezeti heterogenitás tárgyalásánál már jeleztük, hogy különösen az időbeli heterogenitás nagymérvű egyedi genetikai sokrétűséget tételez fel.

Az egyedi genetikai sokrétűséget kétféleképpen képzelhetjük el: egyrészt különböző gének lehetnek a genom azonos pozíciójában, vagy pedig különböző pozíciókon /lokuszokon/ helyezkedhetnek el. Így azonos számú gén több vagy kevesebb lokuszra elosztva fordulhat elő. Az egyedi genetikai sokrétűséget általában a heterozigócia fokával adjuk meg /azon lokuszok aránya, amelyre nézve az egyed heterozigóta/ /15. táblázat/. Az egyedi sokrétűség nyilvánvalóan együttjár a populáció génkészletének gazdagságával. Az egyedi és populáció szintű sokrétűség eszerint tartalmilag eltérő, de egymást kiegészítő fogalmak /Gregorius 1985/.

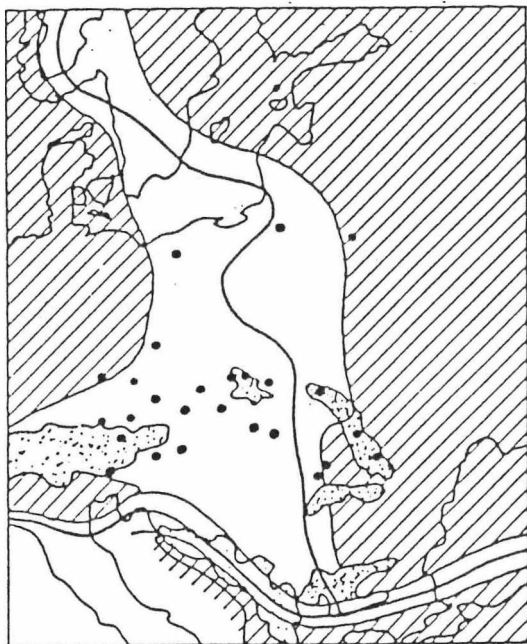
Logikusnak látszik tehát, hogy az egyedi homeosztázis és a heterozigócia között összefüggés áll fenn. Erre vonatkozólag a mezőgazdasági növények számos indirekt bizonyítékot szolgáltatnak /Lundkvist 1982/. Erdei fák vonatkozásában alig foglalkoztak a kérdéssel: a Stern-Roche /1974/ által felhozott bizonyítékot, a nyár és vörösfenyő fajhibridek esetét, aligha lehet elfogadni.


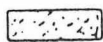

E tekintetben fontosnak tartjuk Ayala Drosophilákkal végzett kísérletei eredményét. Ennek során 18 genetikailag azonos összetéte-

lű populációt 12-15 generáción keresztül különböző mértékben fluktuáló /heterogén/ környezeti tényezők tett ki. A kísérlet végén a genetikai változatosság azokban a populációkban volt a legnagyobb, amelyek a legheterogénebb környezetbe kerültek /Kolata 1974/.

Mivel az adaptív változatossági mintázatot elsősorban a klíma határozza meg, kézenfekvő, hogy a klímaváltozékonyság mértékének eltérései befolyásolhatják a fenotipusos stabilitást. Sajnos igen kevés az olyan klimatológiai megfigyelés, amely erre a célra hasznosítható.

Már korábban felvetettem /Mátyás 1986/, hogy a közismerten kiemelkedően stabil kelet-lengyelországi és nyugat-ukrajnai populációk származási körzetének földrajzi egybeesése a Trewartha-féle kontinentális-atlanti átmeneti klimazóna legszélesebb részével nem lehet véletlen /48. ábra/.



-  30 évből legalább 25 évben azonos klímájú területek
-  950 m-nél magasabb hegyvidék
-  fő klímahatár és átmeneti övezetek
- a magyar kísérletekben legjobb lucfenyő-származások

48. ábra. Az atlanti, kontinentális és mediterrán éghajlat hatásai Közép-Európában Riley-Spolton szerint. A legjobb teljesítményt nyújtó luc-populációk szinte kivétel nélkül a változó klímájú övezetből származnak /Mátyás 1986/

Az átmeneti zónában az alternáló klíma hatására /30 év alatt több mint ötször a másik klímaövezet időjárása uralkodik/ a heterozigócia, polimorfizmus erősödése könnyen elképzelhető, ami stabilabb populációk létrejöttét eredményezheti.

Az éghajlat szerepét valamilyen formában már Giertych /1979/ is lehetségesnek tartotta, de emellett megemlíti a lombos fajok versengésének szerepét is. Ez a körülmény szerepet játszhat az ukrán erdősztyepp régiójában, míg az Ontario tartománybeli, Ottawa-völgyi kiemelkedő banksfenyő populációk stabilitása szintén inkább fokozott éghajlati változékonyság következménye lehet.

Mind az erdeifenyő, mind a banksfenyő esetében felvetik a poszt-glaciális migráció szerepét a stabil populációk létrejöttében /Giertych 1979, Rudolph-Yeatman 1982/. A Pinus-félék effektív migrációs képességét figyelembe véve ez a feltevés valószínűtlennek tűnik.

Ha elfogadjuk, hogy az adaptáció "stratégiája" átlagos rátermettség fenntartására irányul, akkor stabil, és egyben produktív populációkat ott kell keresnünk, ahol

a/ az éghajlati-termőhelyi és a fajok közti kompetíciós feltételek megfelelő produktivitást tesznek lehetővé, sőt ezt kis kényszerítik,

b/ ahol a környezeti tényezők "finomszemcséssége"/változékonysága/ az egyedi organizmus adaptációs mechanizmusában a fenotípusos alkalmazkodóképességet [= heterozigóciát?] felerősítette.

Vagyis stabil populációkra elegendően kedvező, de egyuttal változékonny ökológiai feltételek között számíthatnánk. Amennyiben ez az elv fajtól függetlenül valóban érvényesül, egybeeső áréával rendelkező fajok esetében közelítőleg azonos körzetekben kellene fenotípusosan stabil populációkat találni. A genetikailag alaposabban feltárt fajok esetében az adaptáció párhuzamossága valóban kimutatható.

Az erdeifenyő esetében megállapított kelet-lengyelországi-nyugat-ukrajnai optimum nagyon közel esik a lucfenyő optimumához /Beszkidek, Kárpátok/, holott a két faj ökológiai igénye különböző. Talán ugyanazzal a jelenséggel függ össze, hogy Rubner /in: Heybroek 1974/ lombos fajokkal végzett kísérleteiben is a lengyel nyír, rezgőnyár és gertyán populációk tűntek ki kiváló növekedésükkel és jó minőségükkel.

A banksfenyőre optimumként kimutatott Ottawa-völgy ugyancsak szinte egybeesik a fehér lucra /Picea glauca/ és a fekete lucra /Picea mariana/ kimutatott, fenotípusosan stabil körzettel /Wilkinson 1982, Murray 1985, illetve Boyle 1985/.

Az észak-amerikai kontinens nyugati szélén, a Sziklás-hegységben is feltételezhető egy "stabil körzet". A duglászfenyő egyik Európa-szerte kiemelkedő populációja a Shuswap Lake környékéről származik. Több mint meglepő, hogy a csavarttűjű fenyővel /Pinus contorta/ Brit Kolumbiában folytatott kísérletek során ugyancsak Shuswap Lake bizonyult az egyik legjobbnak, holott ez esetben is ökológiailag eltérő igényű fajról van szó!

A stabil populációk feltárásának és hasznosításának jelentőségét mind a nemesítés, mind a termesztés szempontjából már kiemeltük. Amennyiben a "stabil körzetek" létezése is megerősíthető, akkor ez további segítséget nyújthat a fajok génkészlete hatékonyabb hasznosításához. Itt még egyszer utalunk arra, hogy ezek a populációk "univerzális" jellegük mellett azért is értékesek, mert lehetőséget adnak az egyébként igen nehezen befolyásolható mennyiségi tulajdonságok szinte azonnali javítására. A lehetőségek más fajok esetében is fennállnak. Utalunk itt a lucfenyővel kapcsolatos eredményekre is.

A 2.3 fejezetben az adaptációs folyamatot a kibernetika szögéből elemeztem. Az ismerttetett törvényszerűségek alapján igazolható, hogy minél nagyobb a környezeti hatások bizonytalansága [= entrópiája], annál több információs elem jelenléte szükséges az optimális szabályozás megoldásához. A fluktuáló környezethatás nyomán kialakuló ill. fenntartott infraspecifikus genetikai diverzitás [= fenotipusos stabilitás/ valóssága] ily módon nemcsak génökológiai szempontból valószínűsíthető, hanem erre utalnak a kibernetika alapvető szabályai is. További megfontolást igényelne, hogy a felvetés az interspecifikus diverzitás szintjén is érvényes lehet-e.

8.5 Populációk áttelepíthetősége és a körzetesítés

8.5.1 Az áttelepíthetőség korlátai

Az áttelepítési-körzetesítési normák felállításánál nem lehet elhanyagolni a génökológia szempontjait. Alapkövetelmény, hogy az áttelepítés csak olyan mértékű lehet, hogy az a produkciót és a természetbiztonságot ne veszélyeztesse /Mátyás 1986/.

Az áttelepítéssel járó kockázat korlátozása érdekében minden nagy területű és változatos geomorfológiájú országban, ahol a mesterséges erdőfelújítás fontos szerepet játszik, származási és szaporítóanyag felhasználási zónákat alakítottak ki. Magyarországon Mátyás V. /1958/ különített el fontosabb állományalkotó fafajainkra körzeteket.

A korábban létrehozott körzetekre külföldön és hazánkban egyaránt az jellemző, hogy megfelelő génökológiai információk hiányában a körzethatárokat tisztán ökológiai szempontok szerint húzták meg, legtöbb esetben rassz-jellegű változatosságra számítva. Időközben a létrehozott körzetek tul elaprózottak és a gyakorlatban be tarthatatlannak bizonyultak. Ujabban néhány országban már figyelembe vették a származási kísérletek eredményeit, így pl. a Szovjetunióban /Goszleszkomitet 1982/.

A szaporítóanyag forgalmazása korlátozásakor tulajdonképpen háromféle, céljaiban eltérő körzetesítési szempontot érvényesíthetünk:

1. Származási /maggyűjtési/ körzet: a jelenleg általánosan alkalmazott korlátozási egység. A körzeten belüli populációk adaptív genetikai értékét többé-kevésbé azonosnak tételezzük fel.

2. Nemesítési körzet: az a terület, amelyen belül a populációk ill. kiválasztott egyedek szabad párosodását lehetővé tesszük, illetőleg a nemesítési /keresztelési/ program keretében a területen belüli génkészletet egységként kezeljük. A gyakorlatban egy nemesítési programban a nemesítési körzetet a nemesítésbe vont növényanyag /pluszfák, populációk/ eredete rajzolja meg.

3. Telepítési /szaporítóanyag-felhasználási/ körzet: valamely növényanyagra vonatkoztatva /származás, klón stb./ az a terület, ahol megfelelő és biztonságos produkciót szolgáltat. Ez a koncepció jelentős nemesítési és fajtakísérleti tevékenységet feltételez. Fenotípusosan stabil növényanyagok telepítési körzete az átlagosnak sokszorosára lehet.

Az elkülönítés gyakorlati megvalósítását tekintve a származási körzet /maggyűjtési körzet/ határait az az ökológiai intervallum szabja meg, amelyen belül a populációk produkciója adott tűrés- és való-

szinüségi határok között még azonosnak tekinthető. /A körzetek legkonzervatívabb elhatárolása az lenne, ha az adaptivitás ill. produkció szempontjából regisztrálható bármilyen eltérés esetén határt vonnánk meg. Ez a gyakorlati alkalmazás szempontjából nem kivitelezhető./

A telepitési körzet határait az áttelepítés /ökológiai távolság/ hatására prognosztizálható, maximális megengedhető növedékveszteség ill. kockázatnövekedés határozza meg.

A nemesítési körzet gyakorlati meghatározása a legnehezebb, mivel a hosszú távú nemesítési stratégia függvénye is. Több jel arra mutat, hogy a nemesítési körzethatárokat akár a telepitési, akár a származási körzeteknél lényegesen szigorubban kell megvonni. Itt csak utalunk arra, hogy a nemesítés szempontjából együtt kezelt növényanyag pánmixiája csak nagymértékű fenológiai azonosság esetén valósul meg. A jövőben egyre fontosabb pedigrés nemesítés is minél többelkülönített alegységet kívánna meg. Végül azt is figyelembe kell venni, hogy a gyakorlatot szolgáló körzetesítéssel ellentétben a nemesítési körzetbeosztás utólag csak nagy nehézséggel finomítható.

8.5.2 Déli származások fölénye

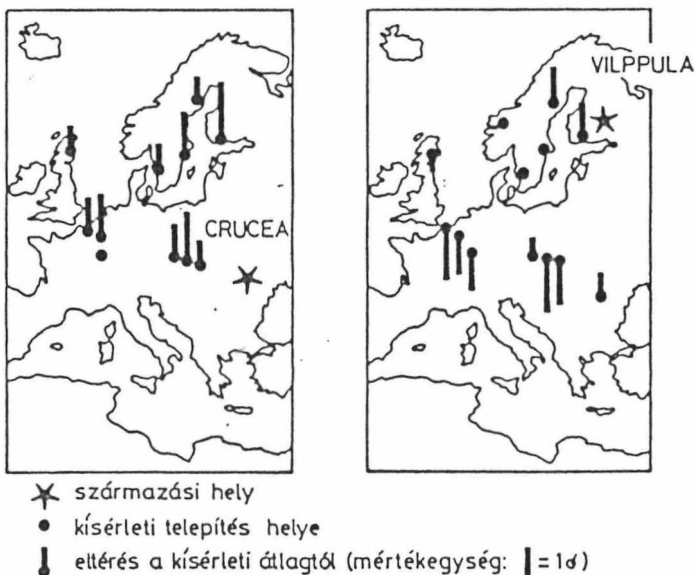
Már Schotte /1923, in: Bialobok 1976/ kimutatta, hogy az erdeifenyőt Közép-Európában 3^o földrajzi szélességgel lehet észak felé telepíteni, növedékveszteség nélkül. A génökológia klasszikus hazájában, Svédországban Langlet felismeréseire építve Lindquist /1948/ az áttelepíthetőség határait észak felé 250 km, déli irányban 200 km távolságban állapította meg. Johnsson /1971/ azt is kimutatta, hogy az erdeifenyő populációk áttelepítése észak felé növedéktöbbletet eredményez, míg a déli irányú áttelepítés növedékveszteséggel jár. Becslései szerint minden szélességi fok déli irányú elmozdításával 0,8 %-kal csökken a várható növekedés.

Saját adataink ill. értékeléseink alapján az alacsonyabb hőösszegű termőhelyekre áttelepített származások kedvező növekedése matematikai módszerekkel bizonyítható az ontariói banksfenyő adatokkal /17. ábra/. Hasonló hatásokat tudtunk beazonosítani a kelet-európai erdeifenyő áréában is /6., 7. táblázatok/. Legszélsőségesebb példa talán a kurovi kísérletben szereplő Donyeck jó növekedése a több mint 5^o földrajzi szélességgel északabbi helyszínen. Közép-Európa területén a jelenséget átfedi a balti térség kiemelkedő fenológiai stabilitása. Valószínű azonos jelenség okozza még Val di Fiemme jó szereplését is Bugacon /2. táblázat/.

A két fenyőfaj esetében kimutatható párhuzamosság önmagában is utal arra, hogy általánosabb érvényű törvényszerűséggel állunk szemben. Az említetteken kívül azonban még számos más fafajnál is hasonló jelenséget figyeltek meg. Így pl. a simafenyő intraspecifikus variabilitásának elemzése /Genys 1978, Stephan 1986/ azt az eredményt hozta, hogy a rendkívül eltérő feltételek között tesztelt származások közül az USA, Ausztrália, Uj-Zéland és az NSZK kísérleteiben egyaránt az elterjedési terület déli szegélye szolgáltatta a legstabilabb, legproduktívabb populációkat. A körzet 34,5 és 37,0° É-i szélesség között, 500-900 m tszf. magasságban fekszik - a populációk az NSZK-ban 55° szélességen is beváltak!

A déli eredetű származások helyi populációkat meghaladó növekedése további nagyszámu fafajra is kimutatható, nemcsak az USA "déli" *Pinus* fajaira /P. taeda, P. echinata, P. virginiana - Wells 1969/, hanem a P. ponderosa-ra és különös módon még a feketedióra is /Kung és Clausen 1984/.

A IUFRO nemzetközi lucfenyő kísérleteiben is ugyanez igazolható /l. 49. ábrát/. Ugyanigy közismert, hogy a feketefenyő korzikai populációi a kontinensen sokkal északabbra kiemelkedő produkcióra képesek. Itt csak utalunk arra, hogy a hazánkban kiváló szlavontölgy is déli származású, továbbá a déli eredetű vonalak az euramerikai nyárak nemesítésében is fontos szerepet játszanak.



49. ábra. Két lucfenyő származás viszonylagos magassági növekedése /a kezelések közti szórás mértékegységében kifejezve/, az 1938-as IUFRO származási kísérlet helyszínein. Míg a finn származás teljesítménye csak a két északi kísérletben volt megfelelő, a román származás a tőle északabbra eső helyszínek többségében jó növekedést mutatott /Mátyás 1986/

Teljességgel kizárt, hogy a déli eredetű populációkkal összehasonlítva a helyi populációk "tökéletlen" adaptációja a fajok befejezetlen vagy tökéletlen migrációjával volna kapcsolatos, bár ez a gondolat mindig visszatér a szakirodalomban. Ugyanugy valószínűtlennek kell minősíteni azt a feltételezést, hogy az adaptálódott szülőállomány és az utódnemzedék élete során változó klíma /melegedés formájában/ okozná a jelenséget. A banksfenyő esetében alaposan megvizsgáltuk vagy 100 évre visszamenőleg az éghajlati változásokat, de semmi jelét nem találtuk, hogy a kísérletek időszakában az átlagosnál melegebb évek lettek volna.

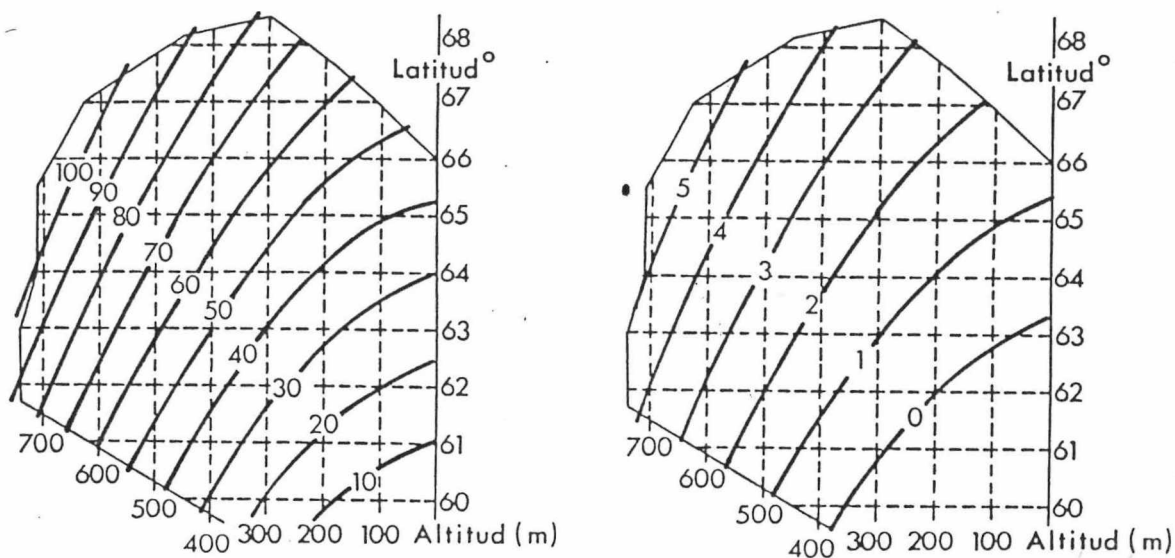
Sokkal valószínűbb, hogy a korábbiakban tárgyalt represszív adaptációs mechanizmusok hatására egy adott termőhelyen kialakuló génkészlet produkciója /átlagos rátermettsége/ egy alacsonyabb hőösszegű termőhelyre telepítve a helyi populációval szemben magasabb lehet bizonyos feltételek teljesülése esetén. Ebben az adaptáció ismert mechanizmusa mellett az ember által befolyásolt környezet hatása is szerepet kap. Az ember a felujulás feltételeit csemetenevelés, mesterséges erdőfelujítás révén biztosítja, továbbá a saját fajú egyedek és a gyomok, más fafajok kompetícióját hálózatszabályozással és ápolással korlátozza, ezzel az adaptáció fontos összetevőit változtatja meg. Mivel a származási kísérletek mindig mesterséges erdőfelujításként létesülnek, nem bizonyítható, hogy a déli /magasabb hőösszegű/ származások fölénye a természetszerű felujulás feltételei között is megmaradna-e.

8.5.3 Áttelepíthetőség az erdőhatár, ill. az áreahatár közelében

Az área északi szegélyén a kedvezőbb klimatikus adottságu körzetekből áttelepített populációk már nem rendelkeznek fölényrel. Nyilvánvaló, hogy a fafaj északi elterjedési határához közeledve egyre kisebb mértékű áttelepítés "elegendő" a letális hatás kiváltásához. A fafaj áreahatárát ott húzhatjuk meg, ahol a "helyi" populáció rátermettsége 0-ra csökken. /Ezt a jelenséget Nilsson /1985/ grafikonjain jól meg lehet figyelni az 50. ábrán/. Boreális környezetben különösen kedvezőtlen helyzetbe kerülnek a délről származó, hosszabb vegetációs időhöz szokott populációk. Már 10-20 nap eltérés adaptációs problémákat vet fel, 20-30 nap eltérés pedig letális lehet.

Az északról dél felé, ill. alacsonyabb tszf. magasság irányában áttelepített populációk megmaradása ugyanakkor a helyi populációkhoz képest jobb. Észak-Svédországra emiatt Nilsson /1985/ áttelepítési ajánlást dolgozott ki, amelynek alapja egy térbeli modell; koncepciójában hasonló az általam banksfenyőre kidolgozott

modellhez /50. ábra/. A Nilsson-modell szélsőséges viszonyok között akár 5° szélességnyi áttelepítést javasol déli irányban a megmaradás javítása érdekében. Ez egyuttal azt is jelenti, hogy igen jelentős területen /mintegy 4,7 millió ha-ról van szó/ a 61. és 67. szélességi fok között, 600-200 m tszf. magasságok között, egyszerűen nem áll rendelkezésre a helyi viszonyokhoz megfelelően adaptálódott populáció.



50. ábra. Az erdeifenyő mortalitása és áttelepíthetősége a szélesség és tszf. magasság függvényében Észak-Svédországban, Nilsson /1985/ vizsgálatai szerint. Baloldalt: a mindenkori helyi származás prognosztizált mortalitása /százalékban/; jobboldalt: a produkció és megmaradás optimalizálása érdekében javasolt déli irányu áttelepítés mértéke /szélességi fokban/

A vizsgált banksfenyő és erdeifenyő kísérletsorok adatai ugyan csak utalnak arra, hogy a boreális erdőhatár közelében, szélsőségesen alacsony hőösszeg-viszonyok mellett a populációk áttelepíthetőségére, adaptációs készségére más törvényszerűségek érvényesek. Ezt Martinsson /1986/ a posztglaciális fajvándorlás befejezetlenségével magyarázza. Véleményünk szerint az adaptáció eddigiekben ismertetett folyamatai kielégítő magyarázatot adnak a "befejezetlenségre".

Az is megállapítható, hogy az áreahatáron fellépő, eltérő jelenségek értelemszerűen az área déli peremén is előfordulnak. Amint azt az izolált, déli populációk esetében ismertettem, ott a génkészlet elszegényedése teszi korlátozottan alkalmazhatóvá a populációkat.

8.5.4 A génökológiai szempontok alkalmazása az elhatárolásnál

A 20. táblázatban eltérő termőhelyi feltételekre és eltérő mértékű áttelepítés esetére megadtuk a banksfenyő származások növekedését a prognosztizált modell szerint.

20. táblázat. A banksfenyő kísérlet sor analiziséből levezetett prognosztizált magasságok a helyi populáció százalékában, különböző mérvű áttelepítés esetén

Ökológiai távolság	Termőhelyi potenciál, azaz a "helyi" populáció magassága /cm/ 15 é. korra			
	400	500	600	700
+1,0	87,2	91,1	94,4	97,4
+0,5	95,0	96,5	98,3	99,5
0	100,0	100,0	100,0	100,0
-0,5	103,0	101,1	99,6	98,6
-1,0	103,4	99,8	97,0	95,5
-2,0	96,6	90,5	86,3	84,1

A táblázatból látható, hogy $\pm 0,5$ ökotávolságon belül a produkció csökkenése nem éri el az 5 %-ot; a csökkenő hőösszegű termőhelyek irányában /észak felé/ még a -1,0 mértékű áttelepítés sem okoz nagyobb veszteséget.

Amint a 4.2.5 fejezetben már megállapítottuk, az áttelepítés következtében fellépő tömeges pusztulás /letalitás/ 5 %-os valószínűsége -0,92 ökológiai távolságnál van. A kétféle számításmódot egyesítve az áttelepítés tűréshatárait nagy biztonsággal a következők szerint adhatjuk meg:

dél felé: +0,5 ökológiai távolság;

észak felé: -0,75 ökológiai távolság.

Az ezzel összefüggő szélességi ill. hőösszeg határok /azonos tszf. magasság mellett/ a következők lehetnek /pl. a XVI. függelék nomogramból/:

dél felé	észak felé
2 szél.fok és 0 hőösszeg, vagy	3 szél.fok és -100° hőösszeg, vagy
1 szél.fok és 150° hőösszeg v.	2 szél.fok és -200° hőösszeg vagy
0 szél.fok és 300° hőösszeg v.	1 szél.fok és -350° hőösszeg vagy
	0 szél.fok és -500° hőösszeg



51. ábra. Az áttelepítés hatására jelentkező magassági különbségek a kurovi erdeifenyő származási kísérletben, 10 éves korban. Balra: Jakutia, Olekminszk / $H=241$ cm; $d_{1,3}=2,9$ cm/. Jobboldalt: Vityebszki oblaszty, Rosszoni / $H=403$ cm; $d_{1,3}=5,3$ cm/. A helyi kontroll /Moszkva/ parcellaátlagos ugyanakkor 400 cm magasság és 5,1 cm átmérő

A megadott értékek alapján lehetőség van adminisztratív és egyéb szempontokat is figyelembe vevő körzethatárok definiálására, de elképzelhető az a megoldás is /főleg nagy területű, összefüggő árearszék esetében/, hogy konkrét határvonalak meghúzása nélkül, a mindenkori áttelepítés ökológiai hatásának elbírálásán keresztül, "fokozatmentesen" érvényesítik a korlátozás szempontjait.

Az erdeifenyő esetében már többszörösen utaltunk az áttelepítés nyomán jelentkező klíma-adaptációs hatások milyenségére. A kísérleti adatok mennyisége még nem teszi lehetővé a banksfenyőhöz hasonló mélységű modellezést, de az azonos tendenciák megléte bizonyítható. A génökológiai szempontból egységesebb adaptációs hatás alatt álló északkelet-európai térségben a banksfenyőnél megállapított hőösszeg ill. fotoperiódus határokkal azonos nagyságrendű határértékek mutatkoznak az áttelepítés lehetőségei tekintetében.

A vizsgálati eredmények alapján kibontakozó kép liberálisabb szabályozást látszik támogatni, mint ahogy azt korábban indokolt-nak tartották. Mindamellettt néhány megszorítással kell élni a gyakorlati alkalmazás terén.

Az alapelvek csak összefüggő, klinális változatosságt mutató áreaterületre alkalmazhatók; csak elfogadhatóan kedvező ökológiai feltételek között. Amennyiben valamilyen környezeti feltétel az ökológiai viszonyok erős változását okozza /pl. tengerpartok, erősen tagolt domborzati viszonyok hatása/, a genetikai struktura kisebb távolságon belül is nagyobb változást szenvedhet. Ugyanezt okozhatja a változatos és erősen tagolt felszín miatt létrejövő izolálódás illetve drift. Az előzőkben azt is láttuk, hogy az adaptáció az área peremterületein más folyamatok felerősödéséhez vezet.

A különböző természetes erdőzónákban tenyésző populációk össze-vont értékelése óvatosságot igényel, ugyanugy egzóta fafajok, illetve mesterséges eredetű állományok származásai elemzése is.

A hazai szaporítóanyag-forgalmazási korlátozás koncepciójának megfogalmazásakor kívánatosnak látszik azt az alapelvet követni, hogy egy liberálisabb alapállásból kiindulva az információmennyiség bővülésével párhuzamosan célszerű a szükségesnek tűnő szigorítások irányában előrehaladni. Ellenkező esetben ugyanis nemcsak jórészt feleslegesnek bizonyuló korlátokat emelünk, hanem egyuttal le is jár-tjuk a genetikai alapelvekre épülő szaporítóanyag-gazdálkodás gondolatát. Ez az elképzelés természetesen csak a származási-felhasználási körzetesítésre vonatkozik. A nemesítési körzetesítés tekintetében a jelenleginél lényegesen szigorubb korlátozás kidolgozása lát-szik célszerűnek.

8.6 Összefoglalás: az adaptációs folyamat általánosítható vonásai

Az erdei- és banksfenyőn végzett elemzések arra engednek következtetni, hogy az erdei fás populációk adaptációs "stratégiájában" bizonyos általánosítható tendenciák fedezhetők fel. Egyelőre tul kevés információ áll rendelkezésre ahhoz, hogy megállapítsuk, hogy a megfigyelt jelenségek életmódtól függetlenül általánosíthatók-e, de az bizonyos, hogy egy részük a két vizsgált fajon kívül is észlelhető.

Az eredmények alapján a következő megállapítások rögzíthetők:

1. Az adaptációs folyamatban különböző környezeti és genetikai hatások eredőjeként az adaptálódott populáció rátermettsége a lehetséges maximum helyett egy alacsonyabb szinten állandósul.

2. Az adaptáció "tökéletlenségét" a térben és időben megnyilvánuló környezeti heterogenitás és a genetikai folyamatok represszált-sága okozza.

3. Több jel arra mutat, hogy erdei fák populációiban jelenlévő nagyfokú gén-polimorfizmus és heterozigócia pozitív hatást gyakorol az adaptív változatosság, illetve a rátermettség mértékére. Ez a populációk és egyedek feltételezhetően nagymérvű homeosztázisára utal.

4. A populáció szinten elemzett adaptív változatosság mintázata az éghajlat meghatározó szerepét bizonyítja. Ennek megfelelően az áréán belül - többnyire mesterségesen - elkülöníthető körzetek populációi klimatipusnak tekinthetők.

5. A klíma-adaptáció által meghatározott változékonyság döntően klin jellegű. A két teszt faj esetében rassz-változatosság nyomait csak az área peremterületein lehetett kimutatni.

6. A klimatikus adaptációt befolyásoló éghajlati tényezők közül meghatározó a hőmérsékleti viszonyok szerepe. Mindkét fafajra jellemző, hogy az área boreális határaihoz közeledve a fotoperiódus veszi át a szabályozó szerepet /az erdeifenyő európai áréájában 60-62° szélességnél/. A csapadékviszonyok jelentősége elhanyagolhatóan bizonyult.

7. Az adaptációt meghatározó környezeti tényezők hatása együttesen, szinergisztikusan érvényesül, az egyes tényezők súlya az área különböző pontjain más és más lehet.

8. Az adaptáció tekintetében megnyilvánuló különbségek nagyságát /a változatosság mintázatát/ a fenotípusok közötti rátermettség különbségek mértéke, illetve az adott tulajdonság adaptív jelentősége határozza meg. A mintázat élessége alapján az egyes bélyegek klíma-adaptációs jelentősége rangsorolható.

9. A vizsgált öröklött tulajdonságok közül a klimatikusok elkülönítésére legjobban megfelelőek /azaz adaptációs szempontból legfontosabbak/ a magassági növekedéssel, illetve a vegetációs ciklussal összefüggő bélyegek /téli tüzsin, magasság, aktív vegetációs idő hossza/. A taxonómiában is alkalmazott morfológiai bélyegek /tü-hossz, termés méret, alaki jellemzők/ erre a célra alig felelnek meg.

10. A gazdasági szempontból legfontosabb jellemző, a magassági növekedés tekintetében a klímaadaptáció által kiváltott változatosság grádiense aránylag enyhe. Egységes /sikvidéki/ környezetben 50-100 km körül van az a távolság, amelyen belül már az ökológiai-klimatikus adaptáció hatásában eltérést kimutatni nem lehetett.

11. Közvetett bizonyítékok alapján feltételezhető, hogy a fenotípusos stabilitás kialakulása összefügg a klímaadaptációs folyamat-tal. Mivel az adaptív változatosság meghatározásában az éghajlatnak

fontos szerepe van, a klíma változékonysága hatással lehet a fenotípusos stabilitás erősödésére. Stabil populációkat ezért elegendően kedvező, de egyuttal változékonny ökológiai feltételek között tételvezhetünk fel.

12. Amennyiben a klíma-változékonyság stabilitást fokozó hatást fejt ki, akkor a stabil körzetek több fafaj vonatkozásában földrajzilag egybe kellene essenek. Ilyen körzetek létezését feltételezzük Kelet-Európában /Mazuriától a Keleti-Kárpátokig/, valamint Észak-Amerikában is /Ottawa folyó medencéje, a Sziklás hegység parti sávja/.

13. Mindkét teszt fafaj esetében dokumentálható a kedvezőtlen termőhelyek génkészlet-lerontó hatása, illetve a szálerdő életmód szempontjából fontos tulajdonságok háttérbe szorulása. A jelenség érvényesülését, genetikai drift fellépését a populáció méretének lecsökkenése szemelláthatólag elősegíti.

14. Az adaptálódott populáció produkciója új környezetbe áttelepítve megváltozik. Bármely adott termőhelyen a produkciót az interszifikus változatosság által meghatározott öröklött adottságok, a termőhely minősége, valamint a származási és telepítési helyszín közötti ökológiai távolság határozzák meg.

15. Az ökológiai tényezőktől függő adaptív genetikai változatosság mintázata, valamint az áttelepítés nyomán várható adaptív válaszreakció /beleértve a letalitás fellépését is/ matematikailag is modellezhető. A modell a produkció prognosztizálása mellett elsősorban a szaporítóanyag-forgalmazási korlátozások objektív meghatározása szempontjából fontos.

16. Ugy tűnik, a fafajok széles körére érvényes, hogy az eredeti származási helyükről alacsonyabb hőösszegű /északibb/ környezetbe áttelepített populációk egy bizonyos határig az autochton populációk produkcióját tulszárnyalhatják. A jelenség magyarázata az adaptációs folyamat represszív jellegéből adódhat.

17. Összességében az adaptációs folyamatról nyerhető információk azt a meggyőződést erősítik meg, hogy a természetes szelekciós erők különböző korlátozó hatások következtében nem képesek radikális génkészlet-változást előidézni a populációkban. A populáció konzervatív reagálásával ellentétben az egyedekre erős szelekciós nyomás nehezedik, amely csekély túlélési valószínűségükben nyilvánul meg.

8.7 Kitekintés: A genetikai változatosság és az erdei ökoszisztémák jövője

A genetikai változatosság fenntartását erdei ökoszisztémáinkban három, a mindennapok feladataitól egyre távolodó szükségszerűséggel ill. kötelezettséggel indokolhatjuk:

a/ Gondoskodnunk kell erdőállományaink megfelelő stabilitásáról és ellenállóképességéről, térben és időben változó és jórészt nem befolyásolható környezeti feltételek mellett.

b/ Elegendő változatosságot kell fenntartanunk ahhoz, hogy a génkészletből a későbbi nemzedékek is szükségleteiknek megfelelően válogatni tudjanak.

c/ Az érintett fajok evolúciós lehetőségeinek megőrzése, egyáltalán genetikai értelemben teljes értékű fajként való fennmaradásának biztosítása a bioszféra megőrzésével kapcsolatos etikai kötelezettség egyuttal /és jól felfogott érdekünk is/.

Már szinte közhelynek hat kijelenteni, hogy arra kell törekedjünk, hogy erdőállományaink megtizedelt génkészletét helyreállítsuk, és gazdálkodásunkat a természetszerű üzenmód felé orientáljuk. Bár a célkitűzés egészében indokolt, megvalósításának sem a megváltozott ökológiai feltételek, sem a közgazdasági-társadalmi környezet nem kedvez. Bizonyos fajok tekintetében a követelés nem lényegbevágó, vagy azért, mert felujításuk döntően természetes módszerekkel történik /bükk/, vagy azért, mert honosított fafajról van szó. Figyelembe kell venni azt is, hogy a változatosság megőrzésének problémája messze meghaladja egy közép-európai ország lehetőségeit és csak nemzetközi együttműködés révén realizálható.

Mindezt előrebozsátva tény, hogy a nemesítésnek "köszönhetően" az elmúlt évtizedek során az erdőállományok genetikai összetétele, különösen a vegetatívan szaporítható fafajok esetében, tagadhatatlanul szegényedett. Így pl. a nyolcvanas évek elején a hazánkban felhasznált nemesnyár szaporítóanyag több mint felét mindössze két klón szolgáltatta /Mátyás 1986/. Globális méretekben ugyanez a tendencia tapasztalható az élővilág minden területén. Vida /1978/ véleménye szerint az emberiség rövid története során a genetikai diverzitás 90 százaléka már elveszett, és a folyamat gyorsulásával kell számolnunk.

A változatosság radikális csökkentésének hátrányos következményeire a mezőgazdaságból számos példát lehet felhozni. Közismert az irországi burgonyavész esete. A múlt század első felében szinte kizárólagosan termesztett "Lumpur" nevű fajtát az 1841-ben kitört epidémia tönkretette, ami 2 millió ember éhhalálát eredményezte, ugyan-

ennyien kényszerültek kivándorlásra. Hasonló, bár kevésbé pusztító hatású járványokat sokféle más terménynél is leírtak.



52. ábra. Erdőtűz után ujló banksfenyő állomány a boreális erdőhá-
tár környékén /Fraser county, Ontario, fotó: Mátyás Cs. 1985/

Az erdőgazdálkodásban a genetikai változatosság beszűkítésével összefüggő veszélyeket a nyár és akác ültetvények példáján tanulmányozhatjuk, ahol valószínű klónspecifikus patogének korábban rezisztensnek tartott fajtákat támadtak meg, illetve a vegetatív szaporítással átvitt vírusfertőzés újszerű károkat eredményezett. Tisztában kell lenni azzal, hogy a nemesített fajták monokulturális termesztése semmilyen körülmények között sem csökkenti a termesztési kockázatot, hanem a hozamnövekedést az ápolási, erdővédelmi tevékenység fokozódásával kell megfizetni.

Nem férhet hozzá kétség, hogy a genetikai változatosság fenntartásának kérdése éppen az erdőgazdálkodás specifikus adottságai, valamint a bioszférában betöltött különleges szerepe miatt nem hanyagolható el. Figyelmet kell kapjon mind a szaporítóanyag-forgalmazás, mind a nemesítés stratégiájának kifejlesztésében, valamint környezet- és természetvédelmi megfontolásokban.

A jövő egyik központi kérdése az, hogy hogyan sikerül a természetben tapasztalható változatosságot az emberi tevékenység szolgálatába állítan oly módon, hogy az ökoszisztémák stabilitását lehetőleg ne gyengítsük. Ehhez génökológiai ismereteink további bővité-

sére, a populációösszehasonlító és fajtakisérletezési tevékenység kiterjesztésére van szükség. Konkrétabban:

- fel kell tárni erdei fafajaink természetes genetikai változatosságát. Ez a munka a magtermelő állományok kiválasztásával megkezdődött, a génökológiai igényü elemzések viszont még váratnak magukra. A munkát a diverzitás szempontjából fontos "mellék" fafajokra is ki kell terjeszteni;

- a genetikai változatosság különböző szinteken való fenntartását a gazdasági célkitűzésekkel összhangban kell formálni /más megközelítés szükséges pl. a nemesnyárok, illetve a tölgyek esetében/, törekedni kell a változatosság tervszerű alakítására, a fajtasortiment fejlesztése és a szaporított növényanyagok meghatározandó mértékű genetikai diverzitása révén;

- a génökológia szempontjai helyet kell kapjanak az erdészeti fajtapolitikában, szaporítóanyag-forgalmazási rendelkezésekben és a nemesítési programokban;

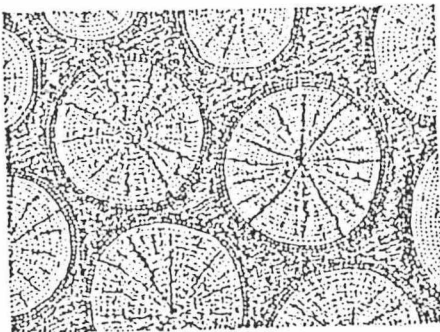
- továbbra is szorgalmazni kell az elegendően nagy egyedszámú, értékes populációk fenntartását, a változatosság in situ megőrzése érdekében. Felújításukról akár természetes, akár mesterséges uton gondoskodni kell;

- kiemelt figyelmet érdemel a fenotipusos stabilitás meghatározása, mivel az így kiválasztott populációk nagyon csekély befektetéssel hozam, ill. rezisztencia szempontjából biztonságos többletet hoznak létre;

- kulcskérdés a kísérleti feltételek javítása, és a vizsgálati módszerek fejlesztése a nagyobb hatékonyság érdekében.

Külön ki kell emelni az "ujtípusu erdőkárok" problémáját, amely kétségtelenül a jövő egyik legnagyobb kihívása. E tekintetben a természetes adaptációs folyamatok szabályzó erejében hiába reménykedünk, mivel a környezeti változások evolúciós mércével mérve követetetlen gyorsasággal következnek be. A nemesítés és génmegőrzés csak szükségprogramok elindítására korlátozódhat /a legértékesebb állományok génkészletének evakuálása, vegetatív szaporítása stb./. Az immisszió-tűrés kutatása kevés sikerrel kecsegtet, mivel a károk természete nem látható eléggé előre. Realisztikusabb célkitűzés e tekintetben is a fenotipusosan stabil egyedek, populációk szelektálása, mivel a természetes és a mesterséges stressz-hatások között nem elhanyagolható összefüggés van. Egy termőhelyálló, stabil populáció az immissziós károkat is jobban elviseli.

Az ökológiai károk halmozódó jellege miatt mindez csak átmeneti segítséget jelent; tartós megoldást csak a károsítást kiváltó okok megszüntetése hozhat.



9. IDÉZETT IRODALOM

- Anderberg, M. /1973/: Cluster analysis for applications. New York, Academic Press.
- Ayala, R.J. /1969/: An evolutionary dilemma: fitness of genotypes versus fitness of populations. *Canad. J. Genet. Cytol.* 11: 439-456.p.
- Ayala, F.J. /ed./ /1976/: Molecular evolution. Sinauer Assoc. Sunderland. 250 p.
- Bánó I. /1956/: A magyar fenyőmagtermelő plantázs. *Erd. Kut.* 1.sz.
- Bánó I. /1969/: Scotch pine clone tests for determining seed growing value. *Erd. Kut.* 65: 1, 117-128.p.
- Bánó I.-Mátyás Cs.-Tuskó L. /1978/: A magtermesztés. In: Keresztesi B. /szerk./: A fenyők termesztése. Akad. Kiadó, Bp. 25-54.p.
- Barney, G.O. /1980/: Global 2000 /Jelentés az USA elnökének. A külügyminisztérium Környezeti Minőség Tanácsa kiadványa/ Washington. 25 p.
- Barniskisz, E.K. /1978/: Geograficeszkie kulturi szoszni obiknovennoj v Litovszkoj SzSzR in: Ramanauskasz, V. /ed./: "Szelekciya drev. porod", Kaunas, Rajde, 142-153.p.
- Bergmann, F. /1978/: The allelic distribution at an acid phosphatase locus in Norway spruce along similar climatic gradients. *Theor. App. Genet.* 52: 57-64.p.
- Białobok, St. /1976/: Ecotypic variability. In Białobok-Zelawski /ed./: Outline of physiology of Scots pine. Warszawa, PAN. 365 p.
- Boyle, T.J.B. /1985/: Range wide provenance tests of black spruce in Ontario. Inf. Rep. No. PI-X-57, PNFI, Petawawa, 36 p.
- Bronowski, J. /1986/: A természet logikája. Európa, Budapest, 81 p.
- Brown, A.H.D. /1979/: Enzyme polymorphism in plant populations. *Theor. Pop. Biol.* 15: 1-42.p.
- Canadian Climate Normals 1951-1980. Temperature and precipitation. /Külön kiadványban Québec, Ontario és Prairie Provinces/. Env. Canada, Atmospheric Env. Serv.
- Canavera, D.S. /1975/: Variation among the offspring of selected Lower Michigan jack pines. *Silvae Genet.* 24: 12-15.p.
- Cieslar, A. /1899/: Neues aus dem Gebiete der forstlichen Zuchtwahl. *Zbl. f.d. ges. Forstwesen*, 25, 3: 49-74, 99-117.p. /cit. in: Białobok, 1976/
- Critchfield, W.B.-Little, E.L. /1966/: Geographic distribution of the pines of the world. USDA Misc. Publ. 991.
- Dietrichson, J. /1977/: Granproveniensen i Norden. /Lucfenyő származások északon/. *Årskr. i Nordiske Skogpl.* 1977: 81-101.p.
- Dormling, I. /1979/: Influence of light intensity and temperature on photoperiodic response of Norway spruce provenances. *Proc., IUFRO Norway spruce breeding*, Bucharest, 398-408.p.
- Ehrenberg, C.E. /1963/: Genetic variation in progeny tests of Scots pine. *Stud. For. Suec*, 10: 64 p.

- Eiche, V.-Gustavsson, A. /1970/: Population research in the Scandinavian Scots pine; recent experimentation. In: Hecht-Steere /ed./: Essays in Evolution and Genetics, Appleton, N.Y. 209-235.p.
- Enescu, V. /1985/: Genetica ecologică /Ökológiai genetika/. Ceres, Bucuresti, 236 p.
- Eriksson, G. et al./1980/: Severity index and transfer effects on survival and volume production of *Pinus silvestris* in Northern Sweden. Stud. For.Suec. Nr. 156, 32 p.
- Eriksson, G. /1982/: Ecological genetics of conifers in Sweden. *Silva Fennica* 16: 2, 149-156.p.
- Erteld, W. /1950/: Die Entwicklung einiger Kiefernprovenienzversuche im Land Brandenburg. *Der Züchter*, 20, 3/4.
- Finlay, K.W.-Wilkinson, G.N. /1963/: The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Aust.J. Agric.Res.* 14: 742-756.p.
- Fisher, R.A. /1958/: The genetical theory of natural selection. Dover Publ., N.Y. 291 p.
- Gencsi L. /1974/: Az erdeifenyő asszimilációs tevékenysége a téli hónapokban. *EFE Tud.Közl. Sopron*, 1: 37-46.p.
- Gencsi L. /1981/: Különböző származásu erdeifenyők tülevelének anatómiai vizsgálata. *EFE Tud.Közl. Sopron*, 105-115.p.
- Genys, J.B. et al. /1978/: Intraspecific variation of Eastern white pine. *Maryland Agric. Expt.Sta. Bull.* 189, 28 p.
- Georgi, E.-Schöck, O. /1967/: Ergebnisse des Kiefernherkunftsversuches Lieberose. *Forstwirtschaft* 17: 11, 8 p.
- Gerhold, H.D. /1959/: Seasonal variation of chloroplast pigments and nutrient elements in the needles of geographic races of Scots pine. *Silvae Gen.* 8: 4, 113-123.p.
- Giertych, M. /1979/: Summary results on Scots pine height growth in IUFRO provenance experiments. *Silvae Gen.* 28: 4, 136-152.p.
- Giertych, M.M.-Farrar, J.L. /1962/: A provenance study of jack pine seedlings. *Silvae Gen.* 11: 111-114.p.
- Giertych, M.-Oleksyn, J. /1981/: Summary of results on Scots pine volume production in Ogievskij's pre-revolutionary Russian provenance experiments. *Silvae Gen.* 30, 2-3, 56-74.p.
- Goszkomitet SzSzsZR po Leszn. Hozj. /1982/: Leszoszemennoje rajonirovanije oszovnih leszobrazujuscsih porod v SzSzsZR. Moszkva, Lesznaja Prom. 368 p.
- Gregorius, H.R. et al. /1985/: Umweltbelastung und Anpassungsfähigkeit von Baumpopulationen. *Silvae Gen.* 34, 6: 230-251.p.
- Gullberg, U. et al. /1982/: Genetic differentiation between adjacent populations of *Pinus silvestris*. *Silvae Fenn.* 16: 205-214.p.
- Gullberg, U. et al. /1985/: Allozyme variation in Scots pine in Sweden. *Silvae Gen.* 34: 6, 193-201.p.
- Harkai L.-Mátyás Cs. /1978a/: A hazai erdeifenyő állományok minőségének megjavítása idegen származások alkalmazásával. Előadás. MTA Tud.Ülés-szaka /Kézirat, 8 p./

- Harkai L.-Mátyás Cs. /1978b/: Külföldi erdeifenyő származások növekedése egy bugaci kísérletben. Az Erdő 27: 7. 307-310.p.
- Harkai L.-Mátyás Cs. /1981/: A hazai erdeifenyő állományok minőségének megjavítása idegen származások alkalmazásával. Agrártudományi Közl. 40: 345-347.p.
- Harkai L.-Mátyás Cs. /1984/: Szovjet-magyar együttműködésben azonnal kísérletbe vonható erdeifenyő populációk hasznosítása. ERTI Kut. jel. Bp. 10 p.
- Harper, J.L. /1967/: A Darwinian approach to plant ecology. J.Appl.Ecol. 4 /2/ 267-290.p.
- Harper, J.L. /1982/: After Description. In: Newman, E.I. /ed./: The plant community as a working mechanism. Blackwell Publ. Oxford 11-25.p.
- Hattemer, H.H. /1965/: Das Verhalten einiger Kiefernherkünfte gegenüber der Schütte. Allg.Forst- u. Jagdztg. 130: 242-248.p.
- Heybroek, H. /1974/: Selection pressures on tree populations in different plant formations. IUFRO Symp.Papers, Stockholm, 12 p.
- Holst, M.J. /1967/: All-range jack pine provenance experiment. Petawawa For. Expt. Sta.Int. Rep. PET-PS-6, 144 p.
- IUFRO /1986/: Declaration. A 18. Világkongresszus záróokmánya, Ljubljana. Magyar nyelven: Ujváriné Jármái É. /1986/: Beszámoló a 18. IUFRO Kongresszusról. ERTI jelentés 64 p.
- Jankiewicz, L.S. /1966/: Changes in angle width between the main axis and a branch in young pines. Acta Agrobot. 19: 129-142.p.
- Jankiewicz, L.S. /1976/: Formation of the vegetative shoot and growth correlations. In: Outline of Physiology of Scots pine. Warszawa, P.W.N. 243-269.p.
- Jeffers, R.M.-Jensen, R.A. /1980/: Twenty year results of the Lake States jack pine seed source study. N.Centr.For.Expt.Sta. U.S.Dept. of Agriculture, Forest Service Res.Pap. NC-181, 20 p.
- Johnsson, H. /1971/: Provenienschforsök med tall i Sydsverige /Származási kísérlet erdeifenyővel Dél-Svédországban/. Fören.Skogsträdf. Årsbok 87-122.p.
- Juhász-Nagy P.-Vida G. /1978/: Szupraindividuális organizáció. In: Csaba Gy. /ed./: A biológiai szabályozás. Medicina, Budapest, 337-402.p.
- Juhász-Nagy P. /1981/: Az evolúciós gondolat. In: Vida G. /ed./: Az evolúció genetikai alapjai. Natura, Budapest, 7-25.p.
- Kaňák, K. /1971/: Arboretum Sofronka. Praha. 38 p.
- Kaňák, K.-Pagan, T. /1983/: Growth rate of the all-range jack pine provenance experiment in Czechoslovakia. Acta Fac.For. Zvolen XXV: 9-28.p.
- Kärki, L. /1978/: Viljelymänniköiden laatu paremmaksi metsänjalostuksella /Az erdeifenyő fűrészrönk minőségét nemesítéssel lehet legjobban javítani/. Metsä ja Puu, 12: 19-25.p.
- Kiss J. /1981/: Az adaptív genetikai mechanizmusok evolúciója. In Vida G. /szerk./: Az evolúció genetikai alapjai. Natura, Budapest, 209-280.p.
- Kleinschmit, J. /1979/: Limitations for restriction of the genetic variation. Silvae Gen. 28, 2-3, 61-67.p.

- Kleinschmit, J. /1983/: Möglichkeiten der Züchtung resistenter Waldbäume für immissionsbelastete Flächen. Forst- u. Holzw. 38: 196-199.p.
- Kleinschmit, J. /1986/: Züchtungsarbeit und Ökologie - ein Widerspruch? Forst- u. Holzw. 41: 11, 283-286.p.
- Knowles, P.-Grant, M.C. /1981/: Genetic patterns associated with growth variability in ponderosa pine. Amer.J.Bot. 68: 942-946.p.
- Kolata, G.B. /1974/: Population genetics: reevaluation of genetic variation. Science, 184: 4135, 452-454.p.
- Koski, V. /1970/: A study of pollen dispersal as a mechanism of gene flow in conifers. Comm.Inst.For.Fenniae, 70.4, 78 p.
- Koski, V. /1974/: On the effective population size in an areally continuous forest. IUFRO Symp. Stockholm, Papers, 14 p.
- König, A. /1986/: Aufgaben und Probleme der Provenienzforschung. Allg. Forst- ztg. 51/52: 1274-1277.p.
- Kozsevnyikov, Ju.P. /1987/: Populjacionno-geneticseskaja izmencsivoszty vidov i eje otrazsenie v szisztematike rasztyenij. Botan.Zsurn. 72: 7, 874-886.p.
- Kung, F.H.-Clausen, K.T. /1984/: Graphic solution in relating seed sources and planting sites for white ash plantations. Silvae Gen. 33: 2-3, 46-53.p.
- Langlet, O. /1936/: Studier över tallens fysiologiska variabilitet och des samband med klimatet /Az erdeifenyő fiziológiai variabilitása és összszefüggése a klimával/. Medd.f. Stat. Skogsförs.anst. 29: 219-470.p.
- Langlet, O. /1959/: A cline or not a cline - a question of Scots pine. Silvae Gen. 8: 13-22.p.
- Langlet, O. /1963/: Patterns and terms of intraspecific ecological variability. Nature, 200, 4904: 347-348.p.
- Langlet, O. /1971/: Two hundred years of gen-ecology. Taxon, 20: 653-722.p.
- Lerner, A.J. /1971/: A kibernetika alapjai. Gondolat, Budapest, 412 p.
- Lindquist, B. /1948/: Genetics in Swedish forestry practice. Skogvårds-föreningens Förl. 173 p.
- Lundkvist, K. /1982/: Genetic structure in natural and cultivated forest tree populations. Silvae Fennica 16: 2, 141-149.p.
- Lydolph, P.E. /1977/: Climates of the Soviet Union. Elsevier Publ. Co.
- MacArthur, R.H. /1972/: Geographic ecology. Patterns in the distribution of species. Harper et Row Publ. 270 p.
- Magyar P. /1964/: Erdeifenyő származási kísérletek Bugacon. Erdészeti Kut. 60: 1-3, 5-31.p.
- Majer A. /1968a/: Eltérő alakú és növekedésű erdeifenyő vizsgálata fiatalokban. EFE Tud.Közl. 77-90.p.
- Majer A. /1968b/: A kiválasztás ill. kiválasztódás és az állománynevelés kapcsolata. EFE Tud.Közl. 2.sz. 35-45.p.
- Majer A. /1984/: A bakonyaljai erdeifenyő tü- és tobozmérete. EFE Tud. Közl. 2.sz. 5-24.p.
- Mallows, C.L. /1964/: Some comments on C/p/. Technometrics, 15, 661-675.p.
- Mamajev, Sz.A. /1972/: Formi vnutrividovoj izmencsivoszti drevesznih rasztyenij. Izd. Nauka Moszkva, 99 p.

- Mańka, K. /1976/: Resistance to pathogenic agents. In: Białobok, St.-Zelawski, W. /ed./: Outline of physiology of Scots pine. Warszawa, 331-342.p.
- Martinsson, O. /1986/: Historic background to the natural distribution of tree species in Scandinavia. SLU Umeå, Dept. For. Gen. Rapp. 6 /Kempe Symposium/ 281-288.p.
- Mayer /Mihályi/ Z. /1936/: A csonkamagyarországi erdeifenyőtelepitések származástani problémái a magvizsgálat szempontjából. Doktori értekezés, Sopron, 95 p.
- Mayo, O. /1983/: Natural selection and its constraints. Academic Press, N.Y. 145 p.
- Mátyás Cs. /1976/: Vorschläge und Gedanken zur Errichtung neuer Kiefern-Provenienzversuche. Előadás. IUFRO Erdeifenyő Munkacsoport ülése, Oslo, Norvégia. 7 p.
- Mátyás Cs. /1979a/: A Szovjetunió génkészletének hasznosítása hazánk erdőgazdálkodásában. Az Erdő 28. 9: 401-403.p.
- Mátyás Cs. /1979b/: Erdeink géntartalékai. In: Sterbetz I. /szerk./: Élő örökségünk. Mg. Kiadó, Budapest, 79-94.p.
- Mátyás Cs. /1979c/: Hazai erdeifenyő állományok öröklődő növekedési tulajdonságainak vizsgálata. Kandidátusi értekezés, Szombathely, 124 p.
- Mátyás Cs. /1981/: Kelet-európai erdeifenyő származások fenológiai változékonysága. Erdészeti Kutatások, 74: 71-79.p.
- Mátyás Cs. /1983/: An introduction to forest tree improvement. EFE Jegyzetkiadó, Sopron. 175 p.
- Mátyás Cs. /1985a/: A review of Ontario experiments of the all-range jack pine provenance test. Kut.jelentés, OMNR Ont. Tree Impr. and Forest Biomass Inst., Maple, Ont. 200 p.
- Mátyás Cs. /1985b/: Genetic zoning principles for jack pine and black spruce in the Northern Region. OMNR Report, Toronto, 22 p.
- Mátyás Cs. /1986/: Nemesített erdészeti szaporítóanyag-ellátás. Akadémiai Kiadó, Budapest, 135 p.
- Mátyás Cs. /1987/: A termőhelyi alkalmazkodás szerepe az erdőfelújításban. Előadás. ERTI Tud.Ülésszak, Budapest, 7 p.
- Mátyás Cs.-Yeatman, C.W. /1987/: A magassági növekedés adaptív változékonyságának vizsgálata *Pinus banksiana* populációkban. Magyar Genetikusok I. Orsz.Konf., MTA Budapest, 56-57.p.
- Mátyás Cs.-Harkai L. /1982/: Szovjet erdeifenyő populációk fiatalkori értékelése. Agrártudományi Közl. 41: 541-548.p.
- Matyas, C.-Yeatman, C.W. /1986/: Adaptive height response of jack pine populations in Ontario experiments. Kézirat. Petawawa, PNFI, 40 p.
- Mátyás V. /1958/: Erdészeti Maggazdálkodási Utasítás. Orsz.Erd. Főigazgatóság, Budapest, 179 p.
- Meadows, D. és tsai /1972/: Die Grenzen des Wachstums. Rowolt Verl. 180 p. /A Római Klub jelentése/
- Meinartovicz, L. /1979/: Genetic variation in some isozyme loci in Scots pine populations. Arb. Korn. 24: 91-104.p.

- Mikola, J. /1982/: Bud-set phenology as an indicator of climatic adaptation of Scots pine in Finland. *Silvae Fennica* 16: 2, 178-184.p.
- Mitton, J.B. et al. /1980/: Genetic differentiation in ponderosa pine along a steep elevational transect. *Silvae Gen.* 29: 100-103.p.
- Mitton, J.B.-Grant, M.C. /1980/: Observations on the ecology and evolution of quaking aspen in the Colorado Front Range. *Amer. J. Bot.* 67:202-209.p.
- Mohai J. /1986/: Genetika. Kislexikon. Natura, Budapest, 174 p.
- Moore, W.S. /1984/: Status and potential of jack pine in Ontario. COJFRC Jack pine symp. Timmins, 195 p.
- Morgenstern, E.K. /1978/: Range-wide variation of black spruce. *Can. J. For. Res.* 8: 463-473.p.
- Murray, G.-Skeates, D. /1985/: Variation in height of white spruce provenances after 10 and 20 years in five field tests. Proc. 29th Northeast. Forest Tree Impr. Conf., Div. For., N. Va. Univ., Morgantown, 82-89.p.
- Nagy A. /1981/: Polimorfizmus és adaptáció. In: Vida G. /ed./: Az evolúció genetikai alapjai. Natura, Budapest, 83-92.p.
- Namkoong, G. /1969/: Nonoptimality of local races. Proc. 10th South. Conf. on For. Tree Impr. Houston, Tex. 149-153.p.
- Namkoong, G. /1979/: Introduction to quantitative genetics in forestry. USDA For. Serv. Tech. Bull. No. 1588, Washington, 342 p.
- Nienstaedt, H. /1982/: Provenance testing and provenance test results. OMNR Tree Improvement W. shop, Toronto, 121-132.p.
- Nilsson, J.E. /red., 1985/: Skogsodlingsmaterial för harda nordliga lägen /Szaporítóanyag szélsőséges északi termőhelyekre/. SLU Rapport 4, 200 p.
- OECD /1974/: Scheme for the control of forest reproductive materials. OECD tanácsi határozat, 1974.március 5. Párizs /C/74/29/ 23 p.
- Oleksyn, J.-Giertych, M. /1984/: Results of a 70 years old Scots pine provenance experiment in Puławy, Poland. *Silvae Gen.* 33: 1, 22-27.p.
- O'Reilly, G.J. et al. /1985/: Isozyme Differentiation of upland and lowland *Picea mariana* stands in Northern Ontario. *Silvae Gen.* 34: 6, 214-221.p.
- Pagony H. /1981/: Adatok erdeifenyő származási és utódvizsgálatokban végzett tükcarcgombakár-felvételekről. Kézirat anyaga, 15 p.
- Patlaj, I.P. /1965/: Vlijanije geografičeskogo proiszhozhdenija szemjan na roszti i usztojcsivoszt' szoszni v kulturah szevernoj levoberezsnoj csaszti U.Sz.Sz.R. Disszertáció tézisek, Kiev. 27 p.
- Patlaj, I.N. /1973/: Geografičeskije kulturni szoszni obiknovennoj v Ukrainszkoj SzSzR. IUFRO Symp. Genetics of Scots pine, Kórnik, 1-25.p.
- Pásztor E. /1985/: A természet rendje és az evolúcióbiológia. In: Vida G. /szerk./: Az evolúciókutatás perspektívái. Natura, Budapest, 33-51.p.
- Pravdin, L.F. /1964/: Szoszna obiknovennaja. Izd. Nauka, Moszkva, 190 p.
- Prokazin, E.P.-Bogacsev, A.V. /1975/: Naszedsztvennaja adaptacija szoszni obiknovennoj k faktoram klimata i vozmozsosztii eje ocenki i prognozirovanii. Genetika, Szelekcija, Szemenovodszto. VNIILM, Puskinó
- Przybylski, T. /1972/: Variability of Scots pine of Polish provenance. *Arb. Kórnické, 17: 121-167.p.*

- Przybylski, T. és mtsai /1976/: Genetics of Scots pine /*Pinus silvestris* L. / Ann.Forestales, Zagreb 7: 59-105.p.
- Retkes, J. /1965/: Bewertungsmöglichkeiten von Kiefernklonen hinsichtlich ihrer Blühfähigkeit. Tag.Ber. D.A.L. Nr.69, Berlin, 97-102.p.
- Retkes J. /1968/: Az erdeifenyő nemesítése. In: Nemky E. /szerk./: Erdészeti növény nemesítés. Mg. Kiadó, Budapest, 254-256.p.
- Rohmeder, E.-Schönbach, H. /1959/: Genetik und Züchtung der Waldbäume. Parey, Berlin, 340 p.
- Rudin, D. /1986/: Developmental trends in the field of biochemical genetics of forest trees. 18th IUFRO World Congress, Div.2, Vol.II. Ljubljana, 577-588.p.
- Rudolph, T.D.-Yeatman, C.W. /1982/: Genetics of jack pine. Res.Pap. WO-38, USDA Forest Service, Washington, 64 p.
- Sarvas, R. /1972/74/: Investigations on the annual cycle of development of forest trees. Part I. and II. Comm. Inst. For. Fenn. 76.3.84.1
- Schoenike, R.E. /1975/: Geographic variation in jack pine. Univ. Minn. Agric. Expt. Stn. Techn. Bull. No.304, 40 p.
- Scholz, F. /1986/: Luftverunreinigungen, ein Umweltfaktor, der Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung vor neue Aufgaben stellt. Allg. Forstschr. 51/52: 1288-1295.p.
- Schmidt, W. /1936/: Neue Wege der Rassenforschung und Kiefernenerkennung. IX. Kongr. IUFRO, Budapest, 28 p.
- Schönborn, A. /1967/: Gibt es Bodenrassen bei Waldbäumen? Allg. Fzschr. 22: 294-296.p.
- Schröck, O. /1957/: Vergleichende Untersuchungen des Wachstumsganges an Einzelbäumen aus verschiedenen alten Kiefernbeständen. Arch. Fw., Berlin, 11/12.
- Schrum, G.M. /1975/: Genetic variances of Scots pine: environment and age effect. For. Sci. 330-339.p.
- Seal, H. /1964/: Multivariate Statistical Analysis for Biologists. Methuen et Co. London, 207 p.
- Solymos R. /1986/: A gyorsan növő faállományok szerepe az erdőállománygazdálkodás és a faellátás fejlesztésében. Az Erdő 3: 110-116.p.
- Spitters, C.J.T. /1980/: Competition effects within mixed stands. In: Hurd, R.G. et al. /ed./: Opportunities for increased crop yields. Pitman Publ., Boston, 219-231.p.
- Staszkievicz, J. /1961a/: Variability of present day and fossil cones of Scots pine. Fragm. Flor. et Geobot. 7, 1. /non vidi/
- Staszkievicz, J. /1961b/: Biometric studies on the cones of *Pinus silvestris* L. growing in Hungary. Acta Bot. In: Majer, 1984.
- Steiner, K.C. /1979/: Patterns of variation in budburst timing among populations in several *Pinus* species. Silvae Gen. 28. 5-6:185-193.p.
- Stern, K.-Roche, L. /1974/: Genetics of forest ecosystems. Springer Verl. Berlin, 330 p.

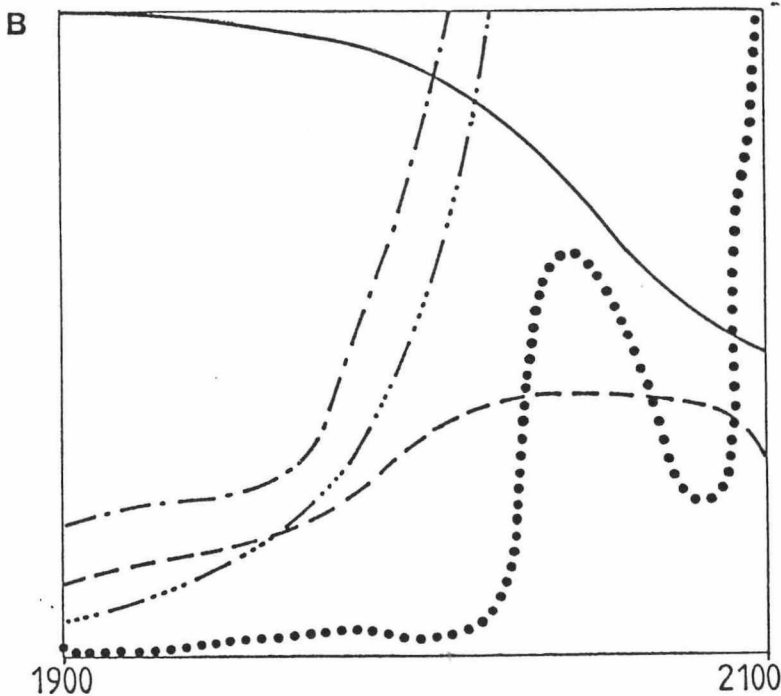
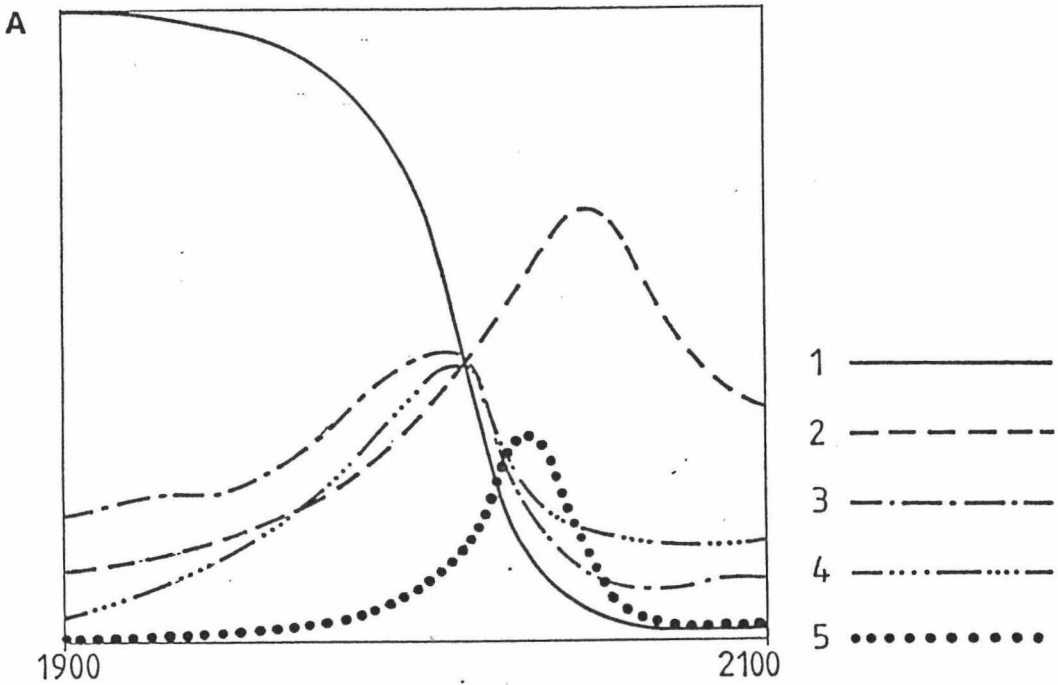
- Sulgin, V.A. /1975/: Geograficseszkaja izmencsivoszty nyekotorih priznakov i szvojszstv szoszni obiknovennoj v uszlovijah Komi ASzSzR. In: Genetika, szelekciya, szemenovodszstvo i introdukciya lesznih porod. Moszkva, 163-176.p.
- Szepesi A. /1985/: Az erdőfelújítások helyzetének értékelése. Az Erdő 34: 5, 194-201.p.
- Tigerstedt, P.M.A. és mtársai /1982/: Competition and neighbouring effect in a naturally regenerating population of Scots pine. Silva Fennica Vol. 16: 2, 122-129.p.
- Timofejev, V.P. /1974/: Sztarejsij opit geograficseszkih kultur szoszni obiknovennoj. Leszn.Hozj. 8: 31-38.p.
- Tocci, A. /1976/: Esperienze sulle provenienze del pino silvestre /Pinus silvestris L./ /Kiséretek erdeifenyő származásokkal/. Annali dell Inst. Speri. per la Selvicoltura. Arezzo. VII: 205-229.p.
- Tompa K. /1977/: Erdészeti növénynevelés. EFE Jegyz.soksz., 188 p.
- Tompa K. /1980/: Az erdészeti növénynevelés genetikai alapjairól. Erd. Faip.Közl. 2: 41-51.p.
- Tompa K.-Tuskó L. /1967/: Származás-kutatás. Erd. és Faip.Egyetem Közl. 4.sz. Sopron
- Tóthmérész B. /1985/: Az evolúció új típusú modelljeiről. In: Vida G. /szerk./: Az evolúciókutatás perspektívái. Natura, Budapest, 9-32.p.
- Turesson, G. /1922/: The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, 3. Cit. in: Bialobok, 1976.
- Vaartaja, O. /1959/: Evidence of photoperiodic ecotypes in trees. Ecol. Monogr. 29: 91-111.p.
- Vavilov, N.I. /1951/: The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. /Hasonmás kiadás/ Ronald Press, New York, 364 p.
- Vida, G. /1978/: Genetic diversity and environmental future. Env.Cons. 5: 2, 127-132.p.
- Vida G. /1981/: Elemi evolúciós változás a populációban. In: Vida G. /ed./: Az evolúció genetikai alapjai. Natura, Budapest. 53-82.p.
- VNIILM /1987/: Materiali harakterizujuscšie szovjetszkie ekotyipi szoszni obiknovennoj ... Az ERTI Kámoni Arborétumának átadott adatdokumentáció. 70 p. Kézirat
- Walter, H. /1975/: Klimadiagramm-Karten. Fischer Verl. Stuttgart. 40 p. + atlasz
- Wareing, P.F. /1951/: Further photoperiodic effects in Pinus silvestris. Physiol.Plant. 4. 41-56.p.
- Weisgerber, H. /1976/: Zum Handel mit Forstpflanzen und Samen in der EG. Holz Zentralblatt No. 67.
- Weisgerber, H. /1981/: Das neue Gesetz über forstliches Saat- und Pflanzgut. Forst u. Holzwirt 36. Heft 15.
- Wells, O.O. /1969/: Results of the southern pine seed source study through 1968-69. Proc., 10th South.Conf. For. Tree Impr., Houston, Tex. 117-129.p.

- White et al. /1979/: Effects of provenance, year, and planting location on bud-burst timing of Douglas fir. For.Sci. 25. 1: 161-166.p.
- Wiedermann,E. /1930/: Die Versuche über den Einfluss der Herkunft des Kiefernnsamens. Zschr. f. Forst- und Jagdwesen, 62. /cit. in: Giertych, 1979/
- Wilkinson,R.C. /1982/: Height growth performance of white spruce provenances in central Maine. OMNR Tree Impr. Workshop, Toronto, 133-139.p.
- Wilusz,W.-Giertych,M. /1973/: Genetic effects of classical silviculture. Int.Symp. on Genetics of Scots pine. 7 p. Kórnik, PAN.
- Wricke,G. /1962/: Über eine Methode zur Erfassung der ökologischen Streubreite in Feldversuchen. Z. Pfl.-züchtung 47, 92-96.p.
- Wright,J.W. /1962/: Genetics of forest tree improvement. FAO, Rome, 400 p.
- Wright,J.W.-Baldwin,H.I. /1957/: The 1938 IUFRO Scots pine provenance test in New Hampshire. Silvae Gen. 6: 2-14.p.
- Wright,J.W.-Bull,I.W. /1963/: Geographic variation in Scotch pine. Silvae Gen. 12, 1: 1-25.p.
- Wright,J.W. et al. /1966/: Performance of Scotch pine varieties in the North Central Region. Silvae Gen. 15: 4, 101-110.p.
- Wright,J.W. et al. /1976/: Scotch pine varieties for Christmas tree and forest planting in Michigan. Res.Rep.Mich.State Univ.Agr.Expt. Sta. No. 293.
- Zobel,B.J.-Kellison,R.C. /1978/: The rate of growth syndrome. Silvae Gen. 27 /3/4/ 123-124.p.
- Yazdani,R. /1985/: Genetiken bakom självföryngring av tall /Az erdeifenyő természetes ujulatának genetikája/. SLU Umeå, Plant Phys. Dept. Rapport 4. 20 p.
- Yeatman,C.W. /1966/: Geographic variation in jack pine seedlings. Ph.D. fokozat disszertáció. Yale Egyetem. 54-128.p.
- Yeatman,C.W. /1974/: The jack pine genetics program at Petawawa Forest Experiment Station, 1950-1970. Dept. of Env., Can.For. Serv.Publ. No. 1331. 30 p.
- Yeatman,C.W. /1975/: A progeny test of Ottawa Valley jack pine - 6 years results. Proc. 9th Centr.States For. Tree Impr. Conf., 71-84.p.



Természetes eredetű banksfenyő
állomány Észak-Ontarióban, gla
ciális eredetű talajon, kora k
80 év /fotó: Mátyás Cs., 1985/

FÜGGELÉK



I. függelék. A Meadows és társai /1972/ által kidolgozott számítógépes világmodell két grafikonja.

A/ "Standard" változat: a szimulációs programba az 1900-1970-es tényadatokat táplálták be. Az extrapolálás elve, hogy lényeges fizikai, gazdasági és társadalmi változások nem várhatók.

B/ Módosított szimulációs program: az extrapolálás alapja, hogy kimeríthetetlenek a nyersanyagkészletek, a környezetszennyezés ellen rendszabályokat vezetnek be, a születésszabályozás tökéletesen sikerül, ugyanakkor a mezőgazdasági és ipari termelés folyamatosan növekszik.

1 = nyersanyagtartalékok; 2 = lakosság létszáma; 3 = egy főre eső élelmiszer;
4 = egy főre eső ipari termelés; 5 = környezetszennyezés

II. függelék. A károni származási mintaterületen eltelepített szovjet erdeifenyő populációk származása, földrajzi és klimatikus adatai /utóbbiak Lydolph, 1977 nyomán/

Szovjet nyilván-tartási szám	S z á r m a z á s i h e l y terület, köz-társaság	v á r o s, k ö z s é g	Földrajzi szélesség	hosszuság	Januári középhő-mérsékl. / ^o C/	Fagy-mentes napok száma	Átlagos évi csapadék /mm/	Juliusi középhő-mérsékl. / ^o C/
1	2	3	4	5	6	7	8	9
35	Zsitomir	Olevszk	51°05'	27°40'	-6	155	700	18,5
37	Kiev	Boriszpolszk	50°30'	31°00'	-6	165	670	19,0
38	Szumi	Szvezsa	51°10'	34°40'	-7	158	670	19,0
39	Cserkasszi	Cserkasszi	49°21'	32°00'	-6	165	610	21,0
40	Donyeck	Szlavjanszk	49°03'	37°50'	-7	165	600	21,5
54	Tambov	Szosznovka	53°13'	41°22'	-10	152	630	20,0
55	Voronyezs	Voronyezs	51°36'	39°16'	-9	158	620	21,0
60	Rosztov	Vesenszkaja	49°41'	41°45'	-9	165	500	22,5
43	Moszkva	Orehovo-Zujevo	55°48'	38°25'	-10,5	137	710	18,0
29	Gomel	Leninszk	52°15'	34-00	-9	152	680	19,0
7	Moszkva	Ramenszk	55°30'	39°00'	-11	137	700	18,0
44	Vladimir	Kovrov	56°24'	41°20'	-12	134	700	18,0
45/A	Gorkij	Gorogyec	56°38'	43°36'	-12	134	680	18,0
46	Gorkij	Pervomajszk	54°52'	43°52'	-12	138	650	19,0
25	Lett SzSZK	Jaunelgava	56°30'	25°00'	-5	145	750	18,0
28	Vityebszk	Rosszoni	56°18'	28°43'	-7	138	760	17,5

II. függelék folytatása

1	2	3	4	5	6	7	8	9
24	Észt SzSZK	Elva	58°16'	26°25'	-5	165	710	16,5
22	Pszkov	Pszkov	57°49'	28°22'	-7	135	740	17,0
23	Novgorod	Kresztci	58°18'	32°26'	-8	120	740	17,0
48	Kosztroma	Kosztroma	57°48'	40°53'	-12	115	800	17,0
62	Volgograd	Kaminsin	50°06'	45°25'	-11	157	490	23,0
57	Penza	Nikolszk	54°42'	46°18'	-12	135	590	20,0
59	Uljanovszk	Melekevszk	55°00'	48°00'	-13	133	590	20,0
69	Baskir ASzSZK	Djutjuli	55°30'	54°50'	-15	123	570	19,0
70	Baskir ASzSZK	Duvan	55°20'	57°00'	-15,5	123	600	19,0
71	Baskir ASzSZK	Beloreci	53°57'	58°27'	-16	115	630	19,0
72	Baskir ASzSZK	Zilair	52°10'	57°30'	-16	110	600	19,0
4	Arhangelszk	Pleszeck	62°41'	40°12'	-13	100	800	16,5
9	Vologda	Totyma	59°58'	42°47'	-13	105	790	16,5
19	Leningrád	Liszin	60°15'	30°00'	-8	135	700	17,5
66/A	Kirov	Verhnye-Kamszk	59°00'	50°06'	-15	108	750	18,0
67	Udmurt ASzSZK	Glazov	58°09'	52°46'	-15	115	650	18,5
15	Karél ASzSZK	Prjazsa	61°41'	33°48'	-10	120	750	16,0
77	Szverdlovszk	Tavda	58°06'	65°08'	-19	104	560	17,0
78	Szverdlovszk	Verhnye-Szaldin.	58°00'	60°40'	-19	95	590	16,5
82	Szverdlovszk	Berezovka	56°59'	60°50'	-17	105	550	18,0
79	Kurgan	Kurgan	55°32'	65°09'	-18	118	278	17,5
123	Kusztanaj	Kusztanaj	53°10'	63°45'	-17,8	117	268	16,5
124	Kocsetav	Szucsinszk	53°03'	70°07'	-17	122	300	20,0

II. függelék folytatása

1	2	3	4	5	6	7	8	9
86	Novoszibirszk	Szuzun	53°56'	82°24'	-17,7	116	464	19,6
90	Altaj	Altaj	51°56'	85°27'	-17,7	116	464	19,6
92	Altaj	Sebalino	51°14'	85°44'	-17,7	116	464	19,6
125	Szemipalatyinszk	Beszkaracsajszk	47°00'	82°00'	-14	140	350	20,0
98	Krasznojarszk	Tastip	52°58'	89°47'	-20,3	116	316	19,7
105	Tuvai ASzSK	Tandinszk	51°50'	94°15'	-22	95	450	17,0
111	Burját ASzSK	Horinszk	52°08'	109°47'	-25,4	102	246	19,4
94	Krasznojarszk	Bogucsani	58°23'	97°26'	-22	103	470	17,8
107	Irkutszk	Uszty-Kut	56°53'	105°53'	-24	96	417	18,0
108	Irkutszk	Bratszk	56°24'	101°42'	-24	96	417	18,0
119	Amur	Szvobodnij	51°23'	128°00'	-24	144	534	21,5
122	Habarovszk	Ajan	56°31'	138°04'	-24,5	107	378	5,6
Összehasonlításul:								
Pornópáti			47°10'	16°30'	-1,6	194	680	19,8

Megjegyzés: A jegyzékben csak a nagy valószínűséggel helyesen megjelölt származások szerepelnek

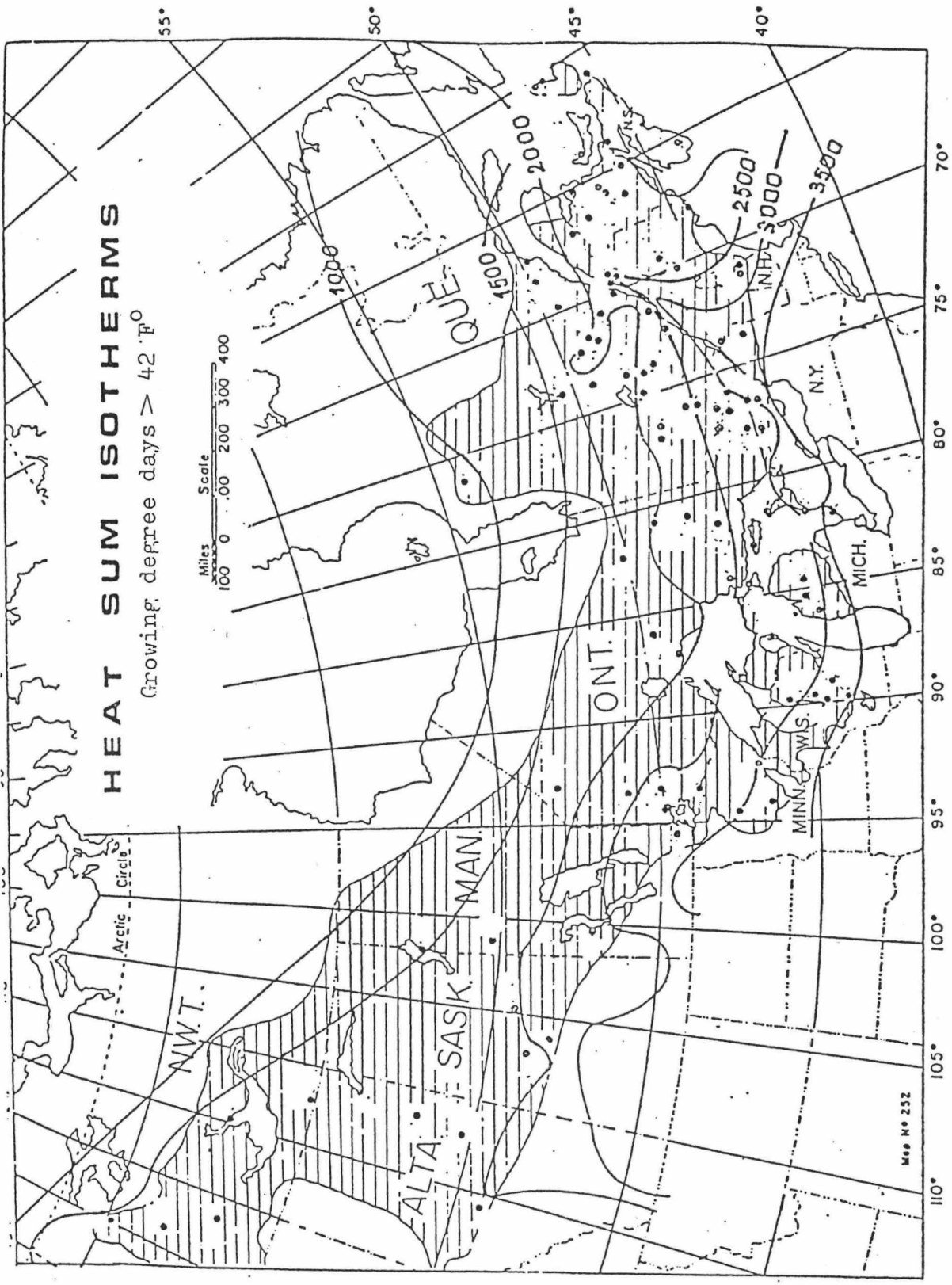
II. függelék folyt. A kámoni származási mintaterületben szereplő,
nem szovjet eredetű populációk adatai

Import törzs-könyvi szám	Behozatal éve	Ország, tartomány, községhatár, talajviszonyok	Tszf. magasság /m/	Földrajzi szélesség	hosszuság
18	1972	Szlovénia, Kranj környéke "Pri konjedercu" öntéstalaj	380	46°16'	14°21'
19	1972	Bosznia, Kuprevsko planina, Prušacka rijeka 38 b. rendzina	1300-1346	44°04'	17°20'
41	1973	Lengyelország, Ruciane /Mazuria/	145	53°51'	21°31'
66	1975	Anatólia, Çataçik Degirmendere	1500	31°05'	39°57'
68	1975	Belgium, Groenendaal, elit plantázsmag		50°30'	4°00'
144	1976	Csehország, Krnov-Cvilin /Opava/ II/B/46 j		50°05'	17°45'
148- 149	1976	Szlovákia, Záhorje, Malacky /Malacka/ Bazantnica kopca 85 A		48°30'	17°05'
-	-	Pornóapáti /szelektált oltványok keveréke/		47°15'	16°30'
-	-	Bajcsa /Zalai EFAG kommersz magja/		46°25'	17°00'
-	-	Veszprém /MN Eg. kommersz magja/		47°10'	18°00'

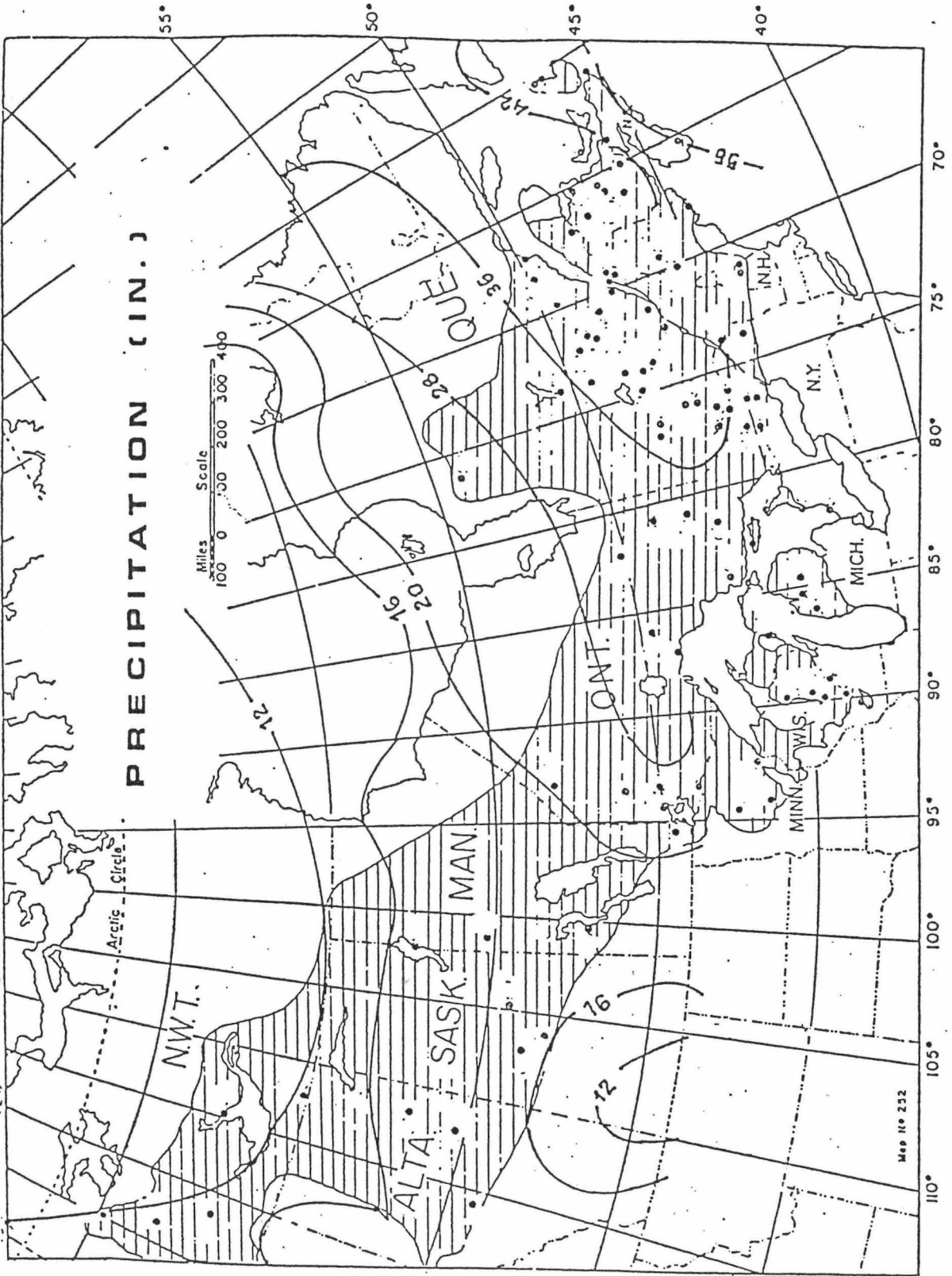
III. függelék. Wright-féle európai erdeifenyő "rasszok" átlagolt adatai /Wright 1966-os adataiból számítva;
 • klímaadatok Lydolph 1977 és Walter 1975 térképanyagából/

"Rassz" név	Relatív magasság 5-7 éves korban /%	'Szinárnyalat télen	Neodiprion fertőzés /%	Tűhossz /cm/ cseretertben	Évi közép-hőmérséklet /°C/	Hónapok száma 0° alatti		Földrajzi szélesség	Csapadék /mm/	Tszf. magasság /m/
						havi	napi			
						átlaggal				
lapponica	44	1,3	0,2	5,4	-0,38	8	10	66,5	509	258
septentrionalis	76	2,0	2,4	5,6	4,38	6	9	61,0	567	103
uralensis	97	1,4	3,2	6,8	0,08	7	10	58,0	659	342
rigensis	94	2,5	6,1	5,8	5,55	5	8	58,0	549	53
polonica	116	3,8	19,1	7,3	6,73	4,5	7,5	54,0	627	135
borussica	121	5,1	20,6	7,5	8,68	3,5	7,5	52,5	586	73
hercynica	122	5,1	19,5	7,1	9,38	3,3	7,3	49,0	465	310
hagenensis	131	6,2	25,7	7,4	10,03	2,3	7,3	49,7	670	117
pannonica	122	5,5	20,1	7,2	9,45	4	7	47,0	640	224
"N. Italy"	111	5,7	11,6	6,9	12,50	2	5,5	46,5	1109	/193/
illyrica	108	6,1	18,7	6,4	10,15	3	7	44,0	932	630
scotica	93	6,4	6,5	4,9	7,95	2	8	56,7	1218	125
iberica	80	8,2	10,6	5,1	11,45	1	6	42,0	712	797
aquitana	92	7,9	9,6	5,0	11,90	1	7	44,5	765	307
rhodopaea	94	6,9	9,3	5,8	15,35	0	4,5	40,5	617	/88/
"Anglia"	131	7,0	26,5	-	-					

Megjegyzés: a zárójelben közölt tszf. magasságok feltehetően nem az állományra vonatkoznak



IV. függelék. Hőösszegviszonyok / Fahrenheit fokban / a banksfenyő elterjedési területén, a kanadai Climate Normals nyomán / Máttyás, 1985a /



V. függelék. Csapadékviszonyok /inch-ben/ a banksfenyő elterjedési területén, a kanadai Climate Normals nyomán /Mátyás, 1985a/

VI. függelék. A részletesebb elemzésbe vont 57 banksfenyő származás adatai /Mátyás-Yeatman, 1986/

S z á r m a z á s		Földrajzi		Hősszeg 5°C felett	Csapadék mm
száma	n e v e	szél. /decimális fok/	hossz.		
23	Upper Jay, N.Y.	44.3	73.8	2300	980
31	Taillon Penninsula, Qué.	48.7	72.0	1380	906
32	Alex River, Qué.	48.9	71.7	1370	906
33	Lake Valade, Qué.	47.3	73.9	1340	950
34	Manouan Lake, Qué.	47.7	74.1	1300	940
35	Downs Lake, Qué.	48.0	74.2	1240	930
36	Ducharme River, Qué.	49.4	74.0	1100	1000
37	Lac des Lautres, Qué.	49.6	72.2	1200	970
38	Mistassini Post, Québ.	50.4	73.9	1100	899
39	Twin Lakes, Ont.	44.7	77.9	2000	880
40	Clare River, Ont.	44.6	77.0	2030	890
41	Kaladar, Ont.	44.7	77.1	2030	890
42	Douglas, Ont.	45.5	76.9	2000	850
43	Constance Bay, Ont.	45.5	76.7	2040	846
44	Fort Coulonge, Qué.	45.9	76.7	2000	770
45	York River, Qué.	45.2	77.7	1800	786
46	Petawawa, Ont.	45.8	77.4	1900	812
47	Harry Lake, Qué.	46.4	76.2	1780	870
48	Baskatong Lake, Qué.	46.8	76.1	1640	947
49	Capitachouan R., Qué.	47.8	76.7	1380	950
50	Lac Villebon, Qué.	47.9	77.3	1410	970
51	McKinnon Lake, Qué.	48.0	75.4	1320	950
53	Kanaupscow Lake, Qué.	54.0	79.1	720	660
54	Kettle Point, Ont.	43.2	81.9	2350	834
55	Clark Point, Ont.	44.1	81.8	2200	866
56	Wasaga Beach, Ont.	44.5	80.0	2000	858
57	Miller Lake, Ont.	45.3	81.4	1700	808
58	Silver Water, Ont.	45.9	82.9	1700	830
59	Dunbar Forest, Mich.	46.4	84.2	1650	759
60	Goulais River, Ont.	46.8	84.0	1500	830
61	Benny, Ont.	46.8	81.6	1500	840
62	Gowganada Lake, Ont.	47.7	80.7	1460	800
63	Nellie Lake, Ont.	48.8	80.8	1390	779
64	Smoky Falls, Ont.	50.1	82.2	1350	808
65	Lone Rock, Wis.	43.6	90.2	2400	848
66	Wisconsin Dells, Wis.	43.8	89.8	2300	792
67	Nekoosa, Wis.	44.3	89.7	2200	787
68	Waupaca, Wis.	44.3	89.0	2150	749
69	Mosinee, Wis.	44.8	89.7	2100	836
70	Nokomis, Wis.	45.6	89.8	1970	810

VI. függelék folytatása

S z á r m a z á s		Földrajzi		Hőösszeg 5°C felett	Csapadék mm
száma	n e v e	szél. /decimális fok/	hossz.		
71	Freeoil, Mich.	44.1	86.1	2270	747
72	Fife lake, Mich.	44.6	85.4	2150	795
73	Marl Lake, Mich.	44.5	84.7	2090	826
74	" " "	44.5	84.8	2090	826
75	Gladstone, Mich.	46.0	86.5	1840	688
76	Terrace Bay, Ont.	48.8	87.4	1200	860
77	Caramat, Ont.	49.6	86.0	1300	760
78	Brainerd, Minn.	46.3	94.2	2150	696
79	Cloquet, Minn.	46.7	92.5	1970	757
80	Cass Lake, Minn.	47.3	94.6	1970	642
81	Fort Frances, Ont.	48.8	93.5	1720	696
82	Kenora, Ont.	49.8	94.5	1680	623
83	Hadashville, Man.	49.5	95.7	1620	573
84	Vermillion Bay, Ont.	49.9	93.3	1600	697
85	Sandy Lake, Ont.	53.1	93.2	1200	508
86	Red Lake, Ont.	51.0	94.1	1530	588

VII. függelék. A bugaci IUFRO erdeifenyő származási kísérlet
parcellaátlag-adatai. 1982 őszi állapot
 /Harkai L. felvételéből/

Származás	G /m ² /	V /m ³ /	N /db/	Törzsosztály [%/	
				I.	II.
Val di Fiemme /I/	2,641	27,67	63	16	35
Petkus /DDR/	2,145	21,07	51	11	30
Pförtén /PL/	2,323	23,02	57	12	24
Ljuboml /SU/	2,370	22,62	73	3	27
Griva /SU/	1,433	12,99	46	9	30
Elmstein /D/	2,672	25,46	76	1	26
Zellhausen /D/	2,449	25,98	48	6	30
Mustjeki /SU/	1,450	13,68	50	8	31
Rudczany /PL/	2,059	20,19	55	14	20
Diever /NL/	2,190	21,07	53	5	22
Vecmokasz /SU/	1,396	12,62	48	11	32
Lenti /H/	/0,814/ ^x	/7,73/ ^x	/28/ ^x	4	11
Göddenstädt /D/	2,075	19,68	52	12	27
Tinoava /R/	1,766	15,19	67	1	18
Herselt /B/	1,405	13,66	41	5	29
Åsnes /N/	1,659	15,09	53	4	32
Sääminki /SF/	1,189	10,02	43	2	12
Kistalmács /R/	1,529	13,45	67	6	16
Hvitsand /S/	0,467	4,18	14	-	14

^xcsak fél parcellaméret!

VIII. függelék. Erdeifenyő származások magassági növekedése a kámoni mintaterületen

Szám	Származás helye	Átlagmagasság /cm/				5 legmagasabb egyed 11 éves korban	
		1 éves	4 éves	8 éves	11 éves		
k o r b a n							
1	2	3	4	5	6	7	
P	Pornóapáti	H	7,4	86,6	327	513	552
B	Bajcsa	H	7,0	89,6	290	443	502
V	Veszprém	H	8,2	62,2	293	508	540
Magyar /kontroll/			7,5	79,5	303	448	531
68	Groenendaal	B	-	65,4	263	420	452
144	Krnov	CS	-	70,0	291	448	526
148	Malacka	CS	-	60,0	216	347	468
Csehszlovákia				65,0	253	398	497
18	Kranj	YU	-	59,0	250	424	484
19	Kupreško Pl.	YU	-	72,0	237	364	432
Jugoszlávia				65,5	243	394	458
66	Çataçik	TR	-	40,4	150	245	266
35	Olevszk /Ny-Ukrajna/		8,0	90,6	290	470	534
37	Boriszpolszk	SU	10,2	69,6	268	432	468
38	Szveusza	SU	10,6	79,0	295	472	510
39	Cserkasszi	SU	10,6	89,0	320	523	618
Ukrán sztyepp			10,5	79,2	294	476	532
40	Szlavjanszk /eredete azonosíthatatlan/	SU	10,1	71,0	162	247	330
54	Szosznovka	SU	7,5	63,0	256	407	456
55	Voronyezs	SU	6,0	95,0	309	500	554
60	Vesenszkaja	SU	6,4	85,0	307	468	514
Don völgye			6,6	81,0	291	458	508
43	Orehovo-Z.	SU	6,9	73,0	260	419	448
29	Leninszkij	SU	8,5	75,0	280	458	532
Elegyes erdőzóna			7,7	74,0	270	439	490

VIII. függelék folytatása

1	2.		3	4	5	6	7
7	Ramenszk	SU	3,9	55,2	204	345	492
44	Kovrov	SU	6,9	71,6	270	395	482
45/A	Gorodec	SU	6,0	53,6	215	360	432
46	Pervomajszk	SU	5,6	77,6	252	416	458
Közép-Oroszország			5,6	64,5	235	379	466
41	Mazuria	PL	-	76,4	295	466	518
25	Jaunelgava	SU	6,8	58,2	222	386	426
28	Roszzoni	SU	8,2	59,6	225	384	428
24	Elva	SU	4,7	66,8	214	394	446
Baltikum			6,6	65,3	239	408	455
22	Pszkov		3,3	65,0	235	389	448
23	Kresztci		3,5	50,0	211	359	426
48	Kosztroma		3,2	60,6	211	361	418
Déli tajga			3,4	58,5	219	370	431
62	Kamisin		4,1	79,6	278	436	490
57	Nikolszkij		3,3	68,0	241	387	454
59	Melekevszk		3,6	72,6	262	402	440
Volga völgye			3,7	73,4	260	408	461
69	Djutjuli		3,8	60,6	215	371	416
70	Duva		2,5	52,2	171	314	394
71	Beloreci		3,0	58,6	199	313	398
72	Zilair		2,2	47,2	154	206	278
82	Berezovo		2,6	58,0	193	320	404
Baskiria			2,6	55,4	186	305	378
4	Pleszeck		2,5	31,0	147	240	350
9	Totyma		2,3	48,6	183	271	344
19	Liszin Nosz'		2,0	56,6	206	329	398
66/A	Verhnye Kamszk		2,3	68,6	253	385	462
67	Glažov		2,6	61,2	214	362	416
Középső tajga			2,3	53,2	214	317	394
15	Prjazsa		1,6	39,0	142	199	278
77	Tavda		2,1	36,8	136	293	284
78	Verh. Szaldinszk		1,8	38,6	127	119	224
Északi tajga			1,8	38,1	135	204	262

VIII. függelék folytatása

1	2	3	4	5	6	7
79	Kurgan	3,3	66,6	221	352	410
123	Kusztanaj	6,4	67,6	209	329	384
124	Szucsinszk	4,3	62,5	198	248	362
Kazah sztyepp		4,7	65,6	209	310	385
86	Szuzun	3,9	60,4	220	364	426
90	Altajszkij	3,7	74,4	202	321	373
92	Sebalino	5,3	61,2	212	299	344
125	Beszkaracsajszk	4,1	65,8	183	272	328
Altáj hegység		4,3	65,5	204	314	368
98	Tastip	3,0	66,4	182	301	348
105	Tandinszk	3,8	61,2	212	283	322
111	Horinszk	3,2	51,2	155	249	292
Szajan hegység		3,3	59,6	183	278	321
94	Bogucsani	2,2	42,0	148	162	284
107	Uszty-Kut	2,2	52,6	190	269	366
108	Bratszk	2,2	39,4	141	188	240
Közép-Szibéria		2,2	44,7	160	206	297
119	Szvobodnij	2,7	43,0	155	292	332
122	Ajan	2,4	24,0	34	+	+
Távol-Kelet		2,6	33,5	95	/292/	/332/
Főátlag		4,71	62,39	219,69	353,98	431,05

Megjegyzés. Az összeállításban szereplő szovjet körzetek /pl. "déli tajga"/ kialakítása a populációk hasonlóság-elemzése alapján történt és természet-szerűleg önkényes. A körzethatárok a 6. ábrán láthatók.

IX. függelék. A Kurov-i Erdőgazdaságban létesített erdeifenyő származási kísérlet 10 éves kori magassági növekedése /VNIILM Intézet által felvett mérések alapján/
/Zónabeosztás VNIILM szerint/

Erdőzóna	Populáció minta /db/	H átlag /cm/	A helyi pop. át- lagában /%/	Szórás /cm/	C.V. /%/	Megmaradás /átlag %/
Északi tajga	1	284,0	71,0	-	-	74
Középső tajga	7	355,9	89,0	44,3	12,4	74
Déli tajga	2	357,0	89,2	/1,4/	/0,4/	77
Tajga átl.:	10	348,9	87,2	42,8	12,3	75
Baltikum	2	336,0	84,1	/48,1/	/14,3/	57
Ny-i körzet	12	391,2	97,8	39,3	10,0	78
Középső körzet	4	389,5	97,4	10,5	2,7	80
Keleti körzet	3	368,7	92,2	17,2	4,7	88
Elegyes erdők átl.:	21	382,4	95,6	36,2	9,5	78
Ny-i körzet	4	416,3	104,1	49,2	11,8	78
Középső körzet	4	402,3	100,6	23,2	5,8	80
Lombos erdők átl.:	8	409,3	102,3	36,4	8,9	79
Ny-i körzet	9	363,0	90,8	26,4	7,3	78
Középső körzet	6	386,3	96,6	32,0	8,3	70
D-i körzet	2	353,0	88,3	/4,3/	/1,2/	75
Erdősztyepp átl.:	17	370,0	92,5	28,9	7,8	75
Középső körzet	1	417,0	104,2	-	-	66
Nyugati körzet	2	/278,0/	/69,5/	/33,9/	/12,2/	49
Keleti körzet	2	386,5	96,6	/24,7/	/6,4/	75
Déli körzet	2	398,0	99,5	/28,3/	/7,1/	61
Izolált erdőfoltok	1	268,0	67,0	-	-	68
Sztyepp átl.:	8	/351,3/	/87,8/	/67,0/	/19,1/	65
Az öt európai fő zóna körzeteinek átlagában:		361,8	90,4	46,5	12,8	
Közép-Ural	3	311,3	77,8	43,8	14,1	83
Dél-Ural	5	315,6	78,9	31,2	9,8	71
Ural átl.:	8	314,0	78,5	33,3	10,6	76
Nyugat-Szibéria	4	343,5	85,9	23,1	6,7	77
Közép-Szibéria	2	342,5	85,6	/19,1/	/5,6/	84
K-Szibéria /Jakutia/	1	241,0	60,3	-	-	70
Távolkelet	1	255,0	63,8	-	-	64
Kontroll: Moszkva /Elegyes erd., középső körz./		400,0	100,0	-	-	87

Zárójelben: bizonytalan ill. nem megfelelően értékelhető adatok

X. függelék. Az Orehovo-Zujevo-ban létesített erdeifenyő származási kísérlet
18 éves kori magassága /VNIILM Intézet által felvett adatok alapján/
/Zónabeosztás: VNIILM szerint/

Erdőzóna	Popu- lációk száma /db/	Átlagmagasság		Populációk közötti szórás /%/	Populáción belüli át- lagolt szó- rás /%/
		cm	a helyi popu- láció rel. %-ában		
Északi tajga	5	633,9	92,6	11,2	10,6
Déli tajga	11	709,9	103,7	4,5	9,6
Tajga átl.:	16	686,1	100,3	8,4	9,9
Baltikum	2	747,0	109,2	/3,7/	8,8
Ny-i körzet	4	751,4	109,9	3,1	14,6
Központi körzet	6	715,1	104,5	7,4	9,5
Elegyes erdők átl.:	12	737,0	107,9	5,7	11,0
Ny-i körzet	2	730,8	106,8	/4,0/	11,4
Központi körzet	3	753,9	110,2	2,7	7,9
Lombos erdők átl.:	5	744,7	108,5	3,3	9,2
Ny-i körzet	2	732,5	107,1	/3,7/	8,6
Központi körzet	6	765,1	111,8	5,3	8,9
Keleti /Kazah/ k.	1	650,0	95,0	-	5,0
Erdősztyepp átl.	9	745,0	108,9	6,8	8,5
Ny-i körzet	2	742,4	108,5	8,1	8,0
Központi körzet	3	750,9	109,8	3,6	5,5
Déli körzet	6	738,0	107,9	8,7	9,3
Keleti körzet	8	700,5	102,4	3,6	8,9
Izolált erdőfoltok	1	605,8	88,6	-	7,7
Sztyepp átl.:	20	718,8	105,1		8,4
Az öt európai fő zóna körzeteinek átlagában:		715,1	104,6	6,7	9,0
Északi Kaukázus	1	476,5	69,7	-	-
Déli Ural	1	666,9	97,5	-	-
Köz. Ural	6	640,1	93,6	24,9	3,9
Urali erdők átl.:	7	644,0	94,1	24,9	3,9
Nyugat-Szibéria	4	682,6	99,8	50,3	7,4
Közép-Szibéria	19	659,9	96,5	43,3	6,6
K-Szibéria /Jakutia/	1	475,2	69,5	-	-
Távolkelet		636,5	93,0	27,3	4,3
Kontroll: Moszkva /Elegyes erd., középső körz./		684,1	100,0	-	-

XI. függelék. Az Ontario-i banksfenyő származások variancia-
analízisének eredményei

Kísérleti helyszín	Tényező	FG	M _Q	F	Főátlag
Petawawa	Ismétlés	8	13 067,88	5,30	632,69
	Származás	98	67 603,18	27,41	
	Maradvány	761	2 466,09		
Turkey Point	Ismétlés	6	15 064,73	6,47	552,44
	Származás	80	53 345,34	22,90	
	Maradvány	456	2 329,11		
Swastika	Ismétlés	9	16 812,67	6,87	545,48
	Származás	67	24 217,12	9,90	
	Maradvány	581	2 446,11		
Fraserdale	Ismétlés	9	40 335,02	12,85	481,95
	Származás	56	22 776,68	7,26	
	Maradvány	472	3 139,15		
Espanola	Ismétlés	7	5 375,62	3,45	362,96
	Származás	38	6 172,51	3,96	
	Maradvány	254	1 557,98		
Caramat	Ismétlés	7	22 537,32	11,77	490,66
	Származás	38	18 481,39	9,65	
	Maradvány	259	1 914,90		
Kakabeka Falls	Ismétlés	5	16 944,30	7,06	502,64
	Származás	71	20 683,04	8,62	
	Maradvány	307	2 398,66		
Red Lake	Ismétlés	7	11 374,55	4,88	442,25
	Származás	45	16 836,63	7,22	
	Maradvány	306	2 330,71		

Minden varianciatényező, minden kísérletben 0,1 %-os szinten szignifikáns.

TREATMENT MEANS IN DESCENDING ORDER

TR. NO.	TR. MEAN	RANK
6000	623.6834	1 A
7000	612.9935	2 AB
6300	612.7800	3 AB
6200	606.0100	4 ABC
4800	605.4600	5 ABC
7900	601.1833	6 ABCD
3100	600.3200	7 ABCDE
8100	600.1617	8 ABCDE
6100	599.0599	9 ABCDE
4500	598.3410	10 ABCDE
4600	589.8784	11 ABCDEF
8000	589.1851	12 ABCDEF
3700	585.0300	13 ABCDEFG
3500	584.0100	14 ABCDEFG
3000	581.8334	15 ABCDEFG
8700	579.2867	16 ABCDEFG
5100	579.2214	17 ABCDEFG
8200	578.3550	18 ABCDEFGH
3400	578.1600	19 ABCDEFGH
3600	577.2587	20 ABCDEFGHI
7800	574.9467	21 ABCDEFGHI
4700	574.7117	22 ABCDEFGHIJ
2600	574.1550	23 ABCDEFGHIJ
4900	571.9833	24 ABCDEFGHIJ
5600	571.7833	25 ABCDEFGHIJ
2800	571.1517	26 ABCDEFGHIJ
8300	569.3917	27 ABCDEFGHIJK
8600	568.8400	28 BCDEFGHIJK
6400	567.2333	29 BCDEFGHIJKL
5000	565.4850	30 BCDEFGHIJKL
7500	564.7700	31 BCDEFGHIJKL
2900	561.8051	32 BCDEFGHIJKL
4200	560.3100	33 BCDEFGHIJKL
4400	560.2683	34 BCDEFGHIJKL
6800	558.6650	35 BCDEFGHIJKLM
2700	557.1917	36 CDEFGHIJKLM
7700	555.1717	37 CDEFGHIJKLMN
8400	549.9022	38 DEFGHIJKLMNO
1100	549.3983	39 DEFGHIJKLMNO
7600	549.3467	40 DEFGHIJKLMNO
4300	546.5983	41 DEFGHIJKLMNOP
9000	545.6350	42 EFGHIJKLMNOP
2000	542.3190	43 FGHIJKLMNOP
2300	539.9006	44 FGHIJKLMNOP
1400	537.7250	45 FGHIJKLMNOP
1200	532.7732	46 GHIJKLMNOPQ
8800	524.2916	47 HIJKLMNOPQR
8300	523.5834	48 HIJKLMNOPQR
1500	522.6850	49 IJKLMNOPQR
5700	520.0734	50 JKLMNOPQR
7600	515.2534	51 KLMNOPQRS
8900	512.7650	52 LMNOPQRST
900	505.8973	53 MNOPQRST
9400	502.8167	54 NOPQRST
6500	500.8486	55 OPQRST
3800	496.5103	56 OPQRST
1900	494.0134	57 PQRST
700	493.7230	58 PQRST
3900	483.2579	59 QRSTU
4000	483.2447	60 QRSTU
9100	482.4767	61 QRSTU
4100	475.5450	62 RSTUV
1300	466.5217	63 STUV
2500	464.0934	64 STUV
9500	461.9084	65 TUV
9200	442.3200	66 UV
5300	431.2769	67 V
500	385.3500	68 W

XII. függelék. A Swastika-i banksfenyő kísérlet származásai 15 éves kori átlagmagasságai /"TR MEAN"/ és rangsorolása a Duncan-teszt szerint. Az azonos betűjellel ellátott kezelések nem különböznek szignifikáns mértékben /P = 5 %/
/Mátvás, 1985a/

XIII. függelék. A lineáris modellhez felhasznált északnyugati származások adatai

S z á r m a z á s		É szél. /decimális/	Hőösszeg /5°C/	Csapadék /mm/
száma	n e v e			
85	Sandy Lake, Ontario	53,1	1900	500
87	Macdowall, Saskatchewan	53,1	2300	390
88	Big River, Saskatchewan	53,8	2000	400
89	Nipekamew R., Saskatchewan	54,2	2000	400
90	Cowan, Manitoba	52,1	2400	450
91	Kississing L., Manitoba	55,1	1800	440
92	Reindeer L., Saskatchewan	57,1	1500	400
93	Whitecourt, Alberta	54,1	2000	510
94	Lac la Biche, Alberta	55,2	2000	430
95	Ft. McMurray, Alberta	56,6	1800	410

XIV. függelék. Az éghajlati tényezők és a magasság regressziószámítása eredményei. Tíz északnyugati banksfenyő származás /"lineáris modell"/ adatai

Kísérleti hely	Változók ^x	A regresszió			r ²	Maradvány M.Q.
		S.Q. értéke	F. értéke	szignif. szintje		
Petawawa	1	40 434	98,1	0,0001	0,925	412
	2	41 987	84,6	0,001	0,960	249
	3	42 129	52,6	0,001	0,963	267
Swastika	1	12 116	40,8	0,001	0,854	297
	2	12 282	19,3	0,002	0,865	319
	3	12 672	13,9	0,003	0,893	304
Kakabeka Falls	1	13 048	12,8	0,007	0,615	1022
	2	13 471	6,1	0,029	0,635	1107
	3	13 552	3,5	0,088	0,639	7671
Turkey Point	1	30 489	84,5	0,001	0,923	361
	2	31 328	55,7	0,001	0,949	281
	3	31 339	31,1	0,001	0,949	335
Fraserdale	1	11 297	24,6	0,001	0,779	458
	2	12 400	17,6	0,003	0,855	351
	3	12 594	10,9	0,006	0,868	382
Red Lake	1	4 282	11,2	0,012	0,617	379
	2	6 499	44,7	0,001	0,937	72
	3	6 506	25,3	0,001	0,938	86

^x1 = földr. szélesség - magasság regr.

2 = földr. szélesség + csapadék - magasság regr.

3 = földr. szélesség + csapadék + hőösszeg - magasság regr.

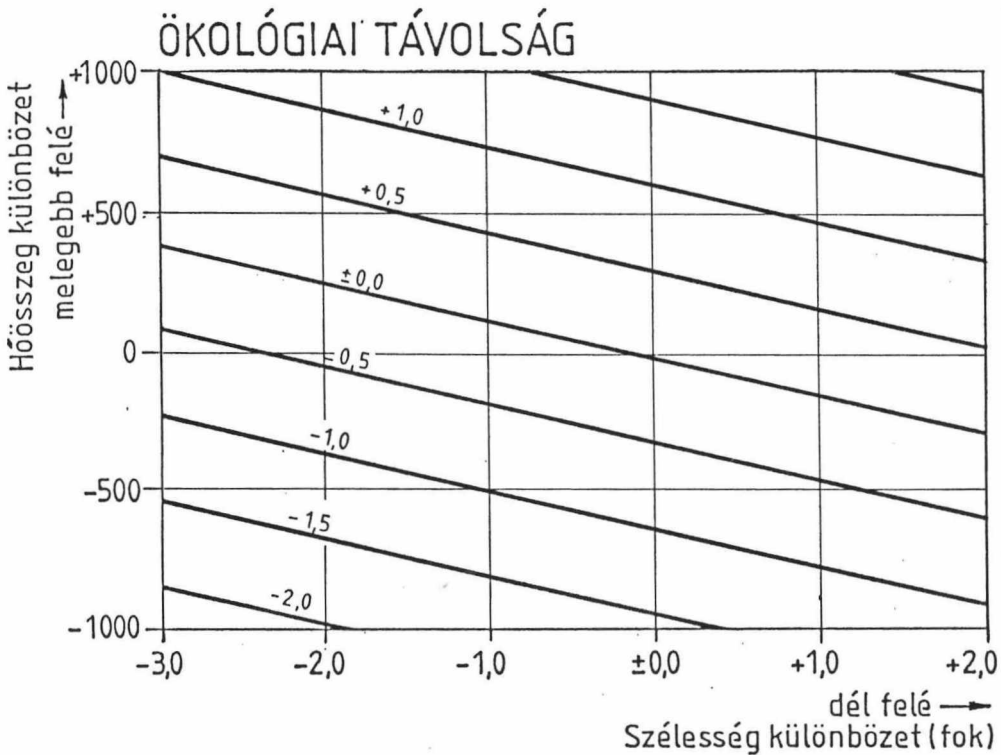
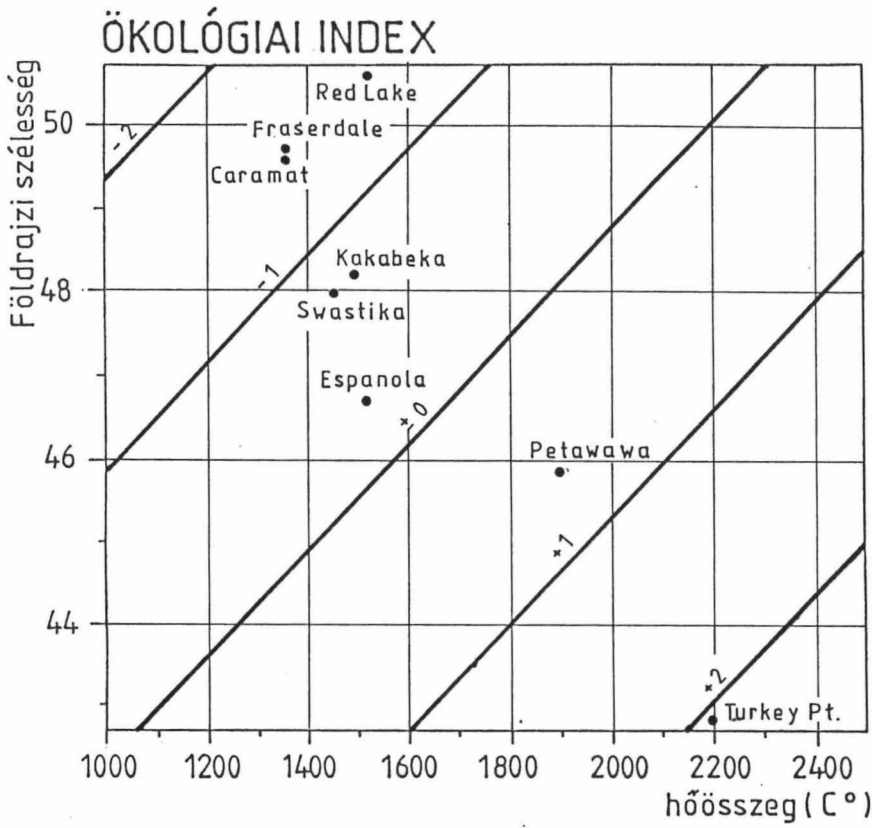
XV. függelék. Főkomponens-analízis eredménytáblázata
/7 Ontario-i kísérlet adataiból, Espanola
nélkül/

A/ Hőösszeg és földrajzi szélesség analízise

Komponens	Eigen- érték	Arány / % /	Eigen vektor szélesség hőösszeg	
1.	1,870	93,5	-0,707	0,707
2.	0,130	6,5	0,707	0,707
Adatok száma: 399			szélesség	hőösszeg
Változó átlaga:			46,90	1728,4
szórása:			2,39	387,4

B/ Hőösszeg- és szélességkülönbségek analízise /az eredeti
származási hely és kísérleti helyszín adata között/

Komponens	Eigen- érték	Arány / % /	Eigen vektor szél.diff. hőössz.diff.	
1.	1,873	93,6	-0,707	-0,707
2.	0,127	6,4	0,707	-0,707
Adatok száma: 266			szél.diff.	hőössz.diff.
Változó átlaga:			-0,0041	-15,113
szórása:			3,25	457,4



XVI. függelék. Az ökológiai index nomogramja /fent/.

Az É-i szélesség és a hőösszeg által jellemzett térbe bejelöltük a nyolc Ontario-i kísérlet helyét.

Az ökológiai távolság nomogramja /lent/.

Az ábrából grafikusán határozható meg a hőösszeg- és szélességkülönbség alapján az áttelepítés ökológiai távolsága.

XVII. függelék. Az ökológiai távolság és a "szabályos" modelltől való eltérések nemlineáris regressziója

Varianciaanalízis /valamennyi adat/

Forrás	F.G.	S.Ö.	M.Ö.	F
Modell	2	55,93	27,96	14,8 ^{xxx}
Hiba	263	495,57	1,80	
Összesen	265	551,50		

Módosított $r^2 = 0,095$

Egyenlet állandók	Becsült érték	Hiba szórás	Szignif.
Paraméter	-0,342	0,106	0,001
X együtthatója	0,350	0,065	0,0001
X ² együtthatója	-0,084	0,035	0,02

/X = ökotávolság/

XVIII. függelék. A "szabályos" adatok alapján számított válaszregressziós felület paramétereit

Változók: magasság /Z/
 ökológiai távolság /X/
 helyi származás magassága /Y/

Adatok száma: 161
 Főátlag: 571,47
 Hiba szórás: 24,69
 r^2 : 0,912

Regresszió komponensek	FG	SQ	r^2	F ért.
lineáris	2	892 775	0,831	732,4 ^{xxx}
négyzetes	2	83 945	0,078	68,9 ^{xxx}
szorzat	1	3 387	0,003	5,6 ^{xx}
teljes regr.	5	980 108	0,912	321,6 ^{xxx}
maradvány	155	94 475	-	

Állandó	számított ért.	hiba szórás	T ért.
konstans	529,49	155,53	3,40 ^{xxx}
együttható X	-85,62	24,64	-3,47 ^{xxx}
együttható Y	-0,851	0,51	-1,67 ^o
együttható X ²	-16,996	1,92	-8,83 ^{xxx}
együttható XY	0,0956	0,04	2,36 ^x
együttható Y ²	0,00154	0,0004	3,73 ^{xxx}

A depressziós hatás és ökológiai távolság regresszió paramétereit

Változók: magassági depresszió, standardizálva /Y/
 ökológiai távolság /X/

Adatok száma: 266
 Főátlag: -0,498
 Hiba szórás: 1,373
 r^2 /jav./: 0,095

Variancia tényező	FG	SQ	F ért.
Modell	2	55,93	14,84 ^{xxx}
Maradvány	263	495,57	
Összes	265	551,50	

Állandó	számított ért.	hiba szórás	T ért.
konstans	-0,342	0,106	-3,23 ^{xxx}
együttható X	0,350	0,065	5,39 ^{xxx}
együttható X ²	-0,084	0,035	-2,43 ^{xx}

XIX. függelék. Az elemzett banksfenyő származások "St index" értékei

Szárm. szám	Kisér- letek száma	Átl.el- térés ^x	St index	Magas- ság átl. /cm/ ^{xx}	Magasság szórása ^{xxx}
23	5	-2.14*	1.32	598.8	28.3
31	5	0.73	1.12	568.5	26.6
34	5	-0.46	0.63	546.5	26.5
35	5	-0.45	0.98	532.4	26.6
36	6	-0.29	1.05	487.2	24.8
37	7	0.29	0.97	506.5	22.7
38	5	-1.44	0.56	438.0	27.6
39	5	-3.14*	1.21	569.4	27.3
40	3	-3.93*	1.20	585.7	34.3
41	3	-4.53*	1.12	571.2	34.3
42	3	-0.72	1.00	652.0	34.1
43	6	-1.59	1.39	603.5	25.2
44	5	-1.02	1.13	625.2	26.9
45	4	0.00	0.92	644.7	29.6
46	6	-0.06	0.31!	624.5	24.8
47	4	-1.07	0.46!	607.9	29.5
48	5	-0.30	0.69!	602.1	26.4
49	7	0.62	1.09	567.9	22.3
50	7	0.00	0.66!	557.5	22.3
51	5	0.47	0.58!	565.9	26.5
53	3	-0.11	0.75	276.4	39.2
54	3	0.25*	0.97	681.6	41.9
55	4	-0.74*	1.25	636.2	36.6
56	3	-0.35*	0.83	656.2	40.9
57	7	-3.42*	0.94	538.3	27.2
58	(2)	(-2.50)*	..	(566.6)	(50.6)
60	4	1.07	0.59!	609.4	35.6
61	4	0.10	0.40!	587.1	35.6
62	4	0.90	0.91	587.1	35.9
63	4	0.60	1.00	547.3	36.5
64	3	0.91	1.12	544.1	41.5
65	3	-1.18	1.20	652.7	30.0
68	6	-0.18	0.44!	638.9	21.9
69	4	-0.49	1.37	622.6	25.8
70	7	0.32	0.88	627.3	19.8
71	3	-0.03	1.94	668.2	41.4
72	4	-0.79	1.84	621.9	36.3
73	4	-0.12	1.80	636.0	36.1
74	3	0.51	0.41	672.4	41.0
75	7	-1.51	1.46	582.9	27.3
76	7	-1.11	0.57!	473.1	27.8
77	7	-0.91	0.45!	473.4	27.9
78	7	-0.19	0.80	621.4	19.9
79	6	-0.32	1.13	607.8	20.9

XIX. függelék folytatása

Szárm. szám	Kisér- letek száma	Átl.el- térés [*]	St index	Magas- ság átl. /cm/ ^{**}	Magasság szórása ^{**}
80	6	0.24	0.28!	606.8	29.9
81	6	-0.04	0.78	551.6	21.0
82	7	0.30	1.33	538.7	19.6
83	7	-0.01	0.70	528.2	19.6
84	7	-0.06	0.83	515.8	19.8
85	4	1.28	1.06	411.1	27.6
86	6	0.47	0.94	490.0	22.0

A táblázatban csillagozott származások izolált előfordulások populációi. Az "St index" oszlopban felkiáltójellel jelölt származások különösen stabilnak bizonyultak.

^{*} Az eltérés a "szabályos" modelltől való eltérésre vonatkozik, számítása

$$\frac{\sum |x_{ij} - x'_{ij}|}{n s_j}$$

^{**} A megadott értékek legkisebb négyzet átlagokra vonatkoznak

XX. függelék. A 23 származás 5 kísérletben mért magasságára számított fenotipusos stabilitás jellemzőinek egybevetése

Szárm. szám	r^2 ^x	Hajlás- szög ^x	Wricke öko- valenciája	"St index"	Főátlag H /cm/
31	0.885**	0.814	U 2,543	U 1.116	590
34	0.737*	0.672	S 1,450	S 0.633	565
35	0.605°	0.831	U 3,126	0.981	556
36	0.183	0.489	U 7,162	U 1.174	527
37	0.524°	0.657	U 3,798	U 1.120	550
38	0.876**	0.624	S 1,221	S 0.562	488
48	0.820*	0.867	S 743	S 0.700	595
49	0.792*	0.669	2,168	U 1.016	594
50	0.909**	0.929	S 757	S 0.662	581
51	0.873**	0.929	S 627	S 0.582	586
57	0.994***	1.151	2,166	U 1.120	532
70	0.930**	1.020	U 3,522	U 1.053	616
75	0.937**	1.181	U 4,754	U 1.067	584
76	0.561 ^v	0.726	U 2,833	S 0.687	530
77	0.709*	0.725	S 1,505	S 0.475	586
78	0.987**	1.041	2,275	S 0.423	597
79	0.933*	1.167	2,398	U 1.079	597
80	0.973***	0.976	S 1,083	S 0.309	613
81	0.934**	0.769	S 977	S 0.810	596
82	0.954**	1.064	U 2,855	U 1.505	589
83	0.899**	0.863	S 578	S 0.581	582
84	0.954**	0.925	S 1,331	1.010	576
86	0.653 ^v	0.651	U 3,111	0.990	566

^xA kölcsönhatás mértéke és az ökológiai távolság között számított regresszió ill. korreláció.

U = "labilis" származások

S = stabil származások

Szignifikancia szintek: ° = 10 %; * = 5 %; ** = 1 %; *** = 0,1 %

XXI. függelék. Vezér- és oldalhajtások mérete és az első pereszlen ágai hajlás-
szöge /vízszintessel bezárt szög/

Kámoni származási mintaterület, 1982

A származások csoportosítása a 6. ábra szerint

Származás azonosítási száma, helye	Vezérhajtás hossza /cm/	átm. /mm/	Oldalhajtások száma /db/	hossza /cm/	Átlagos átmérő /mm/	Ágyszög /°/
1	2	3	4	5	6	7
Pornóapáti	77,4	20,5	11,5	58,24	12,13	63,40
Bajcsa	72,7	17,6	9,9	51,14	11,37	60,32
Veszprém	66,7	17,0	7,8	46,81	10,14	58,08
Magyarország átlag:	72,26	18,3	9,7	52,06	11,21	60,6
68 Groenendaal /B/	73,85	14,72	10,1	49,48	9,71	59,20
144 Krnov /CS/	65,7	16,8	8,5	44,96	9,76	64,34
148/149 Malacky /CS/	46,3	13,1	7,2	34,24	8,76	51,86
Csehszlovákia átlag:	56,0	14,95	7,85	39,6	9,26	58,1
18 Kranj /YU/	58,7	16,2	8,6	44,99	10,01	57,93
19 Kupreško /YU/	40,1	13,0	7,6	31,6	8,91	50,63
Jugoszlávia átlag:	49,4	14,6	8,1	38,29	9,46	54,28
66 Çataçık /TR/	30,7	11,4	8,8	24,84	7,2	44,89
35 Olevszk	68,3	16,0	8,0	49,13	9,49	67,16
37 Boriszpolszk	64,4	17,1	9,2	48,3	10,94	59,63
38 Szvesszk	70,0	17,7	9,4	50,33	10,00	63,11
39 Cserkasszi	80,7	19,7	5,9	54,73	11,4	63,29
Dnyeper-völgy átlag:	71,7	18,2	8,2	51,12	10,78	62,01
40 Szlavjanszk	29,1	10,4	6,3	21,58	6,27	38,58
54 Szosznovka	60,7	16,5	6,2	44,19	10,09	63,06
55 Voronyezs	80,0	17,8	7,6	53,7	10,2	62,83
60 Vesenszk	76,6	17,6	8,1	52,33	10,2	62,76
Don-völgy átlag:	72,4	17,3	7,3	50,07	10,1	62,88
43 Orehovo-Z.	58,7	15,7	7,8	46,12	9,29	62,33
29 Leninszk	71,8	16,4	7,8	48,47	9,39	60,40
Bjelorusszia átlag:	65,25	16,05	7,8	47,29	9,34	61,36
7 Ramenszk	43,9	13,3	7,2	32,73	8,24	52,82
44 Kovrov	58,0	15,1	8,4	42,63	8,8	60,29
45/A Gorogyec	50,0	13,1	6,2	36,77	8,54	53,13
46 Pervomajszk	56,2	13,8	6,3	37,04	7,9	54,57
Közép-Oroszo. átlag:	52,02	13,82	7,02	37,29	8,37	55,20
41 Ruciane /PL/	72,8	17,9	9,3	51,5	10,8	58,38
25 Jaunelgava	52,9	13,5	8,9	39,14	8,58	57,36
28 Roszsoni	48,7	12,7	7,1	35,3	7,77	57,61
24 Elva	54,6	14,1	6,3	41,79	9,04	60,53
Baltikum átlag:	57,25	14,55	7,9	41,93	9,04	58,47

XXI. függelék folytatása

	1	2	3	4	5	6	7
22 Pszkov		53,1	13,5	7,1	36,19	8,11	60,00
23 Kreszteck		44,3	12,1	6,2	30,14	6,84	55,73
48 Kosztroma		45,8	12,6	7,2	33,33	7,9	56,08
ÉK-Oroszorsz. átlag:		47,73	12,73	6,8	33,22	7,6	57,27
62 Kazisin		65,2	15,8	8,9	43,79	9,02	54,99
57 Nyilkolszk		57,3	16,1	8,0	43,17	9,8	58,50
59 Melekevszk		60,3	17,4	8,4	44,17	9,9	54,47
Volgya-völgy átlag:		60,9	16,4	8,4	43,71	9,5	56,98
69 Djutjuli		46,1	14,4	6,7	34,24	8,22	56,21
70 Duvan		38,0	12,4	6,1	28,23	7,87	53,05
71 Beloreci		39,0	12,2	6,2	29,53	6,96	53,75
72 Zilair		32,3	11,1	7,6	24,49	6,72	49,81
Baskiria átlag:		38,8	12,5	6,6	29,12	7,4	53,20
4 Pleszeck		31,7	10,1	5,0	23,92	6,72	46,72
9 Totyma		39,1	11,8	6,9	28,51	6,89	57,48
19 Liszinszk		50,5	12,9	6,4	37,48	8,6	62,11
66/A Verhnye Kamszk		55,7	15,5	7,4	41,43	9,26	60,52
67 Glazov		49,4	15,0	7,6	35,69	8,73	59,89
Észak-Oroszorsz.átlag:		45,3	13,6	6,6	33,40	8,04	57,34
15 Prjazsa		27,6	9,1	6,4	20,6	5,79	49,43
77 Tavda		27,1	9,6	7,1	21,6	5,91	53,00
78 Szaldinszk		18,5	7,6	5,3	14,07	4,69	41,38
82 Berezovo		39,8	12,8	7,6	30,7	7,61	59,40
Északi tajga átlag:		28,25	9,77	6,6	23,47	6,00	50,80
79 Kurgan		48,7	14,5	8,3	34,58	8,23	55,36
123 Kusztanaj		39,0	11,7	7,6	24,95	6,79	44,27
124 Szucsinszk		37,8	13,6	8,2	28,84	8,05	47,00
Kazahsztán átlag:		41,83	13,26	8,0	29,45	7,69	48,87
89 Szuzun		48,6	15,0	6,9	36,39	9,03	58,31
90 Altaj		32,4	11,2	7,2	21,8	5,6	38,18
92 Sebalino		38,6	12,9	7,0	28,36	8,07	54,11
125 Beszkaracsajszk		32,9	11,0	6,0	24,96	6,7	45,23
Altáj átlag:		38,12	12,52	6,7	27,87	7,35	48,95
98 Tastip		38,7	13,1	7,3	28,13	8,07	52,99
105 Tandinszk		33,6	12,1	6,0	25,88	7,15	45,53
111 Horinszk		30,4	10,8	5,6	24,07	6,96	48,45
Dél-Szibéria átlag:		34,23	12,0	6,3	26,02	7,39	48,99
94 Bogucsani		22,5	9,9	5,3	16,59	5,2	46,14
107 Uszty-Kut		39,0	11,6	5,9	28,6	7,6	53,87
108 Bratszk		30,6	9,6	4,9	22,3	5,57	46,80
Közép-Szibéria átlag:		30,7	10,36	5,3	22,49	6,12	48,93
119 Szvobodnij		34,5	11,1	5,2	24,04	6,87	51,53
Szignifikáns differencia P = 5 %-os szinten		10,6	2,3	1,8	12,1	1,8	8,0

XXII. függelék. Téli elszíneződés, a rügyfenológia és a tükarcgomba-érzékenység változatossága a kámoni származási mintaterületen

/A származások csoportosítása a 6. ábra szerint/

Szám	Származás helye	Szinárnyalat /febr./	R ü g y -		Lophodermium érzékenység
			fakadás 1981.IV.10.	képzés 1976.IX.6.	
1	2	3	4	5	6
	Pornóapáti	3,86	2,5	20	4,33
	Bajcsa	4,11	2,6	-	3,70
	Veszprém	4,11	2,4	-	4,47
Magyarország átl.:		4,03	2,5	-	4,16
68	Groenendaal /B/	4,20	2,0	-	4,66
144	Krnov /CS/	3,44	2,7	-	4,03
148/49	Malacky /CS/	3,58	2,1	-	2,80
Csehszlovákia átl.:		3,51	2,4	-	3,41
18	Kranj /YU/	3,64	2,8	-	2,83
19	Kupreško /YU/	4,90	2,6	-	2,00
Jugoszlávia átl.:		4,27	2,7	-	2,41
66	Çataçik /TR/	4,39	2,0	-	0,50
35	Olevszk	3,95	3,1	35	5,10
37	Boriszpolszk	3,63	2,6	50	3,00
38	Szvevcszk	4,09	2,9	50	4,08
39	Cserkasszi	4,05	2,9	40	3,30
Dnyeper-völgy átl.:		3,92	2,8	46,6	3,46
40	Szlavjanszk	-	2,7	40	0,00
54	Szosznovka	3,45	3,3	70	4,03
55	Voronyezs	4,24	2,7	60	4,09
60	Vesenszk	4,15	2,5	10	3,70
Don-völgy átl.:		3,95	2,8	46,6	3,94
43	Orehovo	3,24	4,0	60	3,96
29	Leninszk	3,95	3,0	30	4,18
Bjelorusszia átl.:		3,60	3,5	30	4,07

XXII. függelék folytatása

1	2	3	4	5	6
7	Ramenszk	3,10	3,7	80	3,63
44	Kovrov	3,30	4,0	50	3,88
45/A	Gorogyec	3,00	3,4	80	3,80
46	Pervomajszk	3,52	3,9	65	4,60
Közép-Oroszorsz. átl.:		3,23	3,75	68,75	5,30
41	Ruciare /PL/	3,10	2,7	-	3,97
25	Jaunelgava	3,50	3,0	70	3,87
28	Rosszoni	3,56	3,1	70	3,37
24	Elva	3,20	3,6	50	4,19
Baltikum átl.:		3,34	3,1	63,3	3,85
22	Pszkov	3,69	3,0	70	3,75
23	Kreszteck	3,35	3,7	80	4,25
48	Kosztroma	3,20	3,5	90	3,83
ÉK-Oroszorsz. átl.:		3,41	3,4	80	3,94
62	Kamisin	4,55	2,4	65	3,32
57	Nyikolszk	3,80	3,8	80	3,25
59	Melekevszk	3,65	4,1	60	3,75
Volga-völgy átl.:		4,00	3,4	68,3	3,44
69	Djutjuli	3,15	3,9	90	3,33
70	Duvan	3,06	3,5	90	3,04
71	Beloreci	3,10	4,5	80	3,68
72	Zilair	2,71	3,9	70	1,63
Baskiria átl.:		3,01	3,95	82,5	2,92
4	Pleszeck	2,80	4,6	95	3,29
9	Totyma	2,60	4,4	100	3,42
19	Liszinszk	3,20	3,8	70	3,92
66/A	Verhnye Kamszk	3,40	4,0	70	3,50
67	Glazov	3,24	4,2	95	3,82
Észak-Oroszorsz. átl.:		3,05	4,2	86	3,59

XXII. függelék folytatása

1	2	3	4	5	6
15	Prjazsa	2,75	5,0	100	3,55
77	Tavda	2,82	4,7	95	3,15
78	Szaldinszk	2,75	5,4	100	1,00
82	Berezovo	2,80	4,5	95	3,71
Északi tajga átl.:		2,78	4,9	97,5	2,85
79	Kurgan	3,20	4,4	90	3,17
123	Kusztanaj	3,50	3,3	70	0,17
124	Szucsinszk	2,80	3,8	90	1,55
Kazahsztán átl.:		3,16	3,8	83,3	1,63
86	Szuzun	3,25	3,7	90	2,90
90	Altaj	3,23	3,4	85	0,20
92	Sebalino	3,05	2,9	85	1,00
125	Beszkaracsajszk	2,95	3,0	70	2,36
Altáj átl.:		3,12	3,25	82,5	1,61
98	Tastip	3,30	3,9	80	3,10
105	Tandinszk	3,25	3,8	90	2,71
111	Horinszk	3,45	4,2	95	1,91
Dél-Szibéria átl.:		3,33	3,9	88,3	2,57
94	Bogucsani	2,80	5,1	100	2,65
107	Uszty-Kut	2,75	4,5	90	2,98
108	Bratszk	2,63	5,4	95	3,82
Közép-Szibéria átl.:		2,73	5,0	95	3,15
119	Szvobodnij	2,40	4,6	90	2,92
122	Ajan	2,00	5,4	90	0,40
Távolkelet átl.:		2,20	5,0	90	1,66
Szignifikáns differencia P=5 %-os szinten		0,24	0,54	22	0,68

A rügyfakadás mértékegysége a fenofázis /1 = zárt rügy, 6 = megnyult hajtás/, míg a rügyképzést százalékban adjuk meg /a felvétel időpontjában rügyet képzett csemeték aránya/.

A Lophodermium-fertőzöttség bonitáló skálája: 0 = letális, 6 = tünetmentes.

XXIII. függelék. Az aktív növekedés befejezésének folyamata /rügyképzés/ az 1982-es IUFRO kísérletben és néhány egyidejűleg vizsgált populációban

Felvétel: 1982 őszi, Kámon

Nyt. szám	Származás helye	Földrajzi		Rügyet képzett csemeték százaléka a felvételnél			
		szél.	hossz.	IX.2.	IX.21.	X.5.	X.18.
587	Roscsinszkaja D.	60°15'	29°54'	100	100	100	100
588	Kondezsszkoje	59°58'	33°30'	100	100	100	100
589	Szerebrjanszkoje	58°50'	29°07'	100	100	100	100
590	Silene	55°45'	26°40'	81	98	100	100
591	Milomlyn	53°34'	20°00'	17	94	98	99
592	Suprasl	53°12'	23°22'	61	95	100	100
593	Spała	51°37'	20°12'	13	83	94	98
594	Rychtal	51°08'	17°55'	8	74	91	98
595	Belevice	52°24'	16°03'	9	89	100	100
596	Neuhaus	53°02'	13°54'	3	74	100	100
597	Betzhorn	52°30'	10°30'	9	68	90	97
598	Lampertheim	50°00'	10°00'	2	30	72	94
599	Groenendaal	50°46'	4°26'	2	60	90	100
600	Haguenau	48°50'	7°42'	2	21	65	87
601	Sumpberget	60°11'	15°52'	100	100	100	100
602	Zahorie	48°46'	17°03'	3	57	85	93
603	Pornóapáti	47°20'	16°28'	2	41	75	91
604	Maočnica	43°10'	19°30'	18	81	97	100
605	Prušacka Rij.	44°06'	17°21'	2	33	85	96
606	Čatačik	40°00'	31°10'	0	14	81	93
142-3-5	Plzeň *			-	49	87	100
484-6	Trento * /I/			0	41	88	97
522	Normandie /F/			0	44	85	98
523	Margeride /F/			10	54	96	100
524	Mercantour /F/			0	78	95	100

* 3 származás átlaga

XXIV. függelék. A kelet-európai erdeifenyő populációk besorolása különböző szerzők szerint, produkció alapján
/Oleksyn-Giertych 1984 nyomán kiegészítve/

Származási övezet	Giertych- Oleksyn, 1981	Timofejev 1974	Fomin 1940	Obnov- lenszkij 1951	Patlaj 1965	Wright és tsai 1976	Teich, Holst 1970	Hazai haszno- sítás szem- pontjából
Észak-Oroszország, Ural	--	-	--	-	-	-	-	--
Északnyugat /Bjelorusszia/	-		0	0	-	-		-
Déli Baltikum és K.- Lengyelország	+		+	0	+	+		0
Délnyugat-Ukrajna	++			+	++	++	++	+
Közép-Oroszország	+	+	+					-
Közép-Lengyelország	0		+	+	++			0
Délközép-Oroszország	-	0	+	+	++			-
Déli izolált előfordulások	--		--	+	--	-	-	--

XXV. függelék. Klimatényezők korrelációja 35 szovjet erdeifenyő származás jellemzőivel /a kámoni mintaterület felvételi adatai/

A/ Korrelációs mátrix

	F	Cs	Ju	Ész	RF	Hll	RK	SZ	L	V	O	Á	T
J	0,800	,363	,120	-,309	-,706	,614	-,622	,577	,536	,642	,284	,620	-,42
F		-,169	,579	-,709	-,839	,812	-,822	,797	,455	,859	,438	,699	,73
Cs			-,711	,520	,115	-,138	,167	-,294	,288	-,171	-,184	-,084	-,64
Ju				-,821	-,619	,620	-,576	,749	,064	,689	,415	,351	,62
Ész					,715	-,692	,750	-,724	-,148	-,742	-,557	-,540	-,74
RF						-,801	,762	-,818	-,357	-,811	-,504	-,598	-,41
Hll							-,808	,836	,647	,945	,465	,715	-,20
RK								-,755	-,431	-,848	-,475	-,578	-,68
SZ									,396	,885	,534	,534	,74
L										,536	,205	,612	,25
V											,508	,697	,18
O												,400	,24
Á													-,35

Szignifikancia:	P =	5 %	1 %	0,1 %
	r =	0,320	0,420	0,520
tűhosszra:	r =	0,580	0,710	0,820

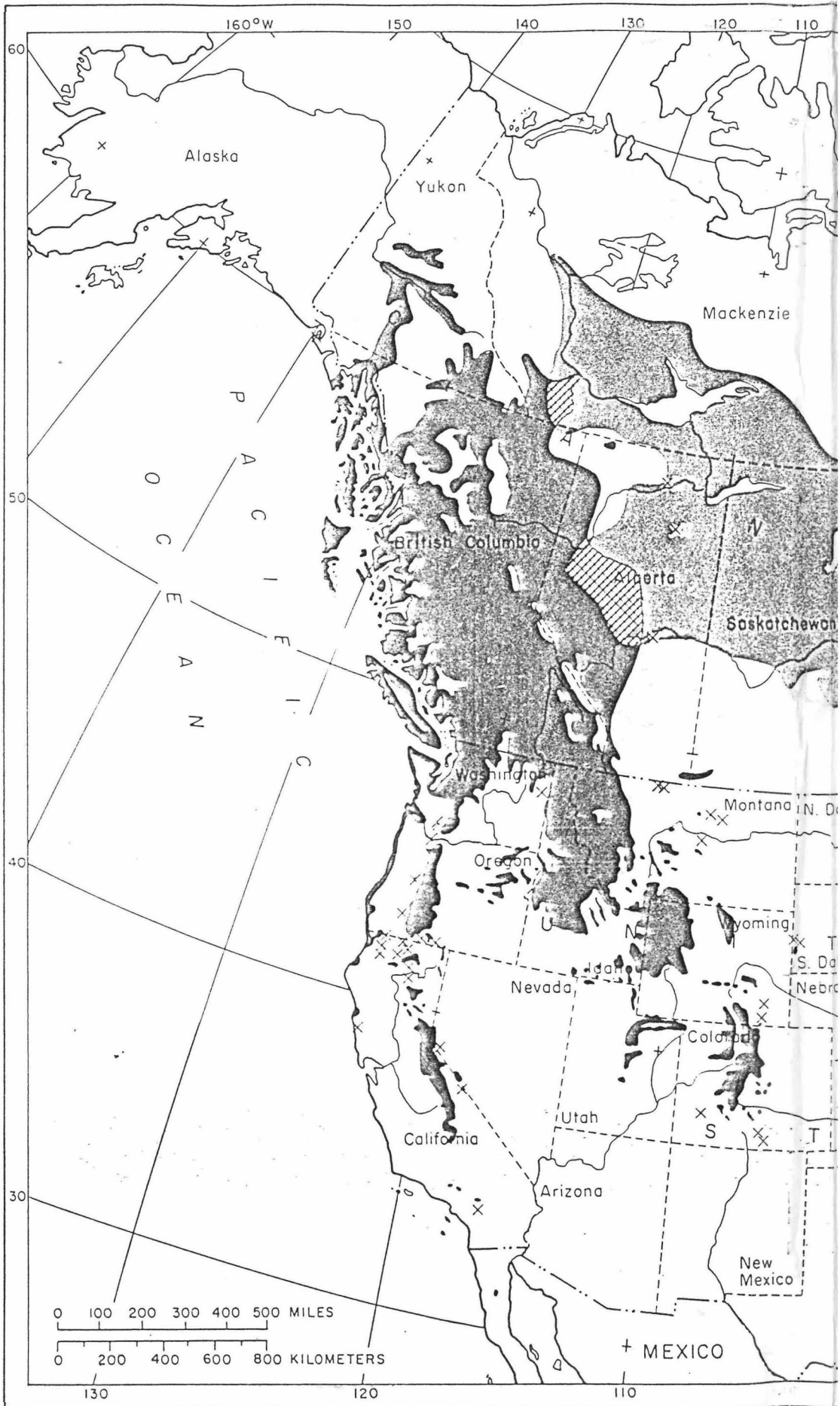
*a tűhosszt csak 12 származásban mértük

Jelmagyarázat:

J = januári átlaghőm. /°C/	F = fagymentes napok száma
Cs = csapadék /mm/	Ju = juliusi átlaghőm. /°C/
Ész = északi szélesség	RF = rügyfakadás
Hll = 11 é. kori magasság	RK = rügyképzés
SZ = téli tűszin	L = Lophodermium rezisztencia
V = vezérhajtás hossz	O = oldalágak száma
Á = ág hajlásszög	T = tűhossz

B/ A 11 é. kori magassági és a klimatényezők lineáris és másodfoku regressziós paraméterei

T é n y e z ő	Januári átl. hőm. /°C/	Fagymentes napok sz.	Csapadék /mm/	Juliusi átl. hőm. /°C/	Északi szélesség /decim.°/
Egyszerű korreláció, r	0,614 ^{xxx}	0,812 ^{xxx}	-0,138	0,620 ^{xxx}	-0,692 ^{xxx}
F érték: lineáris	19,9	64,1	0,6	20,6	30,4
másodf.	11,1	33,7	0,6	11,9	15,4
Regr.koeff.: lineáris	-9,2	10,7	1,7	221,1	60,2
másodf.	-0,9	-0,03	-0,001	-4,9	-0,7



Critchfield-Little, USDA FS Misc. Publ. 991,

