

## Taxonómiai, populációgenetikai és fenológiai vizsgálatok egy síkfőkúti erdő nemes tölgyeinek körében

Kanalas Péter<sup>1</sup>, Borovics Attila<sup>2</sup>, Cseke Klára<sup>2</sup>, Szöllösi Erzsébet<sup>1</sup>, Oláh Viktor<sup>1</sup>, Fenyvesi András<sup>3</sup> és Mészáros Ilona<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Debreceni Egyetem, Természettudományi és Technológiai Kar,  
Növénytani Tanszék

4032 Debrecen, Egyetem tér 1. E-mail: wildforest23@gmail.com

<sup>2</sup>Erdészeti Tudományos Intézet, Sárvári Kísérleti Állomás  
9601 Sárvár, Várkerület 30.

<sup>3</sup>MTA Atommagkutató Intézete, Ciklotron Osztály  
4026 Debrecen, Bem tér 18/c

Összefoglaló: Magyarország természetes erdőtakarójának meghatározó elemei a tölgyek. Ebből adódóan a természetközeli erdőgazdálkodás megköveteli a hazai tölgy (*Quercus*) fajok ökológiai jellemzőinek minél alaposabb megismerését. Ehhez először is el kell különíteni a különböző taxonokat, ami a reprodukzív izoláció hiánya miatt koránt sem egyszerű. Jelenlegi kutatásunkat a Síkfőkút-projekt cseres-tölgyes erdőállományában végeztük, ahol a hosszú-távú megfigyelésekhez kijelölt 1 hektáros mintaterület tölgyfáinak taxonómiai besorolását végeztük el levélmorfológiai jellemzőket felhasználó numerikus módszerrel. Eredményeink azt mutatják, hogy nem elegendő a csertölgy (*Q. cerris*) és kocsánytalan tölgy (*Q. petraea*) szerinti megkülönböztetés a területen, ahogy az korábban történt, mivel a molyhos tölgy (*Q. pubescens*) introgressziója is erősnek bizonyult. Továbbá a kocsánytalan tölgy komplexen belül is nagy formagazdagság mutatkozik. A morfológiai vizsgálatokkal párhuzamosan fenológiai megfigyeléseket és populációgenetikai analíziseket is végeztünk. Az elemzésbe vont 10 enzimlokusz közül mind polimorfnak bizonyult, de öt lokusznál erős heterozigóta hiányt találtunk. Egyes lokuszoknál az allélek eloszlásában figyelemre méltó eltérések mutatkoznak a fakadási csoportoknak és a taxonómiai jellegnek megfelelően.

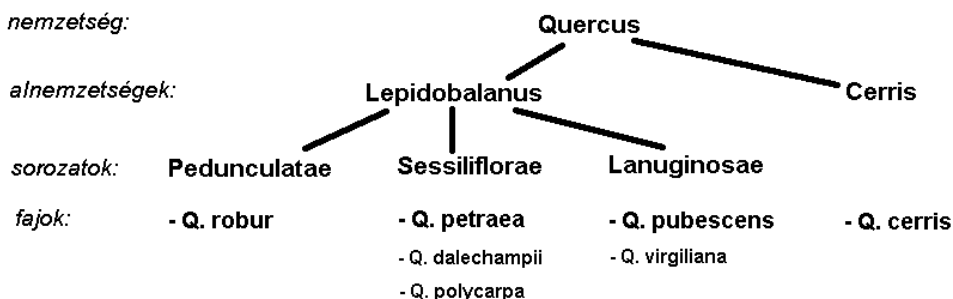
Kulcsszavak: kocsánytalan tölgy, Síkfőkút-projekt, izoenzim, populációgenetika, tölgytaxonómia

## Bevezetés

A Magyarországon előforduló tölgyek rendszerezését illetően a mai napig nincs egyetértés a kutatók között, éppen úgy ahogy a világ más részein sem. Ha megnézzük az egyes, fajként számon tartott taxonok egymással való keresztezhetőségét, azt kell látnunk, hogy azoknál melyek azonos alnemzetségbe tartoznak, általában nem alakult ki a reprodukív izoláció.

Korábban ezt már számos kísérlettel és megfigyeléssel bizonyították (Borovics 1998, Steinhoff 1998). Az is elfogadott tény, hogy ezek a hibridizációs folyamatok a természetben is lejátszódnak, hol jelentősebb, hol kisebb mértékben. A nagy valószínűséggel előttünk álló klímaváltozás szükségessé teszi a hazai társuláskötő fajok ökológiai igényeinek alaposabb megismerését. Amennyiben a jövőben természetközeli erdőgazdálkodást kívánunk megvalósítani, a tölgyek jelentősége aligha elhanyagolható. Ahhoz, hogy tölgyek ökológiai jellemzőit vizsgálhassuk először is az egyedek taxonómiai identitását kell meghatározni, ami a fentebb említettek miatt meglehetősen nehéz feladat.

Jelenlegi munkánk a Síkfőkút-projekt keretein belül zajlott, fő célja az volt, hogy a hosszú-távú ökológiai kutatások számára kijelölt területen elvégezzük a tölgyfák taxonómiai besorolását, megteremtve ezzel a további célirányos vizsgálatok lehetőségét. A nálunk előforduló, gazdaságilag jelentős tölgyek rendszere a következőképpen néz ki Otto Schwarz (1936) munkája alapján (1. ábra): A leginkább csak tűzifaként használatos cser-tölgy (*Q. cerris*), mely a domb és alacsonyabb hegyvidékek állományalkotó faja külön alnemzetségbe (*Cerris*) tartozik, a szaporodásbiológiája is nagymértékben eltér a *Lepidobalanus* (*sin. subg. Quercus*) alnemzetségbe sorolt többi un. fehér tölgyeinktől. Az introgressziós hatásával úgy tűnik nem kell számolnunk, mivel még senkinek sem sikerült más magyarországi fajjal keresztezni. Az utóbbi rendszertani egységbe tartozó taxonoknál



1. ábra. A fontosabb hazai tölgyfajok rendszere Otto Schwarz (1936) alapján.

a géncsere kisebb-nagyobb mértékben lezajlik, de mivel nem beszélhetünk folytonos átmenetről, van értelme az elkülönítésnek. A keresztezési kísérletek minden esetben nagyobb mértékű fajon belüli megtermékenyülést mutatnak (Borovics 1998). Nyugat-Európában már a kocsányos (*Q. robur*), a kocsánytalan (*Q. petraea*) és a molyhos (*Q. pubescens*) tölgy elkülönítése is nagy problémát jelent. Hazánkban az előző kettő termőhelye eléggé elkülönül, így viszonylag könnyebb dolgunk van, bár ez nem azt jelenti, hogy figyelmen kívül hagyhatjuk a kettő közötti átmeneti alakokat. A nehézségek ott kezdődnek, hogy a kocsánytalan tölgy és a molyhos tölgy továbbosztható ökológiai eltéréseket mutató kistípusokra. Amíg Nyugat-Európában ezeknek a fajoknak csak törzsalakjai fordulnak elő, addig ezektől eltérő típusok érik el északi elterjedtségük határát a Kárpát-medencében. Ily módon az úgynevezett kocsánytalan tölgy komplexen (*Sessiliflorae* sorozat) belül a törzsalak mellett számolnunk kell még a dárdáskaréjú kocsánytalan tölgy (*Q. dalechampii*) és az erdélyi kocsánytalan tölgy képviselőivel (*Q. polycarpa*), a molyhos tölgy komplex (*Lanuginosae* sorozat) esetében pedig az olasz molyhos tölgy (*Q. virgiliana*) jelenlétével.

Ezeknek a kérdéses rangú taxonoknak az azonosítása genetikai módszerekkel egyelőre megoldhatatlan (de a mindenki által fajként elismert kocsányos, kocsánytalan és molyhos tölgy esetében sincs másképp), ugyanis még nem sikerült fajspecifikus markereket találni. Sőt az azonos jégkorszaki refúgiumokból származó különböző fajként ismert tölgyek kloroplasztisz DNS-e bizonyos szempontból nagyobb hasonlóságot mutat a fajok között, mint a máshonnan visszatelepült, de azonos fajú fáké (Kremer *et al.* 2002, Petit *et al.* 1996). Ezen cél érdekében az enzimek vallatása sem tekinthető sikeresebbnek. Nagyon úgy tűnik viszont, hogy a levélmorfológiai jellemzők nagy része köztes öröklődést mutat, ezáltal jelenlegi tudásunk szerint a legjobb alapot biztosíthatja a taxonómiai elkülönítéshez, ezért kutatásaink során mi is ezt a módszert használtuk a síkfőkúti erdő elemzése során.

A projekt megalakulása óta csak cser- és kocsánytalan tölgyeket különítettek el a területen, így már nagyon időszerű volt a fák pontosabb besorolása. A csertölgy esetében fennálló reprodukció miatt, az erdőállományban csupán a *Lepidobalanus* alnemzetségbe tartozó, egységesen kocsánytalan-ként kezelt tölgyekkel foglalkoztunk. Mivel e fák között a tavaszi lombfakadás idejében igen jelentős eltérések mutatkoztak, a taxonómiai vizsgálatokkal párhuzamosan fenológiai megfigyeléseket is végeztünk. A fafajok közismert jellemzője, hogy fenológiájukban megőrződnek a származási különbözőségek. Továbbá izoenzim vizsgálatokat végeztünk, amelyek eredményeit a morfológiai és fenológiai adataink tükrében elemeztük.

## Módszerek

Munkánkat a Síkfőkút-projekt keretein belül végeztük. A kutatási területet még 1972-ben jelölték ki a Bükkalján 270–340 m tengerszint feletti magasságban, ahol egy 90–95 éves tölgyállománnyal rendelkező sarjeredetű természetserű cseres-tölgyes található (Jakucs, 1985). Ezen belül az erdődinamikai felmérések számára kijelölt 1 ha-os kvadrátban dolgoztunk. A 70-es és 80-as évek fordulóján nagyarányú tölgypusztulás zajlott le az erdőben, ami a kocsánytalan állományt sokkal nagyobb mértékben sújtotta (60%), mint a csertölgyét (20%) (Mészáros *et al.* 2007). Ez a folyamat azóta is tart, jelenleg mintegy 210 db kocsánytalan és 105 db csertölgy található az alaphektáron.

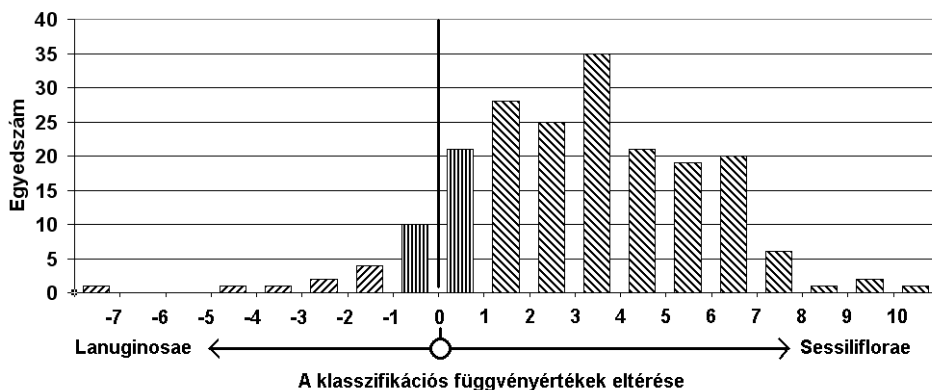
A morfológiai vizsgálatokhoz 2006. július elején 198 fáról gyűjtöttünk be 5–5 db jól kifejlett, ép árnyéklevelet. Az így szerzett mintát a Borovics (2000) által Magyarországi viszonyokra kidolgozott numerikus taxonómiai módszer segítségével dolgoztuk fel. 14 levélmorfológiai paraméter lemérését végeztük el, amelyből 16 levélbélyeget származtattunk, és a továbbiakban ezeket használtuk. Az eljárás lényege, hogy minden taxonnak van egy kidolgozott klaszifikációs függvénye, amelybe a levélbélyegek értékeit behelyettesítjük. Az adott egyed ahhoz a taxonhoz tartozik, amelyiknek a klaszifikációs függvénye a legnagyobb értéket adja. Ha az értékek különbsége kicsi, akkor hibridnek tekinthető. Annak megállapítása, hogy meddig beszélünk hibrid alakról, abszolút értelemben nem lehetséges. A besorolást két lépcsőben végeztük, először egy olyan függvénysort használtunk, amely a sorozatok szerint különíti el az egyedeket, majd egy olyat, amely faji szinten.

Az izoenzim vizsgálatokat az Erdészeti Tudományos Intézet Sárvári Kísérleti Állomásán végeztük. Az ehhez szükséges rügmintát 2007. március 1-én és 2-án gyűjtöttük be. 151 fáról vágunk gallyakat, melyeket azonnal hűtőtáskába helyeztünk, majd a vizsgálatig -20 °C-on tároltuk. Az elemzéshez gélelektroforézises eljárást használtunk, mely csak azon izoformák elkülönítésére képes, melyek töltése eltérő, tehát feltételezhetően olyan változatok is, amelyek elválasztása nem lehetséges. A módszer teljes leírása megtalálható Müller-Starck & Ziehe (1991) munkájában. A fehérjék kivonása a fák rügyeiben lévő levélkezdeményekből történt. Az alábbi 10 enzimlokusz viselkedését vizsgáltuk: aszpartát-amino-transzferáz (AAT-B), alkohol-dehidrogenáz (ADH-A), leucin-aminopeptidáz (AP-A és AP-B), észteráz (EST-A), izocitrát-dehidrogenáz (IDH-B), menadion-reduktáz (MNR-A), foszfo-glüko-izomeráz (PGI-B), foszfo-glüko-mutáz (PGM-A), sikimát-dehidrogenáz (SKDH-A).

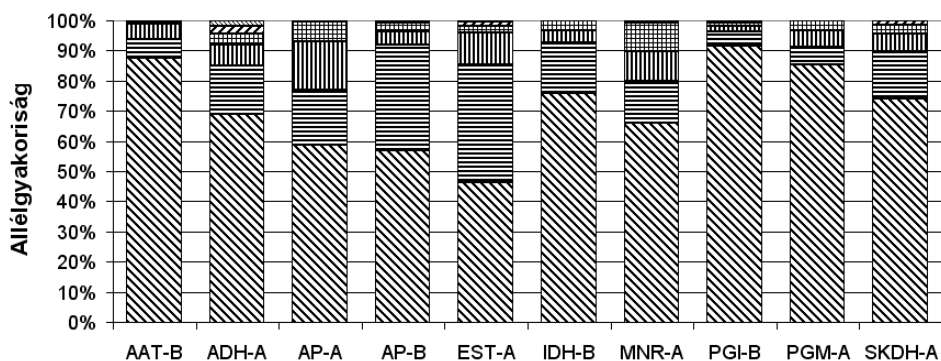
A fenológiai vizsgálataink csak a fák fakadási idejének megfigyelésére terjedtek ki. Három évben (2003, 2006, 2007) készült felmérés a kijelölt egy hektáros területen. Az eredmények alapján a fákat korai, közepes és kései fakadási idejű csoportokba soroltuk be.

### Eredmények

A vizsgált állományban a taxonómiai besorolásnál a sorozatokat vizsgáló klasszifikációs függvények szerint a következő eloszlás adódott: *Sessiliflorae* sorozat 79,8%, *Lanuginosae* sorozat 4,5%, *Sessiliflorae*–*Lanuginosae* hibrid 15,7%. *Pedunculatae* hatást nem tapasztaltunk, ugyanis a hozzá tartozó függvényértékek minden esetben jelentősen elmaradtak a másik kettőtől. Ha a függvényértékeket egymásból *Sessiliflorae* – *Lanuginosae* irányban vonjuk ki, -8-tól +11-ig terjedő értékeket kapunk és a fenti eredmények esetében  $\pm 1$  tartományban állapítottuk meg a hibrideket. Az állomány jellegéről sokkal jobb áttekintést nyújt a 2. ábra. A faji szinten elkülönítő függvénysort használva a következő eloszlás adódik: *Q. petraea* s.str. 70,2%, *Q. dalechampii* 0%, *Q. polycarpa* 1%, *Q. pubescens* s.str. 4%, *Q. virgiliana* 2,5%, *petraea*–*dalechampii* hibrid 5,1%, *petraea*–*polycarpa* hibrid 2,5%, *petraea*–*pubescens* hibrid 5,6%, *petraea*–*virgiliana* hibrid 7,1%, *virgiliana*–*pubescens* hibrid 2%.



2. ábra. Az egyedek eloszlása a taxonómiai vizsgálatoknál használt, sorozatok elkülönítésére alkalmas klasszifikációs függvényértékek különbségei alapján. Pozitív irányba a *Sessiliflorae* jelleg erősödik. A 0 közeli tartomány jelenti a hibrideket.



3. ábra. Az allélek eloszlása a megvizsgált 10 enzimlokusz esetében.

Az izoenzim vizsgálatok azt mutatják (3.ábra), hogy a 10 enzimlokusz mindegyike polimorf, még az 5%-os kritériummal tekintve is. A főallél átlagosan 71%-os dominanciájú, bár ennek megoszlása a lokuszok között igen heterogén, 46-tól 92%-ig terjed. Az effektív allélszám átlaga 1,86. A heterozigótaságról a fixációs index nyújt információt, melynek értékei azt tükrözik, hogy a megvizsgált lokuszok felénél erős a heterozigóta hiány (ADH-A, AP-A, AP-B, MNR-A, PGM-A).

A fakadási felmérések során a következőket tapasztaltuk: 2003-ban: korai=18,3%, közepes 39,4%, kései 42,3%; 2006-ban: korai 21,5%, közepes 51,4% kései 27,1%; 2007-ben: korai 13,7%, közepes 59,4%, kései 26,9%.

A különböző vizsgálatok eredményeinek összevetése során a taxonómiai oldalról csak a sorozatok szerinti jelleg erősséget használtuk, mivel a fajoknál a *Q. petraea s.str*-t kivéve kis egyedszámok adódtak. A fenológiai adatok közül pedig a 2007-es éveket vettük figyelembe. A taxonómiai besorolást az izoenzim vizsgálatok fényében nézve, bizonyos enzimlokuszokon (MNR-A, SKDH-A, EST-A) szabályszerűségek mutatkoznak (1-3. függelék az Online függelékben). A fakadási csoportok taxonómiai jellegét elemezve az látszik, hogy a kései csoportnak erősebb Lanuginosae jellege van, bár a korai csoportban is akad Lanuginosae-beli egyed. A fakadási csoportok közötti Nei-féle genetikai távolság a következő: korai–közepes: 0,0194; közepes–kései: 0,0153; korai–kései: 0,0243. Ezek szerint a csoportok között az eltérés kisebb mértékű, mint a síkfőkúti populáció eltérése más magyarországi állományoktól.

### Értékelés

Az eredményeink alapján megállapítható, hogy az erdő korábban egységesen kocsánytalan tölgyként kezelt fái között még a molyhos tölgy komplex-

be tartozó egyedek is előfordulnak. Összességében elmondható, hogy a kocsányos tölgy introgressziójával a Síkfőkút-projekt területén valószínűleg nem kell számolni, viszont a két komplex fajcsoport minden eleme kisebb-nagyobb mértékben hatással van az állomány összetételére, még ha a fák többsége szűkebb értelemben is kocsánytalan tölgynek mutatkozik. A populációgenetikai vizsgálatok alapján kimutatott erőteljes heterozigóta hiány szelekciós hatásra utal, amely a fapusztulás során vagy a sarjadást követően is jelentkezhetett az állományban, de akár a telepítésnél használt makkforrásból is adódhat. A fakadási csoportok genetikai távolsága csekély, a korai fakadású fák némileg nagyobb elkülönülése leginkább 3 lokusz a MNR-A, a PGM-A és az EST-A viselkedésére vezethető vissza. Taxonspecifikus alléleket nem találtunk, azonban az előző fejezetben említett lokuszok szabályszerűségei mindenképpen további figyelmet érdemelnek.

Eredményeink világosan mutatják, hogy a további kutatások megtervezésénél fontos ismerni a vizsgálatba vont fák taxonómiai identitását, ugyanis az állomány nem homogén. Csak ennek tükrében érdemes a jövőben az eredményesen ültethető ökotípusok megtalálásához szükséges ökológiai jellemzők értékelését elvégezni.

### Irodalomjegyzék

- Borovics, A. (1998): Keresztezési kísérletek őshonos tölgyfajaink között. – *Erd. Kut.* **88**: 223–235.
- Borovics, A. (2000): Keresztezési kísérletek és taxonómiai vizsgálatok a tölgyek alak körében. – PhD értekezés, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron.
- Jakucs, P. (1985): *Ecology of an oak forest in Hungary*. – Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Kremer, A., Petit, R. J., Csaikl, M., Bordács, S., Burg, K. & Mátyás, G. (2002): Identification of refugia and postglacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. – *Forest Ecol. Manage.* **156**: 49–74.
- Mészáros, I., Veres, Sz., Kanalas, P., Oláh, V., Szöllösi, E., Sárvári, É., Lévai, L. & Lakatos, Gy. (2007): Leaf Growth and Photosynthetic Performance of Two Co-existing Oak Species in Contrasting Growing Seasons. – *Acta Silvatica & Lingaria Hungarica* **3**: 7–20.
- Müller-Starck, G. & Ziehe, M. (1991): Genetic Variation in population of *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L., and *Quercus petraea* Liebl. in

- Germany. – In: Müller-Starck, G. & Ziehe, M. (eds) *Genetic variation in European populations of forest trees*. – Sauerländer, Frankfurt, 125–140.
- Petit, R. J., Demesure, B. & Pineau, E. (1996): Chloroplast DNA (cpDNA) variation at a local and continental scale in European oak species: the importance of historical factors. – In: Kremer, A. & Muhs, H. J. (eds): *Inter- and Intraspecific Variation in European Oaks: Evolutionary Implications and Practical Consequences*. – Office for Official Publications of the European Communities, Brussels, 145–164.
- Schwarz, O. (1936): *Monographie der Eichen Europas und des Mittelmeergebietes*. – Feddes Repertorium, Dahlem-Berlin.

#### Függelék:

A cikkhez tartozó **Online Függelékek** a folyóirat honlapján találhatóak (<http://www.mbtktv.mtesz.hu/ofuggelek.html>).

1. függelék: A MNR-A (menadion-reduktáz) enzimlokuszon található allélek gyakoriságának Ses-Lan (Sessiliflorae-Lanuginosae) jellegrősség szerinti eloszlása.
2. függelék: Az EST-A (észteráz) enzimlokuszon található allélek gyakoriságának Ses-Lan (Sessiliflorae-Lanuginosae) jellegrősség szerinti eloszlása.
3. függelék: A SKDH-A (sikumát-dehidrogenáz) enzimlokuszon található allélek gyakoriságának Ses-Lan (Sessiliflorae-Lanuginosae) jellegrősség szerinti eloszlása.



## Taxonomical, phenological and population genetic research in a Hungarian Sessile oak-Turkey oak forest stand

Péter Kanalas<sup>1</sup>, Attila Borovics<sup>2</sup>, Klára Cseke<sup>2</sup>, Erzsébet Szöllősi<sup>1</sup>, Viktor Oláh<sup>1</sup>, András Fenyvesi<sup>3</sup> and Ilona Mészáros<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Department of Botany, Faculty of Sciences and Technology Debrecen University  
Egyetem tér 1. Debrecen, Hungary, 4032, E-mail: wildforest23@gmail.com*

<sup>2</sup>*Forest Research Institute*

*Várkerület 30. Sárvár, Hungary, 9601*

<sup>3</sup>*Institute of Nuclear Research of the Hungarian Academy of Sciences  
Bem tér 18/c. Debrecen, Hungary, 4026*

**Abstract:** Oak species (*Quercus*) are deciduous elements of natural forests in Hungary. Because of their important silvicultural role there is a need for detailed information on their ecology. Due to this purpose first of all their taxons have to be classified which is difficult because most of *Quercus* species occurring in Hungary does not accomplish the criteria of a biological species. Our present work was performed within the 1 ha sampling area of Sikfőkút LTER research site. All oak trees occurring in the area were taxonomically classified by means of multi-factoral leaf morphological method. Our results revealed that specification of trees only into Turkey oak (*Q. cerris*) and Sessile oak (*Q. petraea*) taxa than formerly happend is not sufficient because introgression of Downy oak (*Q. pubescens*) proved to be also strong. Moreover considerable diversity of forms was found within the Sessile oak complex. Parallel to measuring leaf morphological parameters phenologic observations and isoenzyme analyses were also performed. All elements of loci proved to be polymorph but 5 had strong heterozygote shortage. Variations within certain loci were in close connection with different groups separated on the basis of the bud-break times and taxonomic character of trees.

**Keywords:** budburst, climate change, climate tolerance, ecotype, oak forest, sessile oak, population genetic