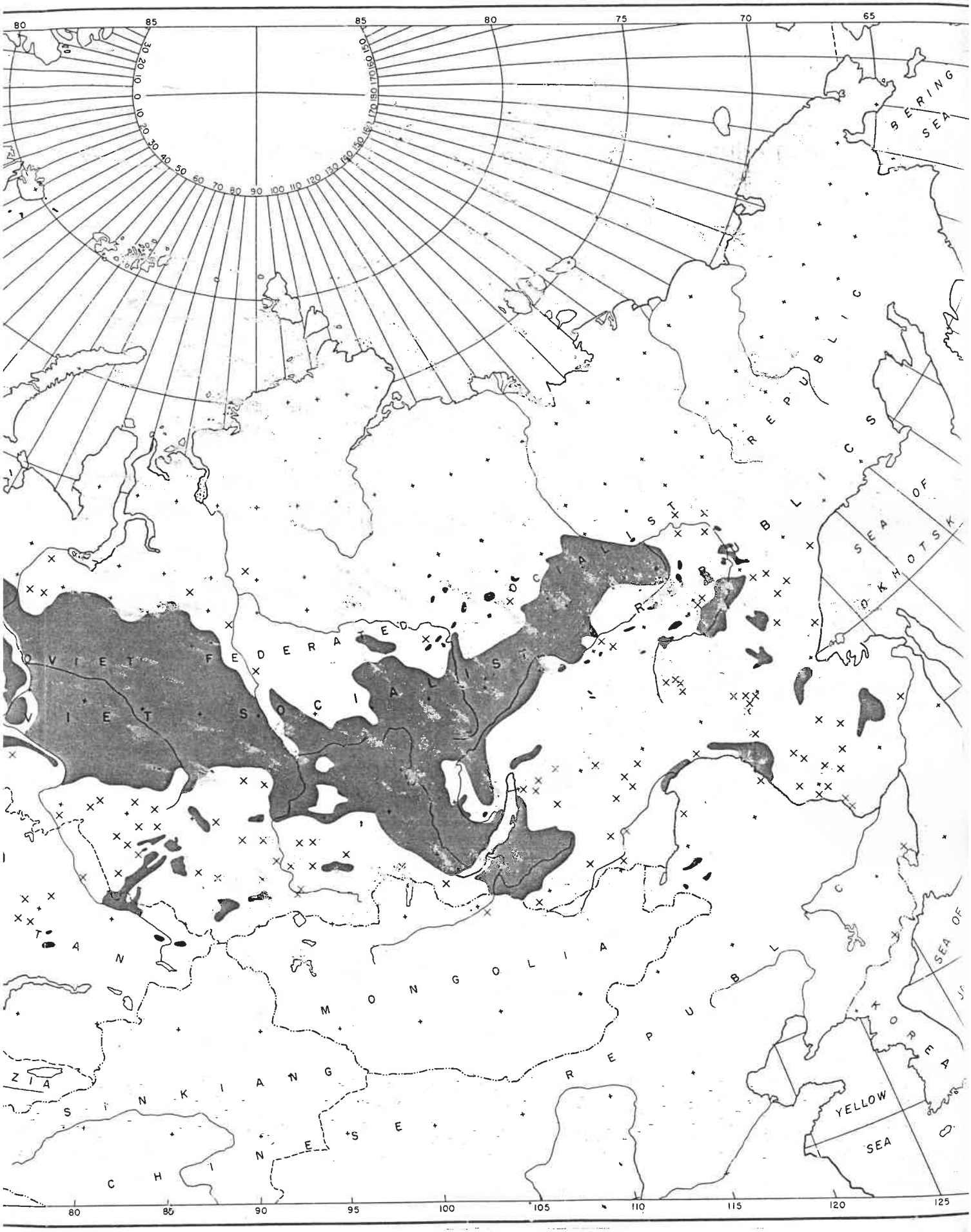
Mátyás Csaba

ADAPTÁCIÓS FOLYAMATOK ERDEI FÁK POPULÁCIÓIBAN

ATLANTIC OCEAN
IRELAND
SCOTLAND
WALES
ENGLAND
PORTUGAL
SPAIN
FRANCE
BELGIUM
NETHERLANDS
DENMARK
NORWAY
SWEDEN
FINLAND
ESTONIA
LATVIA
LITHUANIA
USSR
WHITE RUSSIA
POLAND
GERMANY
SWITZERLAND
AUSTRIA
CZECHOSLOVAKIA
HUNGARY
YUGOSLAVIA
ROMANIA
MOLDAVIA
UKRAINE
ALBANIA
GREECE
BULGARIA
ITALY
TUNISIA
MEDITERRANEAN SEA
BLACK SEA
TURKEY
GEORGIA
ARMENIA
AZERBAIJAN
CASPIAN SEA
KAZAKH
ARAL SEA
UZBEKISTAN
TURKMENISTAN
EGYPT
SYRIA
IRAQ
IRAN
AFGHANISTAN
Pinus sylvestris
Isolated occurrence
200 400 600 800 1000 MILES
500 1000 1500 KILOMETERS
30 35 40 45 50 55 60 65 70

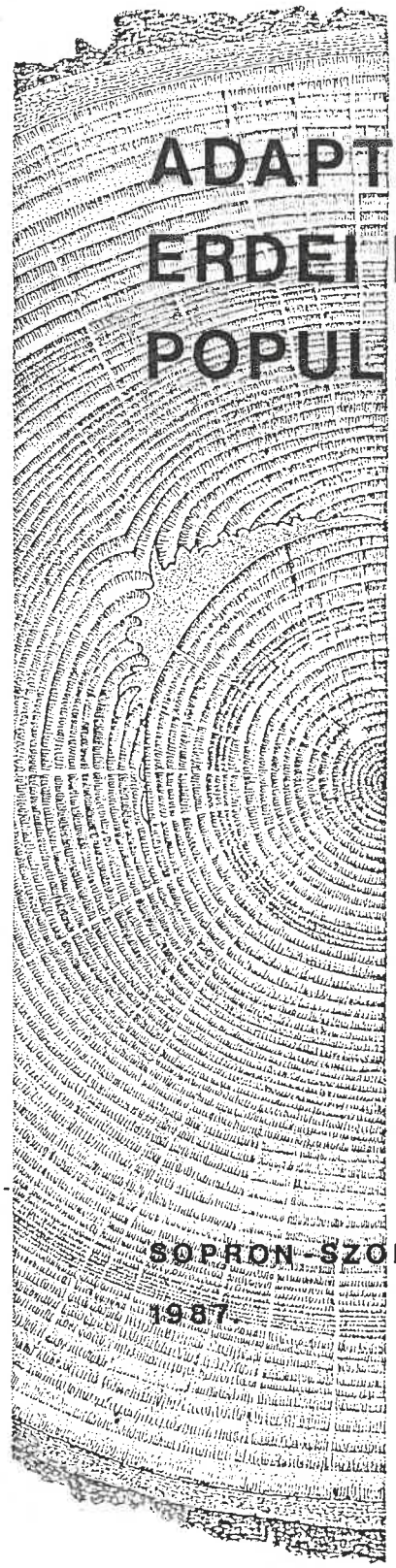
Map 32



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

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

MÁTYÁS CSABA



ADAPTÁCIÓS FOLYAMATOK ERDEI FÁK POPULÁCIÓIBAN

SOPRON-SZOMBATHELY

1987

A tudományok doktora fokozat elnyeréséhez benyujtott disszertáció

Cimlap grafika: Olajos György

"Annak érdekében, hogy a nemesités során megfelelően kezelni tudjuk az organizmusokat, különösképpen szükséges, hogy megismerjük az egyedeket, a fajt, a nemesités lehetőségeit és az alaki, élettani, mennyiségi és minőségi változékonyság mértékét a fajon belül. A kiinduló anyag és a termesztett növények eredetének vizsgálata ezért a nemesitési tudomány alapvető kelléke."

/N.I. Vavilov 1951/

TARTALOM

	Oldal
Előszó	ix
1. A vizsgálatok célkitüzése	1
2. Genetikai változatosság és adaptáció	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. Az elemzett kisérletek, értékelési módszerek ismertetése	20
3.1 Az erdeifenyő genetikai változatosságát feltáró származási kisérletek	21
3.1.1 Előzmények és külföldi kisérletek	21
3.1.2 Erdeifenyő származási kisérletek Magyarországon	24
3.1.3 Az értékelésbe közvetlenül bevont külföldi kisérletek	29
3.2 Az Ontario-i banksfenyő kisérletsor	31
3.2.1 A banksfenyő szerepe és jelentősége Észak-Amerikában	31
3.2.2 A kisérletsor leirása	32
3.2.3 Éghajlati és termőhelyi viszonyok	35
3.2.4 A mintázott populációk	37
3.2.5 A csehszlovák banksfenyő kisérletek	37
3.3 A növekedés változatosságának modellezése	37
3.3.1 Lineáris modell felállitása	38
3.3.2 Nemlineáris, háromdimenziós modell felállitása	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 segitségével	45
3.3.6 A származások fenotipusos stabilitásának becslése	47
4. A növekedés származások közötti genetikai változatossága	49
4.1 Erdeifenyő	49
4.1.1 A bugaci IUFRO kisérlet értékelése	49
4.1.2 A magyar VNIILM kisérletek eredményei	51
4.1.3 Két Moszkva környéki VNIILM kisérlet elemzése	54
4.1.4 A Plzeň-Bolevec-i kisérlet	57
4.2 Banksfenyő	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 számitása 64

4.2.5 A magassági változatosság modellezése válaszregressziós felület segitségével 65

4.2.6 Termőhely-genotipus kölcsönhatások és a populációk fenotipusos stabilitása 75

5. Az erdeifenyő néhány kvalitativ bélyegének genetikai változatossága 79

5.1 A törzsegyenesség változatossága 80

5.2 Csucsdominancia vizsgálata a vezérhajtáson 83

5.3 Az aktiv növekedési periódus változatossága 87

5.3.1 A rügyfakadás 88

5.3.2 A rügyképzés időpontja 90

5.3.3 Az aktiv növekedés befejezésének folyamata 90

5.4 Téli /szezonális/ tüsárgulás 93

5.5 Tükarcgomba-érzékenység 97

5.6 Rovarkárositás-prediszpozició 98

6. Az erdeifenyő európai áreájának átfogó értékelése 102

6.1 A taxonómiai felosztás kérdése 102

6.2 Helyi származásu, autochton populációk produkciója 105

6.3 Az áttelepités hatása a növekedésre 108

6.4 A fenotipusos stabilitás, vagyis a széleskörü áttelepithetőség szempontjából kiemelkedő körzetek 109

6.5 Az izolált előfordulások teljesitménye 111

6.6 A domesztikált populációk teljesitménye 111

6.7 Kvalitativ bélyegek 111

6.8 A magyar erdeifenyő populációk helye az áreában 113

6.9 Honositási lehetőségek 115

7. Az adaptáció stratégiája és korlátai 118

7.1 Az evoluciós 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

Oldal

8. Klimatikus adaptáció autochton és áttelepitett populációkban 130

8.1 A klimatényezők szerepe a változatossági mintázat alakitásában 130

8.1.1 A termoperiódus 130

8.1.2 A fotoperiódus 134

8.2 Adaptiv változatossági mintázatok 136

8.2.1 Klinális változatosság 136

8.2.2 Rassz /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 áttelepithetősége és a körzetesités 151

8.5.1 Az áttelepithetőség korlátai 151

8.5.2 Déli származások fölénye 152

8.5.3 Áttelepithetőség az erdőhatár ill. áreahatár közelében 154

8.5.4 A génökológiai szempontok alkalmazása az elhatárolásnál 156

8.6 Összefoglalás: az adaptációs folyamat általánositható vonásai 158

8.7 Kitekintés: a genetikai változatosság és az erdei ökoszisztémák jövője 161

9. Idézett irodalom 165

Függelék

ELŐSZÓ

Magyarországon a mesterségesen felujitott, illetve telepitett erdők a teljes erdőterület mintegy kétharmadát teszik ki. Ezen belül a mesterséges erdőfelujitások háromnegyed része olyan fafajokkal történik, amelyek esetében a nemesitett szaporitóanyagok alkalmazása kizárólagos, vagy legalábbis jelentős mértéket ért el /nyárak, füzek, fenyők, akác/.

A kétségtelenül jelentős eredmények egyuttal aggodalomra is adnak okot, mivel a nemesitett szaporitóanyag széleskörü alkalmazása sulyos és visszavonhatatlan beavatkozást jelent meglévő erdőállományaink génkészletébe. A természetes genetikai változatosság óhatatlanul csökken, szélsőséges esetben, a klónozott ültetvényekben, gyakorlatilag meg is szünik.

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

Az adaptáció hatásmechanizmusának feltárása nélkül nem értelmezhető a populációkban tapasztalható változatosság jelentősége és értéke. Enélkül az erdőmüvelési tevékenység kihatásai sem becsülhetők előre. A felmerülő kérdések elemzése elsősorban a nemesités és szaporitóanyag termesztés, tágabb értelemben az erdőmüvelés hosszu távu stratégiájának kialakitása szempontjából fontos. Ezen tulmenően azonban egész bioszféránkat érintő negativ 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 tünik, mint az ipari immissziók problémája, vagy pedig a trópusokon tapasztalható katasztrófális erdőterület csökkenés /IUFRO,1986/.

A Római Klub által kidolgozott világmodell /I. függelék/ rávilágit 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 javitása, ugyanugy sulyos zavarokhoz fog vezetni /bár némi késedelemmel/, 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 krizis időpontja körül lehet, a tényeken ez nem változtat.

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

Az erdei fafajok adaptációs mechanizmusainak alaposabb feltárása közvetlen szakmai előnyein túl segitséget nyujthat abban, hogy az egyre jobban fenyegetett élővilág egy még kevésbé megbolygatott rendszerén keresztül tanuljuk meg becsülni és megtartani az élet évmilliárdok formálta, határtalan sokrétüségét. Amig nem késő.

I. tábla

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

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

1. A VIZSGÁLATOK CÉLKITÜZÉSE

Az erdészeti növénynemesités kezdeti fázisában /és ezt a kezdeti fázist mind a mai napig alig haladtuk meg/ a mezőgazdaságban alkalmazott eljárások többé-kevésbé sikeres adaptálásával alakitotta ki programjait. Ha eltekintünk a vegetativan szaporitott fafajok nemesitésétől, ahol a klónozás bevezetése igen jelentős előrelépést hozott, az eredmények meglehetősen szerények. Másrészt a hagyományosan konzervativ erdőmüvelési gyakorlat nem fogadta el fenntartás nélkül az erdészeti növénynemesités által kinált 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 növénynemesités lassu előrehaladásának részben technikai okai vannak, erre több publikációban rámutattam /Mátyás 1979, 1986/. Elméletileg is nehéznek tünő akadályt jelent azonban az a körülmény, hogy az erdészetben elsődlegesen olyan bélyegek "megjavitásán" dolgoznak a nemesitők, amelyek egyébként is erős természetes szelekciós nyomás alatt vannak.

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

Tul a közvetlen gyakorlati célokon, az adaptációs-evolucios folyamatok vizsgálata ismeretelméleti szempontból sem lebecsülendő fontosságu. Az előszóban emlitett, közhelyszerü megállapitás, miszerint a természetes populációk "megfelelően" alkalmazkodnak termőhelyi környezetükhöz, tulajdonképpen determinisztikus /karteziánus/ világképre épül. Eszerint az organizmus ugy illeszkedne környezetébe, mint kulcs a zárba.

A természetes szelekció hatásának abszolutizálása végeredményben Darwin tanitásainak extrapolálásából adódik. Darwin ugyanis nem állitotta, hogy a természetes szelekció az evolucio egyetlen formáló ereje lenne.

A továbbiakban több példával bizonyitjuk, hogy a természetes szelekció nem szükithető le a legjobban alkalmazkodó egyedek kiválogatódására, az alkalmazkodott egyed és környezete között nem lehet tökéletes korrelációt találni. A korszerü 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 bizonyitotta be, hogy a tulajdonságok genetikai szabályzása épp ugy kvantumos jellegü, mint a fizikai rendszereké.

A fajon belüli adaptációs-evolucios 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/ ökotipus-koncepcióját. Mivel utóbbi fogalmat gyakorta eredeti megfogalmazásától eltérő értelemben alkalmazzák, érdemes az eredeti definiciót idézni: "az ökotipus egy meghatározott populáció, amelyben az adott élőhely szelektiv hatásai olyan változásokat idéznek elő, hogy a szomszédos populációkkal szemben azonositható genetikai különbségek lépnek fel, amelyek fiziológiai vagy morfológiai tulajdonságokban manifesztálódhatnak". Turesson óta azt a tudományterületet, amely a populációk adaptiv tulajdonságai és élőhelyük termőhelyi tényezői közötti összefüggést vizsgálja, génökológiának vagy ökológiai genetikának nevezzük.

A populáció adaptiv genetikai változatossága vizsgálatának alapegysége a származás, amely alatt egy kielégitően nagy, egységes megjelenésü 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 erdészetben 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 rendkivül nagymérvü, és megfelelő származások kiválasztásával lényegesen gyorsabban, olcsóbban és kisebb kockázattal lehet eredményt elérni, mint más eljárásokkal /hibridizálás, poliploidia-nemesités, szomaklónos változatosság indukálása stb./. Az ökológiai adottságok és a populációstruktura összefüggésének ismeretében a legmegfelelőbb populációk kiválasztása nagyobb biztonsággal történhet.

A fás növényeket nem tekinthetjük kifejezetten kivánatos objektumnak, ha populációkban lezajló genetikai folyamatokat akarunk vizsgálni. Életmódjuk és hosszu életkoruk miatt valószinü 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 genetika és az ökológia szintézisére erdei ökoszisztémák tekintetében csak nagyon kevés próbálkozás történt, és ezek is a problémát a modellek oldaláról közelitik 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 egyszerüsitések, hanem a térben és időben heterogén környezeti tényezők sem engedik magukat egyszerü koordinátatengelyekre redukálni.

A heterogén környezet hatására a populációkban bekövetkező genetikai változások gyakorlati oldalról való elemzése nagy segitséget kapott az enzim-elektroforézis alkalmazásától. Máris rendkivül érdekes eredmények születtek, korábban megoldhatatlannak tünő kérdésekre gyülnek a válaszok. A módszer nagy nehézsége viszont az értelmezésben van. Kérdéses, hogy a vizsgálható enzimek szintjén kimutatott genetikai folyamatok mennyire reprezentativak a teljes átörökitő anyagra, illetve az emlitett enzimek mennyire tekinthetők adaptiv jelentőségüeknek. 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 növénynemesités eddig végzett uttörő munkája eredményeképpen számos értékes kisérleti 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 állitani;
- milyen irányban kellene megváltoztatni tevékenységünket annak érdekében, hogy az emberi létszükségletek fedezése mellett az ökoszisztémák létfeltételeit és müködőképességét minél kevésbé kárositsuk.

Közvetlenebb kérdésként a vizsgált fafajok egyes tulajdonságai adaptiv változatossági mintázatát elemeztük részben a közvetlen hasznositási lehetőségek megismerésére /honositható populációk minősitése/, részben pedig általános érvényünek elfogadható törvényszerüségek feltárására. Valamennyi fafajjal ugyanis rendkivül 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 természetszerüleg csak a térben változó környezeti tényezők hatására kialakuló alkalmazkodottságra illetve változatosságra 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 kitüzött feladatok megoldása véleményünk szerint végre tényszerü alapokat szolgáltathat a szaporitóanyag termesztés és felhasználás rendezéséhez, nemesitési és génmegőrzési stratégiák kidolgozásához és elvezethet - az ökoszisztémák voltozatossági viszonyai ismeretében - a termesztés feltételeinek megfelelő genetikai struktura tudatos tervezéséhez és a szaporitóanyag termelésen keresztül való megvalósitásához.

Mindehhez e tanulmány csak első lépésként szolgálhat, mert az erdészeti génökológiának csak nagyon szerény hagyományai vannak. A rendelkezésre álló kisérletek, adatbázisok sok esetben a teljes értékü, statisztikailag megalapozott értékelést nem is tették lehetővé. Ezekről a rész-információkról azonban nem szabad lemondani, mert egymással párhuzamba állitva általánositható következtetések fogalmazhatók meg. Kielégitő mennyiségü hazai kisérleti 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-erdőmüvelési igényeit tekintve sokban hasonló. Génökológiai elemzésüket megkönnyiti, hogy más fafajokkal szemben számos előnnyel rendelkeznek, igy:

- elterjedésük sulypontja a boreális-szubboreális erdőzóna, illetve az elegyes erdők termőhelyileg szegényebb területei. Mindkét övben aránylag kevéssé komplex társulásokat alkotnak;
- hatalmas áreájuk révén igen szélsőséges ökológiai viszonyokat fognak át, igy az adaptáció tanulmányozására nagyon alkalmasak;
- mindkét fafaj alapvetően pionir jellegü, ami feltételezi, hogy genetikai strukturájuk egyszerübb, kevésbé komplex mint a klimax fajoké;
- aránylag könnyü szaporithatóságuk, kezdeti gyors növekedésük révén megfelelően értékelhető kisérletek állnak rendelkezésre.

Az adaptációs folyamat modellszerü megfogalmazása a matematika nyelvén lényeges a jelenségek megértése és általánosithatóság szempontjából. Ehhez olyan szabatos kisérletsorra van szükség, mint amilyennek az elemzésére Ontario tartományban lehetőségem nyilt.

A vizsgálatok lehetővé tételéért, munkám sokoldalu 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 létesitett kisérletekhez rendelkezésre bocsátott szaporitóanyagért, valamint publikálatlan felvételi adatok rendelkezésre bocsátásáért hálával tartozom a puskinoi VNIILM Intézet Maggazdálkodási Laboratóriumának.

A hazai terepi kisérletek létesitse, felvételezése és értékelése nem lett volna lehetséges az ERTI Sárvári Kisérleti Állomásán és Kámoni Arborétumában dolgozó munkatársaim aktiv támogatása nélkül, akiknek ezuton is kifejezem köszönetemet.

2. GENETIKAI VÁLTOZATOSSÁG ÉS ADAPTÁCIÓ

"Bár kilátástalannak tünik, hogy a természetes szelekció müködését 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 müködőképes 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 tulélését és egy optimális helyzet elfoglalását, a populáció evoluciós multja által meghatározott adottságaival összefüggésben.

A biológiai evolució S. Wright szerinti értelmezése /"az evolució a populáció transzformációja"/ magába foglalja az adaptáció iménti definicióját. Juhász-Nagy /1981/ két kiegészitő posztulátuma is érvényes mind az adaptációra, mind pedig az evolucióra:

1. a transzformáció géngyakoriság-változást kell magába foglaljon,

2. a változás egy "adott /evoluciós/ szituációban kibontakozó optimumkeresés" kell legyen.

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

Az irreverzibilitás térben tulajdonképpen mindaddig nem áll be, amig a rész-populációk migráció révén kapcsolatban vannak egymással. Más a helyzet az idő vonatkozásában, amely lefolyásában visszafordithatatlan. Ilyen értelemben az adaptáció és evolució elkülönitése élesebb: előbbi az időskálán a faj evoluciós multját tekintve viszonylag rövidebb szakaszt, véges számu nemzedéket fog át.

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

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

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 genotipusok eltérő számu utódnemzedéket képesek létrehozni. A folyamat mindenkori eredője az adaptálódott populáció.

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

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

A természetes szelekció és az /egyedi/ adaptáció, illetve a rátermettség összefonódása a darwini evolucióelmélet idevonatkozó meghatározásának /"a legrátermettebb fennmaradása"/ alkalmazását rendkivül nehézzé teszi. "Csak annyit állithatunk, hogy létezik olyan szelekciós folyamat, amely növeli a populáció hosszu távu fennmaradásának valószinüségét egy adott környezetben, tehát alkalmazkodáshoz vezet" /Pásztor 1985/.

A természetes szelekció valósságát Lewontin szerint három megfigyelés erősiti meg /Mayo 1983/:

- a populációt alkotó egyedek között örökletes változatosság áll fenn,
- az utódok hasonlitanak a szülőkre*, végül
- az egyes genotipusok eltérő számu utódot hagynak hátra.

---

*Különös módon ennek a legkönnyebben belátható tételnek a bizonyitása okozza az erdészeti növénynemesitésben a legnagyobb gondokat /l. 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 evolució egyik /de nem egyedüli!/ hajtóereje.

Fentiekből következik az is, hogy az adaptáció hatása csak azoknak a tulajdonságoknak a változatosságán tanulmányozható, amelyek az egyed /genotipus/ rátermettségének fenntartása szempontjából jelentősek. A tulélés szempontjából alárendeltebbnek tünő bélyegek variabilitása e tekintetben nem ad eligazitást.

2.3 Az adaptáció mint kibernetikus rendszer

A természetes szelekció szürőjén 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 müködést /Lerner 1971/.

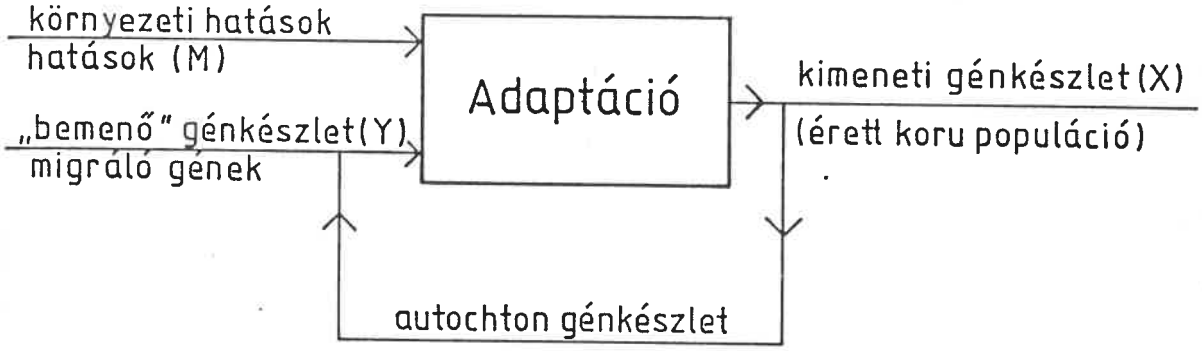
A rendszerben tulajdonképpen a természetes szelekciós folyamat képezi a "fekete dobozt". A kiindulási génkészlet mellett a bemenő hatások a legtágabb értelemben vett környezeti tényezők /ezek között értelmezhető az ember behatása is/, a kimeneti oldalon pedig a pánmixiára képes, érett kort elért, adaptálódott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

A vezérlés alapja, mint minden élő szervezetnél, a rátermettség optimalizálása. Mivel a környezeti hatások jó része véletlenszerü /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 állapottérben /= adaptációs felületen/ elhelyezkedő maximális hatékonyságu K pont keresése /1/b ábra/. Ilyen pont természetesen több is lehet.

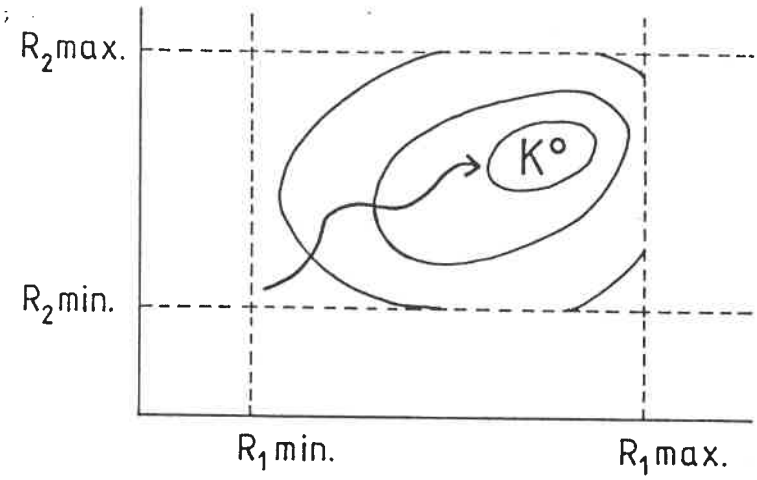
Céliránvos keresés csak megfelelő információk hasznositásával lehetséges. Ezek az információk a következő nemzedék létrehozásában résztvevő gének, amelyek a rendszerben a "jel" szerepét töltik be.

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

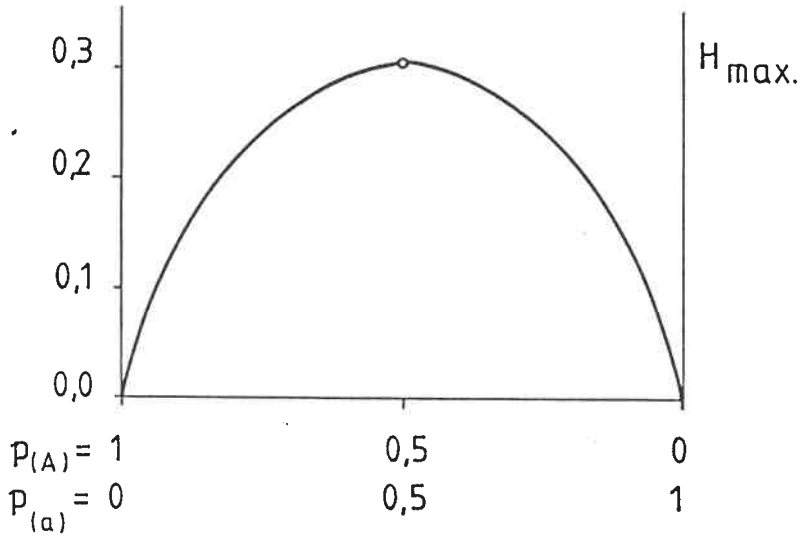
$$H_{max} = \log N$$



1/a ábra. Az adaptáció mint kibernetikai rendszer



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



1/c ábra. H információmennyiség alakulása két allél gyakorisága függvényében

Az információmennyiség azonban az esemény valószinüségével is összefügg. N számu 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 valószinüsége.

Ha az x_i-k közül az egyik valószinüsége 1, a többieké 0, akkor $H(X)$ információmennyiség 0 lesz. Maximális értékét akkor veszi fel, ha a valószinüség 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 kimenetelü esemény valószinüségi 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 genotipusa 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 valószinüséggel fordul elő /$p_{(A)} = p_{(a)} = 0,5$/, ekkor

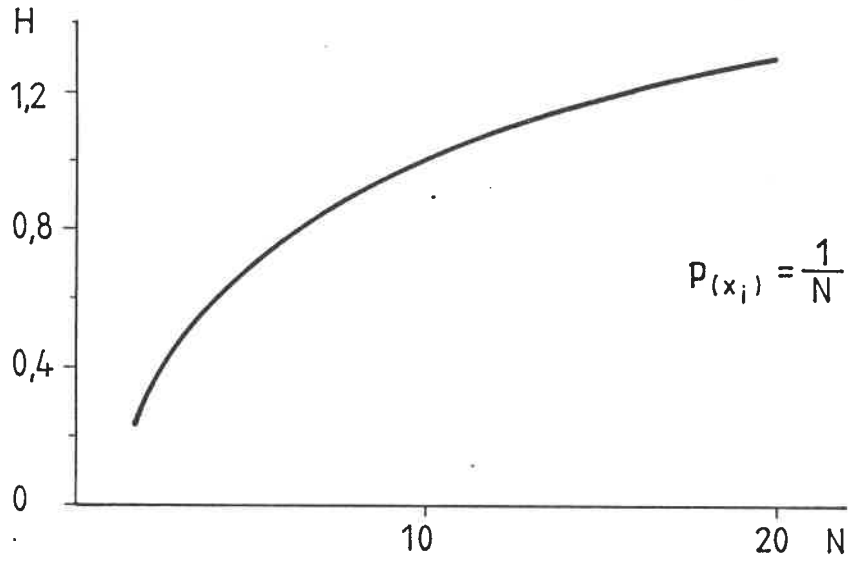
$$H_{max} = 0,30$$

Figyelemre méltó, hogy azonos gyakorisági valószinüség mellett a tagok számának emelkedésével a H_{max} értéke additiv jellegének megfelelően emelkedik /2. ábra/.

A sztohasztikus, valószinüségi jelleg azonban nemcsak a kimenő, hanem a bemenő értékre is ugyanugy érvényes. A bemenő változó valószinüségét 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 valószinüsége



2. ábra. Az információmennyiség /H/ értékei az elemek száma /N/ függvényében, ha az egyes elemek /= gének, allélok/ gyakorisági valószinüsége azonos

Ez esetben ugyanigy érvényes, hogy H(X,Y) értéke annál nagyobb, minél egyenletesebb a valószinüségek 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 effektiv 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/ additiv genetikai varianciájának függvénye.

Egy genotipus fitnesze elméletileg egy skálán "mérhető". Ahány dimenziója van egy ökológiai térnek, annyiféle értéket vesz fel a genotipus 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, mindamellett elméleti modellként igen alkalmas az adaptációs folyamat illusztrálására.

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

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

ahol q_j = a j-edik fenotipus gyakorisága,
W_{ij} = a j-edik fenotipus 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 "adaptiv egyenlettel" fejezi ki:

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

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 fenotipusok gyakoriságának /q/ és rátermettségének /W/ függvénye. Az átlagos rátermettséget tehát az alábbiak szerint rendezhetjük számitható képletbe:

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

p = az egyik környezeti tényező fellépésének gyakorisága,
q = az egyik fenotipus gyakorisága,
W_{ij} = a négy gyakorisági maximum- ill. minimumérték mellett megállapitott rátermettség

Az alábbiakban kétféle niche-re és kétféle fenotipusra kidolgozott példában "pinea" és "picea" tipusu /durvaágas, gyorsan növő és finomágu, lassan növő/ erdeifenyő fenotipusok átlagos rátermettségének alakulását mutatjuk be hótörésveszélyeztetett és hótöréstől nem veszélyeztetett /enyhe telü/ környezetre.

A két fenotipus rátermettsége elegyetlen előfordulásuk esetén a következő a két szélsőséges niche-ben.

Élettér /niche/	Durvaágu fenotipus	Finomágu fenotipus
Hótörésveszély nincs	$W_{11} = 1,0$	$W_{12} = 0$ a fenotipus növekedésben elmarad, a konkurens fafajok kiszoritják
Rendszeres hótörésveszély	$W_{21} = 0$ a hótörés-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, igy pl. a hótörések 50 %-os gyakorisága /p = 0,5/ és a durvaágu fenotipusok 75 %-os gyakorisága /q = 0,75/ mellett az átlagos rátermettség:

$$\bar{W} = 0,5.0,75(1,0)+ 0,5.0,75(0)+0,5.0,25(0)+0,5.0,25(1,0)$$

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

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

Hótörésmentes környezetben a tisztán durvaágu, erőteljes növekedésü populáció a legrátermettebb, ahogy ezt a gyakorlatban is tapasztalhatjuk pl. a francia vagy rajnavidéki származások esetében. Figyelemre méltó, hogy közepes hótörésveszély mellett bármely fenotipus gyakoriság azonos fitneszértéket 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 fenotipust vizsgáljuk egy másik niche-dimenzióban; a durvaágu, hosszu vegetációs idejü fenotipus a kései fagyoktól károsodik, mig a finomágu rövidebb vegetációs idejü, ezért a kései fagyok nem kárositják.

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 fenotipus gyakoriság hatása a populáció átlagos rátermettségére /$\bar{W}$/

A/ Durvaágu fenotipus gyakorisága és a hótörésveszély

Fenotipus gyakorisága /q/		Niche gyakorisága /p/				
		Erős hótörés-veszély	Időszakos hótörésveszély			Nincs hótörés-veszély
		0	0,25	0,50	0,75	1,0
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 fenotipus gyakorisága és a kései fagyveszély

Fenotipus 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

Fenotipus gyakoriság a populációban /q/		Niche gyakorisága /p/				
		Hótörésveszély, nincs kései fagy				Nincs hótörés, 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 fenotipust azonos arányban tartalmazó populációk.

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

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

q = az egyik allél gyakorisága,
1-q = a másik allél gyakorisága,
W_{1i} = az egyik /homozigóta/ genotipus rátermettsége az adott /i-edik/ nicheben stb.

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

$$\bar{W} = pq^2 W_{11} + 2pq\,(1-q)W_{21} + p(1-q)^2 W_{31} + (1-p)q^2 W_{12} +$$

$$+ (1-p)2q(1-q)W_{22} + (1-p)(1-q)^2 W_{32}, \quad \text{ahol}$$

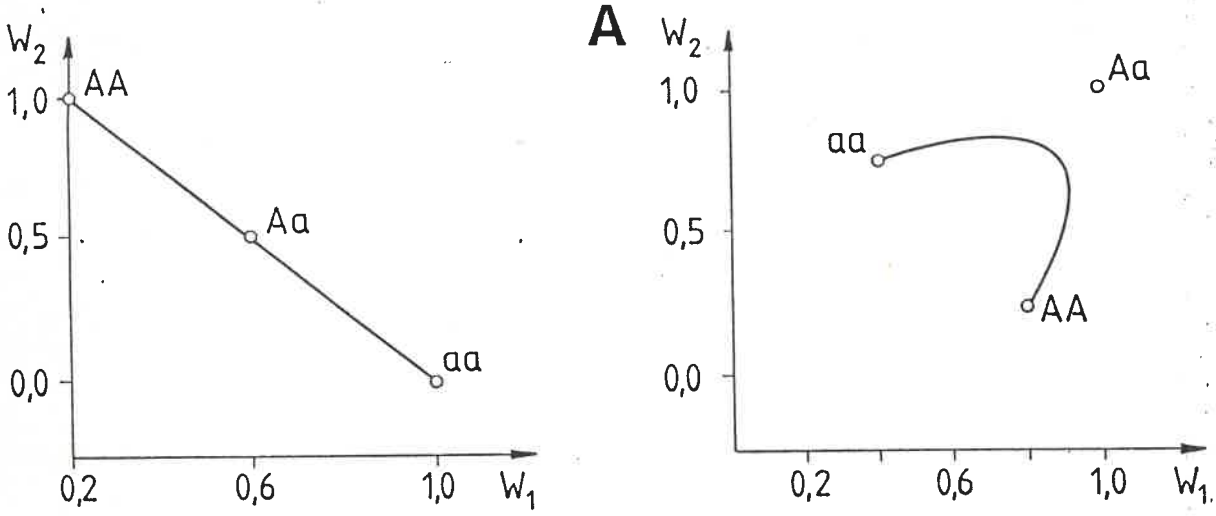
p = az egyik niche gyakorisága,
1-p = a másik niche gyakorisága

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

Példánkat monogénikus öröklésmenetre, azaz osztályokba csoportositható fenotipusokra és elkülönölő niche-tipusokra épitettük fel. A gyakorlatban a kvantitativ fenotipusokra összefüggő szórásmezőt találunk, és ugyanez érvényes a környezeti tényezők jó részére is.

A 3. ábrán 2 niche esetében mérhető fenotipusos szórást mutatjuk be a hozzátartozó fitnesz-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.

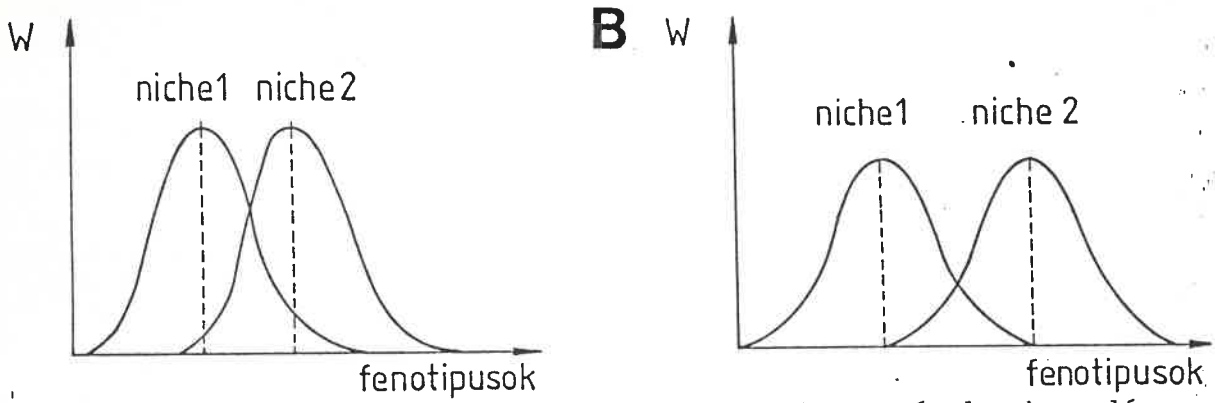
Adott niche gyakoriságok esetére a függvénygörbe érintői határozzák meg az optimális $\bar{W}$-t nyujtó fenotipust. Konvex függvény ese-



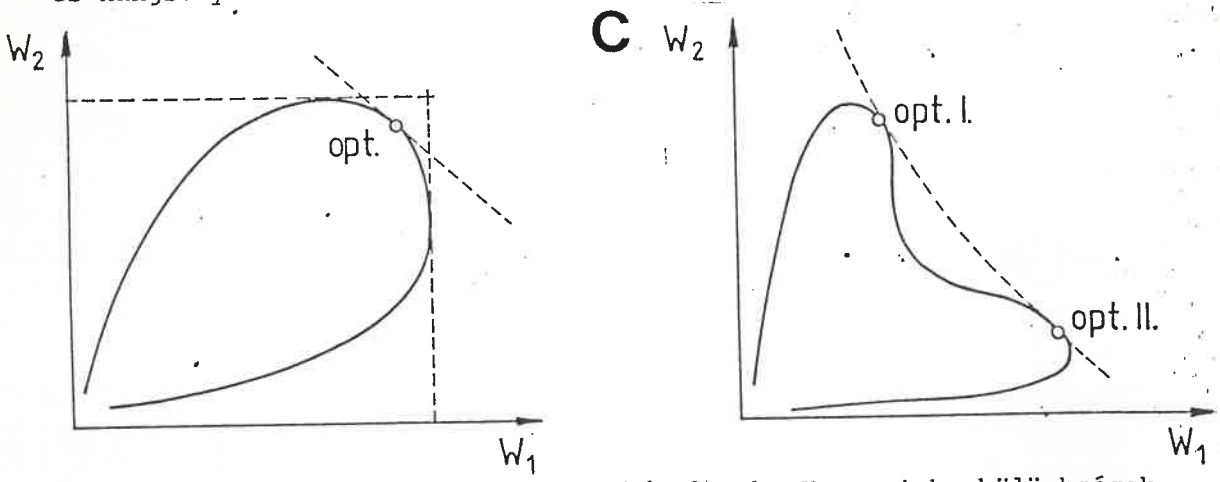
3. ábra. Géngyakorisággal változó rátermettség két niche-ben, ha a három lehetséges genotipus rátermettsége additivan illetve nem additivan alakul.

genotipus	W_1	W_2
AA	0,2	1,0
Aa	0,6	0,5
aa	1,0	0

genotipus	W_1	W_2
AA	0,8	0,4
Aa	1,0	1,0
aa	0,4	0,8



Különböző fenotipusok rátermettsége két niche-ben, aránylag hasonló és hangsulyozottabban eltérő feltételek esetén.



Az előző esetekre megadott fitnesz-készletek. Ha a niche-különbségek nem nagyok, egy optimális rátermettséggel rendelkező fenotipus /W = = opt./ van, mig ha nagy a különbség, a fitnesz-készlet konkáv és több optimális fenotipus lehetséges

tében egy optimum van, viszont konkáv függvény esetén több megoldás lehetséges, vagyis az optimális rátermettséget több fenotipus egyidejüleg is elérheti. Kiinduló példánkban már két lehetséges fenotipus 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 diszruptiv jelleggel.

A bemutatott példákból kiviláglik, hogy eltekintve attól a valószinütlen esettől, hogy egy adott környezetben mindössze egyetlen fenotipus rendelkezik a legnagyobb rátermettséggel, még kiszámitható környezeti feltételek mellett sem tételezhetünk fel genetikailag homogén populációkat. Mivel a fenotipusok rátermettsége a különböző környezeti tényezőkkel szemben nem azonos, a populációszerkezetet minden "zavaró" külső hatás elmaradása, és a tényezők változatlansága mellett is különböző fenotipusok 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: fenotipusos stabilitás

Az eltérő termőhelyeken, azonos genotipusokon észlelhető relativ fatermőképesség-változást, vagyis a genotipusok,populációk teljesitmény-sorrend változását a nemesitési szakirodalom termőhely-genotipus kölcsönhatásként tárgyalja. /Használják még a flexibilitás, plasztícitás - és sajnos nagyon helytelenül, a genotipusos stabilitás fogalmát is. Ezen tulmenően az ökológiai valencia fogalma is azonos jelentéstartalmat hordoz./ Az ökológiai genetikában a fenotipusos stabilitás fogalom látszik helyesebbnek.

Fenotipusosan stabilnak tekintünk olyan genotipusokat,amelyek eltérő ökológiai feltételek között relativ teljesitményüket /a kezelések sorrendjében elfoglalt helyüket/ fenntartják, vagyis nem mutatnak jelentős termőhely-genotipus kölcsönhatást.

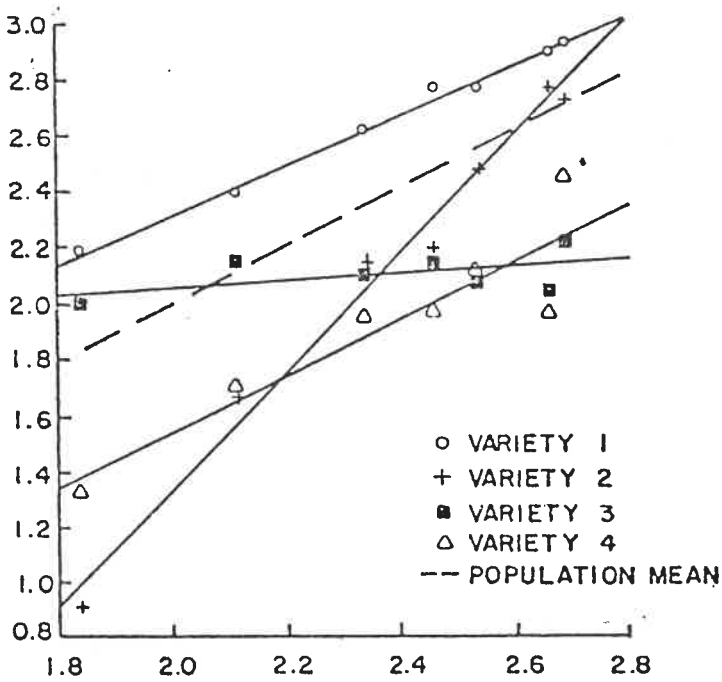
Az adaptációt eredeti megfogalmazása szerint populációkban lezajló folyamatokra értjük. A fenotipusos stabilitás természetszerüleg ezzel összefügg, de mégis bizonyos mértékig elkülönölő bélyeg, ugyanis az egyedek homeosztázisa határozza meg. Épp ezért a stabi-

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

A stabilitás rendkivül nagy jelentőségü a gyakorlati termesztés szempontjából, mivel a faegyedek helyhezkötöttek és változó niche-feltételek között kell fennmaradjanak /gondoljunk a mesterséges felujitásra/, igy 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 nyujtanak egyenletes, jó teljesitményt. Minél inkább specializált egy populáció vagy klón bizonyos termőhelyi körülményekre, annál inkább beszükül használhatósága és egyuttal bonyolultabb a termesztése, ami megnöveli a helytelen fajtamegválasztásból eredő hibák lehetőségét.

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

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



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

Wricke /1962/ "ecovalence" mutatóját a termőhely-genotipus 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 genotipus hozzájárulása a teljes kölcsönhatásból adódó eltérésnégyzetösszeghez /i számu genotipus, j számu kisérlet esetén; a képletben szereplő pontok az átlagolás helyét jelzik/.

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

3. AZ ELEMZETT KISÉRLETEK, ÉRTÉKELÉSI MÓDSZEREK ISMERTETÉSE

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

A magassági növekedésre megállapitott adaptiv változatosság viszonyitására, a különböző bélyegeknél eltérő mértékben fellépő szelektiv hatások dokumentálására több, a növekedéssel közvetlenül vagy közvetetten összefüggő morfológiai és fenológiai bélyeg változatosságát is elemeztük: igy a vegetációs időszak hosszát, a törzs, a koronaszerkezet jellemzőit stb.

A soron következő értékelésekben - amennyiben külön emlités nem szerepel - a populációk egyes kisérletekben mért átlagteljesitményével /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 eligazitást, de a klimatikus-termőhelyi adaptáció értékeléséhez hasznosithatók. 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 összehasonlitása révén. Ennek a kérdésnek a fatermésre való hatása révén közvetlen gazdasági jelentősége van.

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

adaptiv reakcióját megfelelően vizsgálni lehessen. Ugyanez érvényes a többi, aránylag kis méretü európai ország kisérleteire 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 kisérletek helyszinelésére,az adatok begyüjtésére számos tanulmányut ill. ösztöndijas ut során került sor /Szovjetunióban, Skandináviában, NDK-ban, Franciaországban, Csehszlovákiában/. A génökológiai elemzés szempontjából legfontosabb Ontario-i banksfenyő kisérletsorozat részletes tanulmányozására a kanadai World University Service ösztöndijával nyilt lehetőségem: 17 hónapot töltöttem a helyszinen /Mátyás 1985a, Mátyás-Yeatman 1986/.

3.1 Az erdeifenyő genetikai változatosságát feltáró származási kisérletek

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

3.1.1 Előzmények és külföldi kisérletek

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

Az első módszeres összehasonlító kisérleteket Wilmorin 1820-ban végezte birtokán Les Barres-ban. A csemeték közötti változékonyságról összegyüjtött adatait 1862-ben publikálta. Eredményei az idő tájt nem keltettek érdeklődést, és átmenetileg feledésbe merültek. A század utolsó harmadában Skandináviában már többen leirták a Németországból importált szaporitóanyag gyenge minőségét és a helyi származások fölényét. Oroszországban Turszkij 1878-ban több helyen létesitett összehasonlító telepitéseket helyi és idegen származásu populációkkal.

Módszeres kisérleteket létesitett már Kienitz, Cieslar /1899/ és Örtenblad. Cieslar megállapitotta, hogy az északi származások közép-európai viszonyok között használhatatlanok. Örtenblad elsőként figyelte meg, hogy az erdeifenyő származások aktiv 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 kisérletsorozatot kezdeményezett, amelyben Magyarország is részt vett. A kisérlet kezdeti eredményeit Wiedemann /1930/ összegezte.

Ugyancsak a századfordulón Ogievszkij számos helyen létesitett összehasonlító kisérletet az Orosz Birodalom európai kormányzóságaiból származó anyagokkal. A kisérletek eredményeit a szétszórtan fellelhető források alapján Giertych és Oleksyn /1981/ értékelte. Koleszny ikov 1928-30 között létesitett egy származási kisérletet Kraszno-Trosztjanecben /Ukrajna/, amely megfelelően kezelve, jól dokumentálva maradt fenn /5. ábra/. Eredményeit Patlaj /1965/ értékelte.

Az 1936-ban Magyarországon szervezett IUFRO kongesszuson megállapodás született, hogy az erdeifenyővel kapcsolatos származási kutatást egy részletesebb kisérletsorozat keretében tovább folytatják. A létesitett 18 kisérleti helyszin között Magyarország ismét szerepelt. Ezuttal tengerentuli kisérleteket is telepitettek az USA-ban és Kanadában. Az Egyesült Államokban létesitett területekről Wright és Baldwin /1957/ készitett részletes beszámolót, mig valamennyi terület adatait Giertych /1979/ összegezte.

A skandináv erdeifenyő állományok közötti és egyedek közötti öröklődő változékonyság alakulását a harmincas években alapos csemetekerti kisérletekben vizsgála 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 kisérletsor Roth Gy. által Malackán létesitett parcelláinak maradványai 1978-ban /fotó: Mátyás Cs./
Lent:,Kolesznyikov 1928/30-ban létesitett Kraszno-Trosztjanec-i kisérletének egy részlete. Balra Kokcsetav /Kazahsztán/, jobbra: Szaratov. Az előtérben Szemipalatyinszk parcellája teljesen kipusztult /fotó: Mátyás Cs. 1976/

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

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

3.1.2 Erdeifenyő származási kisérletek Magyarországon

1945 előtt létesitett kisérletek

Magyarország a IUFRO szervezésében indult származási kisérletek révén jutott kisérleti anyaghoz 1909-ben és 1941-ben, melyet Roth Gyula ill. Magyar Pál telepitett el.

Az 1909-es kisérletek helyszinéül Roth Gyula nagy előrelátással jórészt hagyományos termesztési tájakon kivül eső, sikvidéki homokterületeket választott Gödöllőn, Malackán /Malacky, CS; 5.ábra/ és Királyhalmán /ma Ásotthalom/. Egyedül a Likava-i /Likavka, CS/ kisérlet esik a szórványos kárpáti hegyvidéki előfordulás területére /27. ábra/. Az egykori magyar kisérletek 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 kisérlet anyagát Királyhalmán, ill. Kecskemét környékén ültette el Magyar Pál. Ezek közül a bugaci terület maradt fenn /13. ábra/. Igy napjainkban ez maradt az egyedüli kisérlet, ahol mód nyilik a különböző eredetü erdeifenyő populációk összehasonlitására hazai termőhelyi viszonyok között. A bugaci meszes homokon eltelepitett kisérlet értékelése nehéz feladat, mivel egyes származások ismétlés nélkül szerepelnek, továbbá a viszonylag sik felszin dacára a parcellák termőhelye igen változó. A területet Magyar Pál 1953 és 1963 évi felvételi adatok alapján részletesen ismertette /Magyar 1964/. A kisérlet ujraértékelése az utóbbi években egyre nagyobb mértékben fellépett gyökértapló-kárositás miatt vált halaszthatatlanná. Az ujabb felvételek eredményeit Harkai Lajossal ismertettük /Harkai-Mátyás 1978, 1981/.

A kisérleti terület 18 külföldi származásából 5 boreális, illetve hegyvidéki eredetü, gyenge növekedésü populáció. A német-lengyel sikság 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

Származási hely	Átl.magasság /m/ 1953	Átl.magasság /m/ 1963	Átl.fakészlet m^3/ha 1963	Átl. magasság /m/ 1976	Átl.átmérő $d_{1,3}$ /cm/ 1976	Törzsszám hektáronként 1976	Átl.fakészlet m^3/ha 1976	Fakészlet a főátlag százlékában 1976
Val di Fiemme /Olaszo.,Dolomitok/	5,1	9,9	162	15,9	21,2	870	275	130
Petkus /NDK, Potsdam/	4,5	10,1	198	16,3	20,2	905	260	123
Pförten /Lengyelo.,Alsó-Szilézia/	4,2	9,5	176	15,0	20,6	826	240	114
Ljuboml /Szovjetunió,Ny-Ukrajna/	3,9	9,1	156	14,5	18,6	1019	237	112
Griva /Szovjetunió, Lettország/	4,6	10,3	133	15,9	18,3	1000	236	111
Elmstein /NSZK, Rajna-Pfalz/	4,3	9,7	120	14,9	19,3	880	221	104
Zellhausen /NSZK, Hessen/	6,0	11,6	245	16,1	23,2	570	218	103
Mustjeki /SZU, Ny-Belorusszia/	4,1	9,7	140	15,3	19,0	866	215	102
Rudczany /Lengyelország, Mazuria/	4,3	9,5	165	15,4	20,0	768	214	101
Diever /Hollandia, Drente/	4,4	9,8	185	14,6	20,9	692	207	98
Vecmokasz /SZU, Lettország/	3,7	9,1	144	14,7	17,9	918	200	95
Lenti /Magyarország, Zala megye/	5,1	10,5	162	15,5	18,5	1183	190	90
Göddenstädt /NSZK, Hannover/	4,5	10,1	149	15,8	19,8	677	185	87
Tincava /Románia, K-Kárpátok/	3,3	7,8	105	13,4	16,3	1040	179	84
Herselt /Belgium, Antwerpen/	4,8	10,0	118	14,4	19,0	700	167	79
Asnes /Norvégia, Hedmark/	3,2	7,9	150	12,4	17,5	790	160	76
Sääminki /Finnország, Mikkeli/	3,2	7,8	130	12,5	17,5	833	160	76
Kistalmács /Románia, Szeben m./	3,9	9,0	112	14,0	15,8	960	157	74
Hvitsand /Svédország, Värmland/	4,4	9,2	148	14,7	18,8	575	128	60

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

Kisérletek 1945 és 1975 között

Az 1950-es évek elején meginduló erdeifenyő-nemesités elsősorban a hazai előfordulások feltárására és összehasonlitására épült. Bánó István klónjait a hazai viszonyok között bevált, megbizható populációkból válogatta össze /Bánó 1956/. Külföldi eredetü 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/ állitott be kisérletet, ahol a csemeték növekedését és Lophodermium-fogékonyságát vizsgálta.

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

Szovjet /VNIILM/ származási kisérletsorozat

Az Össz-szovjet Erdészeti és Meliorációs Kutatóintézet Maggazdálkodási Laboratóriuma /VNIILM, Puskino/ E.P. Prokazin irányitása mellett a 70-es években az egész országra kiterjedő származási kisérlethálózat létesitésébe fogott, amelyhez a Szovjetunió több mint 120 pontjáról gyüjtöttek be erdeifenyő magot. A mintegy 50 helyen létesitett kisérletsorozat méreteit tekintve felülmul minden hasonló, korábbi vállalkozást. A VNIILM és az ERTI között a fenyőnemesités területén fennálló kétoldalu együttmüködési 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 kiegészitve Harkai Lajos tud. főmunkatárs közremüködésével 1976-ban ill. 1977-ben vetettük el. A megnevelt csemeteanyagot 1978-ban Kerkafalván, Egyházashetyén és Gödöllőn, 1979-ben Recsk khat.-ban telepitették el. Az ERTI Gödöllői Arborétumában létesitett kisérlet 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 létesitettünk. Az 1978-ban véletlenszerü, ismétlés nélküli elrendezésben telepitett kisérlet 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-analizis 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' "

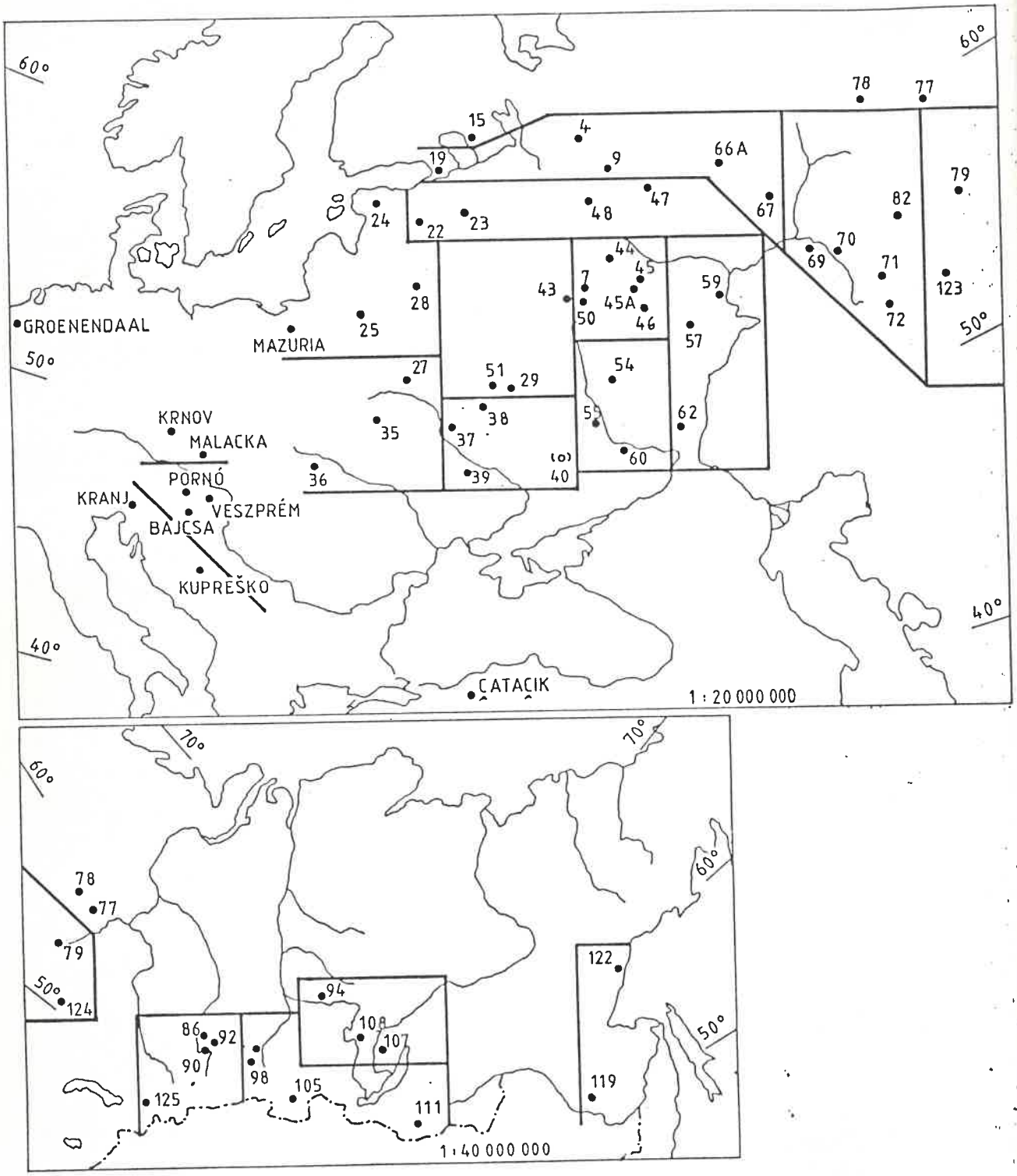
Bár minden próbálkozásunk ellenére a tételek téves megjelölését egyértelmüen bizonyitani nem lehetett, értékelésüktől eltekintettünk.

A kisérletbe vont származások egy kivétellel őshonosnak tekinthetők származási helyükön. A "40" jelü Szlavjanszk-i populációról korábban is ismert volt, hogy telepitett, nem őshonos állomány. Ez a körülmény a statisztikai értékelések során is egyértelmüen megállapitható volt.

A szovjet származások klimatikus adatait Lydolph /1977/ táblázataiból és klimatérképeiről interpoláltam, mivel a magminták származási helyére vonatkozólag csak a szélességi és hosszusági adatokat bocsátották rendelkezésünkre /több esetben ezek is hibásak voltak/. A II. függelékben feltüntettük a származási helyre vonatkozó januári és juliusi 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 kisérlet

A nemzetközi kisérletsort a Lengyel Tudományos Akadémia Kórnik-i 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 kisérlet látképe a harmadik vegetációs évben /Fotó: Mátyás Cs. 1981/

megközelitőleg egy szélességi /kb. 50° É-i szél./ és egy hosszusági /kb. 20° K-i szél./ kör mentén, keresztalakban helyezkednek el, mintegy keresztmetszetet képezve az elterjedési terület gazdaságilag legfontosabb körzetéből. A kisérlet 20 mintát tartalmaz, a legészakibb 60°15' É-i szél., 29°54' K-i hossz.-tól /Roscsinszkaja Dacsa,SZU/, a legdélibb 40°00' É-i szél., 31°10' K-i hosszuságig /Eskişehir-Çataçik, 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 telepitettük. Két csemetekerti felvétele történt /1982, 1983/. Időközben a pótolhatatlan értékü kisérlet a gazdálkodó /NYFK/ gondatlansága következtében tönkrement, további értékelésre nem alkalmas.

3.1.3 Az értékelésbe közvetlenül bevont külföldi kisérletek

A Plzeň-Bolevec-i populációgyüjtemény

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

lákkal, néhány év időeltolódással létesült, azonban gazdagságában igy is egyedülálló. Magyarországot 4 populáció képviseli/Kaňák, 1971/. A gyüjteményt többször helyszineltük, 1975-ben adatfelvételt végeztünk és oltógallyat is gyüjtöttünk kiemelkedő egyedekről, mivel ez a telepités a hazánkhoz legközelebb eső egyetlen származási kisérlet, amely kielégitően széleskörü anyagot tartalmaz.

J.W. Wright erdeifenyő kisérletei

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

Wright európai populációmintáit saját "rassz" csoportositása 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 szinárnyalatot és a fiatalkori magasságot. Utóbbi adat relativ százalékos értékkel szerepel /kisérleti átlag = 100 %/, mivel több adatsor átlagát alkalmaztuk az 5. és 7. évben mért értékekből.

A Puskino-i VNIILM Intézet kisérletei

A VNIILM Intézet és az ERTI között kialakult együttmüködés keretében, az eredmények mielőbbi hasznositása érdekében, nemcsak szaporitóanyag /mag, oltógally/ behozatalára került sor, hanem értékelés céljából néhány fontosabb kisérlet alapadatait is sikerült beszerezni.

A tanulmányutjaim során helyszinelt kisérletek 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 kisérleteket E.P. Prokazin létesitette.

Erdőgazdaság	Kurov	Orehovo-Zujevo
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 kisérletsor

A Kanadai Szövetségi Erdészeti Kutatóintézet /National Forestry Institute/ által fenntartott, Ontario államban fekvő banksfenyő leltározó kisérletsor a különböző populációk teljesitményösszehasonlitása mellett módot nyujtott arra is, hogy az áttelepitésből adódó hatások figyelembevételével vizsgáljam a fafaj származások között mutatkozó genetikai változatosságát. A fafajt és a kisérletsor 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 hasonlit az erdeifenyőhöz, ezért összehasonlitásra igen alkalmas. Jellegzetesen a sovány, száraz, savanyu homokok fafaja, ahol elegyetlenül, vagy rezgőnyárral /P. tremuloides/, nyirrel /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 kiszoritja.

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 elpusztitott 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 tulhasználat és katasztrófális rovarkárositások miatt megcsappantak. A banksfenyő gyors fiatalkori növekedése, igénytelensége, könnyü 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.

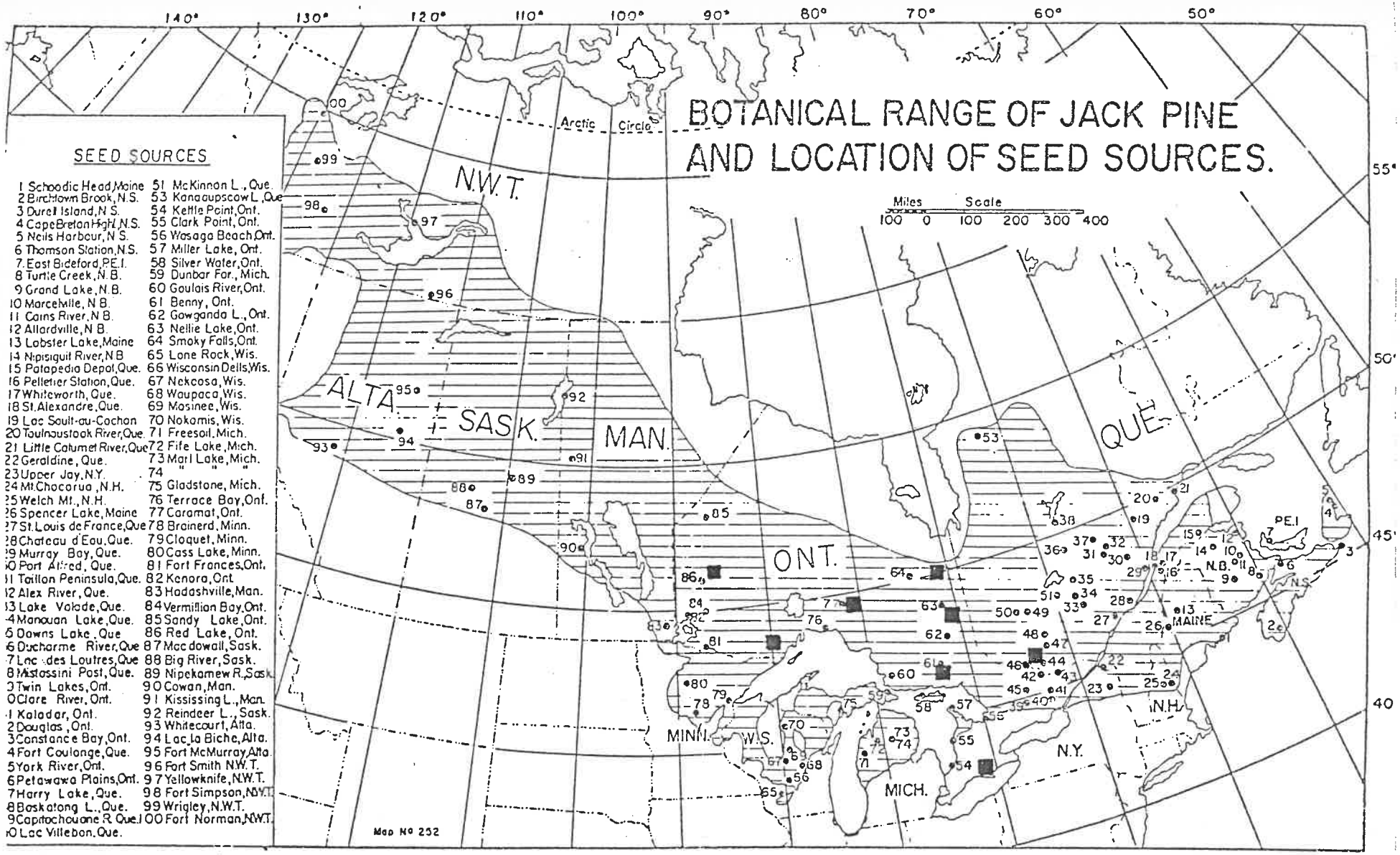
3.2.2 A kisérletsor leirása

A banksfenyővel már több leltározó származási kisérletet létesitettek /Rudolph-Yeatman 1982/. Az elemzett kisérletsor valamennyi között a legátfogóbb. A kisérletet a Petawawa-i Szövetségi Erdészeti Kutatóintézet munkatársa, M. Holst kezdeményezte 1966-ban. Összesen 99 populációból gyüjtöttek be magot, amelyek közül 24 származott Ontario-ból /8. ábra/. A megnevelt csemetéből Kanadában 12 kisérlet létesült, ebből 8 Ontario tartományban. További kisérleti helyszinek az Egyesült Államok /11 kisérlet/ és több európai állam, többek között Csehszlovákia is, ahol Kaňák 3 helyen létesitett kisérletet /Kanák és Pagan 1983/.

A vizsgálat a 8 ontariói helyszinen, 15 éves korban mért populációátlagok elemzésére korlátozódott. A 15 éves magasság már jó eligazitást ad a termőhelyi viszonyok és a genotipus kölcsönhatására, és már megbizhatóan jellemzi a genetikai különbségeket.

A kisérletsor 8 helyszinét 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 összehasonlitásban nem szerepelnek. Az általában rossz megmaradásu kisérletek egyidejüleg a leggyengébb termőhelyen is állnak.

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



8. ábra. A banksfenyő /Pinus banksiana/ elterjedése Észak-Amerikában. A térkép a Holst-féle mintagyüjtés alkalmával begyüjtött származások helyét és számát, valamint az Ontario tartománybeli kisérleti helyszineket /fekete négyszögek/ mutatja Holst /1967/ nyomán /Mátyás-Yeatman 1986/

3. táblázat. Az Ontario tartományban létesitett banksfenyő leltározó származási kisérletek főbb adatai

Helyszin /községhat./	Kiültetett	Értékelt	Ismétlések	Parc.-kénti egyedek	Hőösszeg 5°C felett	Földr. szélesség	Csapadék /mm/	Átl.mag. 15 é.korban /m/	Ökol.távolság Petawawa-tól
	származások	száma	s z á m a						
Petawawa	98	98	9	10	1900	45,8	812	6,33	0,0
Turkey Point	81	81	7	5	2200	42,8	888	5,52	+1,12
Swastika	81	68	10	5	1450	48,0	856	5,46	-1,17
Fraserdale	79	57	10	5	1360	49,7	731	4,82	-1,50
Espanola	43	34	8	5	1520	46,7	820	3,63	
Caramat	46	37	8	5	1360	49,6	760	4,91	-1,66
Kakabeka Falls	70	70	6	5	1500	48,2	710	5,03	-1,14
Red Lake	53	43	8	5	1520	51,0	589	4,42	-1,72

3.2.3 Éghajlati és termőhelyi viszonyok

Az éghajlati viszonyok a mérsékelt kontinentálistól a hüvös boreális klimáig változnak. Bár Red Lake a legészakibb kisérlet 51° É szélességen, a leghüvösebb 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 kisérlet szervezője összeállitotta /Holst 1967/, pontosságuk azonban nem volt megfelelő, illetve részben elavultak. Revideálásukat a kanadai Meteorológiai Szolgálat klimaadat-bankja alapján végeztem /Canadian Climate Normals 1951-1980/. Az áreára vonatkozó hőösszeg- és csapadékviszonyok a IV. és V. függelék-térképeken láthatók.

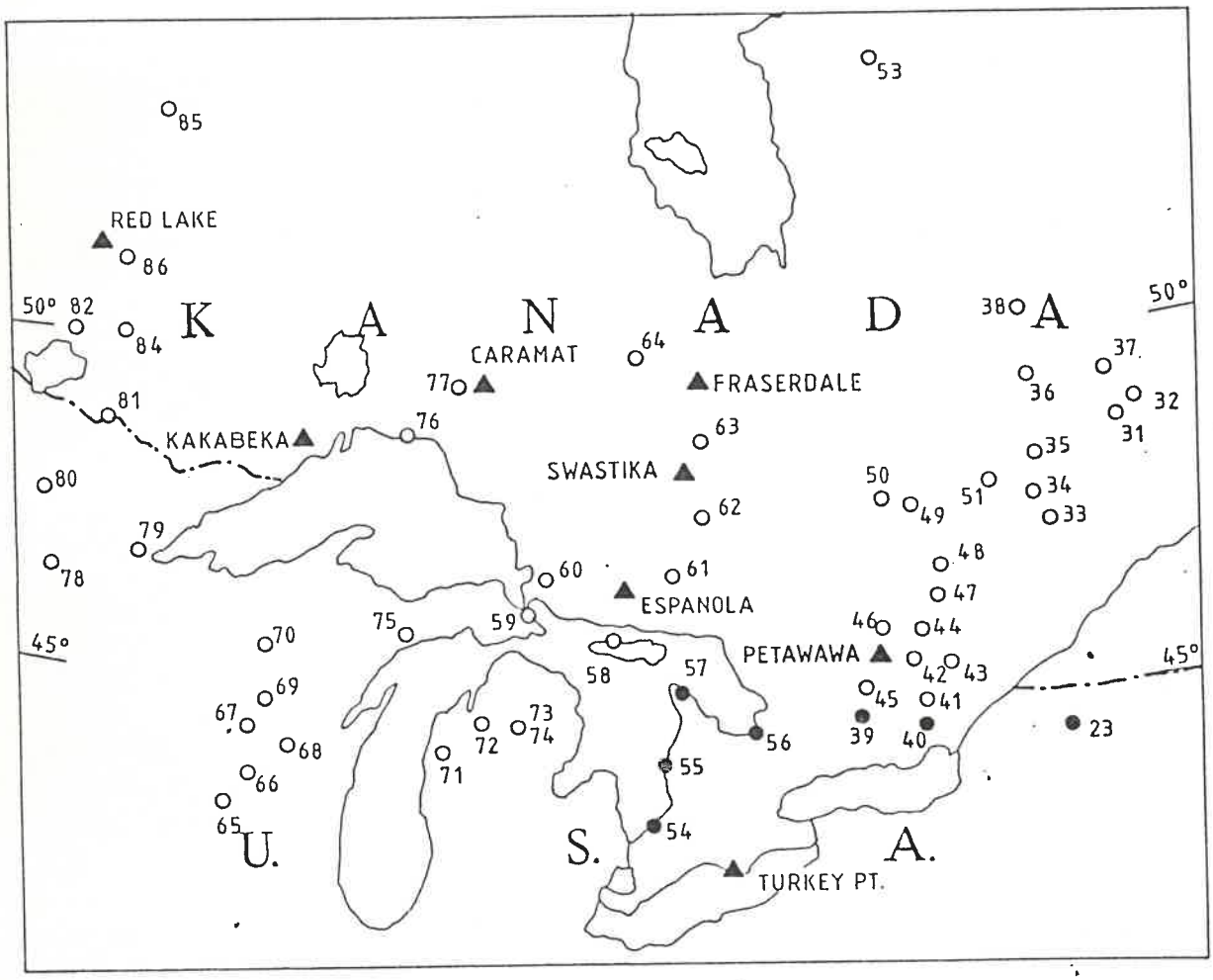
A termőhely, a talaj termőképesség és a klima együttes jellemzésére a helyi eredetü populáció növekedése tünt a legalkalmasabbnak. Ez a megoldás is bizonyos hibákkal terhelt, amelyek részben ellenőrizhetetlen kölcsönhatások és véletlen hibák, részben pedig mintavételi bizonytalanságokból adódnak, hiszen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

Néhány kisérleti helyszinen nem volt kifejezetten "helyi" származás, Turkey Point esetében pedig a földrajzilag közeli származások kisméretü, izolált populációkból származtak, amelyek általában lassu növekedésüeknek bizonyultak. Igy a "helyi" populáció kiválasztásánál inkább ökológiailag ekvivalens, genetikailag nem leromlott távolabbi származást választottunk. Az egyes kisérleti helyszineken "helyi"-ként kijelölt populációk adatai a 4. táblázatban találhatók.

Mint a későbbiekben látni fogjuk, a kisérleti helyszineken a származások magassága északról dél felé emelkedik. Bár Turkey Point a legdélebbi, legmagasabb hőösszeggel rendelkező kisérlet, a magasságok messze elmaradnak az északabbi Petawawa-tól. Ennek oka a gyenge termőképességü, 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 kivül esik /9. ábra/, hőösszeg értéke a Wisconsin és Michigan állambeli előfordulásokhoz hasonló, igy ökológiailag nem tekinthető áreán kivüli helyszinnek.

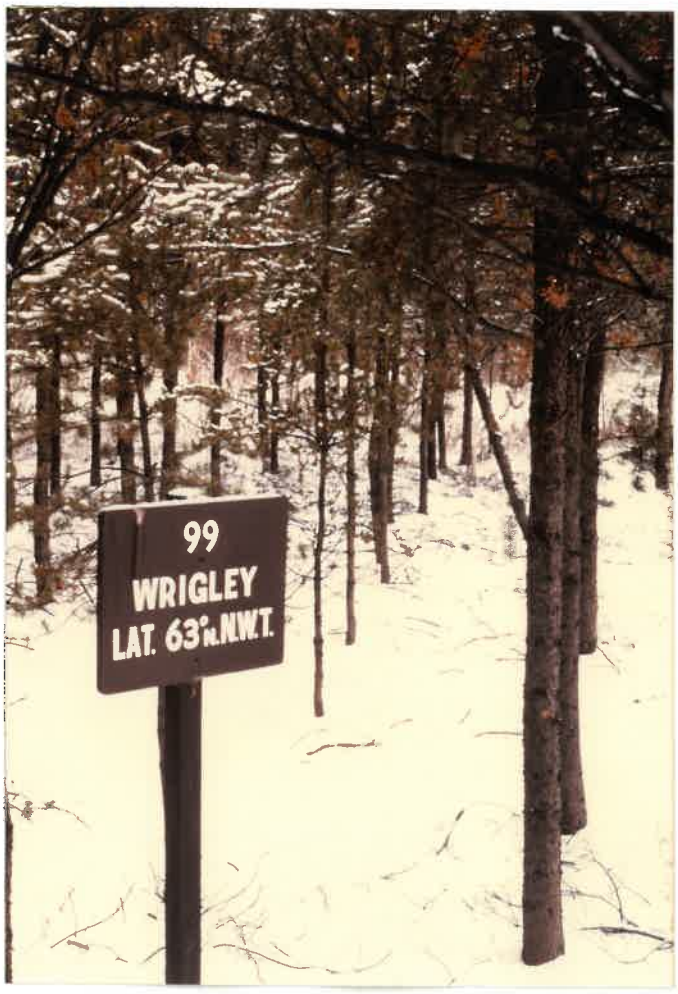
4. táblázat. A "helyi"-ként kijelölt populációk hét ontarioi kisérletben

Kisérlet	Átl. magasság korban	Helyi populáció 15 é. /cm/	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



O MINTÁZOTT SZÁRMAZÁSOK; ● IZOLÁLT SZÁRMAZÁSOK; ▲ KISÉRLETI HELYSZINEK

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



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

1. A kisérleti 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 begyüjtött populációminták három, többé-kevésbé észak-déli metszetét képviselik az elterjedési területnek. A legintenzivebb mintázás a felső Ottawa-völgyben történt /8. ábra/. A származások teljes számához képest aránylag sok déli, szigetszerü előfordulás szerepel a kisérletben. Holst tisztázni kivánta ezeknek a populációknak a jelentőségét, az esetleges beltenyésztési és drift hatásokat.

Az adaptáció elemzése első lépcsőjeként alkalmazott lineáris modellhez csak 10, Ontanrio-n kivüli származást vizsgáltunk az área északnyugati részéről. A részletesebb /nemlineáris, háromdimenziós/ elemzésbe 57 populációt vontam be, amelyek durván 10 szélességi és 15 hosszusági 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-kisérletek

1966-ban Holst Kaňák részére, a Sofronka Arborétumba /Plzen-Bolevec/ is küldött egy kollekciót a mintázott származásokból. A megnevelt csemetét 1968-ban három helyszinen ültették ki: Sofronkában, Tyniště-ben /mindkettő Csehországban/ és Zólyom mellett /Borova Hora/. A csehországi kisérleteket 1975 és 1978-ban nekem is sikerült felkeresnem. Sajnálatos módon a Tyniště-i helyszin ápolási problémák miatt nem értékelhető. Nem járt sokkal jobban a zólyomi kisérlet 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 kisérletekkel is.

3.3 A növekedés változatosságának modellezése

Az alkalmazkodás során létrejövő genetikai struktura a környezeti hatások számának célszerü redukálása után formális matematikai módszerekkel leirható. A matematikai modell lehetővé teszi, hogy a populációk viselkedésének bizonyos vonatkozásairól általános következtetéseket vonjunk le. A szükséges egyszerüsitések

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 kisérleti helyek termőhelyi viszonyait. A mért magasságot az adott származás adott környezetben produkált adaptiv válasz-reakciójaként értelmezhetjük, amely megfelelő adatmennyiség esetén általánositható. Az általánositott modell nemcsak arra alkalmas, hogy egy-egy kisérleti helyszinen nem szereplő származás viselkedését előre jelezzük, hanem alkalmas arra is, hogy prognosztizálja a populációk teljesitményét tetszőleges ökológiai környezetben.

A modell funkciója tehát "bármely származás, bármely helyen" nyujtott teljesitményét előre jelezni, természetesen a vizsgált helyszinek és származások ökológiai szórásmezején belül.

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

A produktivitásban 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 telepitési helyszin ökológiai jellemzőjét, a különböző vizsgált jellemzőkre /megmaradás, magasság 5 éves korban/.

3.3.1 Lineáris modell felállitása

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 kisérleti helyszineken kivüli térségből származott, igy többé-kevésbé lineáris növekedési reakcióra lehetett számitani az ontarioi kisérletekben.

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

$$\hat{H} = a + b_1F_1 + b_2F_2, \quad \text{ahol}$$

F_1 és F_2 a növekedés változatosságát befolyásoló ökológiai faktorok.

3.3.2 Nemlineáris, háromdimenziós modell felállitása

A háromdimenziós modell kialakitásánál elképzelésem az volt, hogy a populáció növekedését /illetve tulajdonképpen a növekedésben megnyilvánuló rátermettségét/ egy adott környezetben nem annyira a konkrét ökológiai tényezők segitségével definiáljam, hanem ehhez figyelembe vegyem a populáció feltételezett adaptációs optimumától való távolságát a telepités helyszinén. 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 szelektiv hatásu jellemző dimenziójában vizsgáljuk, a rátermettség alakulása matematikailag egy másodfoku görbével jellemezhető, melynek csucspontján helyezkedik el az adaptációs optimum./A csucsponttól távolabb vizsgált intervallumban az összefüggés közelitőleg lineárisnak tekinthető. Ezért volt lehetséges a származási helyüktől aránylag távol telepitett északnyugati populációk lineáris modellezése./

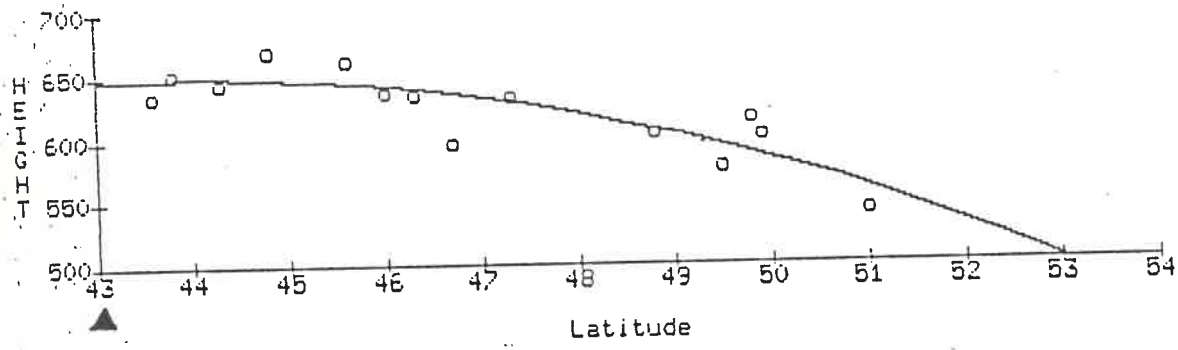
A 10. ábrán a földrajzi szélesség dimenziójában két kisérleti helyszinre adjuk meg a populációk magassági adataiból számitott "rátermettségi görbéket". Látható, hogy a görbe maximuma a kisérleti helyszin ökológiai adottságaival összefüggésben vándorol.

Valamennyi ontarioi kisérleti helyszin 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 helyszin termőhelyi feltételei szabják meg: legjobb adottságokkal Petawawa rendelkezik. A görbék tehát még egy harmadik dimenzió irányában is rendezhetők: a "termőhelyi potenciál" szerint.

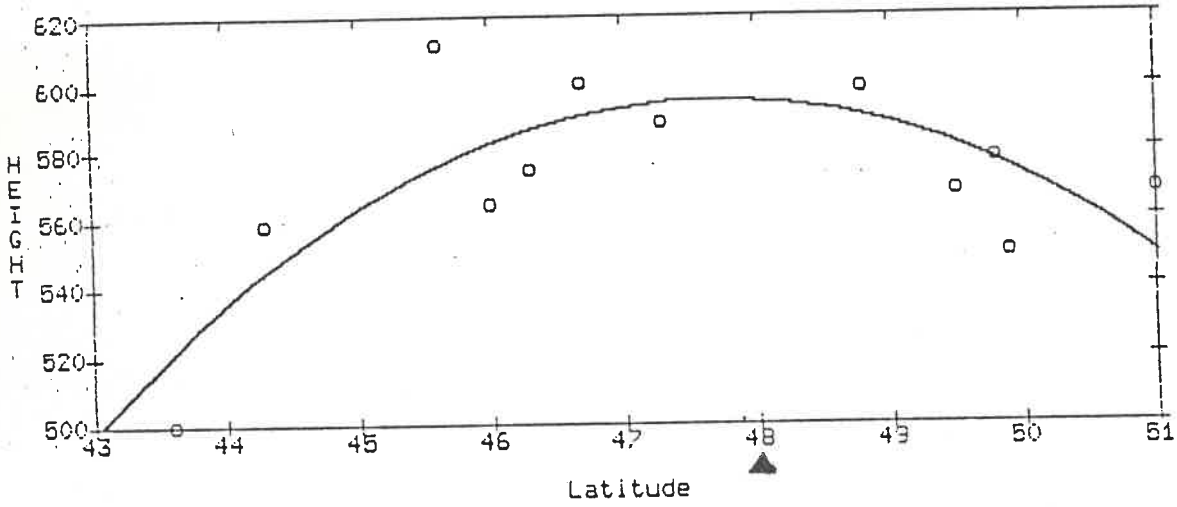
Az igy létrejövő háromdimenziós térszerkezet /12. ábra/ sejteti, hogy a dimenziók célszerü megválasztása esetén a magassági növekedés változatosságára regressziós felület definiálható. Az egyes származások lineáris reakciójának feltételezése a kisérleti helyszinek változásával összefüggésben természetesen csak egyszerüsités, 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.)



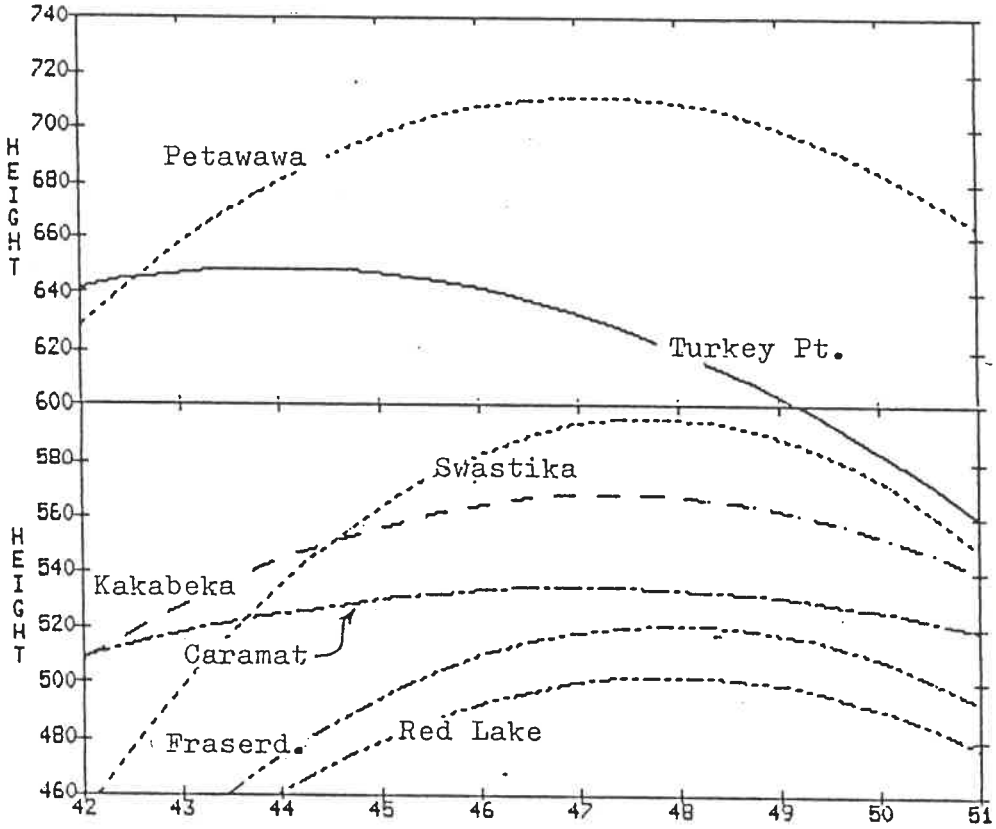
THE EQUATION OF THE BEST FIT IS:
-1.8348*X**2 +161.471904*X -2903.400194



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 kisérletben. 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.



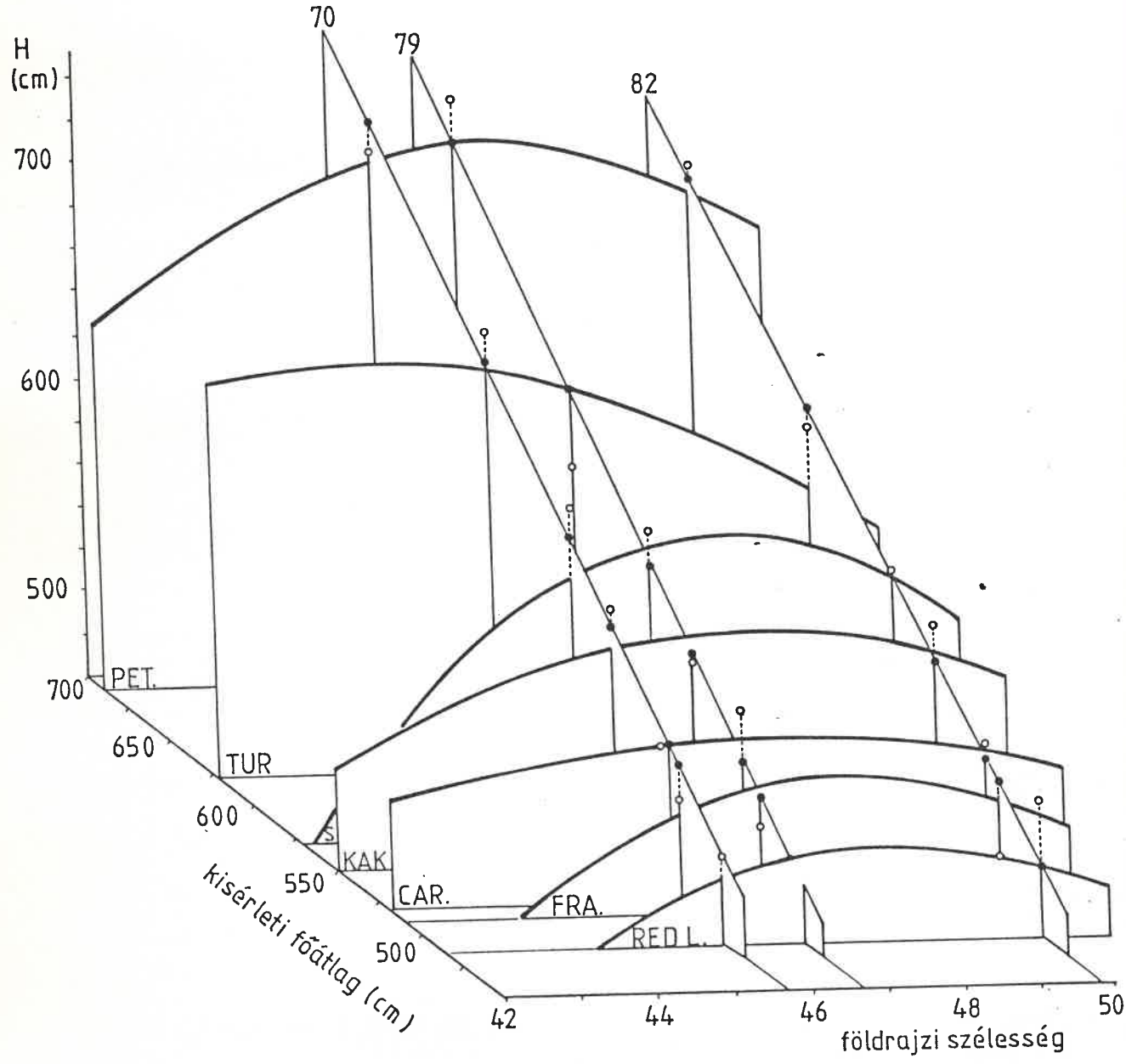
Petawawa: $H = -3.184(LAT)^2+300.0(LAT)-6355$
Turkey Pt.: $H = -1.835(LAT)^2+161.5(LAT)-2903$
Swastika: $H = -4.360(LAT)^2+416.1(LAT)-9332$
Kakabeka: $H = -2.089(LAT)^2+197.9(LAT)-4119$
Caramat: $H = -0.985(LAT)^2+92.8(LAT)-1651$
Fraserdale: $H = -3.039(LAT)^2+291.4(LAT)-6464$
Red Lake $H = -2.678(LAT)^2+256.7(LAT)-5649$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

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

3.3.3 Az ökológiai távolság ill. ökológiai index fogalmának bevezetése

A kisérleti helyek ökológiai viszonyai /szélesség, hőösszeg/* rögzitettek. A kisérlet helyén eltelepitett valamennyi származás eredeti földrajzi szélessége és eredeti hőösszege különbségként is kifejezhető: a kisérleti hely és a származás adatai különbségeként.

*A szélesség és a hőösszeg kiemelésével itt t.k. előrebocsátjuk a 4.2.3 fejezetben ismertetett eredményt, a növekedést meghatározó fő komponensek tekintetében.



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

A helyi származás esetében a különbözet értéke 0. A különbségek plasztikusabbá tétele érdekében a különbözet negativ értéket vegyen fel az esetben,ha a populációt eredeti előfordulási helyéről észak felé, és a pozitivat, ha dél felé mozditjuk el. A különbözet számitása ennek megfelelően:

DLAT = SLAT - LLAT

DHEAT = LHEAT - SHEAT, ahol

DLAT és DHEAT = szélesség és hőösszeg különbözetek

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

LLAT és LHEAT = a kisérleti helyszinek földrajzi szélessége és hőösszege

Ugyanugy, ahogy a földrajzi szélesség és a hőösszeg-adatok korrelálnak, a számitott különbözetek összefüggése is nyilvánvaló. Valamennyi származás és valamennyi kisérleti hely adatának elhelyezkedését a hőösszeg és szélesség-különbözetek koordináta-mezőjében a 15. ábra szemlélteti.

Ha a szorosan korreláló kétféle különbözeti értékeket főkomponens-analizisnek vetjük alá, az első komponens a szóródás igen nagy százalékát fedezi le. A komponens tartalmazza az eredet és a telepitési hely szélességi és hőösszeg adatait, ezzel a populáció származási helyéről való elmozditásának mértékét és kifejezi a két helyszin közötti ökológiai távolságot /ecodistance/.

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

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

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

μL és μH = a változók középértékei /L = szélesség, H = hőösszeg/

LSTDEV = a szélességi adatok szórása

HSTDEV = a hőösszeg adatok szórása

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

A főkomponens-analizisbe kettőnél több változó is bevonható, de két változó alkalmazása esetén a kapott értékek világosabban értékelhetők és a kiinduló adatokkal egybevethetők. Egy-egy származás ökológiai távolság értéke minden kisérleti helyszinen más és más.

Hasonló főkomponens-analizis végezhető az eredeti hőösszeg és földrajzi szélesség adatokkal is. Ez az érték az ökológiai viszonyok szemléletes összehasonlitására 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-analizisból az első komponens értékét alkalmazzuk /az index értéke természetesen telepitési helyszintól függetlenül állandó/.

3.3.4 A származás-adatok rendezése a modellezéshez

Az adatok részletesebb értékelésekor megállapitható 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 áttelepités által okozott környezetváltozás mértékétől függ. Ezt a korábbiakban ismertetett ökológiai távolsággal jellemeztük.

A modell kialakitásához 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 ésszerünek látszó áttelepités határain belül jelentkeznek. A "még tolerálható" áttelepités megközelitő határa a kedvezőtlen ökológiai változások irányában /magasabb szélesség, kevesebb hőösszeg/ - 1,0 ökotávolság körül érzékelhető.

b/ Depressziv válaszreakciók, amelyeket szélsőséges áttelepités váltott ki, pl. michigani származások telepitése észak-ontariói kisérletekbe. A depresszió tényét csak kedvezőtlen környezetváltozás esetén sikerült kimutatni, tehát északi származások enyhébb klimába való áttelepitésekor nem. Ennek megfelelően depresszióot mutató mérési adatok az ökológiai távolság skáláján a negativ 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 tulmenően, az adathalmaz néhány olyan populációt tartalmazott, amelyek szemmel láthatóan kirittak a többi származás közül, általánosságban gyenge növekedésükkel. Válaszreakciójukat minden kisérleti helyen összehasonlitottuk a többi megfigyeléssel. Csak azokat a származásokat emeltük ki a teljes elemzésből, amelyeknél a termőhelyi ill. állományleirás /Holst 1967 adatközléséből/ indirekt bizonyitékot szolgáltatott arra, hogy genetikai drift ill. depresszió hatása alatt álló populációkkal állunk szemben.

A szabályos válaszreakciót és a depressziv 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 diszkriminativ mint más eljárások /Anderberg 1973/. A módszer által definiált clusterek az egy-egy kisérleti hely adatsorára számitható regressziós görbe mentén helyezkednek el. "Szabályos" válaszreakciónak fogadtuk el azokat az adatokat, amelyek olyan cluster-be estek, amelyek a regressziós görbe mentén ± szigma távolságon belül helyezkedtek el. Értelemszerüen csak a -1 szigma határ alatti clustereket itéltük depressziv hatás alatt lévőknek.

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

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

3.3.5 A magassági adatok elemzése a nemlineáris modell segitségével

Szabályos értékek elemzése

Valamennyi származás, valamennyi kisérleti 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_o-tól β_5-ig = becsült együtthatók
ε = hiba

Az alkalmazott válaszregresszió függvény segitségével "hegygerinc", "völgy" vagy "nyereg" formáju 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 depressziv magassági adatok elemzése

A modellezéshez azt a differenciát alkalmaztuk, amely a "szabályos" válaszreakciók által meghatározott függvényfelület és a ténylegesen mért értékek között jelentkezett. A különbözetet a kisérleti helyszin maradvány szórásával standardizálva, regressziót számitottunk az értékekhez tartozó ökotávolságokkal. Az eltérések és az ökotávolságok regressziója leirja azt a növekvő depressziv hatást, amelyet a telepitési környezet romlása /egyre negativabb ökológiai távolság/ fejt ki az áttelepitett származások magasságára /lásd 19. ábra/. A regresszió egyenlete:

$$Z_{ij}/s_j = -\left\{\beta_o + \beta_1 X_{ij} + \beta_2 X_{ij}^2 + \varepsilon\right\} \text{ , ahol}$$

Z_{ij} = a "szabályos" modelltől való eltéréssel jellemzett depresszió /i-edik származás a j-edik kisérleti helyszinen/,
s_j = a j-edik kisérleti helyszin maradvány /hiba/ szórása
X_{ij} = ökológiai távolság /i-edik származás a j-edik kisérleti helyszinen/
β_o-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 kisérleti helyszineknek csak egy része alkalmas ilyen megfigyelésre, másrészt a nyilvánvalóan alkalmatlan populációkat érthető okokból sok esetben kihagyták a

telepitett származásokból. Igy csak töredékes információkra támaszkodhattam, emiatt az elemzést arra korlátoztam, hogy egy valószinüségi görbét határozzak meg. A görbe a sikertelen telepités /letális áttelepitési hatás/ valószinüségét 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 segitségével a vizsgált banksfenyő populációk viselkedésére egy általánositott modellt kivántunk kialakitani, amely a vizsgált ökológiai határokon belül bármely helyszinen, bármilyen eredetü populáció átlagosan elvárható válaszreakcióját leirja. Az analizis a következő lépésekben történt:

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

Az ismertetett számitásokata Petawawa-i Nemzeti Erdészeti Intézet VAX 11/780 számitógépén 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 ismertetett számitásmódok mellett egy saját stabilitás-indexet is kidolgoztunk, ugyanis a származások rendszertelen előfordulása és a felállitott modell nemlineáris jellege miatt a szokványos eljárások nem alkalmazhatók.

Az index számitáshoz 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 kisérletben mért magassága,

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

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

n = a kisérleti helyszinek száma

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

4. A NÖVEKEDÉS SZÁRMAZÁSOK KÖZÖTTI GENETIKAI VÁLTOZATOSSÁGA

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

4.1 Erdeifenyő

4.1.1 A bugaci IUFRO kisérlet értékelése

A zömében Észak-, Közép- és Kelet-Európát felölelő kisérlet korábbi értékelésekor kitünt 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 kisérlet ekkor 35 éves volt - meglepő eredményeket hozott. A korábbi felvételek alkalmával közepes teljesitményt nyujtó Val di Fiemme-i származás /Olasz Dolomitok/ mind az átlagos átmérő, körlapösszeg, 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 megjavitása szempontjából fel kell figyelni Közép-Európa mérsékelten kontinentális hatás alatt álló területeire az Északnémet-Alföldtől Bjelorussziáig. Az innen származó faállományok egyöntetüek, törzsük egyenes, a korona szabályos kupalaku, a törzs felső egyharmadában helyezkedik el.

A csapadékosabb és kiegyenlitettebb klimáju európai országokban igéretesnek mutatkozó belga-holland származások nem tudtak megfelelően alkalmazkodni az alföldi meszes homokhoz, növekedésük visszaesett. Kezdettől fogva rosszul birták 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 kisérlet 38 éves korban. Balra fent: Pförten, Szilézia; jobbra fent: Rudczany, Mazuria; balra lent: Val di Fiemme, Dolomitok; jobbra lent: Tinoava, Kárpátok /fotó: ERTI, Körmeny/

A terület 1982 évi ujabb felvételezése a korábbi eredményeket erősitette meg, a terjedő Fomes-kárositás nehezedő feltételei között /VII. függelék/.

4.1.2 A magyar VNIILM-kisérletek eredményei

Terepi kisérletsorok

Az ország 3 pontján eltelepitett kisérletsor 5 éves felvételi adatai valamennyi területre rendelkezésre állnak /Harkai-Mátyás 1984/. A disszertáció összeállitásakor a már biztonságosabban értékelhető, 10 éves kori adatok még hiányoztak. Harkai L. részleges felvételeiből azonban a 8 ill. 9 éves recski ill. egyházashetyei kisérletek parcelláiból rendelkezésre állnak azon kezelések adatai, amelyek a hazai kontroll populációkat megközelitették /5. táblázat/. A terepi kisérletek - Kámonnal összehasonlitva - extenzivebb körülmények között voltak, ezért, bár amazzal ellentétben ismétléses elrendezésüek, 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/ teljesitményét. Ki kell emelni a szovjet tipológia szerint sztyepp zónába eső Szvesszk és Cserkasszi származások teljesitményét. Az ezután következő 3 származás a Kiev környéki, ill. Don menti erdősztyeppről származik. Összehasonlitásképpen szerepel a minőségileg kiváló mazuriai származás, amely a Mátrában gyenge növekedésü volt.

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

Kerkafalváról csak 5 éves kori adatok állnak rendelkezésre. A nagyobb pontatlanság ellenére az "élmezőnyben" többségében itt is sztyeppei ill. Ny-ukrajnai populációk szerepelnek. Cserkasszi és Voronyezs Pornóapátival egyenrangu 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 számitott 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 eligazitást adnak, egyfajta "Frühtest"-ként.

5. táblázat. A hazai kontrollt megközelitő populációk átlagmagassága a magyar VNIIIM kisérletekben /Harkai L. által felvett adatok/

1. Recsk-csákánykői kisérlet

Származás /azonositási 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
Boriszpolszk /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 kisérlet

Származás /azonositási 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
Boriszpolszk /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 kisérlet

Származás /azonositási szám/	5 éves kori magasság /cm/	Származás /azonositási szám/	5 éves kori magasság /cm/
Pornóapáti	163,3	Navlaja /51/	150,0
Cserkasszi /39/	170,7	Boriszpolszk /37/	149,3
Nyezsin /10//bizonytalan eredetü/	165,0	Nadvornaja /36/	148,5
Voronyezs /55/	160,3	Djutjuli /69/	145,9
Leninszkij /29/	156,9	Szvesszk /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 Szvesszk /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 tulnyomórészt a keleteurópai área déli pereméről származnak.

Nyugat-Magyarország klimájában különösen gyenge teljesitményt 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 leszámitva, 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 egyenértékünek tünő származás Voronyezs /55/.

4.1.3 Két Moszkva környéki VNIILM kisérlet elemzése

A Kurov-i erdőgazdaság területén létesitett kisérlet 53 populációt tartalmaz, a fontosabb erdőzónákat 10-20 populáció képviseli /IX. függelék/. Kontrollként egy helyi, Moszkva melletti populáció szerepel, amely az elegyes erdőzóna középső körzetéből származik.Az első öt, legfontosabb erdőzóna adatait áttekintve az tünhet meglepőnek, hogy a terület méreteihez és a klima ill. termőhelyi viszonyok szélsőséges eltéréseihez képest aránylag csekély mérvü különbségeket találunk. A három legalacsonyabb /és különböző okokból az alapsokaságból kiugrónak tekintendő/ körzet-átlagot leszámitva a helyi kontrollhoz képest az áttelepités következtében fellépő legnagyobb mérvü magassági növedékveszteség 10 % körül mozog.

A helyi kontrollhoz képest nagyobb magasságátlagot találunk két körzet átlagában, további 4 körzetben fordulnak elő a kontrollt meghaladó populációk. A jobb növekedésü populációk a telepitési helyszintől nyugati-déli irányban találhatók, esetenként igen jelentősen eltérő klimaviszonyok között. Kivétel nélkül valamennyi esetben magasabb átlaghőmérsékletü /hőösszegü/ és alacsonyabb szélességü 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 telepitési helyszintől, 8 szélességi fokkal délebbre, átlaghőmérséklete 4,6°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 megmaradásu Gomel és Breszt ökológiai távolsága a kisérlettől nem sokkal csekélyebb /6. táblázat/.

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

Erdőzóna, körzet	Származás /oblaszty/	Magasság /parcella átl./ 10 éves korban /cm/	Megmaradás /%/	Évi k.hőm. /°C/*	Földr.szélesség /kerekitve/ °
Elegyes erdők					
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		
Lombos erdők					
Nyugati körz.	Breszt	479	100	7	52
		391	84		
	Volinszk	429	72	7,0*	50
		366	57		
Középső körz.	Gomel	437	81	7	52
Erdősztyepp					
Középső körz.	Lipeck	411	79	4,8*	53
	Mordvaföld	427	64	3,6	54
Sztyepp					
Középső körz.	Szumi	417	66	6,6*	51
Keleti körz.	Uljanovszk	404	71	3,7*	54
Donyeck	Donyeck	418	68	8*	48

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

Az Orehovo-Zujevo-i erdőgazdaságban létesitett származási kisérlet 18 éves kori adatai /X. függelék/ még meggyőzőbbek. Az északi tajga és a délkelet távoli populációi kivételével a kisérletben részt vevő populációk teljesitménye egyenrangu vagy jobb a helyi kontrollnál. Az előző kisérletnél érezhetően kedvezőbb termőhelyi körülmények között kiemelkedően jó növekedést mutatnak a nyugati és déli eredetü populációk, ezen kivül három északabbról származó populáció is a jók 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 kisérletben /18 éves korai adatok/

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

*Lydolph /1977/ nyomán

Alapvetően tehát itt is megállapitható, hogy a magasabb hőösszegü körzetek származásai produktivabbnak mutatkoznak 18 éves korban is. A 10 éves kori adatokkal összehasonlitva a populációszintü szórás csökkenő tendenciát mutat /v.ö. IX. és X. függeléket/. Ez a jelenség megegyezik az utódvizsgálatokban is tapasztalható jelenségekkel.

Az Orehovo-Zujevo-i adatokra lehetőség nyilt a populáción belüli, átlagolt szórások számitása a populációk közötti szórással való egybevetés céljából /X. függelék/. A variációs koefficiensek egybevetése alapján megállapitható, hogy annak ellenére, hogy a kisérlet rendkivül 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 kisérletben szerepel. A 100 éves, I. fto.-ba tartozó állomány tölggyel és hárssal elegyes, aránylag kedvező klimában fekszik /3,4°C ált.hőmérséklet, 453 mm csapadék/. A populáció mindkét esetben kirivóan elmarad növekedésben az övezetben előforduló többi származástól. A csökkent növekedésben nagy valószinüséggel 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 kisérlet

Az 5 és 10 éves kori magassági adatok alapján K. Kaňák értékelte a Szovjetunió területéről származó populációkat. A legjobb minősitést kapott származások körzetei a 37. ábrán láthatók: Bjelorusszia, Nyugat-Ukrajna, a Volgáig terjedő sztyepp, továbbá Közép-Oroszország. A kisérlet 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 kivül található. Nem ismeretes, hogy a felsorolt származások között van-e mesterséges eredetü. Ez különösen a 108, 111 és 112 számu származásokkal kapcsolatban valószinü.

4.2 Banksfenyő

4.2.1 Alapvető statisztikai értékelések

Az egyes populációk növekedése közötti különbségek legegyszerübben egy-egy kisérleten belül elemezhetők. A 15 éves kori magasság parcella-átlagaival végzett varianciaanalizis valamennyi kisérletben legalább 0,1 %-on szignifikáns eredményeket szolgáltatott, ami nem különösebben meglepő a kezelések nagy száma és a nagymérvü heterogenitás miatt /XI. függelék/. Ettől függetlenül a "származások közötti" komponens szignifikanciája /ill. a számitott F érték/ kisérletenként eltérő. A két legdélibb helyszin /Petawawa és Turkey Pt./ mutatta a legmagasabb, a termőhelyileg leggyengébb helyszin /Espanola/ a legalacsonyabb F értéket. A kisérleti főátlag eltérései az éghajlat és termőhely alapvető mértékü különbségeit jelzik.

A származás-átlagokkal elvégzett statisztikai összehasonlitás már kevésbé kielégitő eredményt szolgáltat. A számitógépen 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, igy tulajdonképpen az összehasonlitás sok esetben erőszakolt /pl. egy boreális és egy atlanti tengerparti eredetü, bár közel azonos növekedésü származás között/.

Másrészt a különböző kisérletek eredményei nem hozhatók közös nevezőre. A kisérleti helyek hatásának kiszüréséhez faktoriális analizist kell végezni, amelyhez csak azok a származások alkalmazhatók, amelyek minden értékelt helyszinen megvannak. Mivel csak 11 származás szolgáltatott értékelhető adatot minden helyszinen, a faktoriális kisérletet egy kompromisszumos megoldással 23 származásra, 5 helyszinre számitottuk.

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

8. táblázat. A szükitett, 23 x 5 faktoriális adatkészlet variancia és kovariancia analizise eredményei

A magassági adatok varianciaanalizise

Tényező	F.G.	S.Q.	M.Q.	F	r^2
Származások között	22	110.321	5.014	8,33***	0,901
Helyszinek között	4	369.189	92.297	153,34***	
Maradvány /szárm. x helysz./	88	52.969	692		

A magasság és az ökológiai távolság kovariancia-analizise

Tényező	F.G.	S.Q.	F	r^2
Származások között	22	203.408	2,75**	0,425
Ökotávolság hatása	1	115.718	34,36***	
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 kisérleti helyeken mért magassággal is különböző mértékü korrelációban van. A Petawawa-i /15 éves kori/ magassági adatokkal számitott egyszerü 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 hosszusággal kapcsolatos hatásokat tartalmaz.

A többszörös regressziószámitás varianciaanalizise alapján a földrajzi szélesség és a csapadékmennyiség változókombináció nichedimenzióként alkalmazva a magassági növekedés modellezésére felhasználható /XIV. függelék/.

Az északnyugati származások változatossága lineáris modellje

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

$$\hat{H}_{ij} = a + b_1 \, LAT_j + b_2 \, PREC_j, \quad \text{ahol}$$

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

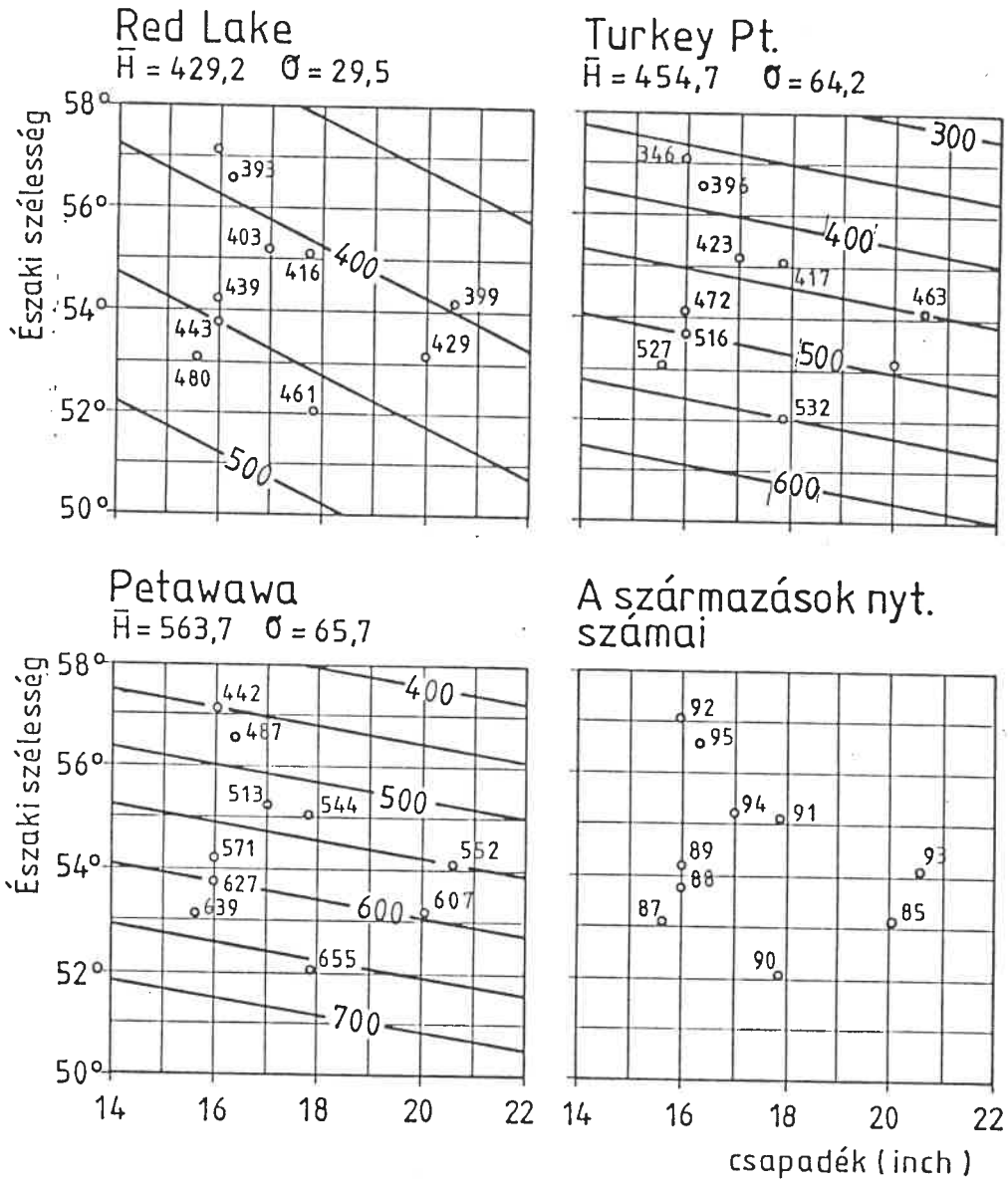
A két változó alkalmazása egyben lehetővé teszi az ökológiai tér térképszerü ábrázolását is, amint a későbbiekben bemutatjuk.

A különböző kisérleti helyszinekre számitott egyenletek a következők:

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

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

Az egyenletek $\hat{H}$ értékei helyére változó értékek helyettesithetők be. A behelyettesités 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 megközeliti a térképszerü elrendezést. A három kisérletben 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 hajlásszögü "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 kisérletben. A D részábra a származások eredeti számozását adja meg /eredeti elrendezésüket lásd a 8. ábrán/

A különböző kisérleti helyekre számitott nomogramok között sok hasonlóság akad. Érdekes módon a származási hely csapadékának csökkenésével a telepitési helyen várható növekedés javul. A jelenség legélesebben az északi kisérletekben jelentkezik. A "csapadékmennyiség" tényező feltehetőleg más, adaptivan fontos környezeti tényezőket tartalmaz, mint pl. a nyári nedvességhiány.

Az izogramok egymástól való távolsága /vagyis a "lejtő" hajlásszöge/ is különbözik az egyes kisérleti 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 kisérleti helyeken a legélesebb. Ezzel szemben a legkedvezőbb ökológiai feltételekkel rendelkező két kisérlet /Petawawa és Turkey Pt./ adja a legvilágosabb elkülönitést a populációátlagok között. Ez is rámutat arra, hogy a termőhelyi viszonyok lényeges szerepet játszanak a genetikai különbségek megjelenésében - akár kisérletről, akár nemesitett anyaggal létesitett erdőtelepitésről van szó.

4.2.3 A nemlineáris modell fő változói

A származások valamennyi helyszinen mért átlagmagasságait többváltozós regresszióanalizisnek vetettük alá, hogy a növekedést meghatározó fő környezeti változókat azonositsuk. Az elemezett változók a következők: csapadék, földr. szélesség, hőösszeg adatok a származási helyen, valamint ugyanezek a kisérleti helyszineken, továbbá a "helyi" származás magassága /mint a termőhelyi potenciál jellemzője a kisérleti helyszinen/. A regresszióanalizisben a változók négyzetét és szorzatait is önálló változóként szerepeltettük. Az elemzést a három mintavételi pontrajra külön is elvégeztük, esetleges trendeltérések azonositása céljából.

Az analizis 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 segitségével állapitottuk meg /Mallows 1964/.

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

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

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 koefficienseket/. A kiválasztott változók megerősitik a származási és a telepitési 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 regressziószámitása, ill. a főváltozók kiválasztása 7 ontariói kisérleti helyszinen

V á l t o z ó	Változók optimális kombinációja			
	nyugati	közép	keleti	összes adat együtt
	pontraj adatai			
Eredeti földr.szélesség, lineáris	-	x**	x***	x***
- " - négyzetes	-	x**	x***	x***
Eredeti hőösszeg, lineáris	x***	-	x**	x***
- " - négyzetes	x***	x***	x**	x***
Eredeti csapadék	-	-	-	-
Kis.hely földr.szélesség, lineáris	xa**	-	x***	xa°
- " - négyzetes	xa**	-	-	-
Kis.hely hőösszeg, lineáris	xb**	xa**	x***	xb°
- " - négyzetes	xb**	xb**	-	-
Kis.hely csapadék	-	x***	-	-
"Helyi" szárm.magassága, lineáris	x***	x°	x**	x***
- " - négyzetes	x***	x*	x***	-
Kiválasztott változók /db/	6	7	8	6
Determinációs koefficiens /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" betüjel felcserélhető változókat jelöl azonos r^2 érték mellett.
Valamennyi koefficiens P = 0,1 % szinten szignifikáns.

Bár a bemutatott változó-kombinációk látszottak a legjobb megoldásnak, a csapadék tényezőt leszámitva a változók egymással nagymértékben helyettesithetők voltak az r^2 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 számitása

A származások földr. szélesség és hőösszeg-adatát használtuk az ökológiai index számitásához. Mivel a két változó szoros korrelációban van /r = 0,87/ a főkomponens-analizis 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 leirtak szerint a hőösszeg és földr. szélesség különbözetek első főkomponensét használtuk. Amint várható volt, a különbözetekkel számitott analizis 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 megközelitőleg egyforma mértékben telepitették át észak ill. dél felé, mivel a középérték $\approx$ 0. Hőösszeg tekintetében egy enyhe északi irányu eltolódás észlelhető a negativ különbözet-átlagnak megfelelően.

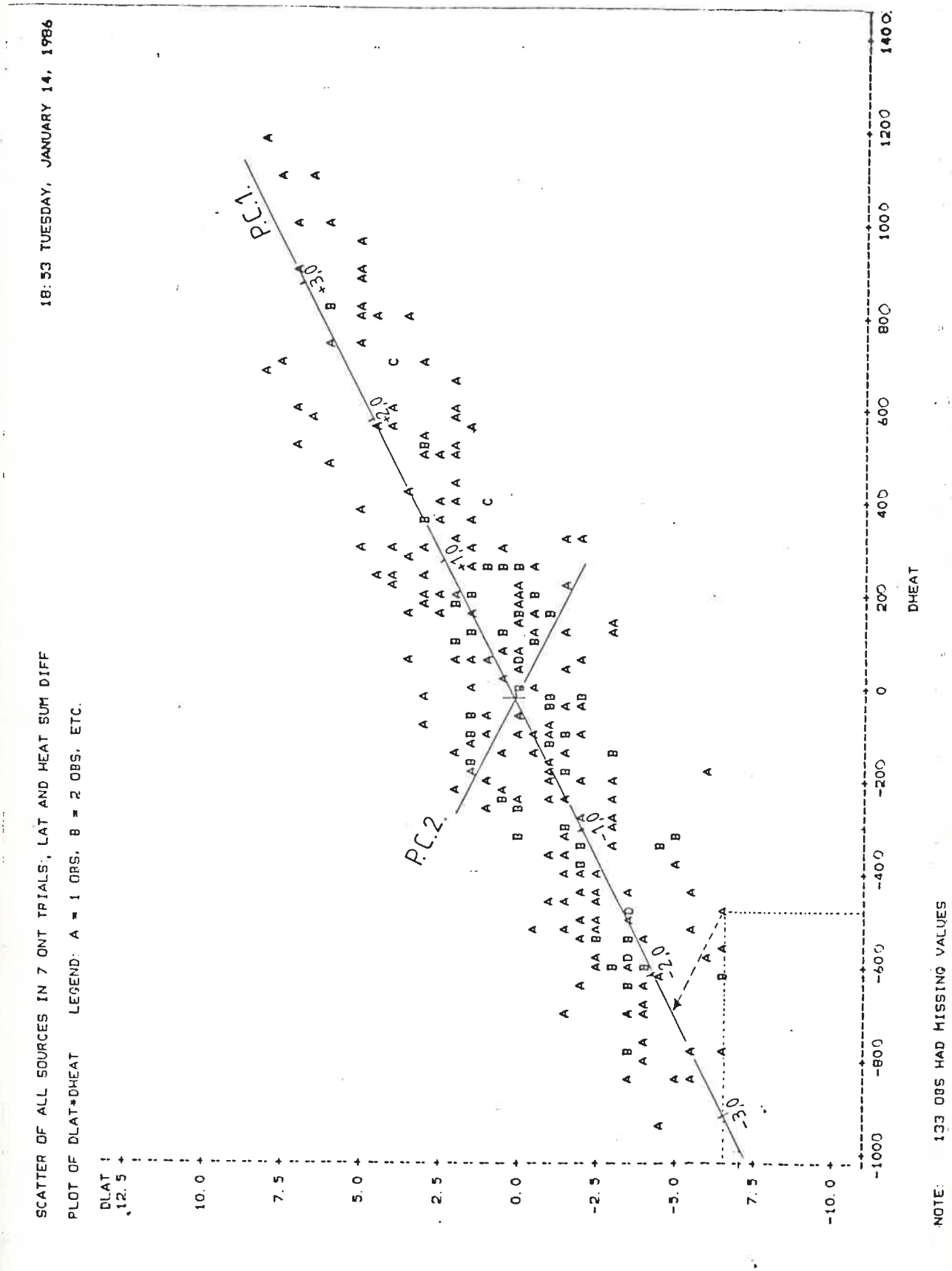
A 15. ábra bemutatja a szélesség- és hőösszeg-különbözetek szórását és a számitott főkomponens tengelyeket. Az ökológiai távolság értékeit az első komponens tengelyén a szemléletesség kedvéért feltüntettük.

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

4.2.5 A magassági változatosság modellezése válaszregressziós felület segitségével

"Szabályos" adatok

A különböző kisérletekben mért, 15 éves kori átlagmagasságot mint függő változót, válaszregresszió-számitás segitségével modelleztük. Független változóként a "helyi" származás magasságát és az ökológiai távolságot alkalmaztuk. Mig az előző változó a tágabb értelemben vett termőhelyi potenciál jellemzésére szolgált, az ökológiai távolság egyszerre négy változót tartalmaz: a származási hely és a telepitési helyszin földrajzi szélességét és hőösszegét. A két független változó tehát 5 változót képvisel. Mivel a válaszregressziós-számitás 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.



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

A válaszregresszió-számitáshoz a kisérleti helyszinek adatsorait különböző kombinációkban alkalmaztuk,mivel a környezeti tényezők hatása nem párhuzamosan változik /10. táblázat/. A legjobb illeszkedést a három kelet-ontariói /Petawawa, Swastika, Fraserdale/ helyszin adatsoraival kaptuk /r^2 = 0,939/. Ez nem meglepő, mivel az éghajlati tényezők változása itt a legszabályosabb. A nyugat-ontariói két kisérlet 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 igy is r^2 = 0,832. A "szabályos" adaptiv válaszreakciót leiró másodfoku többváltozós egyenlet 6 ontariói helyszin 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/,

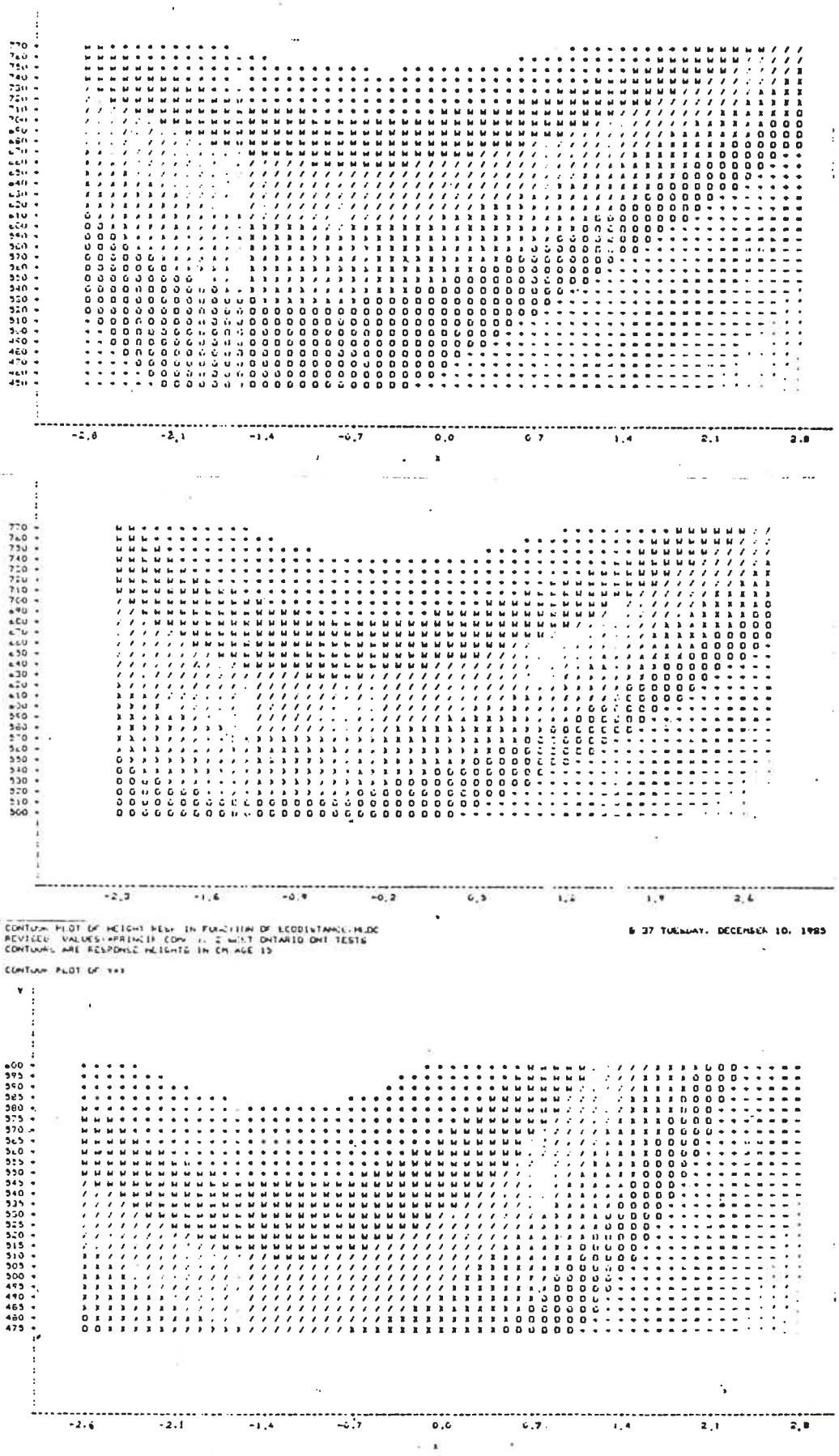
X = az eredeti származási hely és az ültetési helyszin közötti ökológiai távolság,

Y = az ültetési helyszin termőhelyi potenciálja, a "helyi" származás magasságával jellemezve

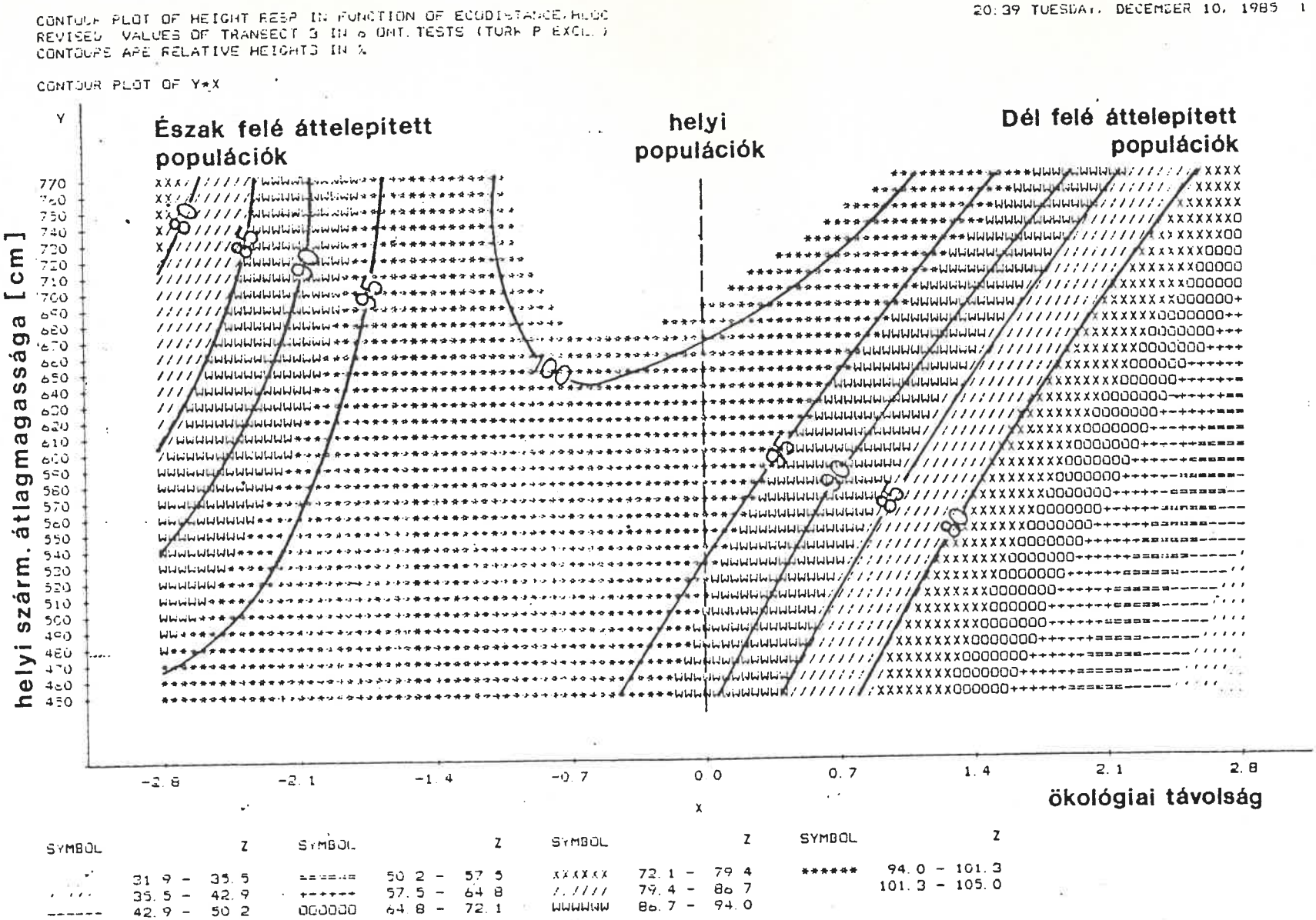
A regressziószámitás a magasságra igen erős lineáris hatást mutatott ki, amelyet a helyi származás magasságának döntő hatása magyaráz /10. táblázat alsó fele/. A négyzetes komponens kicsi /10 % alatt/ és a szorzat-hatás, amely a kölcsönhatást jelzi, gyakorlatilag hiányzik.

A helyi populáció növekedéséhez viszonyitott relativ magasság /%/ vizsgálatakor a"helyi" magasság erős lineáris hatása eltünik, igy a négyzetes komponensek erősebbek. Bár szignifikánsak a szorzatkomponensek is, nagyságrendjük elhanyagolható, ami a kölcsönhatások csekély mértékére utal.

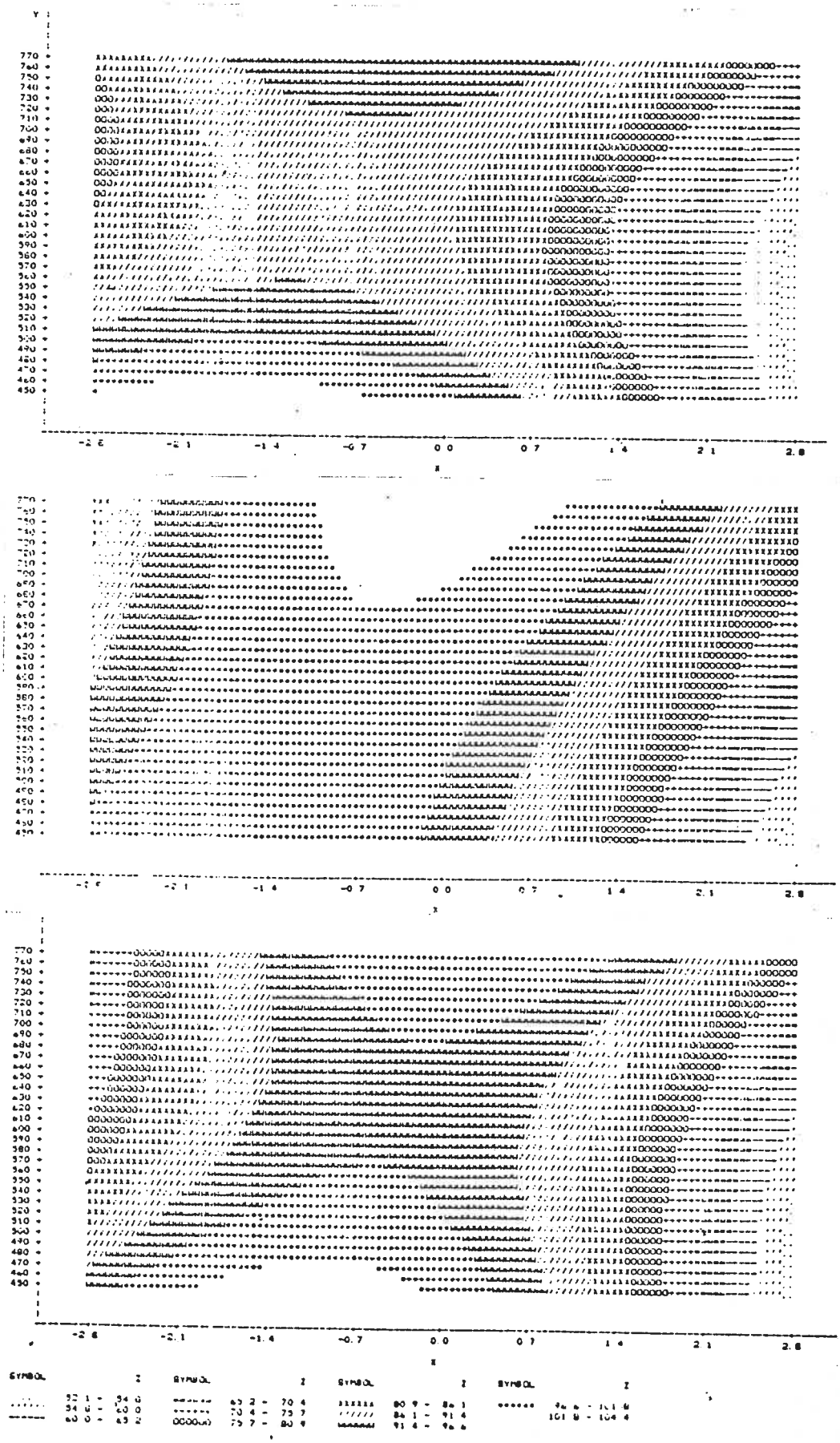
A válaszregresszió-analizissel meghatározott görbefelületek a 16., 17. és 18. ábrán láthatók. /Emlékeztetünk arra, hogy a felület csak "szabályos" reakcióju adatokra vonatkozik./ A tényleges magassági adatok /cm/ felülete egy domborulatot képez, amely maximum értékét megközelitőleg 0 ökotávolság értékénél éri el. A domborulat "gerince" /egy adott termőhelyi potenciállal rendelkező helyszinen legjobb teljesitményt nyujtó populáció ökotávolsága/ a csökkenő termőhelypotenciál irányában a negativ ökotávolságok felé hajlik el, ami azt jelenti, hogy a délről észak felé szállitott populációk a helyieknél jobb teljesitményre képesek.



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



17. ábra. A helyi származás százalékában kifejtett relativ magasság alakulása az ökológiai távolság és a termőhely függvényében. Hat ontariói kisérlet adataiból szerkesztett válasz-regressziós felület



18. ábra. A relativ magasság válaszregressziós felületei. Felülről lefelé: hét kisérlet, hat kisérlet és három /kelet-ontariói/ kisérlet anyagából számitva.

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

Adatkészlet	Lineáris	Négyzetes	Szorzat	Teljes
	r^2 komponensek			r^2
a/ Magasság /cm/				
7 Ontarioi kisérlet adatai	0,78***	0,05***	0,00	0,83***
6 Kisérlet adatai /Turkey Pt. nélkül/	0,83***	0,08***	0,00	0,91***
3 Kelet-ontarioi kisérlet adatai	0,87***	0,06***	0,01**	0,94***
b/ Relativ magasság /%/				
7 Ontarioi kisérlet adatai	0,41***	0,11***	0,00	0,53***
6 Kisérlet adatai /Turkey Pt. nélkül/	0,38***	0,23***	0,02**	0,63***
3 Kelet-ontarioi kisérlet adatai	0,59***	0,16***	0,04***	0,80***

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

A változók hozzájárulása a varianciához:

Változó	7 ontarioi	6 ontarioi	3 K-Ont.	2 Ny-Ont.
	kisérleti helyszin MQ értéke			
a/ Magasság /cm/				
Ökotávolság	75.950	63.279	56.634	8.613
Helyi magasság	286.819	300.441	185.891	27.168
b/ Relativ magasság /%/				
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" negativ ökotávolság felé tolódása itt is megfigyelhető. A közepes th. potenciál körül megfigyelhető nyereg.ugy értelmezhető, hogy olyan környezeti feltételeket képvisel, amelyre a származások differenciálódása nem alakult ki tulságosan. Tény, hogy az ebbe a zónába eső kisérletekben /Kababeka és Swastika/ aránylag távoli származások is megközelitőleg azonos telje-

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

A modell alapján megállapitható, hogy egy populáció produkciója egy adott termőhelyen az intraspecifikus változatosság által meghatározott öröklött adottságaitól, a termőhely minőségétől és a származási, valamint a telepitési helyszinek ökológiai távolságától függ.

A depressziv hatás modellezése

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

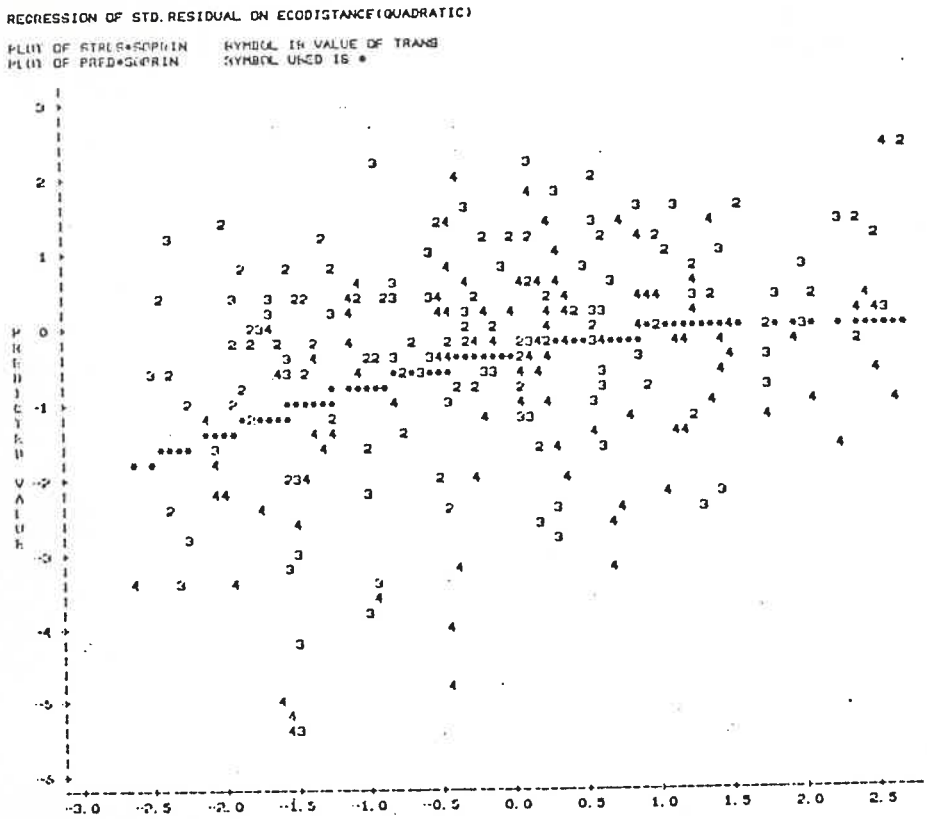
A depressziv környezethatás számszerüsitésére nemlineáris regressziót számitottunk az ökotávolság és a "szabályos" modelltől való eltérések között /19. ábra, XVII. függelék/. A regresszió az összes maradvány-variancia 9,5 %-át értelmezi és P = 0,1 %-os szinten szignifikáns.

A depressziv hatás egyenlete 7 ontariói helyszin adataiból, cm-ben megadott magasságra:

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

Z_2 = az előrebecsült depressziv hatás /cm/,
X = az áttelepités ökológiai távolsága,
S_j = a kisérleti helyszin hibaszórása

Átlagos szórásviszonyokat feltételezve /$S_j \approx 0,1\ \bar{H}$/ a depressziv 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 mérvü depresszió határát -0,5 és -1,0 ökotávolság között tételezhetjük fel.



19. ábra. Az ökológiai távolsággal összefüggő depressziv hatás nemlineáris regressziója. A számjelek az adott származás megfelelő pontrajba tartozását jelzik /Nyugat-, Közép- és Kelet-Ontario = 2, 3, 4/. Vizszintes tengely: ökológiai távolság; függőleges tengely: a kisérleti terület maradvány-szórásával standardizált eltérés a modelltől

A letális hatás fellépésének valószinüsége

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

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

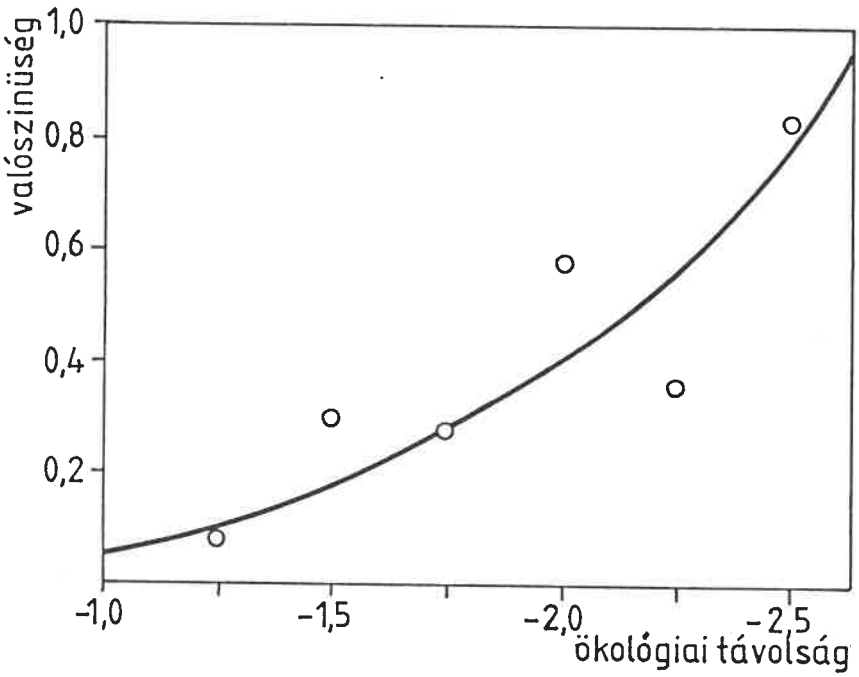
egyenlettel, elfogadható biztonsággal /korr. koeff. r = 0,888, regr. F = 14,96/ leirható, ahol

P_ℓ = a letális hatás fellépésének valószinüsége,

d = az ökológiai távolság

Az egyenlet -2,75 ökológiai távolságnak megfelelő áttelepités esetére P = 100 %-os valószinüséget prognosztizál az adott körül-

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



20. ábra. Az ökológiai távolság és a mortalitás fellépésének valószinüsége hét ontariói banksfenyő kisérlet anyagából számitva. A körök az egyes távolság-osztályokra átlagolt valószinüségek

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

Ez az érték tulajdonképpen nem más, mint a szaporitóanyag forgalmazás során alkalmazható legnagyobb áttelepithetőség határértéke.

A magassági növekedés kombinált előrejelzése

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

$$Z_{ij} = Z_{1ij} + Z_{2ij}, \quad \text{továbbá} \quad P_{\ell} = f/d/, \quad \text{ahol}$$

Z_{ij} = az előrebecsült magasság,
Z_{1ij} = a "szabályos" modell szerinti magasság,
Z_{2ij} = az áttelepités következtében fellépő depressziv hatás,
P_{ℓ} = az áttelepités miatt fellépő letalitás valószinüsége,
d = az eredeti származási hely és a választott telepitési hely közötti ökológiai távolság

A prognosztizáló egyenletek statisztikai jellemzői a XVIII. függelékben találhatók.

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

- az ültetési helyszin 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 helyszin /Turkey Pt. és Espanola kivételével/ tényleges magasságra /H_{cm}/ vonatkozó S.Q. adatai:

Összes S.Q.	1 501 193
A "szabályos" modell alapján előrebecsült magasságok S.Q.-ja	1 337 237
Maradvány S.Q.	163 956

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

A relativ magassági értékek modellezése kevésbé eredményes. Egy kiválasztott "helyi" származáshoz való viszonyitás önmagában sok bizonytalanságot hordoz. A hat ontariói helyszinre hasonló módon számitott S.Q. adatok:

Összes S.Q.	10 807
Előrebecsült magasságok S.Q.	6 696
Maradvány S.Q.	4 111

4.2.6 Termőhely-genotipus kölcsönhatások és a populációk fenotipusos stabilitása

Rudolph és Yeatman /1982/ a régebbi kisérletekre vonatkozó forrásokat áttanulmányozva nem találtak egyértelmü bizonyitékot a kölcsönhatás-jelenség fellépésére a banksfenyőnél, bár valamennyi elemzett kisérlet aránylag kisebb ökológiai körzetben tesztelt kisebb számu származást.

Az általunk vizsgált banksfenyő származási kisérletsorozat önmagában nem tul ideális objektum a kölcsönhatások vizsgálatára; a faj aránylag érzéketlen a termőhely minőségével szemben és a kisérletsorozat elrendezése olyan, hogy igen nagy földrajzi-ökológiai tereket fog át, ezért a gyakorlati életben előforduló termőhelyi különbségeknél lényegesen nagyobb szélsőségek fordulnak elő. A szélsőséges mértékü áttelepités uj környezetbe nemcsak növekedési zavarokkal jár, hanem jelentősen megnövekszik a betegségek, rovarkárositások és az időjárási károk /hótörés, téli kiszáradás/ gyakorisága is. A kisérleti eredményeket szisztematikus hiba is terhelheti amiatt, hogy még azonos kezelés mellett is a származások növekedési erélye igen eltérő, és hálózati igényük nehezen egységesithető /Yeatman 1974/.

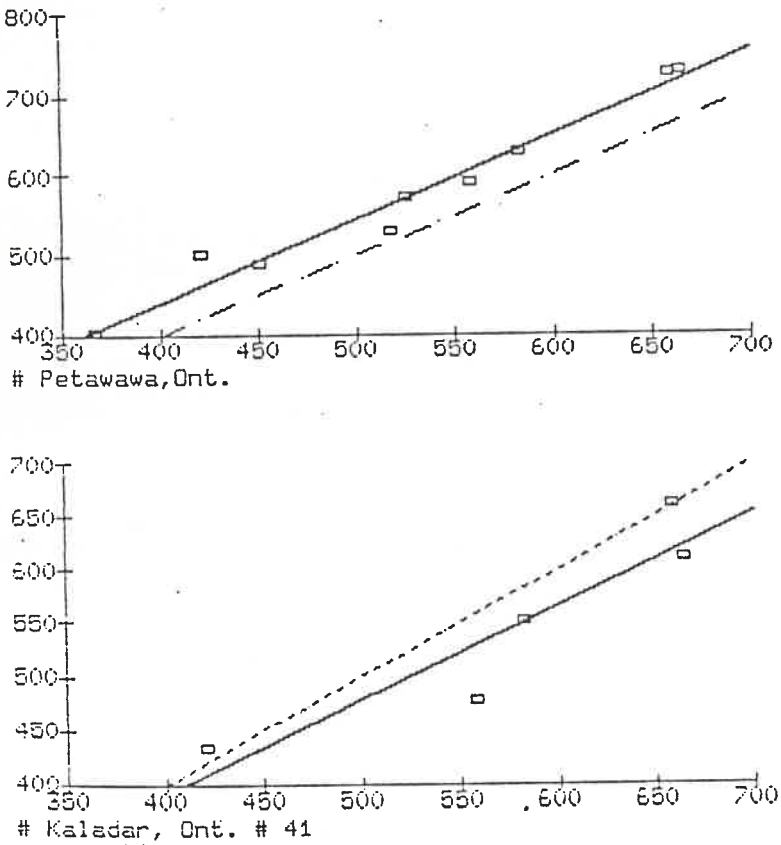
Amennyiben a kisérletsor adataiból számitott depressziv hatást tekintjük kölcsönhatásnak, ez az érték mindössze 9,5 %-át teszi ki a maradvány-varianciának /XVII. függelék/. Ha a 10. táblázatban megadott szorzat-tényezőt tekintjük kölcsönhatás-jellemzőnek, a legmagasabb variancia-részarány 4 % /r^2 =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

Fenotipusos stabilitás-értékek egybevetése

A fenotipusos stabilitás korábbi szerzők által ismertetett számitási módszerei faktoriális tipusu kisérletek értékeléséhez alkalmazhatók. Az általunk vizsgált kisérletsor esetében - mint már korábban ismertettük - csak 23 kezelésre és öt kisérletre lehetett

teljes adatsort összeállitani. 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 kisérleti főátlag /X tengely/ és a populáció átlag /Y tengely/ között számitott 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 növekedésü, 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 valószinü a linearitás hiánya miatt nem ad megbizható 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 tünik jobbnak.

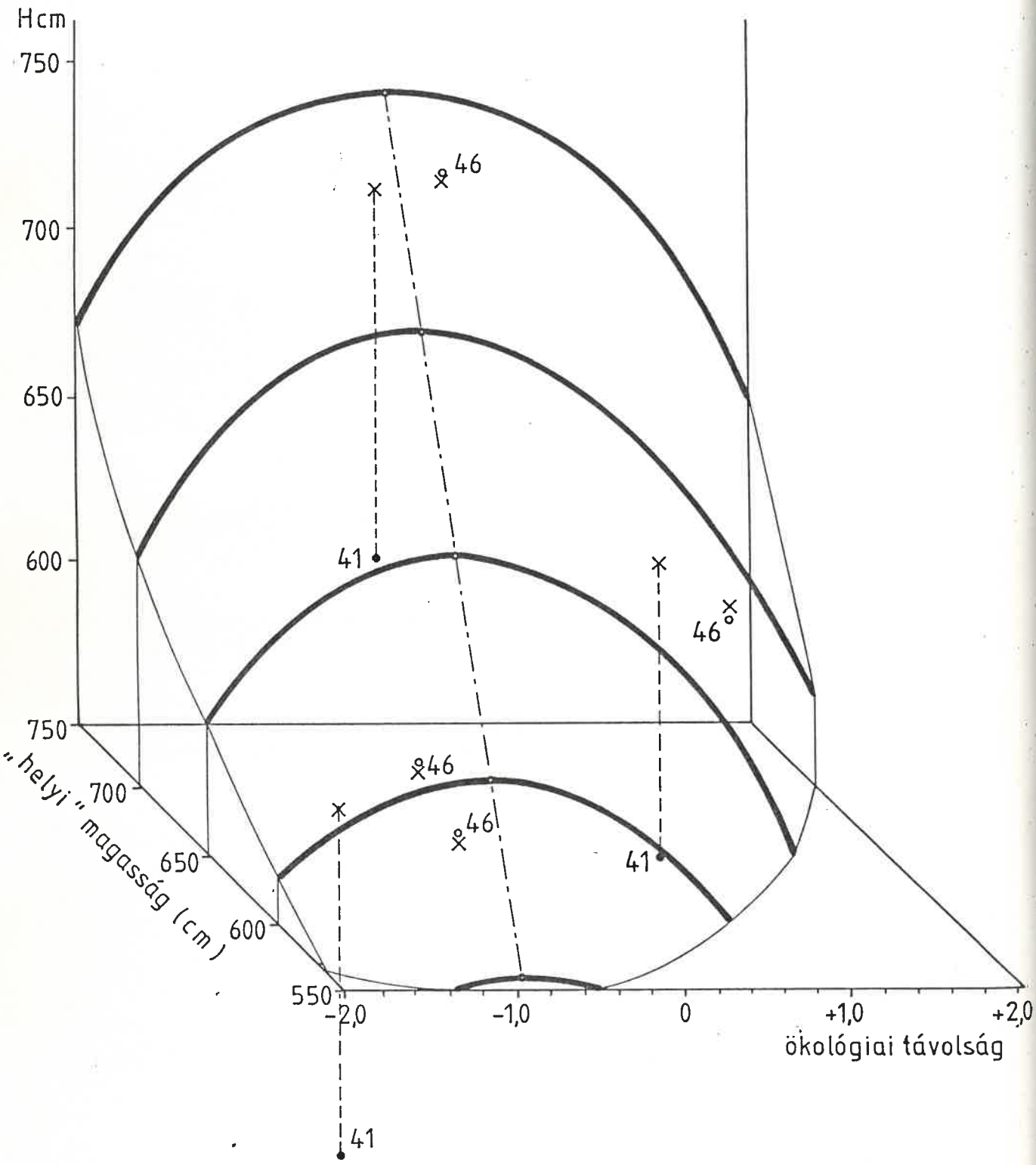
Valamennyi értékelt származásra csak az "St index" volt megadható, a korábban ismertetett okokból. Az adatsorok a XIX. függelékben találhatók. Az "St" mellett megadtuk a "szabályos" modelltől való eltérés átlagát is, előjellel együtt /3. oszlop/. Az erősen negativ eltérést jelző származások teljesitménye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

A növekedési teljesitmény 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 szükségszerüen a legjobb növők, pl. a 76, 77 számu származások. Másrészt viszont az Ottawa völgyi származások kiemelkedő növekedést és jó fenológiai stabilitást egyesitenek 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 eltőr viselkedését, valamint azt a körülményt, hogy a becsült optimális teljesitmény /a felület "gerincvonala"/ negativ ökológiai távolságra, vagyis észak felé áttelepitett populációk esetében várható.



22. ábra. Hat ontariói kisérlet 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 nemesitési és erdőművelési irodalomban szép számmal találhatók morfológiai vizsgálatok az erdeifenyő származásának jellemzésére ill. a különböző növekedési erélyű egyedek felismerésére, azonositására.

A tülevelek méretkülönbségeinek felhasználása taxonómiai célra már a mult század vége óta foglalkoztatja a szakembereket. Schott, Cieslar, Dengler, Sylvén és mások vizsgálatai alapján ismeretes, hogy a sikvidéki, 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" tipusok elkülönitésére találta alkalmasnak a tüméretet. Hasonló eredményre jutott Majer /1984/ is, több morfológiai bélyeg figyelembevétele alapján.

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

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

Majer Z. /1936/ a mag tömegét /ezermagsulyt/ a hazai populációk elkülönitésére alkalmas bélyegnek itélte. A magszint nem találta jellemzésre alkalmas tulajdonságnak, ugyanigy alkalmatlannak bizonyultak az alakkal, fajsullyal kapcsolatos adatok.

Összességében megállapitható, hogy a morfológiai-fenológiai elemzéseket legnagyobbrészt "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 kisérletekben/ végeztünk. Ily módon az eredmények egymással és a magassági növekedéssel, mint gazdaságilag legfontosabb jellemzővel egybevethetők.

5.1 A törzsegyenesség változatossága

Közismerten a törzsalakban a származások között mutatkozó öröklött eltérések irányitották a figyelmet a populációk összehasonlitó 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 szubjektiv skála alpján, mivel a görbültség számszerü meghatározása aránytalanul nagy munkát igényelne. Emiatt a különböző helyszineken, különböző módszerekkel felvett törzsegyenesség-adatok nehezen egyeztethetők. A nehézséget fokozza, hogy a törzsegyenességet a fellépő rovar- és hókárok jelentősen befolyásolják, azoktól nem különithető el biztonsággal.

A populációk törzsminősitését általában fatermési minősitési osztályozás alapján végzik. Ilyen elemzést végzett Magyar /1969/ a bugaci IUFRO kisérletben, 22 éves korban. A 13. táblázatban a minőségi törzsek arányát a pontosság fokozása érdekében körzetenkénti bontásban adjuk meg, egyidejüleg szerepeltetjük a Rhyacionia /Evetria/ buolliana kárositás adatait is. Az összeállitásból látható, hogy Bugacon - az északi származásokat leszámitva - a balti-mazuriai-litvániai térség populációi emelkednek ki. Rossz törzsalakjával kitünik a magyar kontroll /Lenti/ és a Rajnavidék.

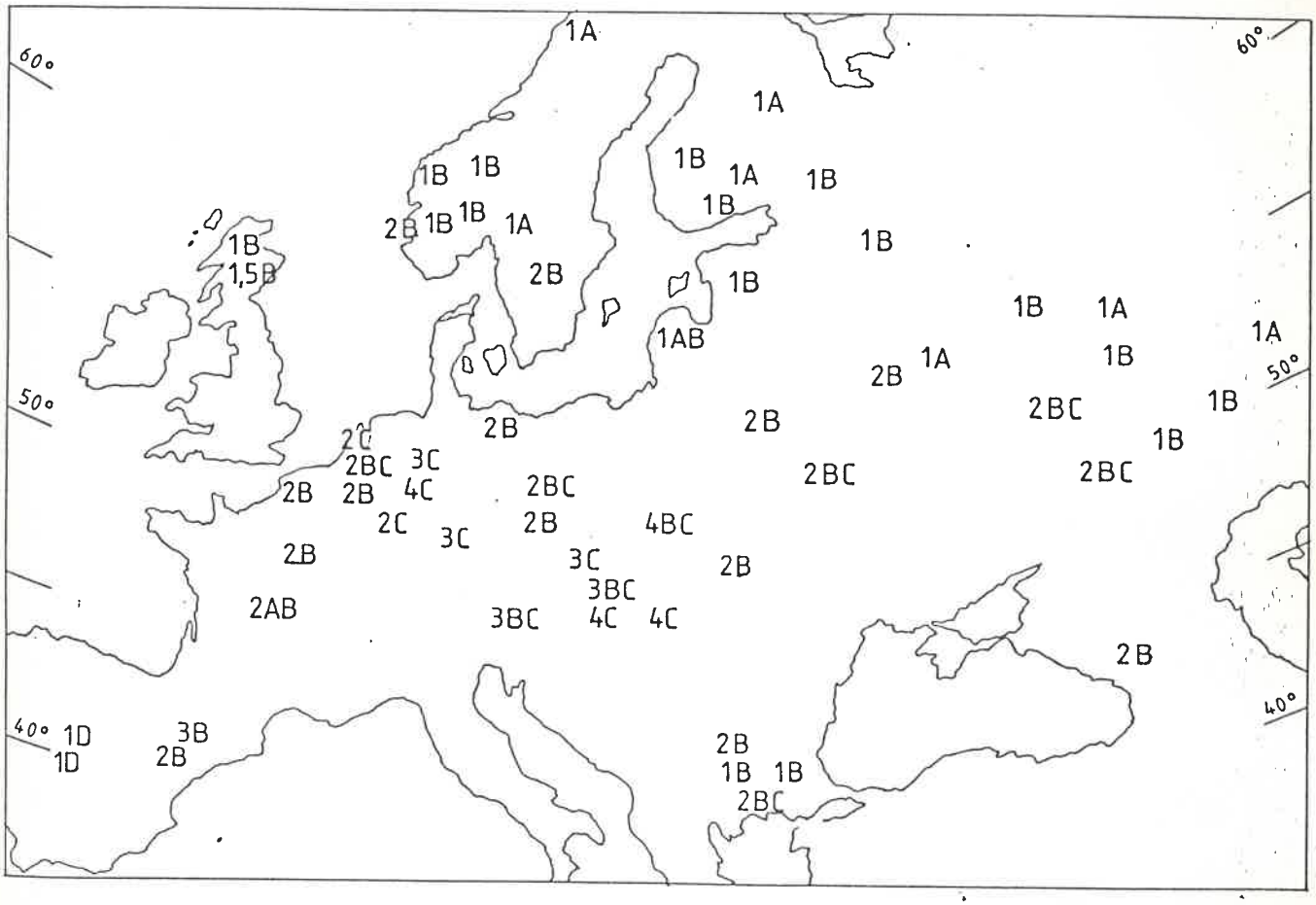
Az 1982 őszén végzett ujabb felvétel, amely ugyancsak fatermestani szempontok szerint történt, megerősitette Magyar eredményeit /VII. függelék/. A legmagasabb minőségi osztályba eső törzsek aránya alapján kiemelkedik az alsó-sziléziai Pförten, az északnémet Göddenstädt, valamint a balti-mazuriai térség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

Wright a nemesités szempontjait szem előtt tartva értékelte az általa létesitett IUFRO kisérleteket. Körzetenként összevont anyagából némileg eltérő kép bontakozik ki: valamennyi hegyvidéki előfordulás, valamint a balti és északi származások pozitiv értékelést kaptak, mig a sikvidéki, 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 nyilt lehetőségem. Az 1975-ben 15 éves korban végzett adatfelvételkor a koronaalakot és a törzsminőséget együtt értékeltem, a felvétel eredményét a 23. ábrán grafikusan mutatom be. Az értékelés szerint három szélsőséges korona- és törzsalaktipus különithető el az európai áreában:

11. táblázat. Görbült törzsek százalékos aránya Wright kisérletében.
Forrás: Mátyás-Harkai /1982/

Körzet	Törzsgörbeség /%/	Körzet	Törzsgörbeség /%/
Lappföld	3	Szilézia	20
Ural	9	Magyarország	18
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 törzsü populáció
2 = enyhén görbült törzsek
3 = gyakori erős alakhibás egyedek
4 = tulnyomórészt erősen görbült törzsek

A = északi tipusu, ritkaárgu korona
B = átmeneti koronaalak
C = tömött lombozatu, széteső korona
D = szabályos tojásdad korona

1A: egyenes törzsü, ritka ágállásu északi tipus

4C: erősen görbült törzsü, szabálytalan, tömött koronáju közép-európai tipus

1D: egyenes törzsü, tömött, szabályos koronáju, déli-hegyvidéki tipus.

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

24. ábra. Baloldalt: Darmstadt-i /rajnavidéki/ eredetü erdeifenyő állomány Kraszno-Trosztjanecben /Ukrajna/. Jobboldalt: őshonos erdeifenyves Kraszno-Trosztjanecben /Fotó: Mátyás Cs. 1976/

Az egyenes törzs- és koronaalak-tipusok földrajzi elterjedésére vonatkozólag kiemelendő, hogy a rossz koronaalakkal párosuló görbe törzs a magyar populációkon kivül /Kunadacs, Fenyőfő/ csak a német Rajnamentén bukkan fel. Alig jobb minősitést 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. Mig az első kettőt a IUFRO kisérletek adatai erősitik meg, az ukrajnai erdősztyepp erdeifenyőjének törzsalakban, ágminőségben megnyilvánuló értékét Oleksyn-Giertych /1984/ adatai támasztják alá /12. táblázat/. A 70 éves kisérletben 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 kisérletben, 70 éves korban /Oleksyn-Giertych 1984 nyomán/

Származás	Fakészlet m^3/fa	Törzs-egyenesség	Ág-tisztulás	Ág-vastagság
		pontokban*		
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

*1 = 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 /oldalágszerü/ szimmetriájukat fenntartja. Az oldalrügyekből fejlődő oldalhajtások kezdetben erős negativ geotropizmust mutatnak, majd fokozatosan lefelé görbülnek. A vizszintessel bezárt hajlásszög augusztus közepéig alakul ki véglegesen, mintegy 4-6 héttel a hajtáshossznövekedés befejezése után. A hajlásszög a későbbi években már csak a hónyomás hatására változik /Jankievicz 1966/.

A csucsdominancia a villásodás, a kedvezőtlenül szétterülő koronaalak kialakulásában kétségtelenül szerepet játszik, ezért a kámoni származási mintaparcellákban megkiséreltük 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, vizszintessel 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 megerősiti azt a megállapitást, hogy a hazai populációk erősen ágasak és ennek megfelelően tömött koronájuak. 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.

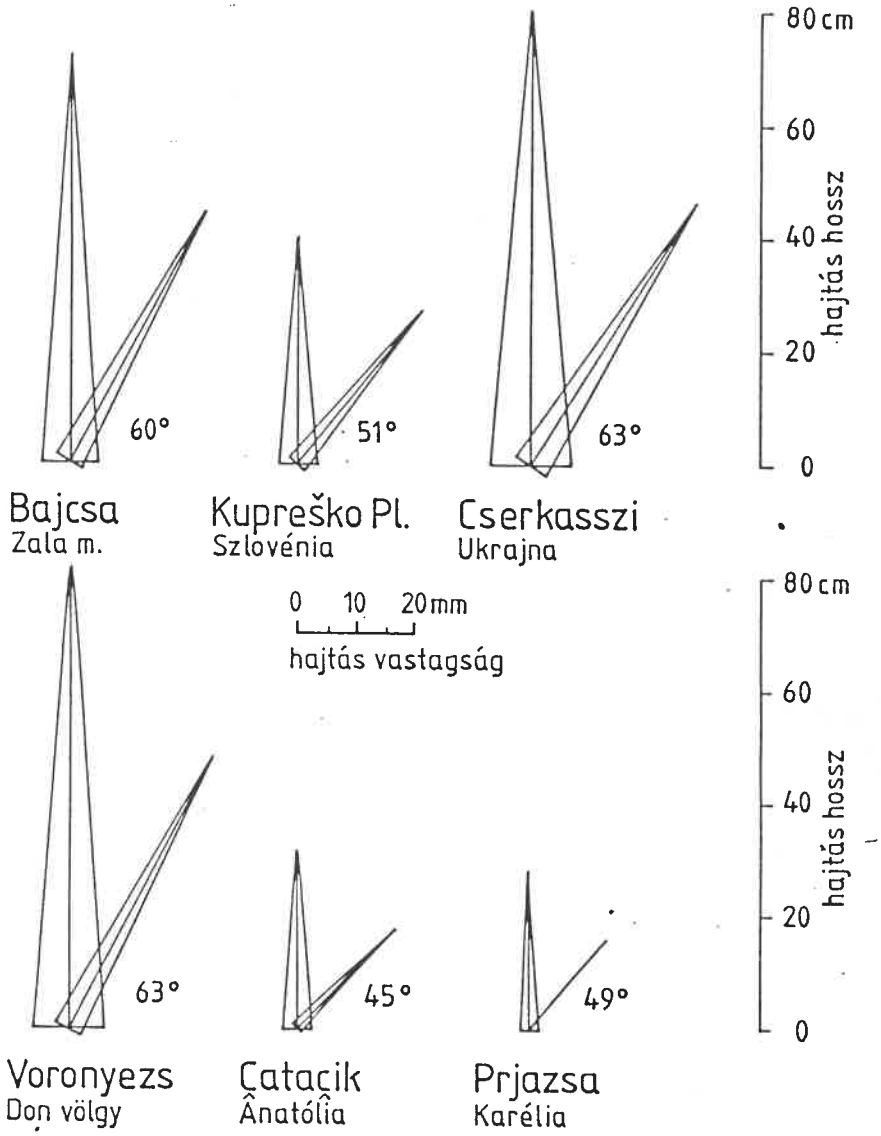
Az oldalágak hossza és vizszintessel bezárt szöge a koronaalak szempontjából meghatározó fontosságu. Emellett információt szolgáltathat a csucsdominancia erősségét illetőleg, azaz milyen erős az egyed hajlama a villásodásra, elbokrosodásra. E tekintetben az adatok a vártnál csekélyebb mérvü eltérést mutattak ki. A hazai és ukrán populációk aránylag meredekebb ágállásával szemben kitünnek a hegyvidéki /Kupreško, Çataçik/ illetve tályoli északi származások vizszinteshez jobban közelitő ágállásukkal /25. ábra/.

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

A tömött koronáju, erőteljes növekedést mutató közép-európai sikvidéki és ukrajnai populációk oldalágainak hajlásszöge eléri illetve meghaladja a 60°-ot, mig 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 sikvidéki 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 eredetü;

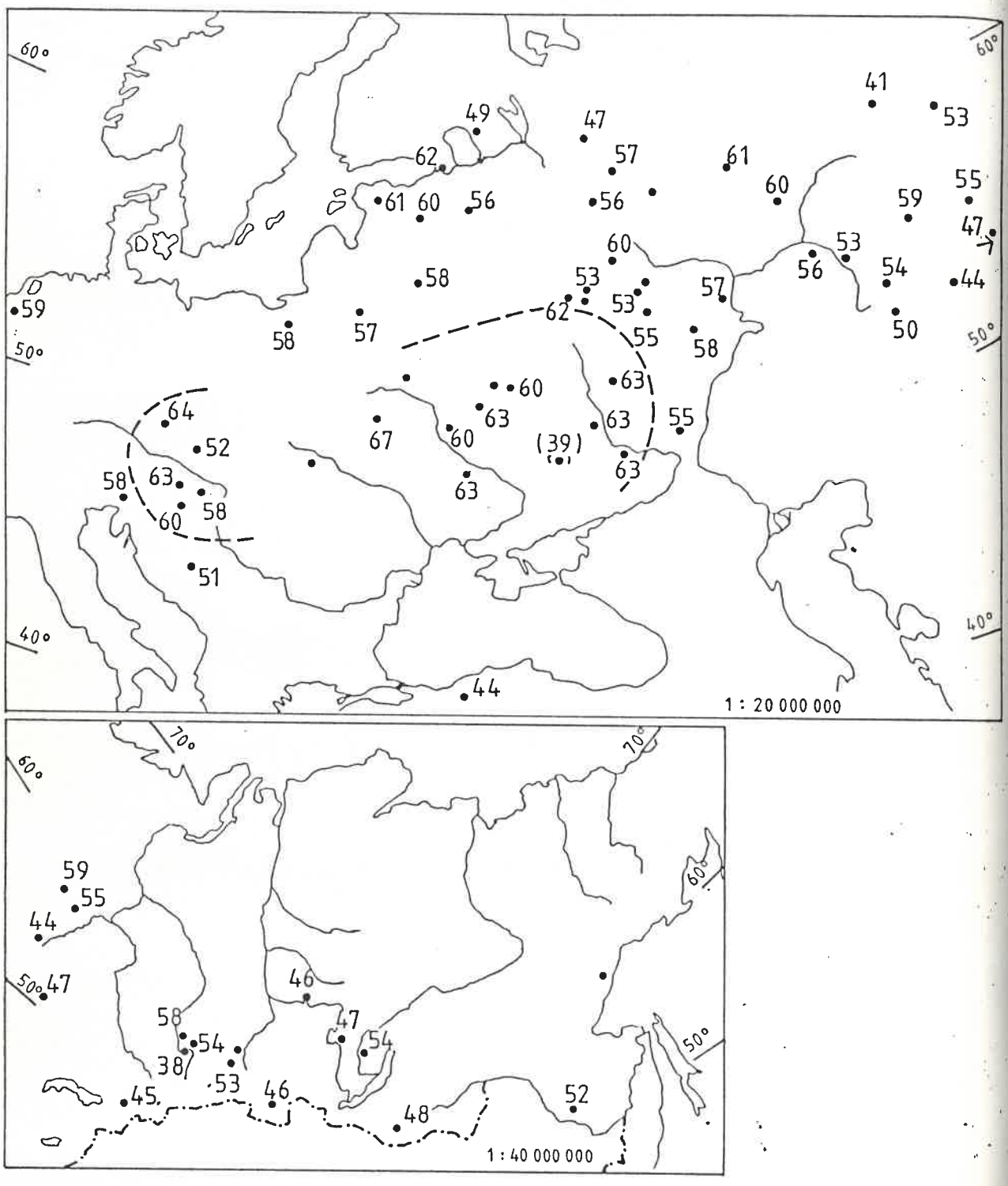


25. ábra. Néhány jellegzetes erdeifenyő származás vezér- és oldalhajtás méretei és ágszöge /populáció-átlagok; felvétel 1982 őszén a kámoni mintaterületen/

- Szlavjanszk /39°/: az egyéb megfigyelések alapján egyértelműen nem őshonosnak minősitett 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 erélylyel kapcsolt tulajdonságnak látszik. A nemesités egy fontos eredménye lehetne a jó növekedésü, de horizontális ágállásu ideotipus kialakitása. Ez a célkitüzés északon természetesen könnyebben megvalósitható /Kärki 1978/.



26. ábra. Az első pereszlen oldalágai vizszintessel bezárt szöge /a három legvastagabb ág átlaga/ a kámoni erdeifenyő mintaterületen, 1982 őszén. A 60°-nál meredekebb ágállásu populációk megközelitő elhelyezkedését szaggatott vonal jelzi /mértékegység: fok/

27. ábra. A Roth Gy. által telepitett Likava-i /Likavka, CS/ IUFRO erdeifenyő kisérlet két parcellája. Baloldalt: a finomágu, kupos koronáju "Szepesség"; jobboldalt: a durvaágu, hótörésre érzékeny Murat /Franciaország/. /Fotó: Mátyás Cs. 1978/

5.3 Az aktiv növekedési periódus változatossága

Az erdeifenyő fenológiai változatosságával kapcsolatosan kevés részletes vizsgálatot publikáltak. A legalaposabb méréseket Wright és Bull /1963/ végezték, michigan-i származási kisérletekben. 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 telepitett 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 rögzitettük /1: zárt, fejletlen gyertya; 5: fedőpikkelyzet nélküli, megnyult gyertya/. A fenofázisok gyors változása és a becslés bizonytalansága miatt a felvételt kétszer egymásután végeztük.

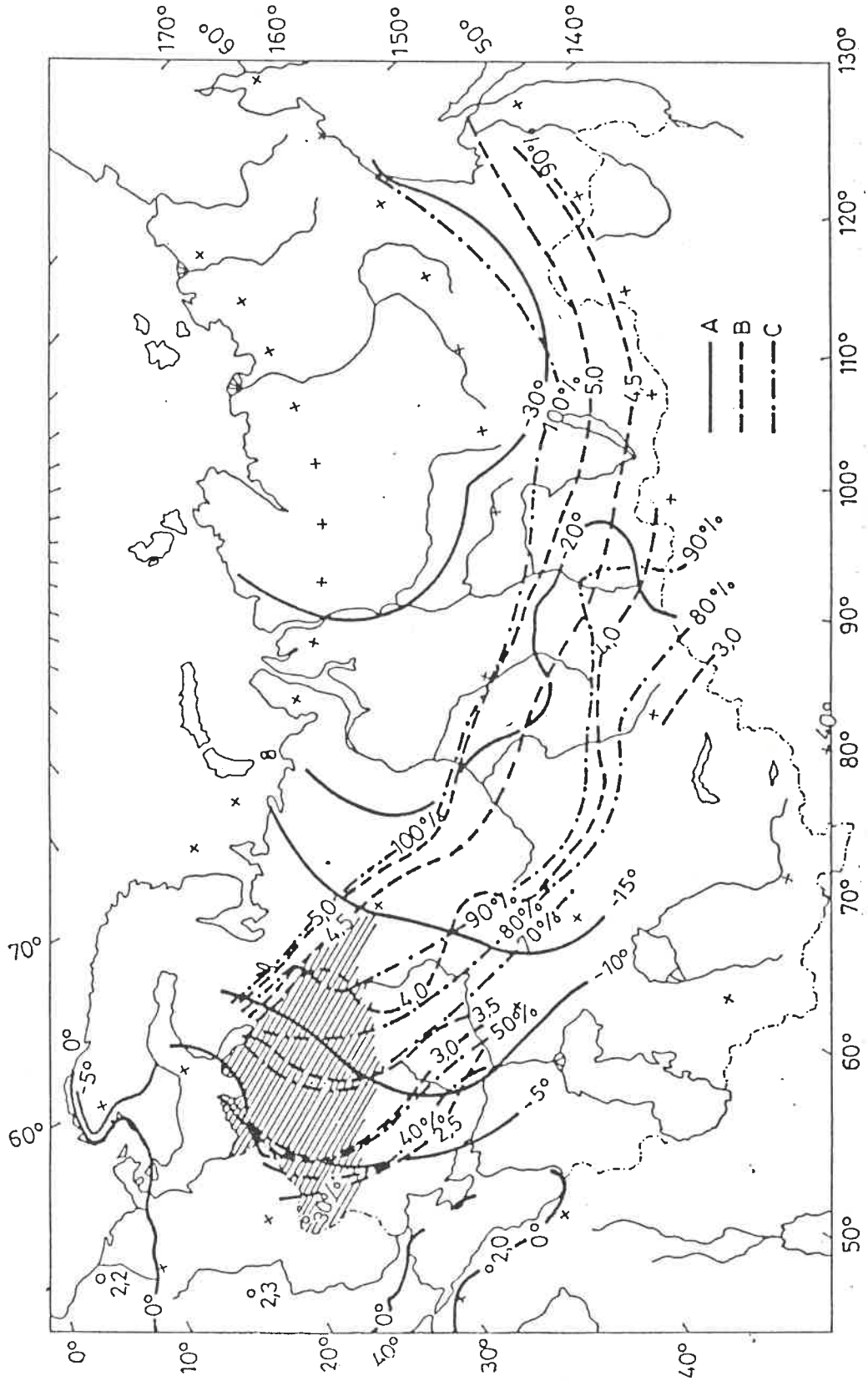
A rügyképződés változatosságát a nyárvégi időszakban már rügygyel rendelkező csemeték százalékos arányával jellemeztük. Az ismételt felvételek közül a legjellegzetesebb eredményeket az 1976. IX. 6-i mérés adta, a továbbiakban ezt az adatsort mutatjuk be.

5.3.1 A rügyfakadás

A változatosság vizsgálata az erdeifenyő esetében nem könnyü, mert a különbségek aránylag csekélyek. White et al. /1979/ megfigyelései szerint a kihajtásban észlelhető eltérések hüvös, 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 leszámitva. 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-görbéket. 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 egyértelmü összefüggésbe a földrajzi szélességgel /vagyis a fotoperiodussal/. Steiner megfigyeléseivel ellentétben pedig az anatóliai populációt /Çataçik, Törökország/ késői fakadónak találtuk /1. XXII. függelék/.

A Kelet-európai sikság 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 alaku /vonalkázott/ területen szinte párhuzamosak az izotermákkal. Eszerint pl. a Kiev és Riga környéki erdeifenyő populációk megközelitőleg azonos fenológiai viselkedést mutatnak. Elgondolkoztató, hogy Mazuria,az erdeifenyő optimumának tartott körzet, a térség sulypontjában 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 fedőpikkelyzetü 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 emlitett térségtől északra és délre az izofázis-görbék a szélességi körökkel megközelitően párhuzamos lefutást mutatnak, ugyanezt tapasztalhatjuk az Uralon tuli 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 aktiv növekedési időszakának hossza északnyugat-délkelet irányu, klinális változást mutat. Szerinte az urali és Bajkálon tuli 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.

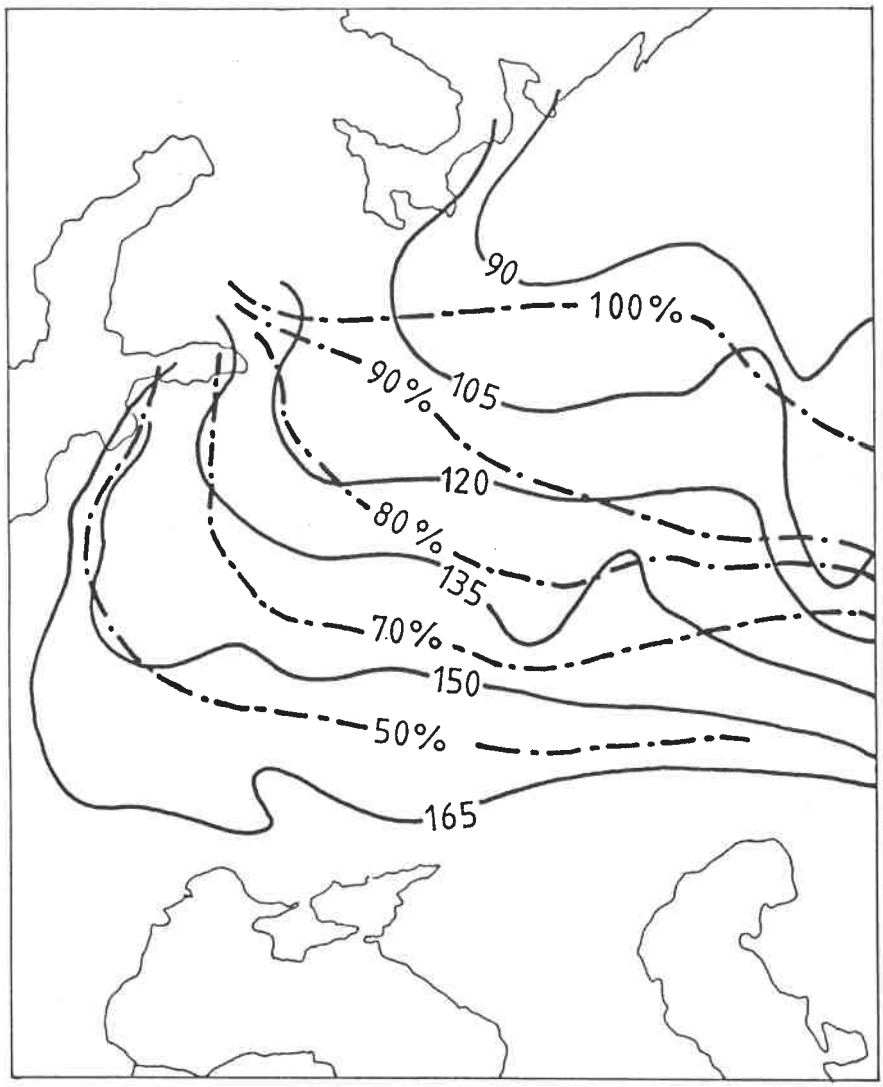
A saját adatfelvételek alapján szerkesztett görbék jó egyezést mutatnak a rügyfakadás görbéivel. Ez az azonosság a vizsgált terület egészére kiterjed. Eszerint szinte azonos időpontban fejezik be a növekedést az ukrán erdősztyepp és a balti partvidéki populációk is. A rügyfakadásnál megállapitott anomália azonosan jelentkezik; az emlitett "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. függeléket is/.

5.3.3 Az aktiv növekedés befejezésének folyamata

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

1. Legrövidebb vegetációs idejüek az észak-európai és észak-balti /Silene/ populációk.

2. Közepes vegetációs idejüeknek bizonyultak a mazuriai /Miłomlyn, Suprasl/ és egyes balkáni hegyviéki populációk /Maočnica/.

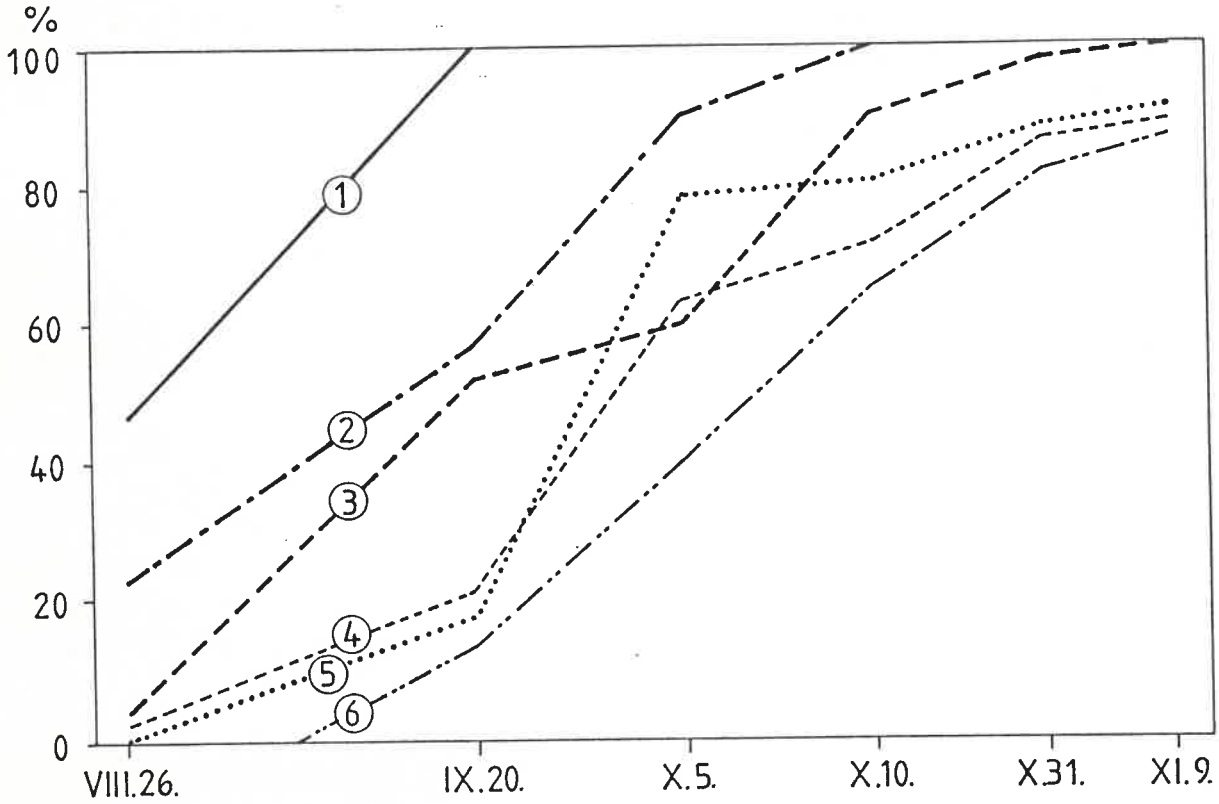


29. ábra. Egyéves erdeifenyő csemeték rügyképzése változatossága Kelet-Európában. /Eredményvonal: rügyes csemeték százaléka 1976. IX.6-án, Sárváron; folyamatos vonal: fagymentes napok száma; Lydolph 1977 nyomán/

3. Hosszu vegetációs idejüek a lengyel-német sikság /Spałatól Betzhorn-ig/, valamint a magas hőösszegü területek hegyvidéki populációi /Franciaország, Balkán/.

4. Legkésőbben fejezik be vegetációjukat a legnagyobb hőösszeget kapó nyugatnémet és elzászi populációk /Lampertheim, Haguenau/, a Kárpát-medencéből származó Záhorje 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 aktiv növekedés befejezésének folyamata /rügyképzés/ az 1982 évi IUFRO kisérlet 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 telepitve/ a populációk aktiv növekedési időszakának kezdetét és végét döntően a telepitési hely hőösszege határozza meg. Amennyiben a fotoperiódusos szabályozás lenne a meghatározó, az egyes években a fenofázisok megjelenése azonos naptári időponthoz lenne köthető.

Az aktiv időszak hosszát /a hasznositott hőösszeg mennyiségét/ természetesen a genetikai tényezők határozzák meg, ez az időjárástól független. Az ismertetettel azonos eredményeket kapott Mikola /1982/ finn származásokkal végzett vizsgálatai során.

5.4 Téli /szezonális/ tüsárgulás

Az erdeifenyőtük klorofilltartalma a téli, viszonylagos nyugalmi állapotban lecsökken. A szinváltozás a közép-európai populációk esetében nem feltünő, az északi származások viszont télen többé-kevésbé intenziv sárga szint vesznek fel.

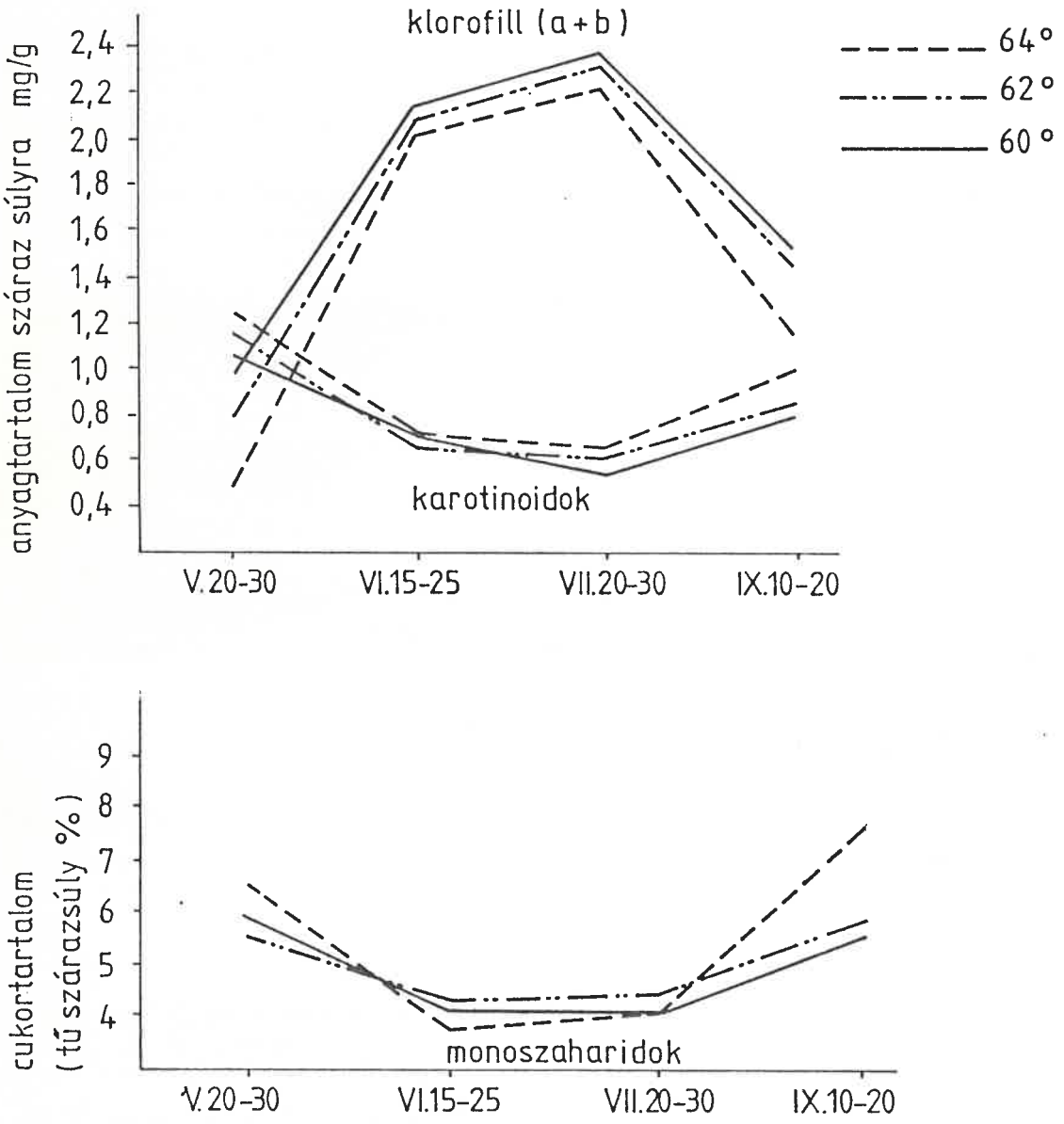
A téli elszineződésnek Amerikában közvetlen gazdasági jelentősége is van, mivel az erdeifenyőt ott karácsonyfaként használják /Wright et al. 1966/.

A tüszin szorosan összefügg a klorofilltartalommal. A kloroplasztok zöld pigmentjei az a-b klorofill, mig a sárga szint a karotinoidok /α és β karotén, lutein és xanthofillok/ okozzák. A magoncok vöröses szinváltozását a rhodoxanthin felhalmozódása okozza. Az elszineződés a klorofill ill. karotinoidok arányának változása következtében jön létre. Az elszineződésnek nincs kapcsolata a tápanyagfelvétellel, trágyázással sem szüntethető meg, mig a klorózis megszüntethető /Gerhold 1959/. Wright /1966/ a termőhely és az elszineződés között tapasztalt némi összefüggést: kötött talajon az elszineződés gyengébben mutatkozott.

Az erdeifenyő származások eltérő mérvü téli elszineződésére már Engler /1908, cit. in Gerhold 1959/ felfigyelt. Helyesen ismerte fel az elszineződés északi-déli klinjét, érdekes módon ugy vélte, hogy az északiak erős téli sárgulása Közép-Európában elmulik /lamarckizmus/. Dengler /1938, cit. u.o./ a szineződés öröklődését a második nemzedékben is kimutatta. Az elszineződés 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 kisérlet "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 elszineződés feltehetőleg adaptivan összefügg a fényviszonyokkal, evolutiós mechanizmusa azonban nem világos". Az aránylag északi skót populációk zöld szinét, az aránylag déli urali és szibériai származások sárgulását pleisztocénkori vándorlással magyarázták.

A fotoperiódusos elképzeléssel szemben Pravdin /1964/ helyesen állapitja meg az elsődlegesen hőmérsékleti hatást. Csubarjan és Keborkov /1962, cit. in Pravdin 1964/ az eltérő mértékü elszineződést a kontinentális klima erős inszolációjával, a hideg-száraz téllel, erőteljes párologtatással magyarázzák.

Sulgin /1975/ a Komi ASzSzK területén, 60° és 64° északi szélesség között begyüjtött tümintákon 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 tük klorofilltartalma, mint 64° szélességen /31. ábra/.



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

A magas cukortartalom egyuttal jobb fagytűrőképességet 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 valószinütlennek tünik.

Cikotai klónarchivumunkban közvetlen bizonyiték is mutatkozott a beltartalmi különbségekre: az északkelet-európai oltványokat rendre minden télen lerágják az őzek, feltehetően magasabb cukortartalmuk miatt.

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

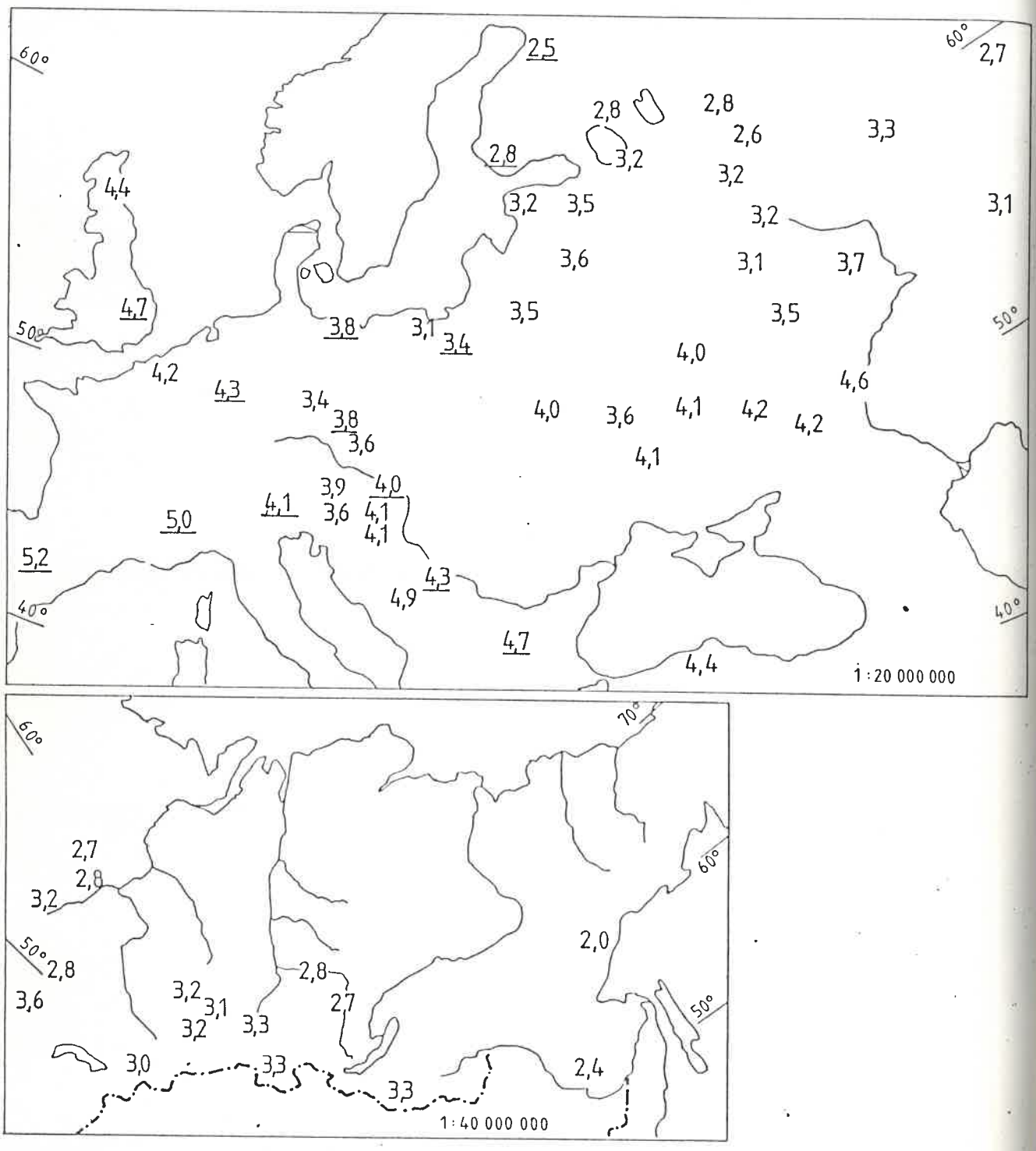
1. mattsárga
2. sárgás-narancs
3. sárgás oliv
4. szürkés oliv
5. zöldes oliv
6. olivzöld /sötét olivzöld/

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

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

A rügy-fenológiával kapcsolatosan leirt atlanti klima-anomália hatása a szinárnyalat adatsorában is érzékelhető. A Don vonalától keletre eső, kontinentális zónában a klin észak-déli irányu, mig 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/ szinértéke az erdősztyepp kiev-donvidéki szakaszával tart rokonságot. Pornóapáti valamivel alacsonyabb értékével jelzi, hogy valószinüleg északabbról behozott populáció. A hazai előfordulásokhoz legközelebbi származások elütő értékekkel jelzik alkalmatlan-



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

1. kép

3. kép

2. kép

4. kép

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

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

1. kép

2. kép

3. kép

4. kép

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

1. SU-125 Beszkaracsajszk /Szemipalatyinszk/
2. SU-107 Uszty-Kut /Irkutszk/; a háttérben Bajcsa, kommersz kontroll
3. SU-108 Bratszk /Irkutszk/; a háttérben balra YU-18 Kranj, jobbra SU-45A Gorodec /Gorkij/
4. SU-122 Ajan /Habarovszk/; a jobb szélen Pornóapáti, szelektált kontroll; az előtérben Çataçik /Törökország/

ságukat. Érdekes a Wright /1966/-féle kisérletben Észak-Olaszországban mért, a hazaihoz hasonló adat /l. 32. ábra/: ismeretes, hogy a bugaci kisérletben 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 regressziószámitás a téli szinárnyalat tekintetében azt az érdekes eredményt szolgáltatta, hogy mig a többi vizsgált tulajdonság esetében erős négyzetes komponens volt tapasztalható /vagyis a mért értékek a vizsgált área közepetáján érik el maximumukat/, addig a téli szinárnyalat regressziója a klimajellemzőkkel gyakorlatilag lineáris: a zöld szin maximumát a legenyhébb, legdélibb klimában éri el /Spanyolországban/, függetlenül attól, hogy a déli származások mind magashegységiek /l. 45. ábrát/. A négy számitásba vont klimajellemző közül valamennyi a szinárnyalattal adta a legmagasabb korrelációs értéket, ami egyértelmüen arra utal, hogy a téli szinárnyalat 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 kisérletet értékeltek a gombabetegségekkel szembeni érzékenység szempontjából.

Hattemer /1965/ német kisérleteket értékelve ugy találta, hogy csak az észak-norvég származások mutattak szignifikánsan nagyobb rezisztenciát a betegséggel szemben. A déli származásokat érzékenyebbnek találta. Mańka /1976/ szerint ugyancsak az északi /skandináv/ származások immunisabbak mint a német és lengyel alföldi populációk. A legérzékenyebbnek a dél-francia, osztrák és magyar erdeifenyőt találta. Egy-egy kisebb körzeten belül /Lengyelország, Csehszlovákia/ nem lehetett egyértelmü földrajzi trendeket rögziteni.

Pagony /1981/ származási és utódvizsgálati kisérletekhez nevelt csemeteanyagon végzett tükarcgomba-felvételeket. Az Erdőházán és Nádasdon eltelepitett idegen származásu 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 eredetü csemeték szinte kármentesek maradtak. Az erdő-

házi csemetekerti kisérletben 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.

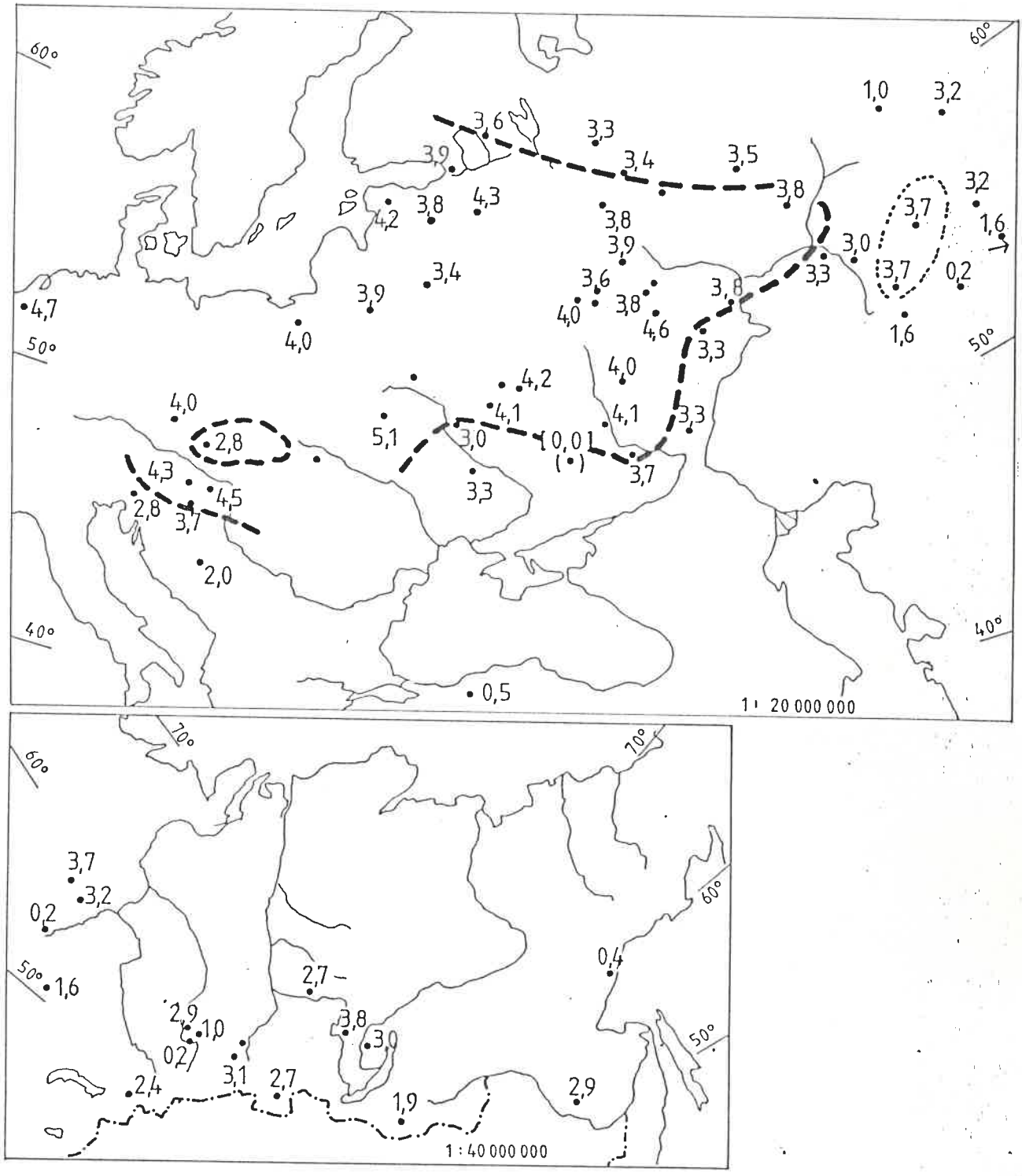
A VNIILM-kisérlet kámoni mintaterületén 1981 tavaszán végeztünk felvételt /XXII. függelék/. A 33. ábrán látható, hogy Kelet-Európa vonatkozásában is jelentős érzékenység-különbségek vannak. A hazai származásoknál érzékenyebbnek találtuk a közép- és dél-európai, anatóliai hegyvidéki származásokat, az erdősztyepp-övezet, a Volga-völgy 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 tükarcgomba-rezisztencia észlelt mintázata nagy valószinüséggel összefüggésben van a gomba terjedése szempontjából kedvező atlanti klimahatásokkal. A kontinentális kazah sztyepp és Távol-Kelet származásai különösen fogékonyaknak bizonyultak. Szlavjanszk itt is kitünik rendkivüli érzékenységével /0,0 pontértékkel/.

5.6 Rovarkárositás - prediszpozició

A bugaci IUFRO-kisérletben Magyar 22 éves korban végzett Rhyacionia-kárfelvételt /13. táblázat/. Adatai szerint az északi /svéd, norvég, finn/ és balti populációk alig szenvedtek a fenyőiloncától, mig a németalföldi, rajnavidéki és román kárpáti populációk erősen fertőzöttek voltak 50% feletti kárositással. A mazuriai populációk ugyancsak erős kárositása valószinüleg inkább véletlen hibának tulajdonitható. Általánositva a nyugat-európai sikvidéki előfordulások erősen prediszponáltnak tünnek, mig a skandináv-balti származásokat aránylag elkerülte a fenyőilonca.

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



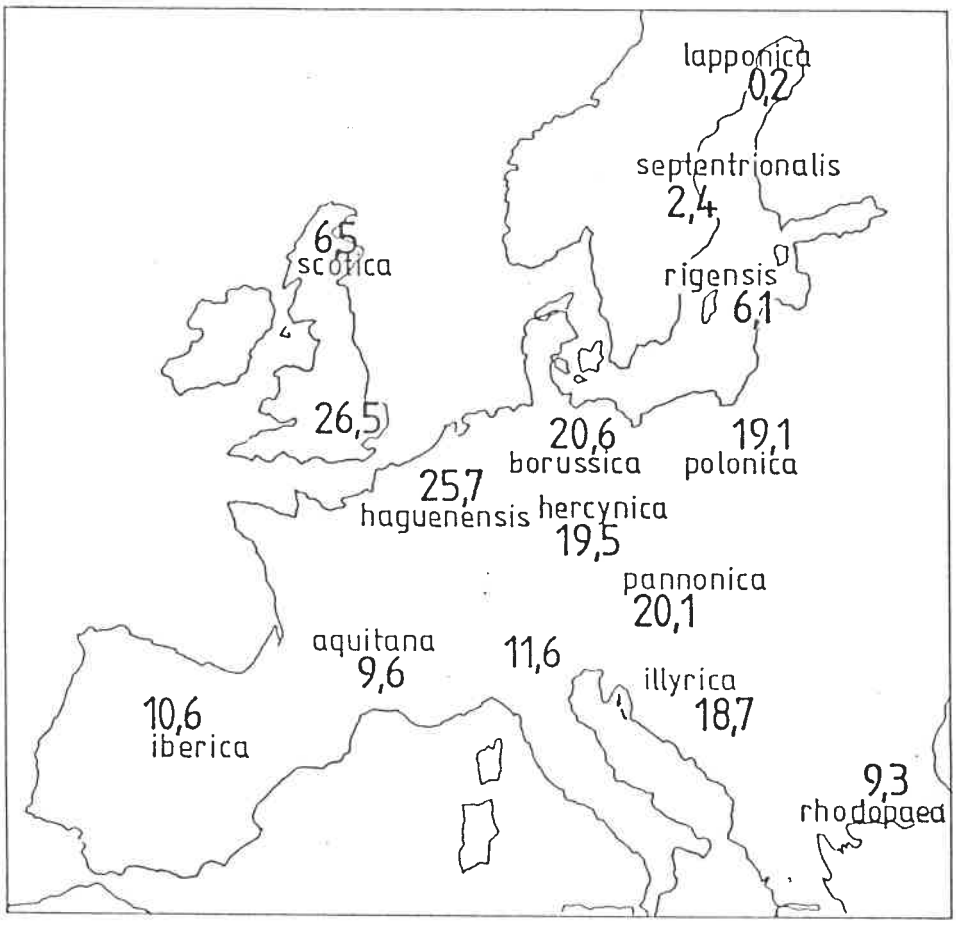
33. ábra. A tükarcgomba-érzékenység változatossága a kámoni származási mintaterületen /0 = legfogékonyabb, 6 = legellenállóbb/. Pontozott vonal választja el a hazaiaknál érzékenyebb populációkat. Felvétel időpontja: 1981 tavasza

13. táblázat. A bugaci IUFRO származási kisérlet populációinak körzetenként összesitett minősitési adatai /Magyar 1969 nyomán/

Sor-sz.	Származási helyek	Átlagmagasság /m/ a Rhyacionia kárositás idején /1953/	Rhyacionia kárositás %	Minőségi törzsek 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-sikság	4,2	37	45
5	Litván-sikság	4,4	28	53
6	Északnémet alföld	4,5	46	47
7	Belorusz-sikság	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 kárositás esetlegességével, a szomszédos parcellák átfertőzésével, ami a tükarcgomba esetében is megfigyelhető volt.

Nehéz elkülöniteni a genetikai prediszponáltság és a magasság hatását, amely szintén genetikai okokra vezethető vissza. /Ismeretes, hogy a kiemelkedő egyedeket a kárositók előszeretettel keresik fel./ Egyértelmü azonban, hogy a magassági különbségektől függetlenül is jelentős eltérések vannak. Igy pl. Magyar kisérletében a leggyengébb román származások fertőzöttsége volt a legerősebb.

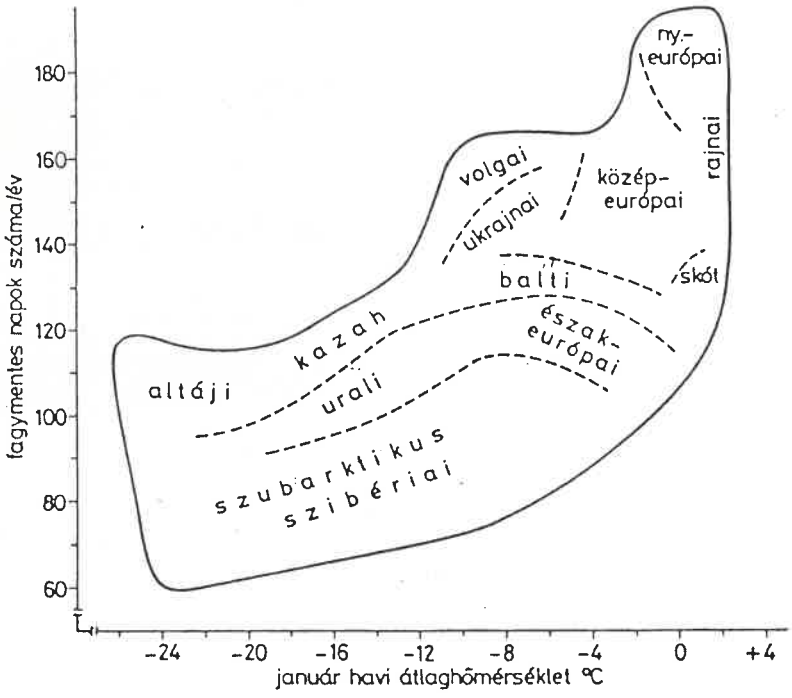


34. ábra. Wright /1966/ Európára kimutatott erdeifenyő "rasszai" átlagos Neodiprion-fertőzöttsége /százalékban/. Wright michigani kísérleti adataiból szerkesztve

6. AZ ERDEIFENYŐ EURÓPAI ÁREÁJÁNAK ÁTFOGÓ ÉRTÉKELÉSE

6.1 A taxonómiai felosztás kérdése

Kézenfekvő, hogy az ökológiai variabilitás vizsgálatához a taxonómia segitséget nyujthat. Az erdeifenyő área taxonómiai felosztására rendkivül sok kisérlet történt /l. Białobok 1976, Mátyás 1979/. Származási kisérletek értékelése alapján Wright fektetett legnagyobb energiát alfajok elkülönitésébe /Ruby-Wright 1976/. Felosztása a 34. ábrán és a III. függelékben látható. Saját adataimmal ismételten megpróbálkoztam részben az elkülönitett "rasszok", "ökotipusok" azonositásával, részben saját, gyakorlatilas beosztás létrehozásával a célból, hogy a további nemesitő tevékenységbe vonandó körzeteket egyértelmüen 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 elkülönités, minél kevesebb ill. ritkább mintavétel áll rendelkezésre - vagyis a különböző, vélt elkülönitő bélyegek inkább a mintavétel tökéletlenségét tükrözik. A genetikai változatosság mintázatában egyértelmü diszkontinuitást azonositani nem lehetett, legalábbis az összefüggő áreára vonatkoztatva. Ez egyuttal azt is je-

lenti, hogy rasszokat, ökotipusokat biztonsággal elkülöniteni nem lehet. A viselkedésük, növekedésük alapján kirajzolódó körzetek /"Baltikum", "Németalföld" stb./ ugyan Turesson eredeti értelmezése szerint ökotipusként foghatók fel, helyesebb azonban talán "klimatipusról" /klimaváltozatról/ beszélni, mivel a változatosságot döntő mértékben az éghajlati tényezők határozzák meg.

Morfológiai és adaptációs szempontokat figyelembe vevő taxonómiai elkülönitésre a legnagyobb esély az área peremterületein van, ahol a szelekciós nyomás és az izoláció hatására alkalmazkodottságukban és külső megjelenésükben elkülönülő populációk alakultak ki. Ilyen meggondolásból leggyakorlatiasabbnak tünik Pravdin /1964/ felosztása, aki az alábbi "alfajokat" különiti 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 nyujthat sok segitséget az adaptiv készség alapján történő válogatáshoz. Ugy véljük, nemcsak az erdeifenyőre egyedül érvényes azonban az, hogy a hagyományos taxonómiai megközelités 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, ökotipust 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 megközelités értékét tovább rontja az a körülmény, hogy a morfológiai bélyegeket a termőhelyi feltételek jelentősen befolyásolni képesek. A különböző ökológiai körülmények között begyüjtött növényi részek összehasonlitó morfológiai vizsgálata esetén a genotipusos különbségeket termőhelyi, fenotipusos hatások módositják, általában a különbségek fokozása irányában. Emiatt az eredeti termőhelyeken begyüjtött növényanyag mintái kö-

zött szabatosabb eltérések mutathatók ki, mint a közös tenyészkertben /származási kisérletben/ egységes körülmények között növekvő populációkon. Ezért génökológiai célu morfológiai-fenológiai elemzést tulajdonképpen csak egységesitett környezetben, telepitett kisérletben lehet megfelelően végezni.

Vizsgálataink során egyértelmüen sikerült kimutatni a különböző minőségi és mennyiségi jellemzők szórásviszonyai között fellelhető eltéréseket adaptációs értékük szempontjából. Megállapitható, hogy a csekély adaptvi értékkel rendelkező, szelekciós szempontból közömbös tulajdonságok szórása a nagy távolságokon belül igen hatásosan müködő génkicserélődésnek köszönhetően elsősorban az egyedi változatosság szintjén jelenik meg, populációk jellemzésére kevéssé alkalmas. Végső soron belátható, hogy alárendelt ökológiai jelentőségü 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 általánositható valószinü több fafajra is. Az értékelés biztonságát a párhuzamosan létesitett ill. értékelt kisérletek tapasztalatainak összesitése szolgáltatja.

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

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

1. A bugaci IUFRO kisérletben 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 kisérletben a helyi származások a jobb növekedésü populációk között vannak, de korántsem mindig a legjobbak. A bugaci kisérletben /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 összehasonlitása hasonló eredményre vezet, de kevésbé megbizható/. Törzsalak /VII. függelék/ tekintetében nagyon hasonló a Lenti-vel azonos értékü ill. jobb származások köre.

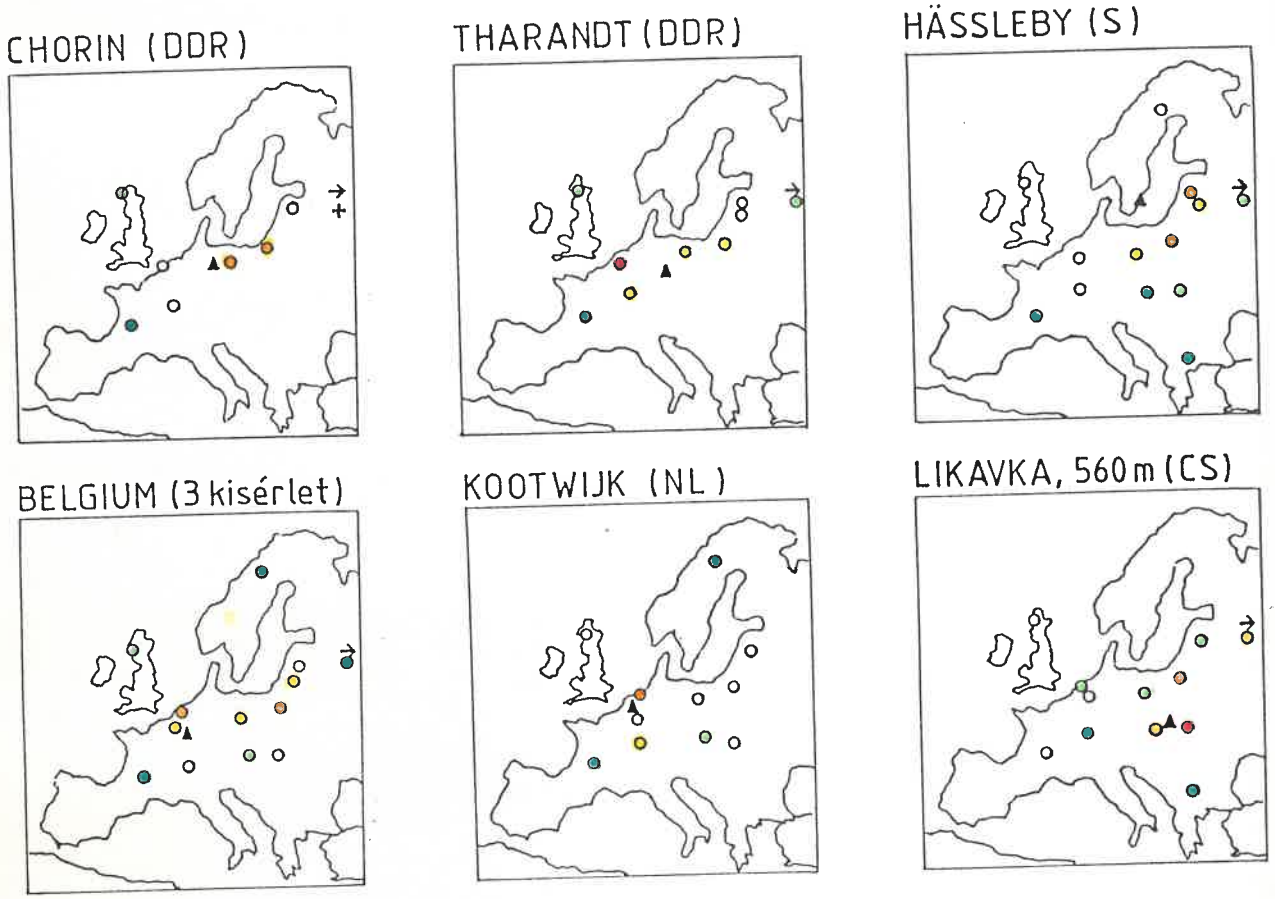
A hazai VNIILM kisérletekben legalábbis a kommersz erdeifenyő kontrollal azonos értékünek találjuk az ukrán erdősztyepp illetve sztyepp zóna populációit /pl. Cserkasszi, Olevszk/, valamint a Don menti populációk közül néhányat /Voronyezs, Vesenszk/. Törzsalak tekintetében a hazaiaknál jobb eredményt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

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

a/ Azoknál a kisérleteknél, amelyek az erdeifenyő genetikailag kiemelkedő övezetében fekszenek, ahol a populációkat nagymérvü fenotipusos stabilitás tünteti ki /tehát más területre telepitve is megőrzik jó növekedési hajlamukat /, a helyi populációk teljesitménye kiemelkedő, és emellett egy nagyobb összefüggő terület populációi is közel egyenértékük. Ez a terület többé-kevésbé az előbb emlitett kiemelkedő övezetet foglalja magába Belgiumtól a Baltikumig.

Ide sorolható kisérletek: 1907: Chorin, a 3 belga kisérlet és részben Tharandt; 1938: Finowtal /gyakorlatilag Chorin-nal azonos helyszin/, Herbeumont, részben Hůrky.

b/ A "helyi" származások fölénye olyan kisérletekben is jól érzékelhető, ahol a termőhelyi feltételek extrémnek mondhatók, és ehhez megfelelően alkalmazkodott, autochton populációk állnak rendelkezésre. Az ilyen tipusu kisérleti helyszineken a "helyi" származá-



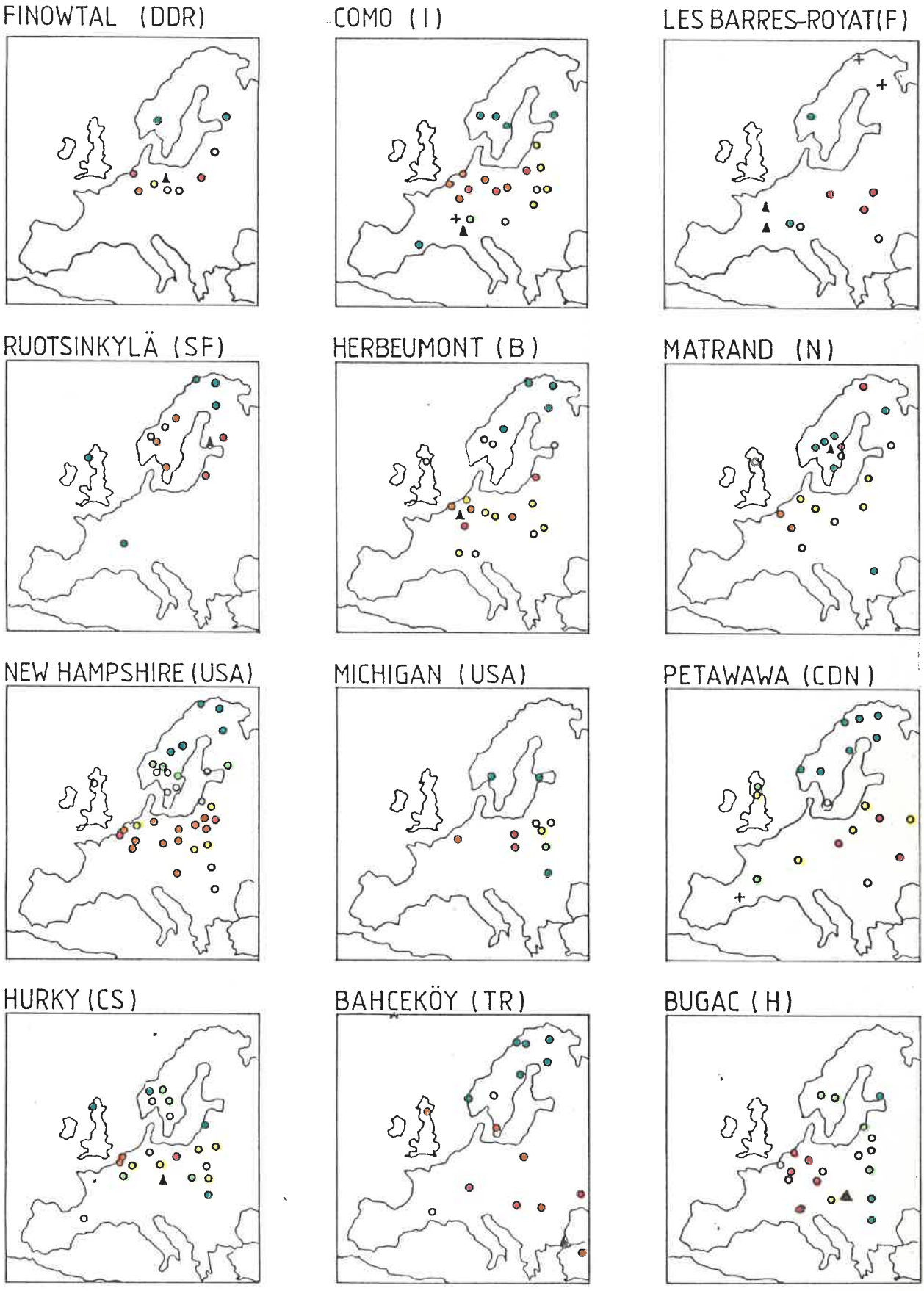
▲ kisérleti helyszin
+ elpusztult szárm.
→ térképen kivüli szárm.

növekedés:
● kiváló
● jó
● átlag feletti
○ átlagos
○ átlag alatti
● rossz

36. ábra. A/ Az 1907 évi IUFRO erdeifenyő származási kisérletsor populációinak teljesitménye néhány helyszinen /Giertych /1979/ összesitett adatai alapján szerkesztve/

sokon kivül aránylag szükkörü populáció bizonyult alkalmasnak, jellemzően nem szerepel az előbb emlitett belga-balti övezet egységes egészként. Ide sorolható: Likava /1907/: tszf. magassága /560 m/ miatt hótörés-veszélyes helyszin; Kootwijk /1907/: tengerhez közeli helyszin; Ruotsinkylä /1938/: északi-kontinentális helyszin.

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



36. ábra. B/ Az 1938/39. évi IUFRO erdeifenyő származási kisérletsor populációinak teljesitménye néhány helyszinen /Giertych 1979 összesitett 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 kisérletek /1938-ból/: Como két kisérlete, 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 m^3 volt 38 éves korban, ugyanakkor a hesseni Zellhausen adatai 18,84 méter, illetve 0,726 m^3 /Tocci 1976/.

6.3 Az áttelepités hatása a növekedésre

Az eredeti származási helyükről elmozditott, áttelepitett populációk általában az alacsonyabb hőösszegü telepitési helyen /északabbra, 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 adottságu övezet jelenléte miatt Közép-Európában ezt az effektust nem tapasztalhatjuk, legkevésbé az área déli peremén Franciaországtól Törökországig. A kelet-európai sikságon azonban, ahol nagyobb területen egyenletesebb génkicserélődésre kerülhetett sor, az északi és keleti irányban áttelepitett populációk kedvező növekedése a VNIILM kisérletek adataiból nyomonkövethető. Legszélsőségesebb példa erre a 6. táblázatban bemutatott donyecki származás növekedése,amely a Moszkva melletti helyszinen meghaladta a helyi kontroll magasságát.

A leirt jelenségből adódó, talán még figyelemreméltóbb tény, hogy a telepitési helyeken a helyi, autochton populációval egyenértékü vagy esetleg jobb populációk köre a legtöbb esetben korántsem szükithető le egy kisebb földrajzi körzetre, hanem több száz kilométer átmérőjü körzetnagyságok rajzolódnak ki, amely egyrészt nagyon effektiv génkicserélődésre, másrészt aránylag csekély mérvü helyi differenciálódásra utal.

6.4 A fenotipusos stabilitás, vagyis a széleskörü áttelepithetőség szempontjából kiemelkedő körzetek

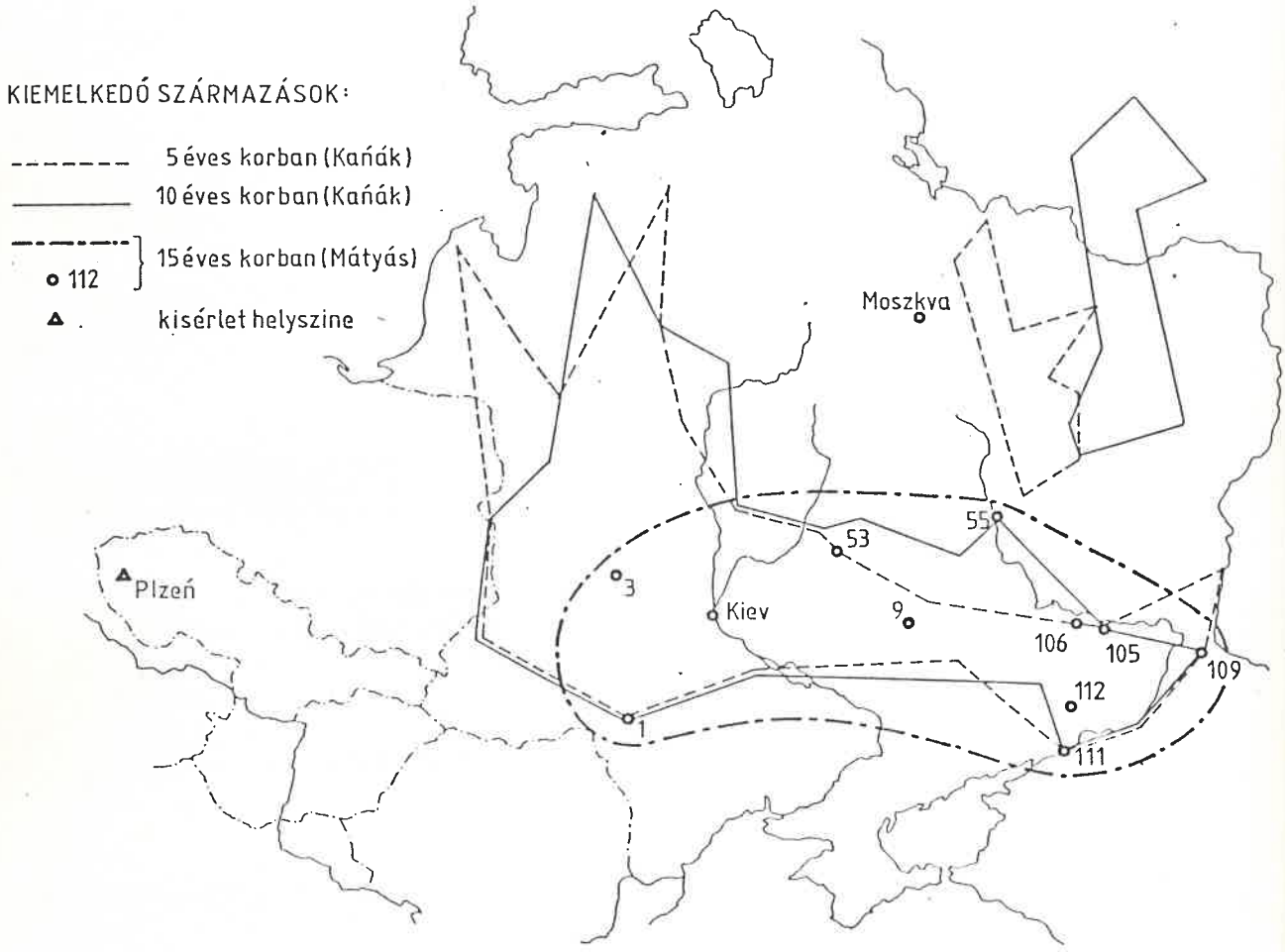
Giertych és Oleksyn /1981/ a századeleji orosz leltározó kisérletek alapján értékelték Kelet-Európa erdeifenyő áreáját /41. ábra/. Értékelésüket mind a hazai, mind a szovjet VNIILM kisérletek megerősitik. Eszerint jó növekedésükkel, stabilitásukkal kiemelkedő körzetek huzódnak ÉK-Lengyelországtól /az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

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

A nyugat-ukrajnai erdősztyepp illetve ukrajnai sztyeppei 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 áttelepités ökológiai feltételeit tekintve kedvezőtlen irányát /nyugati irányban, magasabb hőösszegü környezetbe/. Az egyházashetyei kisérletben az üzemi kontroll magasságát igy is jelentősen tulhaladták a sztyeppei populációk.

Nyugat-Ukrajna populációi kiemelkedő tulajdonságaikat,ugy tünik, magas korig megtartják. Egy századeleji, Oleksyn-Giertych /1984/ által értékelt leltározó kisérletben még 70 éves korban is kimutatható volt a kievi-volhiniai populációk fölénye, pedig a kisérlet helyszine kedvezőtlen áttelepitési irányban, mintegy 500-700 km-re nyugatra fekszik, Lublin mellett /12. táblázat/. A stabil viselkedést a körzet populációira különböző, egymástól független elemzésekből is kiköveteztethetjük, sulyozottan Nyugat-Ukrajna területére érvényesen /XXIV. függelék/.

Az área észak- és nyugat-európai részét tekintve sokkal nagyobb tömegü, átfogóbb információtömegre támaszkodhatunk a fenotipusos stabilitás megitélésében. Az irodalomból közismert a balti populációk jó szereplése. A IUFRO kisérletek alapján ugy tünik, 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 Plzeń-Bolevec-i erdeifenyő kisérletben kiemelkedőnek mutatkozó származások körzetei 5, 10 és 15 éves korban Kańák 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 eltérés miatt, mig a körzet nyugati fele, az Északnémet Alföld populációi, fatermési szempontból igéretesnek bizonyul. Az erősebb atlanti klimahatás alatt álló németalföldi-belga populációk használhatósága erősen kontinentális klimánkban bizonytalannak tünik, bár növekedési erélyük kiváló.

6.5 Az izolált előfordulások teljesitménye

A szigetszerü, gyakorta hegyvidéki előfordulások általában gyenge növekedésünek, illetve áttelepitésre 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/ szigetszerü előfordulásai /IX. és X.függelékben "izolált erdőfoltok" megnevezéssel/. Ugyanezek a populációk származási helyüknek megfelelő termőhelyi adottságok között elfogadható, ill. jó teljesitményt mutatnak /pl. a "Szepesség" származás a Roth-féle Likava-i kisérletben a jók között van - 1. 27. ábra/. E tekintetben az erdeifenyő viselkedése némileg eltér a luc-, ill. a vörösfenyő viselkedésétől, amelyek esetében hegyvidéki populációk /is/ szerepelnek a legjobb teljesitményü, fenotipusosan stabil származások között /Beszkidek, Keleti-Kárpátok a lucnál, Szudéták a vörösfenyőnél/. Kétségtelen viszont, hogy az erdeifenyő montán előfordulásai elszigeteltebbek és egyedsürüségüket tekintve is korlátozottabbak.

6.6 A domesztikált populációk teljesitménye

Az erdőmüvelés "háziasitó" hatásának kitett kulturpopulációk általában értékesnek bizonyultak uj környezetben is. Ilyenek Hollandia populációi, amelyek Bugacon is aránylag jól szerepeltek, de a pannon térség kulturpopulációi is: a hazai kultur-populációk törzsalakjuktól eltekintve a kifejezetten produktiv származások közé sorolnak számos telepitési helyen. Kultur-populációnak tételezhető fel az igen jól szereplő szovjet sztyeppei származások egy része is /1. VNIILM kisérletek, valamint Plzeň-Bolevec/.

6.7 Kvalitativ bélyegek

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

Az aktiv 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 hőösszeg-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 tüszin téli elváltozását. A szinelváltozás populációk közötti különbségei igen élesek, ezért a rügyképzéssel együtt korai tesztelésre jól használható jellemzőnek tünnek. A növekedési és alaki jellemzőkkel ellentétben azonban a színárnyalat változása dél felé lineáris klint jelez.

A tük 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 rovarkárositás esetében. Mig a tükarcgomba-ellenállóképesség a növekedési eréllyel sokban egyező mintázatot mutat, ugyanakkor a Neodiprion- és Rhyacionia-kárositás legerősebben éppen a leggyorsabban növekvő rajnavidéki-németalföldi populációkat sujtotta. A tendencia ellentétes a hegyvidéki és északi származások esetében is.

6.8 A magyar erdeifenyő populációk helye az áreában

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 középeurópai áreához viszonyitva milyen értéket képvisel. A válaszadás eleve nem lehet kielégitő amiatt, hogy közismerten heterogének erdeifenyveseink az évszázadok óta tartó termesztés és szaporitóanyag behozatal miatt. Ezt a tényt az utódvizsgálatok eredményei is megerősitik, hiszen az erre alkalmas kisérletekben a magassági növekedés származások /állományok/ közötti varianciája általában az összehasonlitható 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 sürü koronával, gyengén fejlett apikális dominanciával /a korona alig kupos/, gyakran görbülésre hajlamos törzssel. Ezek a tulajdonságok a külföldön magyar anyaggal létesitett kisérletekben is megfigyelhetők /Kaňák 1971, Giertych 1979, Wright 1966/. Mig a magyar származások egyes igen távoli telepitési helyeken is jó növekedést adnak /pl. Michigan államban/, hátrányos törzsalakjuk általában negativumként jelentkezik.

Nem tünik ki produkciójával a fenyőfői populáció; az Alföldről szelektált törzsfák utódai pedig a leggyengébb teljesitményt nyujtják. 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 tipusu változat /var. pannonica /Schott/ PK./ legkeletibb ökotipusának" tartja.

Az ujabb származási kisérletekben 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 kisérletekben is kiemelkedőnek mutatkoztak /a kép jobb oldalán; fotó: Mátyás Cs. 1978/. Jobboldalt: A pornóapáti törzsfák oltványaival létesitett plantázs Acsád-Cikotán /fotó: Mátyás Cs. 1980/

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

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

6.9 Honositási lehetőségek

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

A lehetőségeket javitja viszont az a körülmény, hogy az áreában fenotipusosan 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, intenziv növekedésre képesek. Ily módon lényegesen alacsonyabb hőösszegü helyszinről való áttelepités is hozhat pozitiv eredményt, ha a számitásba jövő populáció megfelelő fenotipusos stabilitással rendelkezik.

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

A közép- és nyugat-európai área területéről a IUFRO kisérletek eredményei alapján adhatók meg a legigéretesebb körzetek. A Belgiumtól Mazuriáig huzódó kedvező övezet legnyugatibb része erőteljes növekedése dacára kifejezetten kontinentális klimánkban telepitésre nem ajánlható, de keresztezési partnerként számitásba veendő. Teljes mértékben kihagyandó a Rajnavidék, rendkivül rossz törzsalakja miatt. Az Északnémet Alföld populációi viszont igéretesek amiatt is, mert hőösszeg-viszonyaik igen közel állnak a hazaihoz. Az egyébként kiváló Mazuria hazánkban ugy tünik már nem képes összehasonlitható teljesitményre, igy csak keresztezési partnerként jöhet számitásba.

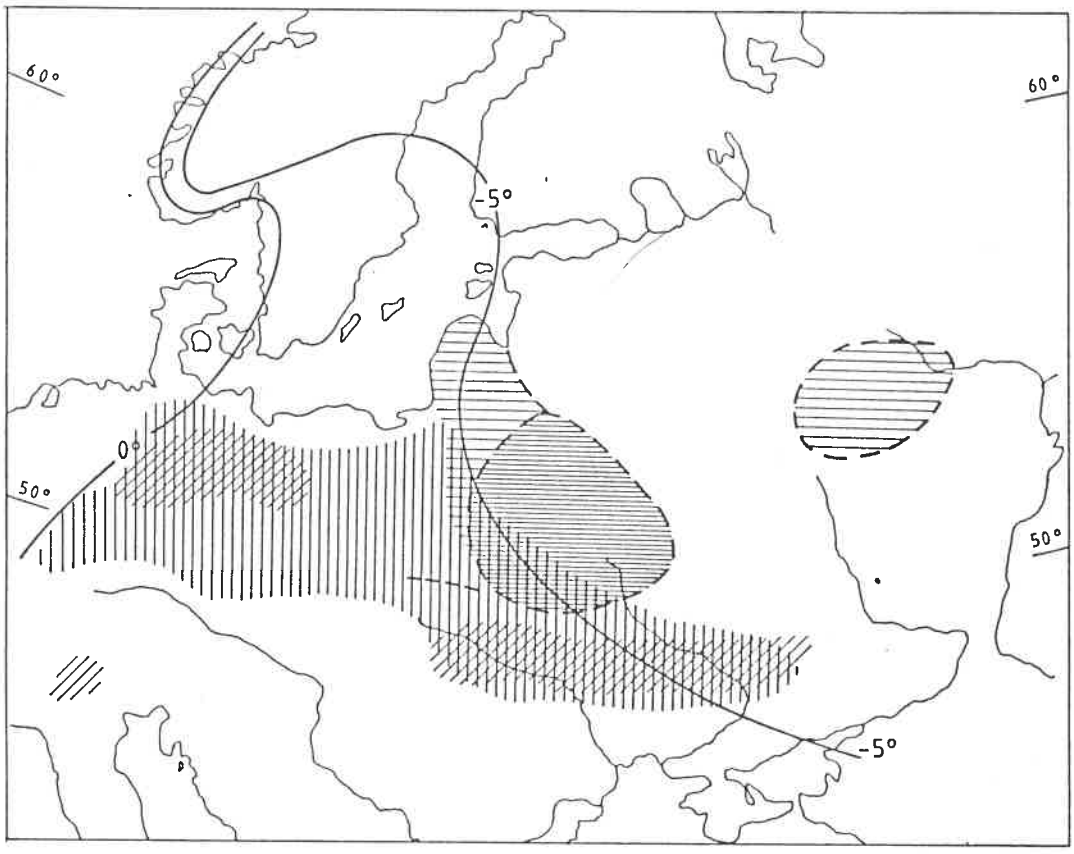
A bugaci IUFRO kisérlet meglepetése volt a Val di Fiemme-i származás jó szereplése. Bár nem sikvidéki előfordulás, magasabb hőösszegü környezetből, de azonos szélességről került a Kárpát-medencébe. Váratlanul jó növekedése alapján több olasz származást is össze-

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

Az ismertetett kisérletek anyagában nem szerepel, de a teljesség kedvéért itt emlitjük meg, hogy az ötvenes évek közepén Mandzsuriából kapott, ismeretlen eredetü populáció a Duna-Tisza közi homokon jó megmaradást és erőteljes növekedést produkált. Nyilvánvalóan egy száraz-kontinentális klimához alkalmazkodott populációról van szó. Feltehetőleg kultur-erdetü, mert az erdeifenyőt kisterületü természetes előfordulásán kivül széles körben használják Mandzsuriában az erdősitésekben /40. ábra/. A populáció fajtaminősitése, szaporitása folyamatban van, de pontos termőhelyi igényének meghatározására további összehasonlító kisérletek szükségesek.

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

Nem tekinthetjük teljesen lezártnak az európai área vizsgálatát sem. A leltározó kisérletek 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 honositható populációkat, amelyek vagy összfatermés, vagy minőség szempontjából a jelenleg termesztett po-



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

pulációkat felülmulják. Kiemelt feladatként jelentkezik ezért, hogy az emlitett területen belül süriteni kell a populáció-mintavételi pontokat és a populációk teljesitményét 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 célszerü alkalmazkodását a környezeti feltételekhez. Az adaptáció "stratégiája" csak visszamenőlegesen értelmezhető, a jövő tekintetében nem adhat eligazitást; Harper /1982/ szerint olyan, mint az egyszeri katonai akadémia tisztjeinek kiképzése, akiket ragyogó ismeretekkel ruháztak fel - az elmult háboruk csatáinak megnyeréséhez.

7.1 Az evoluciós 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 kisérletek elemzése alapján kialakuló benyomás az, hogy a populációk eléggé konzervativ mértékben idomulnak a környezeti tényezők változásához. Az adaptációt azonban nem lehet adott termőhelyi viszonyokhoz való optimális alkalmazkodásra leszükiteni. Érdemes idézni Fisher eredeti definicióját az adaptációról:

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

Geológiai és klimatikus változások folyamatosan következnek be és a legtöbb esetben a változások az adaptálódott organizmust tekintve káros irányuak. A többség szempontjából a fizikai környezetet folyamatosan romlónak kell tekintenünk. Másrészt arra a következtetésre kell jussunk, hogy a szerves világ csak olyan mértékü adaptációra hajlamos, amelynek szintjén a környezet romlásának üteme nagyjából egyenlő a természetes szelekciós rátával. Igy 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 hüen követik a termőhelyek különbségeiből adódó változásokat, az adaptációt mint egy aszimptotikus folyamatot értelmezve. Állandó környezeti feltételek mellett arra számithatnánk, hogy bizonyos számu gene-

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

Az optimális genetikai összetétel és az optimális rátermettség egyfajta egyensulyi állapotban stabilizálódik, melyet Ayala /1969/ "evoluciós 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/ genotipus képviseli. Ugyanakkor a faj, vagy a populáció szintjén az optimális rátermettséget valamennyi lehetséges genotipus, valamennyi előforduló környezeti feltétel esetén megnyilvánuló rátermettségének integrálása valósitja 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 evoluciósan kialakult adottságain, genetikai rendszerén /szaporodásmódján/ tulmenően 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" megitélésénél figyelembe kell venni, hogy mig az öröklődés diszkontinuus, az evolució és a környezeti tényezők változása kontinuus, ami eleve az adaptáció "lemaradását" eredményezi. Ennek a körülménynek az erdei populációk szempontjából különleges jelentősége van, mivel rendkivül hosszu 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 populációszerkezetetet befolyásoló hatására a 14. táblázatban mutatunk be egy példát.

A számitás két fenotipust tételez fel, q ill. /1-q/ gyakorisággal. A két fenotipus rátermettsége a két feltételezett niche-ben el-

14. táblázat. A populációszerkezet változása rendszertelenül változó környezetben két eltérő mortalitásu fenotipus esetén

Nemzedék száma	Kiinduló gyakoriság /%/		Az érett kort elért egyedek maradék gyakorisága /%/			
	f.tipus 1	f.tipus 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 egyedek arányát e-vel jelölve, a megmaradást a következőképpen szabtuk meg:

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

Látható, hogy a fenotipusok gyakorisága az élettér változásait csak bizonyos "fenntartással" követi. Minél kisebb a fenotipusok közötti rátermettség-különbség, annál kevésbé élesen jelentkezik az adaptáció hatására kialakuló változatossági mintázat. Ez a tény ismét utal arra, hogy az adaptiv mintázat létrejöttét csak azokon a bélyegeken tanulmányozhatjuk, amelyek megfelelő adaptiv 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/ kompeticiós feltételek a felnövekvő fiatalosban /állománysűrüség, felsőszint megléte, idegen versengő fafajok stb./.

Mig 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 egyed élete 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 végsőkig 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 hidegtürő fajok szempontjából/, vagy a fenyőerdő-formációkban fellépő nagy erdőtüzeket. /Közismert, hogy a sziklás-hegységi védett mammutfenyő-állományokban az erdőtüzek megakadályozása miatt az elmult száz év alatt gyakorlatilag leállt a mammutfenyő 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 mértékü, valamennyi organizmust egybevetve, a baktériumoktól az emberig. Az erre adható adaptiv 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 valószinüséggel 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 effektiv beporzási távolsága többféle mérési módszer szerint az 50-100 m-es körzetet alig haladja meg, populáció szinten rendkivül nagymértékü génvándorlással kell számolni. Koski /1970/ az általa vizsgált erdei- és lucfenyő állományban mintegy 60 %-ra becsülte az állományon /szubpopuláción/ kivülről érkező virágpor menynyiségét. Saját megfigyeléseink is hasonló nagyságrendü génkicserélődésre utalnak /Mátyás 1979/.

Az effektiv 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 ujulat genetikai összetételét. Megállapitása szerint

- az embriókban /az anyafákon/ 12 % önbeporzás volt kimutatható;
- a homozigóta önbeporzott egyedek 10 és 20 éves kor között eltüntek a természetes ujulatból;
- az anyafák hozzájárulása a közvetlen környezetükben növő ujulathoz mintegy 5 %-ra tehető;
- a nyomon követhető gének az anyafától számitott bizonyos körzetben 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 megállapitották, hogy az egyes "kotlósfák" alatt fellelhető utódnemzedékek minden tekintetben rendkivül heterogének, eltérnek a feltételezett és elvárható genotipus-összetételtől és meglepő módon a felettük álló anyafákkal nincsenek szorosabb genetikai kapcsolatban. Ugy látszik,

a természetben rendkivül hatásos folyamatok müködnek a korlátozott méretü szomszédságokban kialakuló beltenyésztés lehetőségével szemben, ami egyuttal a szükebb értelemben vett termőhelyhez való optimális alkalmazkodást is korlátozza.

7.3.2 Genetikai sodródás /drift/

A pionir jellegü fajok esetében drift-hez vezető jelenség lehet az erdőégés által elpusztitott területek gyors kolonizálása. Ilyenkor az alapitóként /szülőként/ szereplő kis számu egyed utódainál /legalább átmenetileg/ alapitó /founder/ effektus léphet fel.

Driftet okozhat a párosodásban jelentkező szabálytalanság is. Az evolucióbiológiában, populációgenetikában használatos modellek javarészt pánmiktikus viszonyokat tételeznek fel /a populáció egyedei egymással véletlenszerüen, egyforma valószinüséggel párosodnak/. Az erdei fafajokra általában, de a Pinus-félékre különösen nagytömegü bizonyiték áll rendelkezésre, amely egyértelmüen bizonyitja,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 rendkivül eltérő mértékben vesznek részt a gaméták termelésében /him ill. nőivaru virágok, strobilusok száma egyedek között igen nagy szórást mutat; l. Bánó 1969, Retkes 1965, Bánó-Mátyás-Tuskó 1978/.

A populáció génkészletét változtató hatásu a véletlenszerüen létrejövő és állandósuló DNS-mutációk által okozott sodródás. Ez természetesen elsősorban a pillanatnyilag szelekciósan semleges tulajdonságokra vonatkozik. Uj genotipusok 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 leirt gyors alkalmazkodás az iparilag szennyezett környezetben azért volt lehetséges, mert a szint egyetlen lokusz két allélja szabályozza./

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

sokrétüség 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 nagyterületü, gyorsan előrehaladó környezeti változások a populációk alkalmazkodóképességét különösen nagy terhelésnek teszik ki. A napjainkban fellépő immisszió-kárositások 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 mérvü diverzitással rendelkeznek, amelyet migrációval nem képesek növelni. Az egyedszám csökkenésével megnő a populáció génkészlet-változásának valószinüsége. Az egyedszám mellett ebben az allélgyakoriság is szerepet játszik:

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

p = az allélgyakoriság,
N = a populáció egyedszáma

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

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

Mig 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 kompetitiv hatásának az eredménye. A banksfenyő mintázott izolált előfordulásai csak azokra a gyenge termőhelyekre korlátozódnak, ahol a kompetició gyenge /sziklakibuvások, homokdünék/.

Kézenfekvőnek tünik, hogy kedvezőtlen termőhelyen tenyésző állományok esetében az egyes tulajdonságok fitnesz-értéke megváltozik. Nyilt formációkban pl. a magassági növekedés, törzsegyenesség adaptiv 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, igy 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*, 1. 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 szegélyén mintázott populációkban a depresszió nem mutatható ki. Ezek az állományok produktiv termőhelyeken állnak, Voronyezs kivételével I. tho.-u állományok. Kivétel Orenburg, amely annak ellenére, hogy kiválónak tartott, I. tho.-u populáció, a VNIILM kisérletekben 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 kisérletsorozatban 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 kisérletben, 2. táblázat/. A banksfenyő esetében - a bemutatott adatfeldolgozás körén kivül eső - Appalache hegységi, valamint atlanti izolált populációk depressziója igen kifejezetten jelentkezett és jól értékelhető volt.

Megállapitható tehát, hogy a tulságosan kicsi és reproduktiv szempontból izolált populációk alkalmazkodóképessége lecsökken. A kedvezőtlen termőhelyen álló, izolált előfordulások génkészletében a mesterséges termesztés szempontjából fontos, zárt formációban előnyös gének /egyenestörzsüség, gyors növekedés/ adaptiv előnye megszünik, és úgy tünik, gyorsan "kikophatnak" a populációból a csekély egyedszám miatt.

---

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

7.3.4 Heterozigóták fölénye

Heterozigótákat előnyben részesitő környezetben a szükségszerü 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 genotipusok 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 valószinüsithető nagymérvü heterozigócia közvetett bizonyitéka, hogy az erdei fáknál a heterozigócia, és ezzel együtt a produkció megnövelésére tett kisérletek távoli populációk keresztezése révén nem hoztak eredményt. /Már a fajkeresztezések körébe tartozik a Populus x euramericana és a Larix x eurolepis hibridek közismert fölénye./ Kiterjedten végzett populációkeresztezések sem a banksfenyőnél /Yeatman szem. közlés/, sem az erdeifenyőnél nem hoztak átütő sikert. Az alkalmanként tapasztalható pozitiv eredmények inkább a földrajzi áttelepitési effektus hatására vezethetők vissza.

A heterozigócia jelentős mértékének közvetett bizonyitéka 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 összehasonlitva, a fáknál valóban ugy tünik, hogy magasabb szintü heterozigócia mutatható ki /1. 15. táblázat/. Ez egyuttal azt is jelenti, hogy heterozigótákat előnyben részesitő természetes szelekciós hatások esetén a szükségszerü szegregáció miatt az adaptáció az utódnemzedékben csak konzervativ mértékben érvényesülhet, és még "éles" szelekciós hatások is csak csekély nyomot hagynak az utódnemzedék génkészletében. Az adaptáció ily módon inkább az egyedi kiválogatódás révén valósul meg.

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

15. táblázat. Génikus heterozigócia néhány organizmusban

Organizmus		Vizsgált lokuszok száma	Ált. heterozigócia
Ember /Homo sapiens/	/Selander-Kaufman 1973/	70	0,067
14 rágcsáló faj átlaga		18-41	0,056
19 Drosophila faj átlaga		11-33	0,145
3 csigafaj átlaga		17	0,207
Bükk /Müller-Starck 1985/		14	0,314

alkalmazkodást. Nem lehet véletlen, hogy lágyszáruaknál nagyobb mérvü fajon belüli differenciáltságot állapitottak 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 kiszámithatóbb, mint az organizmusra ható biotikus tényezők /fajon belüli és fajok közötti versengés, parazitizmus stb./. Nagy valószinüséggel igaz lehet, hogy minden biotikus tényező fellépése megváltoztathatja a szelekció irányát, esetleg teljesen megforditja azt. Példaként emlithető, hogy az erdeifenyő utódvizsgálatokban végzett Rhyacionia /fenyőilonca/ kárfelvételkor megállapitható volt, hogy a kárositásban fennálló különbségek nemcsak a rezisztenciával hozhatók összefüggésbe, hanem a családok magassági növekedésével is. A kiemelkedő növekedésü családok kárositása a rovar életmódjából adódóan nagyobb volt /Mátyás 1980/. Hasonló jelenség figyelhető meg a feketefenyő származási kisérletekben, ahol éppen a kiváló növekedésü laricio származás szenved legjobban a vadkártól, teljesitményét ezért nehéz értékelni.

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

Aránylag tisztán értelmezhető a kompetició /versengés/ hatása, amely a formációtól függően eltérő irányba mutathat. Zárt erdőállományokban a szelekció iránya az erőteljes magassági növekedés, egytörzsüség, kései virágzás, hosszu életkor elérése irányába mutat. A zárt állományban való termesztés "javitó" 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 termőrefordulás irányába hat. A hosszu életkor nyitott formációban csak akkor ad szelekciós előnyt, ha extrém viszonyok miatt a felujulási lehetőség csak nagy időközönként adódik. Az izolált előfordulásokban kimutatott depresszió valószinü összefügg a nyitott formációkban megváltozó szelekciós hatásokkal.

7.4.2 Életmód-stratégia szerepe

Az evolucióökológiában 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" tipusu* szelekciós mechanizmust tételeznek fel.

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

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

7.4.3 Kompenzáció

Végül meg kell emlitenünk a kompenzáció lehetőségét is, mint az optimáló szelekció ellen ható körülményt. Eszerint bármilyen előállt változás egy organizmusban valószinüleg 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 genotipus 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 klimax fajokkal egybevetve
Klima /= termőhely/	Változékony, bizonytalan	Az área sulypontjában a boreális övezetben a felujulás szabálytalan időközönként ismétlődő erdőtüzek nyomán történik
Halálozás	Gyakran katasztrofális, denzitásfüggetlen	
A populáció mérete	Időben változó, sokszor telitetlen, rekolonizáció	Felujitás jellegzetesen bolygatott termőhelyeken, szabálytalan felujulás katasztrófák után
Intra- és interspecifikus kompetició	Változó, gyakran enyhe	Gyenge vagy hiányzó kompetició a felujulás időszakában
A szelekció hatásiránya	Gyors fejlődés és gyarapodás	Magassági növekedés és fatermés a vágáskor első felében messze a klimax fajok felett
	Korai szaporodás, kis testméret	30-40 évvel korábban fordul termőre mint a klimax-faj. Maximális törzsméretek a klimax fajnak kb. 1/3-a
	Egyszeri szaporodás	A terület kolonizálása után kompetitiv fafaj jelenlétében /LF, B/ képtelen felujulni ismét
Élethossz	Rövid	A klimax faj 1/3-a, 1/2-e
A szelekció eredménye	Produktivitás	"Gyorsan növő" fafajok /10 m^3/év/ha felett/

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

Az emlitetteken kivül bizonyára még további hatások is közrejátszanak. Valamennyiükben közös, hogy korlátok közé szoritják a lehetséges genotipusok életfeltételeit, megszabják életterüket és fitneszüket. Tulajdonképpen éppen ezért célszerübb lenne az adaptáció természete helyett a korlátozó tényezők természetét vizsgálni.

8. KLIMATIKUS ADAPTÁCIÓ AUTOCHTON ÉS ÁTTELEPITETT POPULÁCIÓKBAN

8.1 A klimatényezők szerepe az adaptiv változatosság alakitásában

8.1.1 A termoperiódus

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

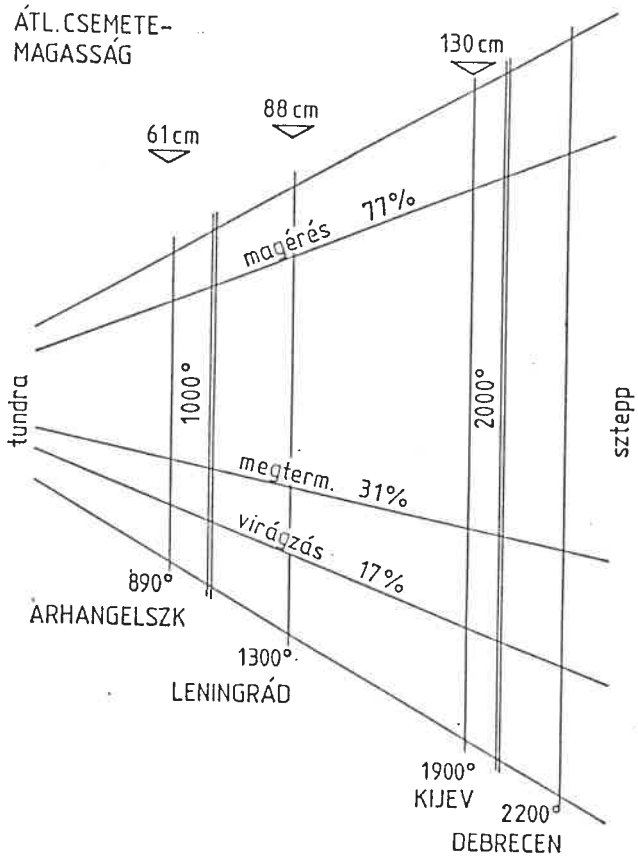
A termoperiódus szabályozó szerepével részletesen foglalkozott R.Sarvas /1969/. Szerinte alapvetően három hőösszegérték szabályozza a vegetációs időszak hosszát:

- az őszi és tél eleji mélynyugalmi állapot "negativ 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 megszüneséhez, vagyis a rügyfakadáshoz szükséges hőösszeg;
- a rügyképzéshez ill. a nyugalmi állapot beállásához szükséges hőösszeg, amelynek elérésével az aktiv 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 hosszu 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 mértékü, a hőösszeg viszont gyorsan



42. ábra. A "Linsser-elv" szerinti hőösszeg-mennyiségek az erdeifenyő 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 erdeifenyő télen is fotoszintetizál /Gencsi 1974/. A rügyfakadással azonos eredményeket szolgáltatott a rügyképzés elemzése is.

Az ismertetett banksfenyő leltározó származási kisérletsorozat populációival végzett fitotron-kisérletekben 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 kisérletsorozat ontariói adataiból kapott és a korábbi fejezetekben bemutatott eredményei ugyancsak megerősitik ezt a megfigyelést.

Az erdeifenyő esetében fellelhető szórványos megfigyelések a banksfenyővel alapvetően egyező adaptiv mechanizmusra utalnak. Igy pl. az általunk vizsgált szovjet származásokkal közel azonos anyagon Prokazin és Bogacsev /1975/ megkisérelte 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 összehasonlitást /a kámoni mintaterület megfigyelései alapján/. A térségben tszf. magassági különbségek alig vannak, az izotermák a földrajzi szélességtől eltérően futnak, igy 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 jellegü, másodfoku értelmezéssel nem javitható.

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 tüszinre, kisebb biztonsággal a Lophordermium-rezisztenciára is. Az ugyancsak kevésbé szignifikáns oldalágszám-korreláció esetében ez nem látszik bizonyithatónak, ugyanez a helyzet a tühossz esetében is.

Némileg zavarónak tünhet, hogy a különböző összehasonlitásokban 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 klimaadatok alapvetően nem különböznek. Nincs lényegi különbség a különböző küszöbértékekkel számitott 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 klimatényezővel /A kámoni VNIILM kisérlet adataiból számitva/

Tényező	Fagymentes napok száma /hőösszeg/	Földr.szélesség /fotoperiódus/	Januári átl. hőmérséklet	Juliusi átl. hőmérséklet	Csapadék /mm/	Absz. értékek átlaga
11 é. kori magasság	0,812	-0,692	0,614	0,620	-0,138	0,575
11 é. kori vezérhajtás h.	0,859	-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
Tüszin /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:						
Tühossz	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 hozzáférhetők és pontosabbak, mint a hőmérsékleti viszonyok . Több fenyőfajjal végzett klasszikus munka Vaartaja-é /1959/, aki a vizsgált fajokra "fotoperiódusos ökotipusok" létezését mutatta ki. Dormling /1979/ pedig kisérletes uton bizonyitotta lucfenyő esetében a fotoperiódus jelentőségét a rügyfakadás és rügyképzés tekintetében, vagyis a dominancia megszünésében 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 klimahatás miatt az izotermák helyenként a szélességi körökre merőlegesen haladnak /Baltikum, Bjelorusszia területén/.

További magyarázattal szolgál az a tény, hogy a termoperiódus domináló hatása a vizsgált áreák északi peremén gyengülni látszik. Igy a külön elemzett északnyugati banksfenyő populációk /a "lineáris modell" tiz származása/ esetében a földrajzi szélesség, vagyis a fotoperiódus meghatározó szerepe bizonyitható. Többváltozós regressziószámitásokkal kimutattam, hogy a hőösszeg jónak tünő 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 adaptiv változatossági mintázatának formálásában meglepőnek tünik, 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 elkülönithetők. Hasonló eredményre jutott azonban Giertych-Farrar /1962/ is, amikor az északi banksfenyő származások csiracsemetéinek növekedését vizsgálták.

Az erdeifenyő esetében ugyancsak kaptunk közvetett bizonyitékokat arra vonatkozólag, hogy az északi populációkban a vegetációs idő hosszának szabályzása 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 megközelitőleg 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 juliusi átlaghőmérséklet 16° alatt marad. Ilyen ökológiai feltételek mellett ugy tünik, 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/ erdeifenyő származások fenológiai vizsgálatának eredménye: az izo-fázisgörbék 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 kialakitott szovjet származási körzetesitésnél is figyelembe vették /Goszkomitet 1982, Patlaj 1965/. Ezt erősiti meg Eriksson /1980/ megfigyelése is, aki megállapitotta, hogy a 61° szélességtől északra lévő svéd populációk megmaradását áttelepitésük esetén elsősorban a szélességi fok-különbség befolyásolta. Pravdin /1964/ az általa elkülönitett "ssp. silvestris" és "ssp. lapponica" határát pedig 62° szélességnél szabja meg.

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

a/ az egyes klimatényezők hatása az áreán belül eltérő mértékben érvényesülhet, szinergisztikus összhatásuk alakitja a változatosság 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/ klimaadaptációs hatások legjobban a növekedéssel, vegetációs idővel összefüggő jellemzőkön mutathatók ki. A morfológiai bélyegek erre alkalmatlanok.

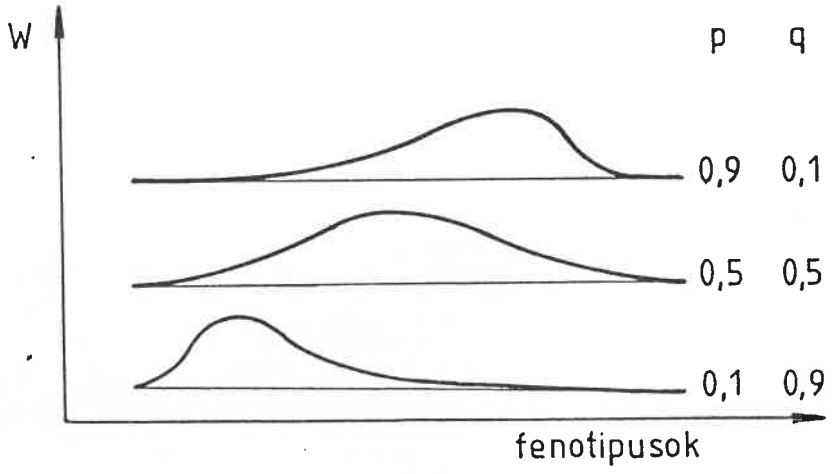
8.2 Adaptiv változatossági mintázatok

Levins koncepciója szerint az adaptiv 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 fenotipusoknak kedvez, míg nagy különbségek esetén specializálódás, ill. polimorfizmus jelentkezik /ugyanezt 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 géngyakoriság-változások alapján aránylag egyszerü magyarázni. A legegyszerübb /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 kvantitativ bélyeg megnyilvánulása között a populáción belül, egyedek szintjén természetesen nem érvényesül szükségszerüen.

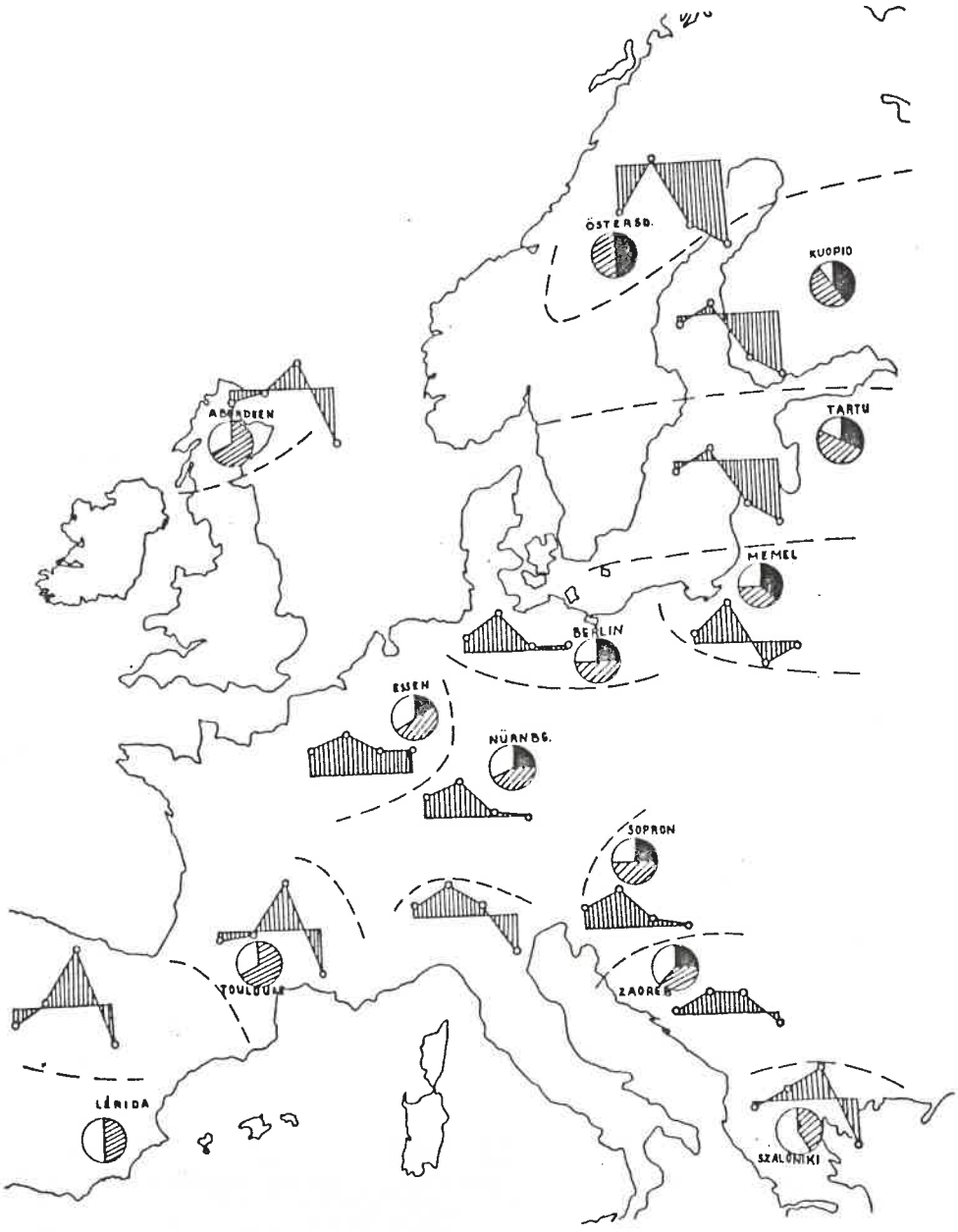


43. ábra. A klinális változatosság legegyszerübb esete: egy allélpár gyakoriságával összefüggő mintázat kialakulása

18. táblázat. Adaptiv 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 fenotipus:	A két niche között intermedier fenotipus	A gyakoribb niche-hez adaptálódott /specializálódott/ fenotipus	Egyik vagy másik niche-hez adaptálódott /specializálódott/ fenotipus
Optimális populáció-struktura:	Monomorf, minden niche-ben mérsékelt rátermettséggel	Monomorf, specializálódott	Specializált tipusok polimorf elegye
A niche-gyakoriság földrajzi grádiense mentén kialakuló mintázat:	Folyamatos klin	Elkülönülő rasszok, amelyek a niche-gyakoriság valamely kritikus pontján válnak el	Azonos polimorf tipusok klinje
Az adaptiv szelekciós hatások müködése	Stabilizáló jellegü hatások	Felujuláskor iránvitott /lineáris/ szelekciós hatások	Diszruptiv szelekciós erők, az egyed élete során érvényesülnek
Jellegzetes példa	Legtöbb fafaj növekedési klinje	Előfordulása csak lágyszáruaknál bizonyitott egyértelmüen	Korán- és későn fakadó tipusok tölgynél, lucnál

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

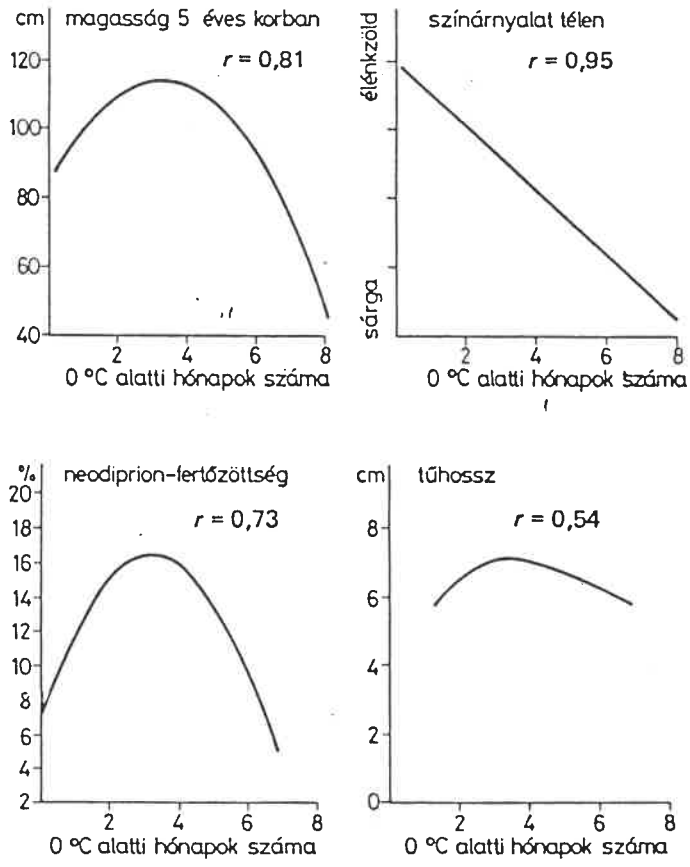


44. ábra. Néhány európai erdeifenyő származás profildiagramja és a téli hónapok hőmérsékleti viszonyai /Mátyás 1976/
Jelmagyarázat: A profildiagramok relativ adatokat ábrázolnak. Balról jobbra: 1. relativ magasság 5-7 é. korban; 2. relativ tühossz; 3. relativ tüszin; 4. relativ Diprion-kárositás. A kördiagramok az éves hőmérsékleti viszonyokat szemléltetik. Fekete: $<0^{o}$ havi átlagu hónapok; vonalkázva: hónapok 0° alatti napi átlaggal; fehér: fagymentes hónapok

Erdeifenyő származási kisérlet 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 tulhaladva ismét romlani kezd /45. ábra/.



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

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

- a növekedési erély egyre nagyobb;
- a törzs egyenessége, a korona kuposssága, az ágak finomsága romlik;
- a levelek mérete, a mag tömege növekszik;
- a tülevelek téli szine egyre élénkebb zöld;
- a fagytürőképesség 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, mig Rudolph-Yeatman /1982/ véleménye szerint a klimatikus klinek az área boreális övezetében kevésbé érvényesülnek. Az általunk értékelt 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 módosithatják. Igy Észak-Amerika csendes-óceáni partvidékén a Sziklás-hegység vonulatai miatt nyugat-keleti trend tapasztalható. A partvidéki származások "déli" jellegüek, pl. a duglászfenyő esetében a leggyorsabb növekedésüek, a legzöldebb tüjüek 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 állapitottunk 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. függeléket/.

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 klima is mentes hirtelen változásoktól, legalább 50-100 km lehet az a távolság, amelyen belül az alkalmazkodás ismertetett korlátai a klimatikus adaptációból adódó különbségeket kimutathatatlanná teszik, vagyis a körzet az adaptáció szempontjából egységesnek fogható fel. Korlátozottabb mennyiségü populáció vizsgálata alapján Yeatman /1975/ és Canavera /1975/ is hasonló eredményre jutottak. A korábbiakban ismertetett eredmények alapján természetesen valószinütlen, 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 klimatipus fogalmának alkalmazását a kisérletes 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 elkülönitésük sem a produkció, sem morfológiai bélyegek alapján nem lehetséges. /A hangsuly természetesen a produkción van./ A klimakörzet a gyakorlatban egybeesik a későbbiekben ismertetett származási körzet fogalmával.

8.2.2 Rassz /ökotipusos/ változatosság

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

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

A rassz- illetve ökotipusos változatosság elméletének ujabb tápot szolgáltattak az elmult 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 /Kolata 1974, Nagy 1981/, valószinü mintavételi hibák terhelik az eredményeket. Ezt igazolni látszik, hogy a Gullberg és társai /1985/ által legujabban 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 ismertetett 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, igy ilyen jellegü elemzésre nem nyilt mód. A változatosság ismertetett mintázata azonban az összefüggő áreaterületen belül alig hagy helyet rasszok, ökotipusok feltételezésére. Ökotipusként esetleg a peremterületek izolált előfordulásai foghatók fel, mint pl. az Orenburg környéki sztyepp erdeifenyője.

A banksfenyő kisérletsorozatban az 57 és 58 sz. populáció /mindkettő izolált előfordulás/ dolomit alapkőzetről származik, és kovariancia analizissel minden más származástól elkülönithető volt, azonban minden kisérleti helyszin savanyu kémhatásu lévén, a meszes termőhelyen mutatkozó fölényük bizonyitása nem lehetséges. Nem tisztázható az sem, hogy eltérésük nem az izoláltsággal függ-e össze.

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

8.2.3 Polimorfizmus

A jelenséget az erdészetben elsősorban morfológiai értelemben vizsgálták. A morfológiai polimorfizmus alatt a populációban jól elkülönithető genotipusok 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 szinében /zöld, piros/, az elágazás tipusában /kefés, fésüs, lemezes/, a toboz alakjában és pikkely formában /europea, acuminata, obovata tipus/ megnyilvánuló polimorfizmus.

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

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

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

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

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

G = a lehetséges genotipusok száma,
r = az allélok átlagos száma génlokuszonként,
n = változékony /polimorf/ gének száma.

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

Bármennyire is hibákkal terhelt ez a becslés, ha ezeket a számokat összehasonlitjuk 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 érzékeltetik 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 evoluciós szinten álló élőlények jobban meg tudják választani környezetüket, itt kevesebb polimorfizmusra számithatnánk. Ez a jelenség kis is mutatható: Kiss /1981/ szerint gerincesekben 15-25 %, gerinctelenekben 25-50 % a polimorf génlokuszok száma /1. 15. táblázatot is/.

Erdei fáknál a hosszu élettartam, az immobilis életmód és az erdei ökoszisztéma komplexitása miatt az allél polimorfizmust fokozott mértékben kellene fellelni. Több jel arra utal, hogy ez igy is van: a populáció szinten kimutatható polimorfizmus fenyőknél szélesebb körü mint bármely lágyszárunál 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 megállapitanunk, hogy a klinális változatosság tulsulya a fák nagymérvü egyedi és populációs szintü homeosztázisát erősiti meg. A klinális változatosság fenntartásában, az adaptáció korlátozott érvényesülésében a polimorfizmus és a heterozigócia nagy valószinüséggel fontos szerepet játszik.

8.3 A populációk közötti és populáción belül észlelhető változatosság viszonya

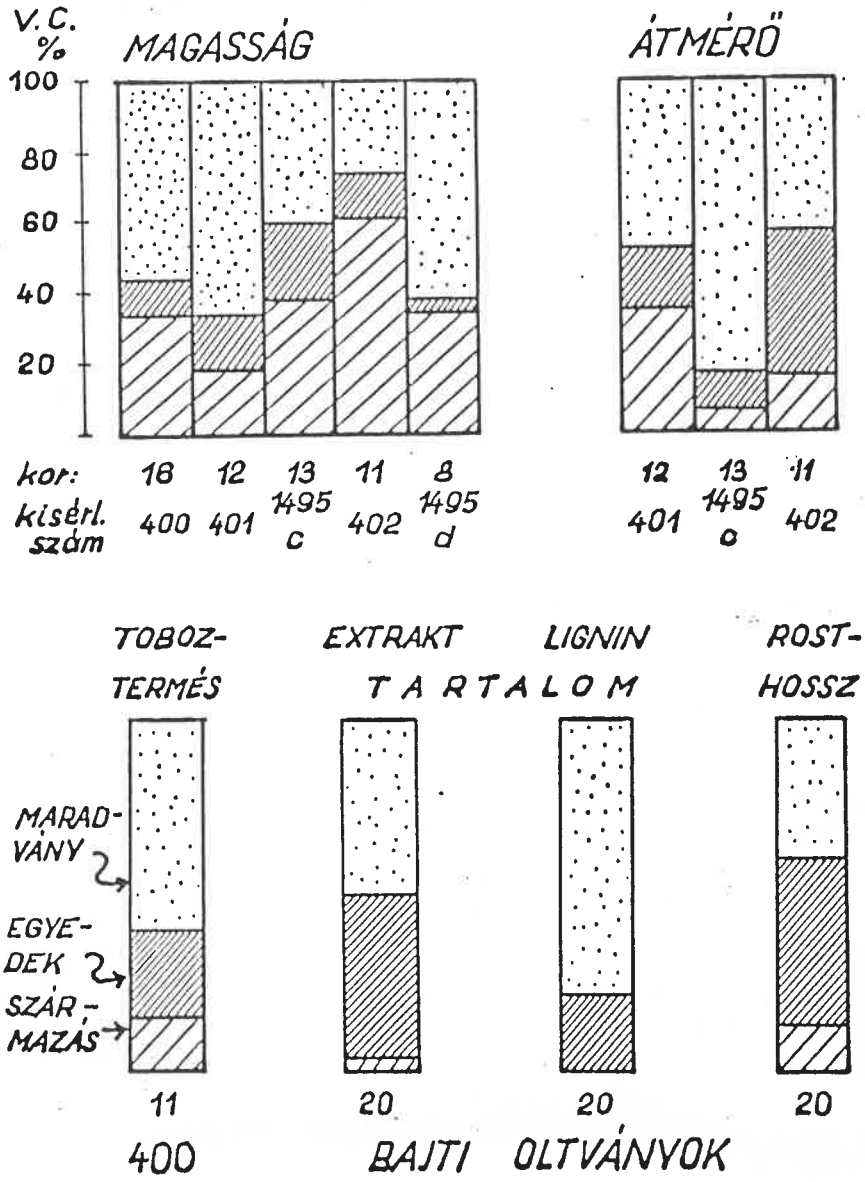
Az erdeifenyő utód- és klónvizsgálatok elemzése során a korábbiakban már ismertettük néhány öröklődő bélyeg populációk közötti és populáción belül észlelhető változékonysági különbségeit /Mátyás 1979/. A származások /populációk/ közötti variancia aránya jelentős volt a magasság és kisebb mértékben az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

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

19. táblázat. 20 származás adataiból számitott varianciaanalizis eredményei /Kámoni VNIILM kisérlet/

Tényező	F érték	Származásátlag minimum	Származásátlag maximum	SzD 5 %
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
Tühossz /mm/	7,35	57,4	96,3	12,02
Téli tüszin	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 klimatényezőkkel megállapitott korrelációjának szorossága is /17. táblázat/. Minél szorosabb a korreláció, annál nagyobb a bélyeg adaptiv jelentősége. E tekintetben ismét a tüszint 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. "Adaptiv" és "non-adaptiv" tulajdonságok variancia komponens arányai erdeifenyő utód- és klónkisérletekben /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 adaptiv értékével szorosan összefügg. Ez alapján az egyes bélyegek adaptációs szempontból értékelt jelentőségét is rangsorolhatjuk. Az adaptiv érték csökkenő sorrendjében az alábbi rangsor állitható fel

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

Klimakorreláció alapján	Varianciaösszetevők alapján /Mátyás 1979, 1986/
téli tüszin	magasság
magasság /vezérhajtás h./	átmérő
vegetációs idő hossza	sudarlósság
ág hajlásszög	koronaalak
oldalágak száma	faszövet sűrűség
rezisztencia /Lophodermium/	mag- és termésméret
tühossz	magtermőképesség
	faanyag beltartalom

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

47. ábra. Észak-skandináv erdeifenyő-populáció koronaalak-változatossága: az északi sarkkör magasságában is találhatók széleskoronáju fenotipusok /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 megállapitott változatosság mértékénél.

8.4 Fenotipusosan stabil körzetek és a klimatikus adaptáció

Bár a stabilitásban fennálló különbségek tényét mind egyedek /l. nyárklónok!/, mind populációk /származások/ szintjén ismerjük, a jelenség magyarázatára kevés kisérlet 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, igy jobban képes a termőhely hasznositására, vagy pedig hogy a változatos génkészletü állományból mindig a legmegfelelőbbek maradnak meg. A fenotipusos stabilitás-eltérésekkel kapcsolatban azonban a terepi kisérletek sem állományszerkezeti, sem mortalitás-eltéréseket nem mutatnak. Ilyen eltérések klónkisérletben 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 nagymérvü egyedi genetikai sokrétüséget tételez fel.

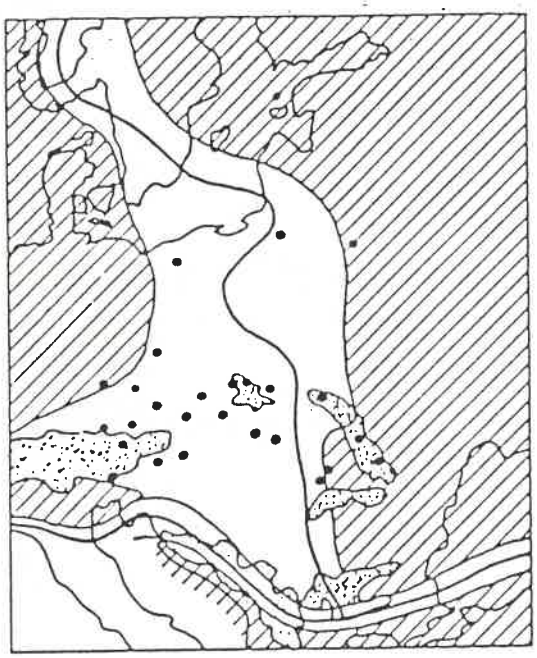
Az egyedi genetikai sokrétüséget kétféleképpen képzelhetjük el: egyrészt különböző gének lehetnek a genom azonos pozíciójában, vagy pedig különböző pozíciókon /lokuszokon/ helyezkedhetnek el. Igy azonos számu gén több vagy kevesebb lokuszra elosztva fordulhat elő. Az egyedi genetikai sokrétüséget általában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

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

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

lü populációt 12-15 generáción keresztül különböző mértékben fluktuáló /heterogén/ környezeti tényezőnek tett ki. A kisérlet végén a genetikai változatosság azokban a populációkban volt a legnagyobb, amelyek a legheterogénebb környezetbe kerültek /Kolata 1974/. Mivel az adaptiv változatossági mintázatot elsősorban a klima határozza meg, kézenfekvő, hogy a klimaváltozékonyság mértékének eltérései befolyásolhatják a fenotipusos stabilitást. Sajnos igen kevés az olyan klimatológiai megfigyelés, amely erre a célra hasznositható.

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 teljesitményt nyujtó luc-populációk szinte kivétel nélkül a változó klimáju övezetből származnak /Mátyás 1986/

Az átmeneti zónában az alternáló klima hatására /30 éy alatt több mint ötször a másik klimaövezet 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 megemliti a lombos fafajok versengésének szerepét is. Ez a körülmény szerepet játszhat az ukrán erdősztyepp régiójában, mig 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 posztglaciális migráció szerepét a stabil populációk létrejöttében /Giertych 1979, Rudolph-Yeatman 1982/. A Pinus-félék effektiv migrációs képességét figyelembe véve ez a feltevés valószinütlennek tünik.

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

a/ az éghajlati-termőhelyi és a fafajok közti kompeticiós feltételek megfelelő produktivitást tesznek lehetővé, sőt ezt ki is kényszeritik,

b/ ahol a környezeti tényezők "finomszemcséssége"/változékonysága/ az egyedi organizmus adaptációs mechanizmusában a fenotipusos alkalmazkodóképességet /= heterozigóciát?/ felerősitette.

Vagyis stabil populációkra elegendően kedvező, de egyuttal változékony ökológiai feltételek között számithatnánk. Amennyiben ez az elv fafajtól függetlenül valóban érvényesül, egybeeső áreával rendelkező fafajok esetében közelitőleg azonos körzetekben kellene fenotipusosan stabil populációkat találni. A genetikailag alaposabban feltárt fafajok esetében az adaptáció párhuzamossága valóban kimutatható.

Az erdeifenyő esetében megállapitott kelet-lengyelországi-nyugatukrajnai optimum nagyon közel esik a lucfenyő optimumához /Beszkidek, Kárpátok/, holott a két fafaj ökológiai igénye különböző. Talán ugyanezzel a jelenséggel függ össze,hogy Rubner /in: Heybroek 1974/ lombos fafajokkal végzett kisérleteiben is a lengyel nyir, rezgőnyár és gyertyán populációk tüntek 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, fenotipusosan 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 Európaszerte kiemelkedő populációja a Shuswap Lake környékéről származik. Több mint meglepő, hogy a csavarttüjü fenyővel /Pinus contorta/ Brit Kolumbiában folytatott kisérletek során ugyancsak Shuswap Lake bizonyult az egyik legjobbnak, holott ez esetben is ökológiailag eltérő igényü fafajról van szó!

A stabil populációk feltárásának és hasznositásának jelentőségét mind a nemesités, mind a termesztés szempontjából már kiemeltük. Amennyiben a "stabil körzetek" létezése is megerősithető, akkor ez további segitséget nyujthat a fafajok génkészlete hatékonyabb hasznositásához. 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 javitására. A lehetőségek más fafajok esetében is fennállnak. Utalunk itt a lucfenyővel kapcsolatos eredményekre is.

A 2.3 fejezetben az adaptációs folyamatot a kibernetika szemszögéből elemeztem. Az ismertetett törvényszerüségek 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 valószinüsithető, 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 áttelepithetősége és a körzetesités

8.5.1 Az áttelepithetőség korlátai

Az áttelepitési-körzetesitési normák felállitásánál nem lehet elhanyagolni a génökológia szempontjait. Alapkövetelmény, hogy az áttelepités csak olyan mértékü lehet, hogy az a produkciót és a termesztésbiztonságot ne veszélyeztesse /Mátyás 1986/.

Az áttelepitéssel járó kockázat korlátozása érdekében minden nagy területü és változatos geomorfológiáju országban, ahol a mesterséges erdőfelujitás fontos szerepet játszik, származási és szaporitóanyag felhasználási zónákat alakitottak ki. Magyarországon Mátyás V. /1958/ különitett 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 huzták meg, legtöbb esetben rassz-jellegü változatosságra számitva. Időközben a létrehozott körzetek tul elaprózottnak és a gyakorlatban betarthatatlannak bizonyultak. Ujabban néhány országban már figyelembe vették a származási kisérletek eredményeit, igy pl. a Szovjetunióban /Goszleszkomitet 1982/.

A szaporitóanyag forgalmazása korlátozásakor tulajdonképpen háromféle, céljaiban eltérő körzetesitési szempontot érvényesihetünk:

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

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

3. Telepitési /szaporitóanyag-felhasználási/ körzet: valamely növényanyagra vonatkoztatva /származás, klón stb./ az a terület, ahol megfelelő és biztonságos produkciót szolgáltat. Ez a koncepció jelentős nemesitési és fajtakisérleti tevékenységet feltételez. Fenotipusosan stabil növényanyagok telepitési körzete az átlagosnak sokszorosa lehet.

Az elkülönités gyakorlati megvalósitását tekintve a származási körzet /maggyüjtési körzet/ határait az az ökológiai intervallum szabja meg, amelyen belül a populációk produkciója adott türés- és való-

szinüségi határok között még azonosnak tekinthető. /A körzetek legkonzervativabb 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 áttelepités /ökológiai távolság/ hatására prognosztizálható, maximális megengedhető növedékveszteség ill. kockázatnövekedés határozza meg.

A nemesitési körzet gyakorlati meghatározása a legnehezebb, mivel a hosszu távu nemesitési stratégia függvénye is. Több jel arra mutat, hogy a nemesitési körzethatárokat akár a telepitési, akár a származási körzeteknél lényegesen szigorubban kell megvonni. Itt csak utalunk arra, hogy a nemesités szempontjából együtt kezelt növényanyag pánmixiája csak nagymértékü fenológiai azonosság esetén valósul meg. A jövőben egyre fontosabb pedigrés nemesités is minél több elkülönitett alegységet kivánna meg. Végül azt is figyelembe kell venni, hogy a gyakorlatot szolgáló körzetesitéssel ellentétben a nemesitési körzetbeosztás utólag csak nagy nehézséggel finomitható.

8.5.2 Déli származások fölénye

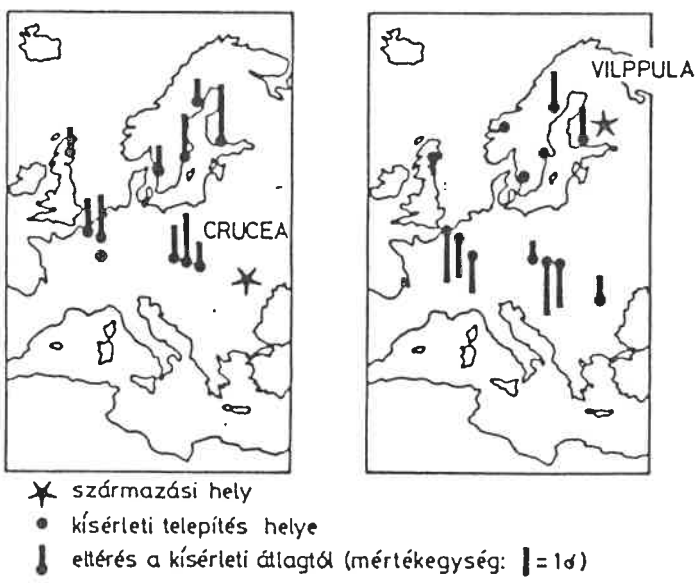
Már Schotte /1923, in: Bialobok 1976/ kimutatta, hogy az erdeifenyőt Közép-Európában 3° földrajzi szélességgel lehet észak felé telepiteni, növedékveszteség nélkül. A génökológia klasszikus hazájában, Svédországban Langlet felismeréseire épitve Lindquist /1948/ az áttelepithetőség határait észak felé 250 km, déli irányban 200 km távolságban állapitotta meg. Johnsson /1971/ azt is kimutatta, hogy az erdeifenyő populációk áttelepitése észak felé növedéktöbbletet eredményez, mig a déli irányu áttelepités növedékveszteséggel jár. Becslései szerint minden szélességi fok déli irányu elmozditással 0,8 %-kal csökken a várható növekedés.

Saját adataink ill. értékeléseink alapján az alacsonyabb hőösszegü termőhelyekre áttelepitett származások kedvező növekedése matematikai módszerekkel bizonyitható az ontariói banksfenyő adatokkal /17. ábra/. Hasonló hatásokat tudtunk beazonositani a keleteurópai erdeifenyő áreában is /6., 7. táblázatok/. Legszélsőségesebb példa talán a kurovi kisérletben szereplő Donyeck jó növekedése a több mint 5° földrajzi szélességgel északabbi helyszinen. Közép-Európa területén a jelenséget átfedi a balti térség kiemelkedő fenológiai stabilitása. Valószinü 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 érvényü törvényszerüséggel állunk szemben. Az emlitetteken kivül azonban még számos más fafajnál is hasonló jelenséget figyeltek meg. Igy pl. a simafenyő intraspecifikus variabilitásának elemzése /Genys 1978, Stephan 1986/ azt az eredményt hozta, hogy a rendkivül eltérő feltételek között tesztelt származások közül az USA, Ausztrália, Uj-Zéland és az NSZK kisérleteiben egyaránt az elterjedési terület déli szegélye szolgáltatta a legstabilabb, legproduktivabb 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 eredetü 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 kisérleteiben is ugyanez igazolható /1. 49. ábrát/. Ugyanigy közismert, hogy a feketefenyő korzikai populációi a kontinensen sokkal északabbra kiemelkedő produkcióra képesek. Itt csak utalunk arra, hogy a hazánkban kiváló szlavóntölgy is déli származásu, továbbá a déli eredetü vonalak az eurameri kai nyárak nemesitésében is fontos szerepet játszanak.



49. ábra. Két lucfenyő származás viszonylagos magassági növekedése /a kezelések közti szórás mértékegységében kifejezve/, az 1938-as IUFRO származási kisérlet helyszinein. Mig a finn származás teljesitménye csak a két északi kisérletben volt megfelelő, a román származás a tőle északabbra eső helyszinek többségében jó növekedést mutatott /Mátyás 1986/

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

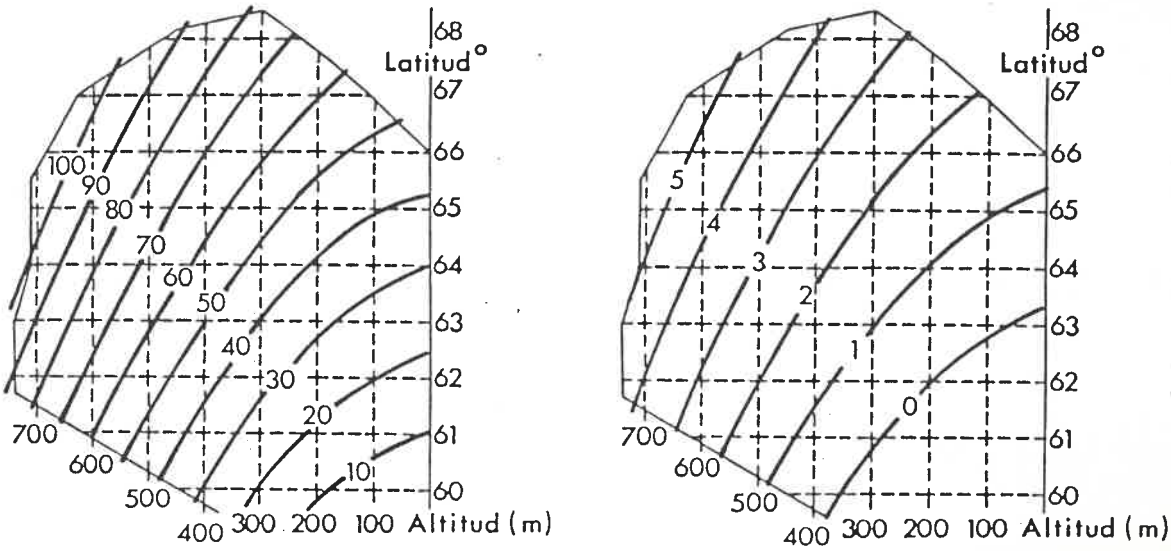
Sokkal valószinübb, hogy a korábbiakban tárgyalt repressziv adaptációs mechanizmusok hatására egy adott termőhelyen kialakuló génkészlet produkciója /átlagos rátermettsége/ egy alacsonyabb hőösszegü termőhelyre telepitve a helyi populációval szemben magasabb lehet bizonyos feltételek teljesülése esetén. Ebben az adaptáció ismertetett mechanizmusa mellett az ember által befolyásolt környezet hatása is szerepet kap. Az ember a felujulás feltételeit csemetenevelés, mesterséges erdőfelujitás révén biztositja, továbbá a saját faju egyedek és a gyomok, más fafajok kompeticióját hálózatszabályozással és ápolással korlátozza, ezzel az adaptáció fontos összetevőit változtatja meg. Mivel a származási kisérletek mindig mesterséges erdőfelujitásként létesülnek, nem bizonyitható, hogy a déli /magasabb hőösszegü/ származások fölénye a természetszerü felujulás feltételei között is megmaradna-e.

8.5.3 Áttelepithetőség az erdőhatár, ill. az áreahatár közelében

Az área északi szegélyén a kedvezőbb klimatikus adottságu körzetekből áttelepitett populációk már nem rendelkeznek fölénnyel. Nyilvánvaló, hogy a fafaj északi elterjedési határához közeledve egyre kisebb mértékü áttelepités "elegendő" a letális hatás kiváltásához. A fafaj áreahatárát ott huzhatjuk 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 áttelepitett populációk megmaradása ugyanakkor a helyi populációkhoz képest jobb. Észak-Svédországra emiatt Nilsson /1985/ áttelepitési 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 áttelepitést javasol déli irányban a megmaradás javitása 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, egyszerüen nem áll rendelkezésre a helyi viszonyokhoz megfelelően adaptálódott populáció.



50. ábra. Az erdeifenyő mortalitása és áttelepithetősége 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 áttelepités mértéke /szélességi fokban/

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

Az is megállapitható, hogy az áreahatáron fellépő, eltérő jelenségek értelemszerüen 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 mértékü áttelepités esetére megadtuk a banksfenyő származások növekedését a prognosztizált modell szerint.

20. táblázat. A banksfenyő kisérletsor analiziséből levezetett prognosztizált magasságok a helyi populáció százalékában, különböző mérvü áttelepités 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 ± 0,5 ökotávolságon belül a produkció csökkenése nem éri el az 5 %-ot; a csökkenő hőösszegü termőhelyek irányában /észak felé/ még a -1,0 mértékü áttelepités sem okoz nagyobb veszteséget.

Amint a 4.2.5 fejezetben már megállapitottuk, az áttelepités következtében fellépő tömeges pusztulás /letalitás/ 5 %-os valószinüsége -0,92 ökológiai távolságnál van. A kétféle számitásmódot egyesitve az áttelepités türéshatárait 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 áttelepités hatására jelentkező magassági különbségek a kurovi erdeifenyő származási kisérletben, 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/ parcellaátlaga ugyanakkor 400 cm magasság és 5,1 cm átmérő

A megadott értékek alapján lehetőség van adminisztrativ és egyéb szempontokat is figyelembe vevő körzethatárok definiálására, de elképzelhető az a megoldás is /főleg nagy területü, összefüggő área-részek esetében/, hogy konkrét határvonalak meghuzása nélkül, a mindenkori áttelepités ökológiai hatásának elbirálásán keresztül, "fokozatmentesen" érvényesitik a korlátozás szempontjait.

Az erdeifenyő esetében már többszörösen utaltunk az áttelepités nyomán jelentkező klima-adaptációs hatások milyenségére. A kisérleti adatok mennyisége még nem teszi lehetővé a banksfenyőhöz hasonló mélységü modellezést, de az azonos tendenciák megléte bizonyitható. A génökológiai szempontból egységesebb adaptációs hatás alatt álló északkelet-európai térségben a banksfenyőnél megállapitott hőösszeg ill. fotoperiódus határokkal azonos nagyságrendü határértékek mutatkoznak az áttelepités lehetőségei tekintetében.

A vizsgálati eredmények alapján kibontakozó kép liberálisabb szabályozást látszik támogatni, mint ahogy azt korábban indokoltnak tartották. Mindamellett néhány megszoritással 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 felszin 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 összevont értékelése óvatosságot igényel, ugyanugy egzóta fafajok, illetve mesterséges eredetü állományok származásai elemzése is.

A hazai szaporitóanyag-forgalmazási korlátozás koncepciójának megfogalmazásakor kivánatosnak látszik azt az alapelvet követni, hogy egy liberálisabb alapállásból kiindulva az információmennyiség bővülésével párhuzamosan célszerü a szükségesnek tünő szigoritások irányában előrehaladni. Ellenkező esetben ugyanis nemcsak jórészt feleslegesnek bizonyuló korlátokat emelünk, hanem egyuttal le is járatjuk a genetikai alapelvekre épülő szaporitóanyag-gazdálkodás gondolatát. Ez az elképzelés természetesen csak a származási-felhasználási körzetesitésre vonatkozik. A nemesitési körzetesités tekintetében a jelenleginél lényegesen szigorubb korlátozás kidolgozása látszik célszerünek.

8.6 Összefoglalás: az adaptációs folyamat általánositható vonásai

Az erdei- és banksfenyőn végzett elemzések arra engednek következtetni, hogy az erdei fás populációk adaptációs "stratégiájában" bizonyos általánositható tendenciák fedezhetők fel. Egyelőre tul kevés információ áll rendelkezésre ahhoz, hogy megállapitsuk, hogy a megfigyelt jelenségek életmódtól függetlenül általánosithatók-e, de az bizonyos, hogy egy részük a két vizsgált fajon kivül is észlelhető.

Az eredmények alapján a következő megállapitások rögzithetők:

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 represszáltsága okozza.

3. Több jel arra mutat, hogy erdei fák populációiban jelenlévő nagyfoku gén-polimorfizmus és heterozigócia pozitiv hatást gyakorol az adaptiv változatosság, illetve a rátermettség mértékére. Ez a populációk és egyedek feltételezhetően nagymérvü homeosztázisára utal.

4. A populáció szinten elemzett adaptiv változatosság mintázata az éghajlat meghatározó szerepét bizonyitja. Ennek megfelelően az áreán belül - többnyire mesterségesen - elkülönithető körzetek populációi klimatipusnak tekinthetők.

5. A klima-adaptáció által meghatározott változékonyság döntően klin jellegü. A két tesztfaj 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 áreájában 60-62° szélességnél/. A csapadékviszonyok jelentősége elhanyagolhatónak bizonyult.

7. Az adaptációt meghatározó környezeti tényezők hatása együttesen, szinergisztikusan érvényesül, az egyes tényezők sulya az área különböző pontjain más és más lehet.

8. Az adaptáció tekintetében megnyilvánuló különbségek nagyságát /a változatosság mintázatát/ a fenotipusok közötti rátermettség különbségek mértéke, illetve az adott tulajdonság adaptiv jelentősége határozza meg. A mintázat élessége alapján az egyes bélyegek klimaadaptációs jelentősége rangsorolható.

9. A vizsgált öröklött tulajdonságok közül a klimatipusok elkülönitésére legjobban megfelelők /azaz adaptációs szempontból legfontosabbak/ a magassági növekedéssel, illetve a vegetációs ciklussal összefüggő bélyegek /téli tüszin, magasság, aktiv vegetációs idő hossza/. A taxonómiában is alkalmazott morfológiai bélyegek /tühossz, termésméret, alaki jellemzők/ erre a célra alig felelnek meg.

10. A gazdasági szempontból legfontosabb jellemző, a magassági növekedés tekintetében a klimaadaptáció 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 bizonyitékok alapján feltételezhető, hogy a fenotipusos stabilitás kialakulása összefügg a klimaadaptációs folyamattal. Mivel az adaptiv változatosság meghatározásában az éghajlatnak

fontos szerepe van, a klima változékonysága hatással lehet a fenotipusos stabilitás erősödésére. Stabil populációkat ezért elegendően kedvező, de egyuttal változékony ökológiai feltételek között tételezhetünk fel.

12. Amennyiben a klima-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 szemmelláthatólag elősegiti.

14. Az adaptálódott populáció produkciója uj környezetbe áttelepitve megváltozik. Bármely adott termőhelyen a produkciót az interspecifikus változatosság által meghatározott öröklött adottságok, a termőhely minősége, valamint a származási és telepitési helyszin közötti ökológiai távolság határozzák meg.

15. Az ökológiai tényezőktől függő adaptiv genetikai változatosság mintázata, valamint az áttelepités nyomán várható adaptiv válaszreakció /beleértve a letalitás fellépését is/ matematikailag is modellezhető. A modell a produkció prognosztizálása mellett elsősorban a szaporitóanyag-forgalmazási korlátozások objektiv meghatározása szempontjából fontos.

16. Ugy tünik, a fafajok széles körére érvényes, hogy az eredeti származási helyükről alacsonyabb hőösszegü /északibb/ környezetbe áttelepitett populációk egy bizonyos határig az autochton populációk produkcióját tulszárnyalhatják. A jelenség magyarázata az adaptációs folyamat repressziv jellegéből adódhat.

17. Összességében az adaptációs folyamatról nyerhető információk azt a meggyőződést erősitik meg, hogy a természetes szelekciós erők különböző korlátozó hatások következtében nem képesek radikális génkészlet-változást előidézni a populációkban. A populáció konzervativ reagálásával ellentétben az egyedekre erős szelekciós nyomás nehezedik, amely csekély tulélési valószinüségükben 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 szükségszerüséggel 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 evoluciós lehetőségeinek megőrzése, egyáltalán genetikai értelemben teljes értékü fajként való fennmaradásának biztositása 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 helyreállitsuk, és gazdálkodásunkat a természetszerü üzemmód felé orientáljuk. Bár a célkitüzés egészében indokolt, megvalósitásának sem a megváltozott ökológiai feltételek, sem a közgazdasági-társadalmi környezet nem kedvez. Bizonyos fajok tekintetében a követelés nem lényegbevágó, vagy azért, mert felujitásuk döntően természetes módszerekkel történik /bükk/, vagy azért, mert honositott fafajról van szó. Figyelembe kell venni azt is, hogy a változatosság megőrzésének problémája messze meghaladja egy közép-európai ország lehetőségeit és csak nemzetközi együttmüködés révén realizálható.

Mindezt előrebocsátva tény, hogy a nemesitésnek "köszönhetően" az elmult évtizedek során az erdőállományok genetikai összetétele, különösen a vegetativan szaporitható fafajok esetében, tagadhatatlanul szegényedett. Igy pl. a nyolcvanas évek elején a hazánkban felhasznált nemesnyár szaporitóanyag 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 mult század első felében szinte kizárólagosan termesztett "Lumpur" nevü fajtát az 1841-ben kitört epidémia tönkretette, ami 2 millió ember éhhalálát eredményezte, ugyan-

ennyien kényszerültek kivándorlásra. Hasonló, bár kevésbé pusztító hatásu járványokat sokféle más terménynél is leirtak.

52. ábra. Erdőtüz után ujuló banksfenyő állomány a boreális erdőhatár környékén /Fraser county, Ontario, fotó: Mátyás Cs. 1985/

Az erdőgazdálkodásban a genetikai változatosság beszükitésével összefüggő veszélyeket a nyár és akác ültetvények példáján tanulmányozhatjuk, ahol valószinü klónspecifikus patogének korábban rezisztensnek tartott fajtákat támadtak meg, illetve a vegetativ szaporitással átvitt virusfertőzés ujszerü károkat eredményezett. Tisztában kell lenni azzal, hogy a nemesitett 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 szaporitóanyag-forgalmazás,mind a nemesités stratégiájának kifejlesztésében, valamint környezet- és természetvédelmi megfontolásokban.

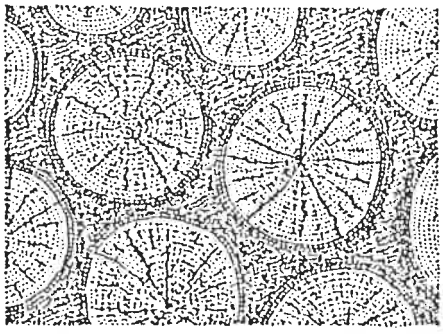
A jövő egyik központi kérdése az, hogy hogyan sikerül a természetben tapasztalható változatosságot az emberi tevékenység szolgálatába állitan oly módon, hogy az ökoszisztémák stabilitását lehetőleg ne gyengitsük. Ehhez génökológiai ismereteink további bővité-

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 célkitüzésekkel összhangban kell formálni /más megközelités szükséges pl. a nemesnyárak, illetve a tölgyek esetében/, törekedni kell a változatosság tervszerü alakitására, a fajtaszortiment fejlesztése és a szaporitott növényanyagok meghatározandó mértékü genetikai diverzitása révén;
- a génökológia szempontjai helyet kell kapjanak az erdészeti fajtapolitikában, szaporitóanyag-forgalmazási rendelkezésekben és a nemesitési programokban;
- továbbra is szorgalmazni kell az elegendően nagy egyedszámu, értékes populációk fenntartását, a változatosság in situ megőrzése érdekében. Felujitásukról akár természetes, akár mesterséges uton gondoskodni kell;
- kiemelt figyelmet érdemel a fenotipusos stabilitás meghatározása, mivel az igy kiválasztott populációk nagyon csekély befektetéssel hozam, ill. rezisztencia szempontjából biztonságos többletet hoznak létre;
- kulcskérdés a kisérleti feltételek javitása, és a vizsgálati módszerek fejlesztése a nagyobb hatékonyság érdekében.

Külön ki kell emelni az "ujtipusu erdőkárok" problémáját, amely kétségtelenül a jövő egyik legnagyobb kihivása. E tekintetben a természetes adaptációs folyamatok szabályzó erejében hiába reménykedünk, mivel a környezeti változások evoluciós mércével mérve követhetetlen gyorsasággal következnek be. A nemesités és génmegőrzés csak szükségprogramok elinditására korlátozódhat /a legértékesebb állományok génkészletének evakuálása, vegetativ szaporitása stb./. Az immisszió-türés kutatása kevés sikerrel kecsegtet, mivel a károk természete nem látható eléggé előre. Realisztikusabb célkitüzés 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 segitséget jelent; tartós megoldást csak a kárositást 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/: Geograficseszkie kulturi szoszni obiknovennoj v Litovszkoj SzSzR in: Ramanauszkasz,V. /ed./:"Szelekcija drev. porod", Kaunasz, 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 Bialobok-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, Athmospheric 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: Bialobok,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 grouth 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 osznovnih leszoobrazujuscsih 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 megjavitása idegen származások alkalmazásával. Előadás. MTA Tud.Ülésszaka /Kézirat, 8 p./

Harkai L.-Mátyás Cs. /1978b/: Külföldi erdeifenyő származások növekedése egy bugaci kisérletben. Az Erdő 27: 7. 307-310.p.

Harkai L.-Mátyás Cs. /1981/: A hazai erdeifenyő állományok minőségének megjavitása idegen származások alkalmazásával. Agrártudományi Közl. 40: 345-347.p.

Harkai L.-Mátyás Cs. /1984/: Szovjet-magyar együttmüködésben azonnal kisérletbe vonható erdeifenyő populációk hasznositása. 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 Jármai 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/: Proveniensförsok med tall i Sydsverige /Származási kisérlet 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 evoluciós gondolat. In: Vida G. /ed./: Az evolució 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 fürészrönk minőségét nemesitéssel lehet legjobban javitani/. Metsä ja Puu, 12: 19-25.p.

Kiss J. /1981/: Az adaptiv genetikai mechanizmusok evoluciója. In Vida G. /szerk./: Az evolució 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. Forstztg. 51/52: 1274-1277.p.

Kozsevnyikov,Ju.P. /1987/: Populjacionno-geneticseszkaja 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 összefüggése 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. Skogvårdsföreningens 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 kisérletek Bugacon. Erdészeti Kut. 60: 1-3, 5-31.p.

Majer A. /1968a/: Eltérő alaku és növekedésü erdeifenyő vizsgálata fiatalosokban. 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 rasztenij. Izd. Nauka Moszkva, 99 p.

Mańka,K. /1976/: Resistance to pathogenic agents. In: Białobok,St.-Zelawski,W. /ed./: Outline of physiology of Scots pine. Warsawa, 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 hasznositása 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/: Nemesitett erdészeti szaporitóanyag-ellátás. Akadémiai Kiadó, Budapest, 135 p.

Mátyás Cs. /1987/: A termőhelyi alkalmazkodás szerepe az erdőfelujitásban. Előadás. ERTI Tud.Ülésszak, Budapest, 7 p.

Mátyás Cs.-Yeatman,C.W. /1987/: A magassági növekedés adaptiv 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 Utasitás. 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 evolució 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 /Szaporitóanyag 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 tükarcgombakár-felvételekről. Kéziratos anyag, 15 p.

Patlaj,I.P. /1965/: Vlijanije geograficseszkogo proiszhozsdenija szemjan na roszt i usztojcsivoszt' szoszni v kulturah szevernoj levoberezsnoj csaszti U.Sz.Sz.R. Disszertáció tézisek, Kiev. 27 p.

Patlaj,I.N. /1973/: Geograficseszkie kulturi szoszni obiknovennoj v Ukrainszkoj SzSzR. IUFRO Symp. Genetics of Scots pine, Kórnik, 1-25.p.

Pásztor E. /1985/: A természet rendje és az evolucióbiológia. In: Vida G. /szerk./: Az evolutiókutatás perspektivái. 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 vozmozsnoszti eje ocenki i prognozirovanii. Genetika, Szelekcija, Szemenovodsztvo. VNIILM, Puskino

Przybylski,T. /1972/: Variability of Scots pine of Polish provenance. Arb. Kórnickie, 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 nemesitése. In: Nemky E. /szerk./: Erdészeti növénynemesités. 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 Kiefernanerkennung. 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 erdőállomány-gazdálkodás 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/

Staszkiewicz,J. /1961b/: Biometric studies on the cones of Pinus silvestris L. growning 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 szvojsztv szoszni obiknovennoj v uszlovijah Komi ASzSzR. In: Genetika, szelekcija, szemenovodsztvo i introdukcija lesznih porod. Moszkva, 163-176.p.

Szepesi A. /1985/: Az erdőfelujitások 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./ /Kisérletek erdeifenyő származásokkal/. Annali dell Inst. Speri. per la Selvicoltura. Arezzo. VII: 205-229.p.

Tompa K. /1977/: Erdészeti növénynemesités. EFE Jegyz.soksz., 188 p.

Tompa K. /1980/: Az erdészeti növénynemesités 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 evolució uj tipusu modelljeiről. In: Vida G. /szerk./: Az evolutiókutatás perspektivái. 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 evolutiós változás a populációban. In: Vida G. /ed./: Az evolució genetikai alapjai. Natura, Budapest. 53-82.p.

VNIILM /1987/: Materiali harakterizujuscsie szovjetszkie ekotyipí 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 southen 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 Kiefernsamens. 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.

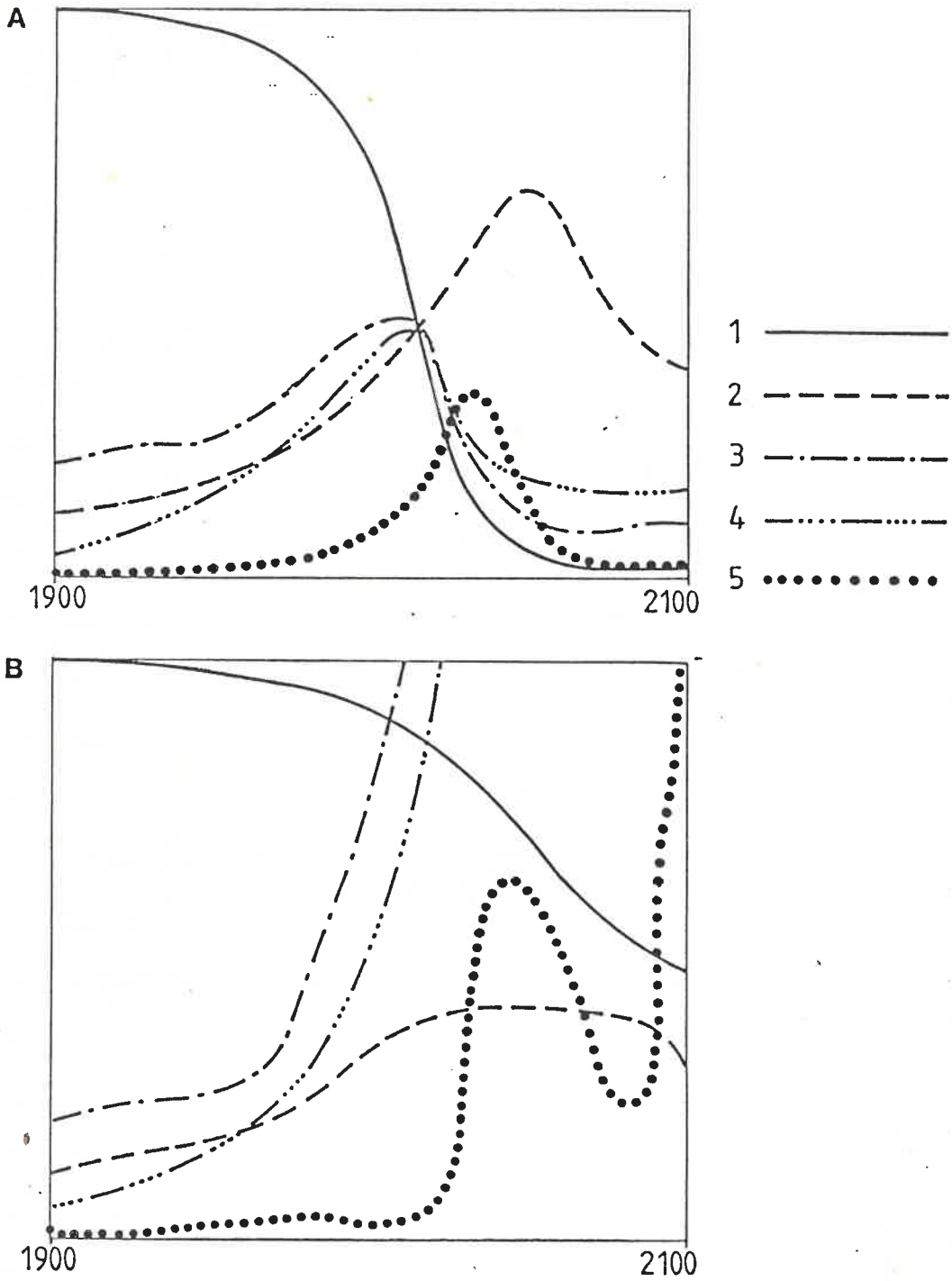
Yeatman,C.W. /1966/: Geographic variation in jack pine seedlings. Ph.D. fokozat disszertáció. Yale Egyetem. 54-128.p.

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 eredetü banksfenyő állomány Észak-Ontarióban, glaciális eredetü talajon, kora kb. 80 év /fotó: Mátyás Cs., 1985/

FÜGGELÉK



I. függelék. A Meadows és társai /1972/ által kidolgozott számitógépes 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/ Módositott szimulációs program: az extrapolálás alapja, hogy kimerithetetlenek 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 kámoni származási mintaterületen eltelepitett szovjet erdeifenyő populációk származása, földrajzi és klimatikus adatai /utóbbiak Lydolph,1977 nyomán/

Szovjet nyilvántartási szám	Származási hely		Földrajzi		Januári középhőmérsékl. /°C/	Fagymentes napok száma	Átlagos évi csapadék /mm/	Juliusi középhőmérsékl. /°C/
	terület, köztársaság	város, község	szélesség	hosszuság				
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	Szvessza	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′	-	-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	Kamisin	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	Kokcsetav	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 ASzSzK	Tandinszk	51°50′	94°15′	-22	95	450	17,0
111	Burját ASzSzK	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:								
Pornóapáti			47°10′	16°30′	-1,6	194	680	19,8

Megjegyzés: A jegyzékben csak a nagy valószinüséggel helyesen megjelölt származások szerepelnek

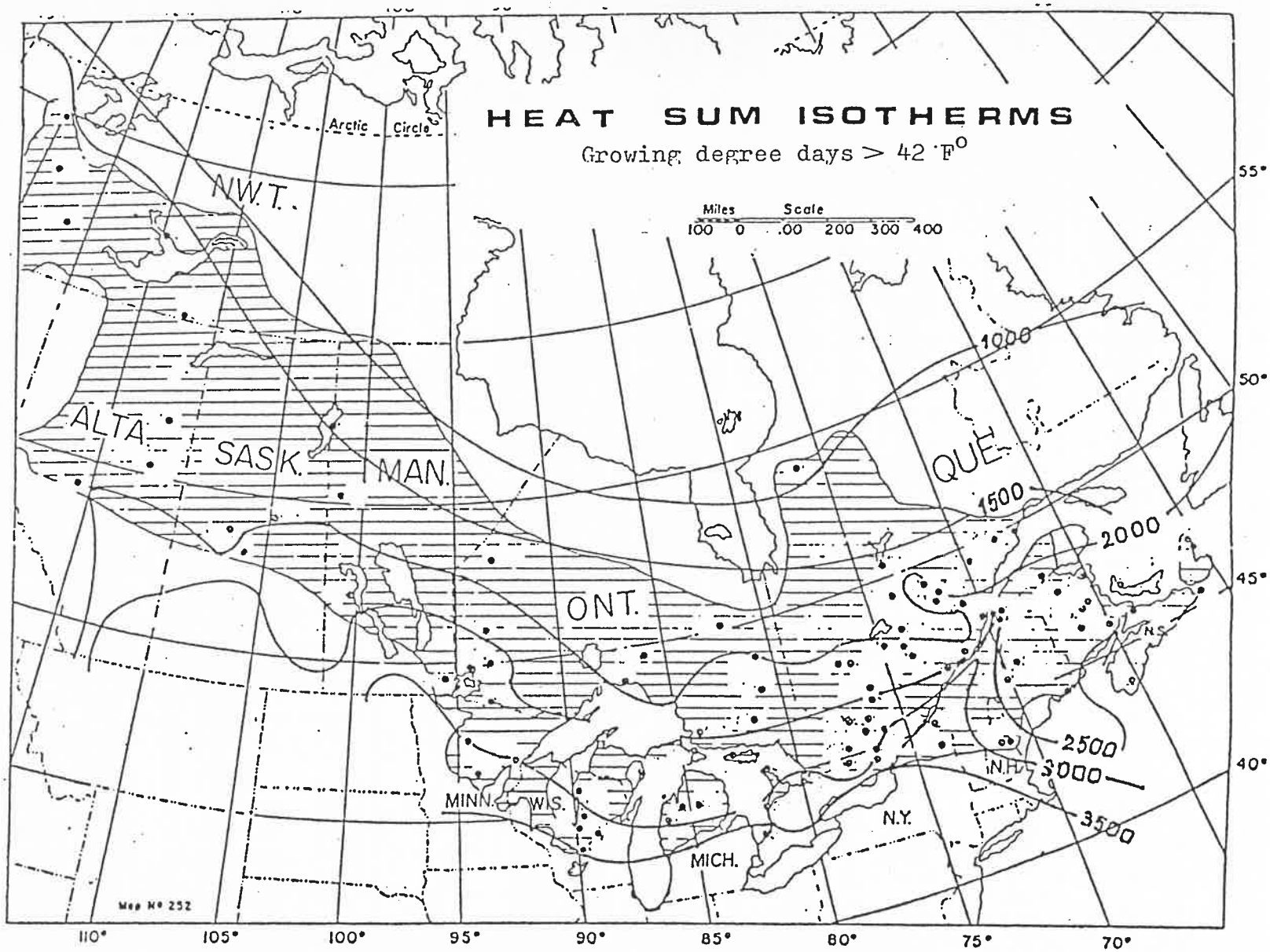
II. függelék folyt. A kámoni származási mintaterületben szereplő, nem szovjet eredetü populációk adatai

Import törzskönyvi szám	Behozatal éve	Ország, tartomány, községhatár, talajviszonyok	Tszf. magasság /m/	Földrajzi szélesség	Földrajzi hosszuság
18	1972	Szlovénia, Kranj környéke "Pri konjedercu" öntéstalaj	380	46°16°	14°21'
19	1972	Bosznia,Kuprevško 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'

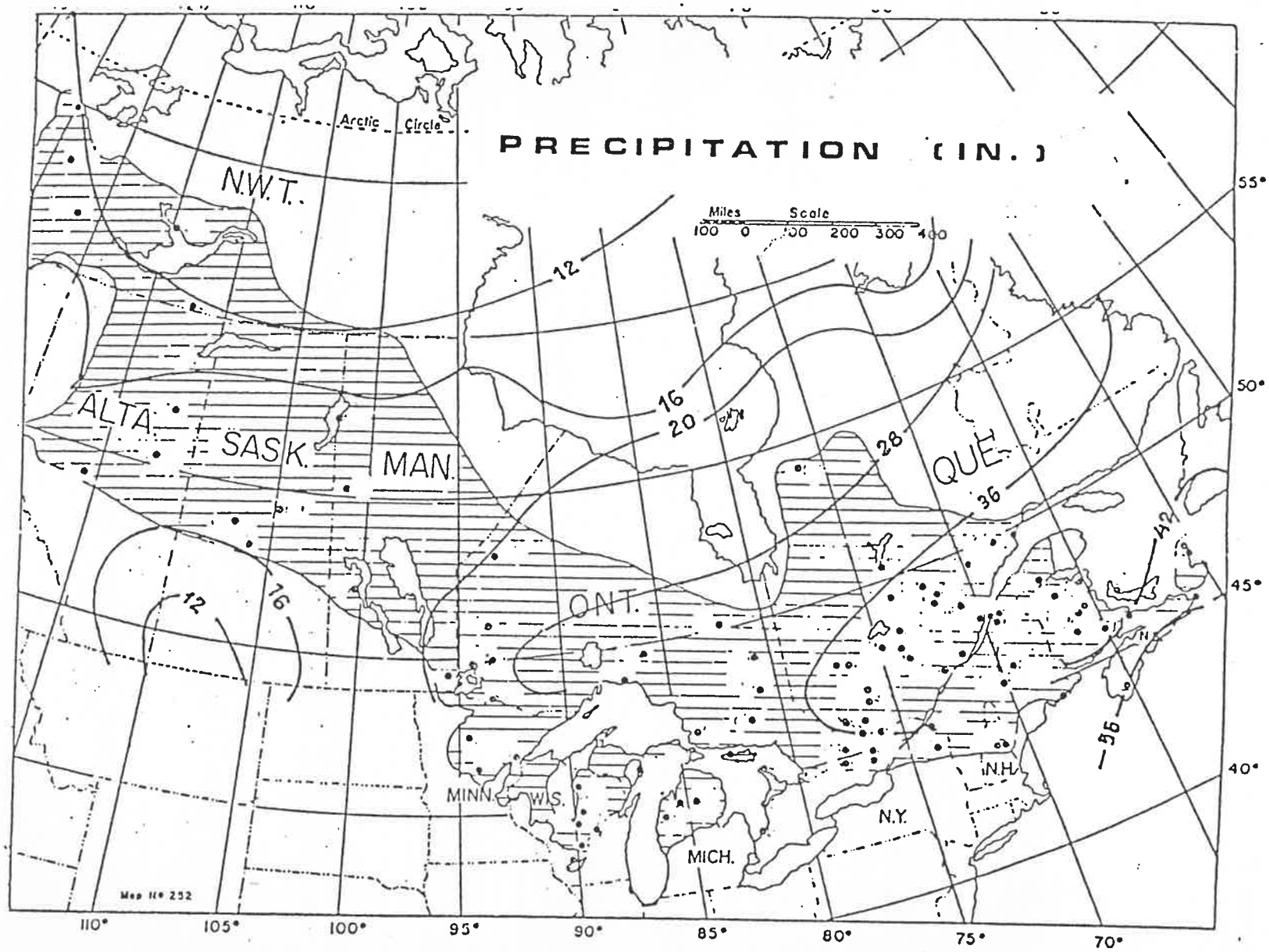
III. függelék. Wright-féle európai erdeifenyő "rasszok" átlagolt adatai /Wright 1966-os adataiból számitva; klimaadatok Lydolph 1977 és Walter 1975 térképanyagából/

"Rassz" név	Relativ magasság 5-7 éves korban /%/	Szinárnyalat télen	Neodiprion fertőzés /%/	Tühossz /cm/ csemetekertben	Évi középhőmérséklet /°C/	Hónapok száma 0° alatti havi átlaggal	Hónapok száma 0° alatti napi átlaggal	Földrajzi szélesség	Csapadék /mm/	Tszf. magasság /m/
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
haguenensis	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 /Mátyás, 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/

Származás		Földrajzi		Hőösszeg	Csapadék
száma	neve	szél. /decimális fok/	hossz.	$5^{o}C$ felett	mm
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

Származás		Földrajzi		Hőösszeg	Csapadék
száma	neve	szél. /decimális	hossz. fok/	5°C felett	mm
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 kisérlet 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
Pförten /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

[x]csak fél parcellaméret!

VIII. függelék. Erdeifenyő származások magassági növekedése a kámoni mintaterületen

Szám	Származás helye		Átlagmagasság /cm/ 1 éves korban	4 éves korban	8 éves korban	11 éves korban	5 legmagasabb egyed 11 éves korban
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	Szvessza	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 azonosithatatlan/	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	Rosszoni	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	Glażov		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"/ kialakitása a populációk hasonlóság-elemzése alapján történt és természetszerüleg önkényes. A körzethatárok a 6. ábrán láthatók.

IX. függelék. A Kurov-i Erdőgazdaságban létesitett erdeifenyő származási kisérlet 10 éves kori magassági növekedése /VNIILM Intézet által felvett mérések alapján/
/Zónabeosztás VNIILM szerint/

Erdőzóna	Populáció minta /db/	H átlag /cm/	A helyi pop. átlagában /%/	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 létesitett erdeifenyő származási kisérlet 18 éves kori magassága /VNIILM Intézet által felvett adatok alapján/ /Zónabeosztás: VNIILM szerint/

Erdőzóna	Populációk száma /db/	Átlagmagasság cm	Átlagmagasság a helyi populáció rel. %-ában	Populációk közötti szórás /%/	Populáción belüli átlagolt szórás /%/
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-analizisének eredményei

Kisérleti helyszin	Tényező	FG	MQ	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 kisérletben 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	522.8850	49	IJKLMNOPQR
5700	520.0734	50	JKLMNOPQR
600	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 kisérlet származásai 15 éves kori átlagmagasságai /"TR MEAN"/ és rangsorolása a Duncan-teszt szerint. Az azonos betüjellel ellátott kezelések nem különböznek szignifikáns mértékben /P = 5 %/ /Mátvás, 1985a/

XIII. függelék. A lineáris modellhez felhasznált északnyugati származások adatai

Származás		É szél. /decimális/	Hőösszeg /5°C/	Csapadék /mm/
száma	neve			
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 regressziószámitása eredményei. Tiz északnyugati banksfenyő származás /"lineáris modell"/ adatai

Kisérleti hely	Változók*	A regresszió S.Q. értéke	F. értéke	szignif. szintje	r^2	Maradvány M.Q.
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

*1 = földr. szélesség - magasság regr.
2 = földr. szélesség + csapadék - magasság regr.
3 = földr. szélesség + csapadék + hőösszeg - magasság regr.

XV. függelék. Főkomponens-analizis eredménytáblázata /7 Ontario-i kisérlet adataiból, Espanola nélkül/

A/ Hőösszeg és földrajzi szélesség analizise

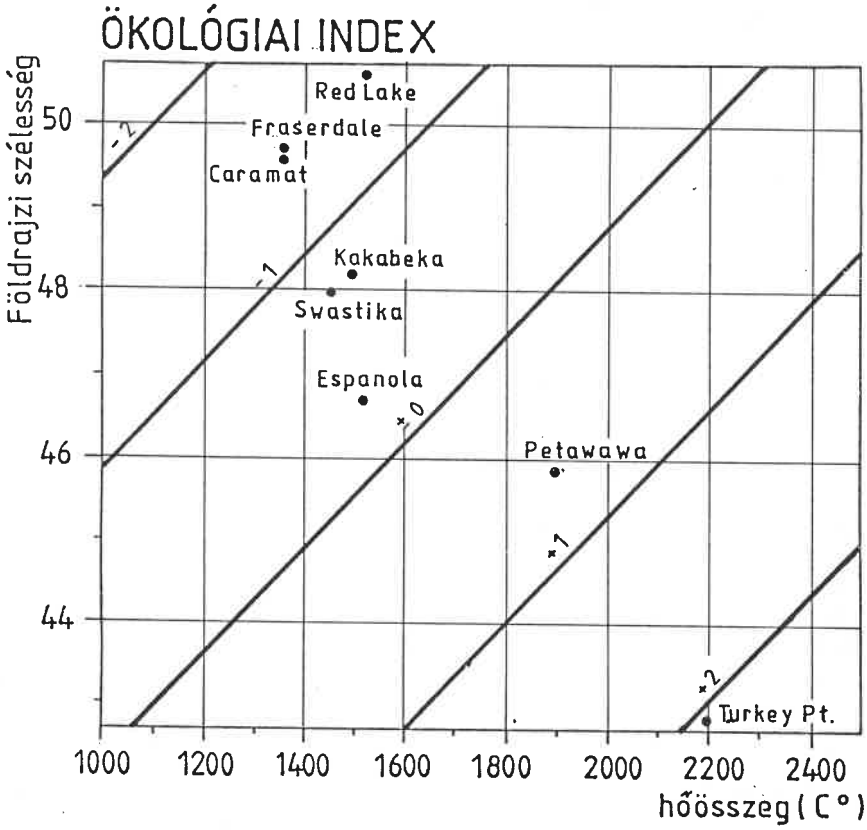
Komponens	Eigen-érték	Arány /%/	Eigen vektor szélesség	Eigen vektor hőösszeg
1.	1,870	93,5	-0,707	0,707
2.	0,130	6,5	0,707	0,707

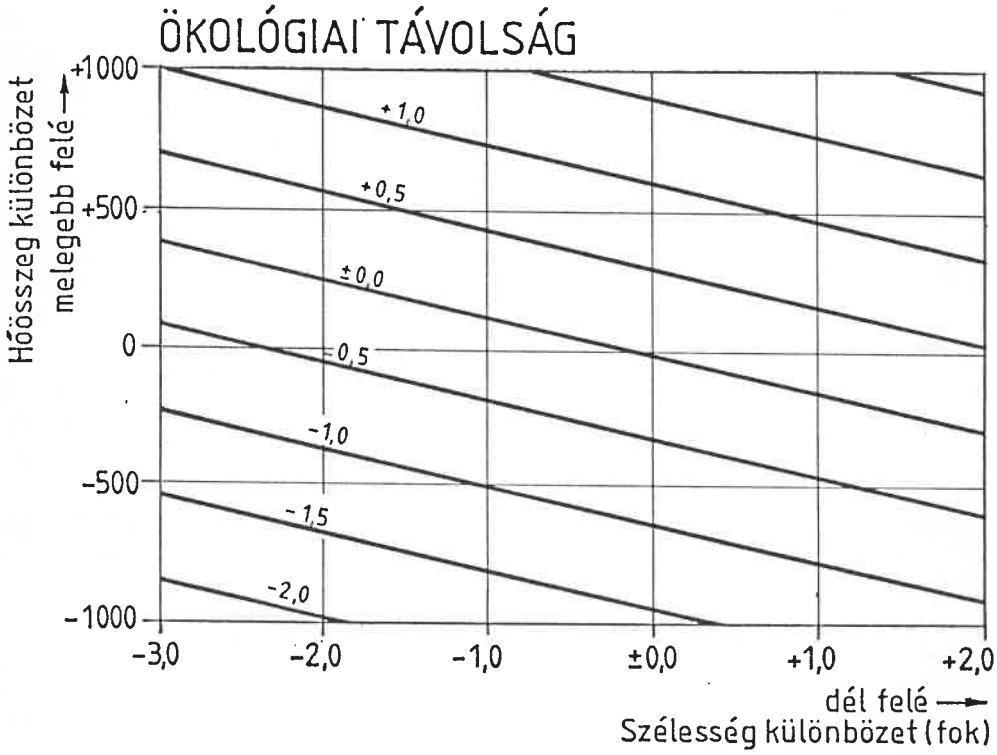
Adatok száma: 399		szélesség	hőösszeg
	Változó átlaga:	46,90	1728,4
	szórása:	2,39	387,4

B/ Hőösszeg- és szélességkülönbségek analizise /az eredeti származási hely és kisérleti helyszin adata között/

Komponens	Eigen-érték	Arány /%/	Eigen vektor szél.diff.	Eigen vektor 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 kisérlet helyét.

Az ökológiai távolság nomogramja /lent/. Az ábrából grafikusan határozható meg a hőösszeg- és szélességkülönbözet alapján az áttelepités ökológiai távolsága.

XVII. függelék. Az ökológiai távolság és a "szabályos" modelltől való eltérések nemlineáris regressziója

Varianciaanalizis /valamennyi adat/

Forrás	F.G.	S.Q.	M.Q.	F
Modell	2	55,93	27,96	14,8***
Hiba	263	495,57	1,80	
Összesen	265	551,50		

Módositott 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 számitott válaszregressziós felület paraméterei

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	számitott 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 paraméterei

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	számitott 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	Kisérletek száma	Átl.eltérés[x]	St index	Magasság átl. /cm/[xx]	Magasság szórása[xx]
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	Kisérletek száma	Átl.eltérés*	St index	Magasság 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, számitása

$$\frac{\Sigma /X_{ij} - X'_{ij}/}{n\, s_j}$$

** A megadott értékek legkisebb négyzet átlagokra vonatkoznak

XX. függelék. A 23 származás 5 kisérletben mért magasságára számitott fenotipusos stabilitás jellemzőinek egybevetése

Szárm. szám	r^2 x	Hajlás-szög x	Wricke ökovalenciája	"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°	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°	0.651	U 3,111	0.990	566

xA kölcsönhatás mértéke és az ökológiai távolság között számitott regresszió ill. korreláció.

U = "labilis" származások S = stabil származások

Szignifikancia szintek: ° = 10 %; x = 5 %; xx = 1 %; xxx = 0,1 %

XXI. függelék. Vezér- és oldalhajtások mérete és az első pereszlen ágai hajlásszöge /vizszintessel bezárt szög/
Kámoni származási mintaterület, 1982
A származások csoportositása a 6. ábra szerint

Származás azonositási száma, helye	Vezérhajtás hossza /cm/	Vezérhajtás átm. /mm/	Oldalhajtások száma /db/	Oldalhajtások hossza /cm/	Átlagos átmérő /mm/	Ágszög /°/
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 Çataçik /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 Rosszoni	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 elszineződés, a rügyfenológia és a tükarcgomba-érzékenység változatossága a kámoni származási mintaterületen
/A származások csoportositása a 6. ábra szerint/

Szám	Származás helye	Szinárnyalat /febr./	Rügy - fakadás 1981.IV.10.	Rügy - képzés 1976.IX.6.	Lophodermium érzékenység
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	Szvesszk	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	Ruciane /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/, mig a rügyképzést százalékban adjuk meg /a felvétel időpontjában rügyet képzett csemeték aránya/.

A Lophodermium-fertőzöttség bonitáló skálája: 0 = letális, 6 = tünetmentes.

XXIII. függelkék. Az aktiv növekedés befejezésének folyamata /rügyképzés/ az 1982-es IUFRO kisérletben és néhány egyidejüleg vizsgált populációban

Felvétel: 1982 ősz, Kámon

Nyt. szám	Származás helye	Földrajzi szél.	Földrajzi hossz.	Rügyet képzett csemeték százaléka a felvételkor 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	Miłomlyn	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	Çataçik	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 kiegészitve/

Származási övezet	Giertych-Oleksyn, 1981	Timofejev 1974	Fomin 1940	Obnovlenszkij 1951	Patlaj 1965	Wright és tsai 1976	Teich, Holst 1970	Hażai hasznositás szempontjából
Észak-Oroszország, Ural	--	-	--	-	-	-	-	--
Északnyugat /Bjelorusszia/	-		o	o	-	-		-
Déli Baltikum és K.-Lengyelország	+		+	o	+	+		o
Délnyugat-Ukrajna	++			+	++	++	++	+
Közép-Oroszország	+	+	+					-
Közép-Lengyelország	o		+	+	++			o
Délközép-Oroszország	-	o	+	+	++			-
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[x]
J	0,800	,363	,120	-,309	-,706	,614	-,622	,577	,536	,642	,284	,620	-,420
F		-,169	,579	-,709	-,839	,812	-,822	,797	,455	,859	,438	,699	,738
Cs			-,711	,520	,115	-,138	,167	-,294	,288	-,171	-,184	-,084	-,645
Ju				-,821	-,619	,620	-,576	,749	,064	,689	,415	,351	,624
Ész					,715	-,692	,750	-,724	-,148	-,742	-,557	-,540	-,746
RF						-,801	,762	-,818	-,357	-,811	-,504	-,598	-,416
Hll							-,808	,836	,647	,945	,465	,715	-,204
RK								-,755	-,431	-,848	-,475	-,578	-,686
SZ									,396	,885	,534	,534	,749
L										,536	,205	,612	,255
V											,508	,697	,185
O												,400	,244
Á													-,352

Szignifikancia:	P =	5 %	1 %	0,1 %
	r =	0,320	0,420	0,520
tühosszra:	r =	0,580	0,710	0,820

[x]a tühosszt csak 12 származásban mértük

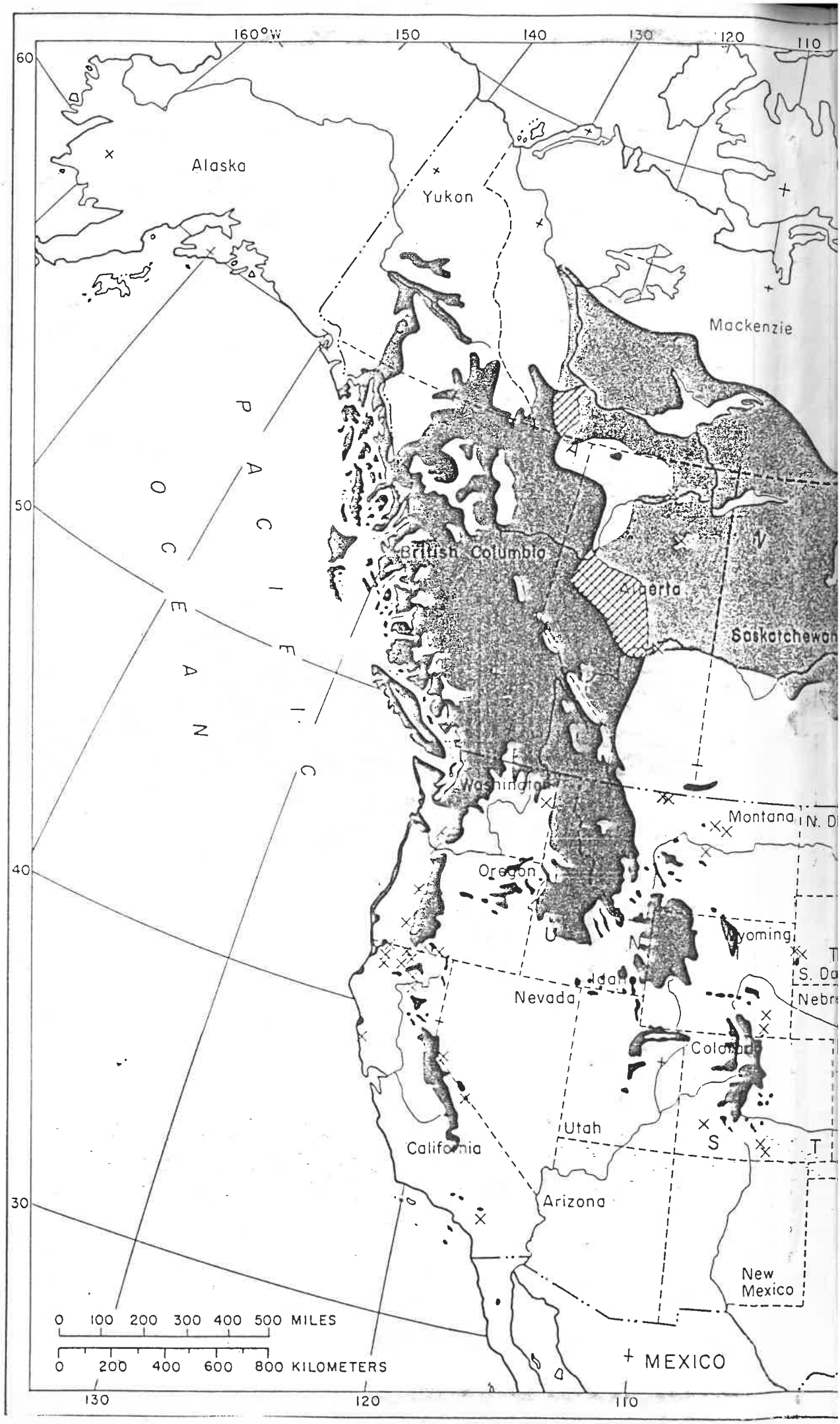
Jelmagyarázat:

J = januári átlaghőm. /°C/
Cs = csapadék /mm/
Ész = északi szélesség
Hll = ll é. kori magasság
SZ = téli tüszin
V = vezérhajtás hossz
Á = ág hajlásszög

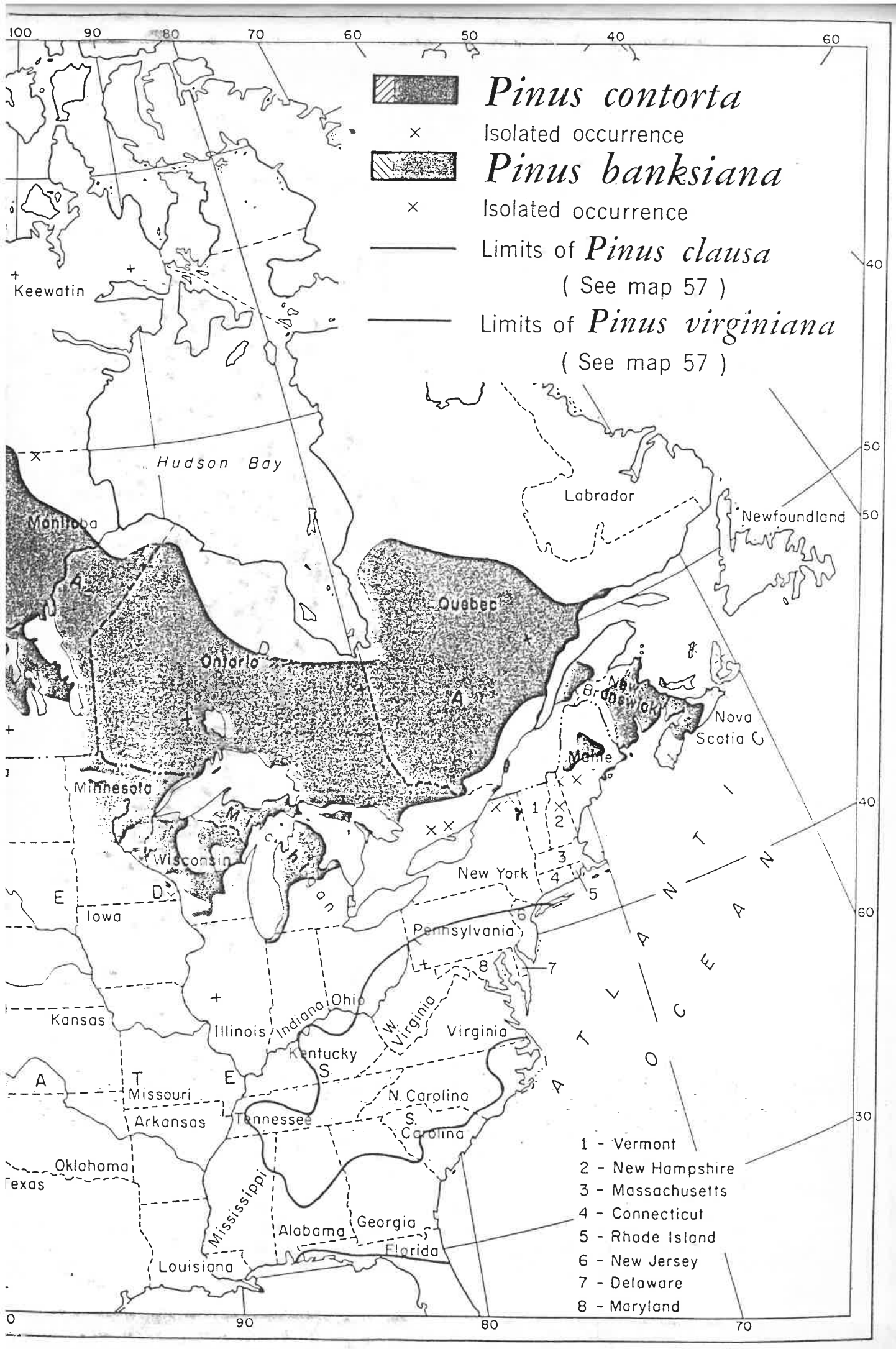
F = fagymentes napok száma
Ju = juliusi átlaghőm. /°C/
RF = rügyfakadás
RK = rügyképzés
L = Lophodermium rezisztencia
O = oldalágak száma
T = tühossz

B/ A ll é. kori magassági és a klimatényezők lineáris és másodfoku regressziós paraméterei

Tényező	Januári átl. hőm. /°C/	Fagymentes napok sz.	Csapadék /mm/	Juliusi átl. hőm. /°C/	Északi szélesség /decim.°/
Egyszerü 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,


Pinus contorta
Isolated occurrence
Pinus banksiana
Isolated occurrence
Limits of Pinus clausa
(See map 57)
Limits of Pinus virginiana
(See map 57)
Keewatin
Hudson Bay
Labrador
Newfoundland
Manitoba
Quebec
Ontario
New Brunswick
Nova Scotia
Maine
Minnesota
Wisconsin
New York
Iowa
Pennsylvania
Kansas
Illinois
Indiana
Ohio
W. Virginia
Virginia
Kentucky
Missouri
Arkansas
Tennessee
N. Carolina
S. Carolina
Oklahoma
Texas
Mississippi
Alabama
Georgia
Florida
Louisiana
ATLANTIC OCEAN
1 - Vermont
2 - New Hampshire
3 - Massachusetts
4 - Connecticut
5 - Rhode Island
6 - New Jersey
7 - Delaware
8 - Maryland