

Doktori (PhD) értekezés

Nagy László

**Éghajlati alkalmazkodóképesség és válaszreakció
előrejelzése erdeifenyő (*Pinus sylvestris* L.) populációkon**

Sopron

2009

PhD 204

**ÉGHAJLATI ALKALMAZKODÓKÉPESSÉG ÉS VÁLASZREAKCIÓ
ELŐREJELZÉSE ERDEIFENYŐ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) POPULÁCIÓKON**

Értekezés doktori (PhD) fokozat elnyerése érdekében
a Nyugat-Magyarországi Egyetem Roth Gyula Erdészeti és Vadgazdálkodási Tudományok
Doktori Iskolája

Erdei ökoszisztémák ökológiája és diverzitása programja

Írta:
Nagy László

Témavezető: Dr. Mátyás Csaba

Elfogadásra javaslom (igen / nem)

(aláírás)

A jelölt a doktori szigorlaton % -ot ért el,

Sopron

.....
a Szigorlati Bizottság elnöke

Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslom (igen /nem)

Első bíráló (Dr.) igen /nem

(aláírás)

Második bíráló (Dr.) igen /nem

(aláírás)

(Esetleg harmadik bíráló (Dr.) igen /nem

(aláírás)

A jelölt az értekezés nyilvános vitáján.....% - ot ért el

Sopron

.....
a Bírálóbizottság elnöke

A doktori (PhD) oklevél minősítése.....

.....
Az EDT elnöke

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés és célkitűzések.....	6
1.1. Előzmények.....	7
1.2. Célkitűzések.....	8
2. Irodalmi áttekintés.....	9
2.1. A klimatikus alkalmazkodás alternatívái.....	9
2.2. Erdeifenyő származási kísérletek.....	10
2.3. A klímaváltozás hatásainak becslése származási kísérletek adatai alapján.....	12
2.4. A fenotípusos stabilitás értékelése regressziós modellekben.....	15
3. Anyag és módszer.....	17
3.1. Erdeifenyő származási kísérletek.....	17
3.1.1. Mintavétel.....	17
3.1.2. A vizsgált kísérletek.....	18
3.1.3. Növekedési adatok.....	22
3.2. Éghajlati adatok.....	23
3.2.1. Alapadatok.....	23
3.2.2. Származtatott adatok.....	23
3.3. Statisztikai feldolgozás.....	25
3.3.1. A kísérletek termőképességének meghatározása.....	26
3.3.2. Válaszregressziók.....	26
3.3.3. Teljesítmény-elemzés, a fenotípusos stabilitás vizsgálata.....	27
4. Eredmények és megvitatásuk.....	27
4.1. Növekedési tulajdonságok változatossága.....	27
4.2. A kísérletek termőhelyének minősége.....	28
4.2. Az adaptív válasz és a klimatikus tényezők kapcsolata.....	31
4.3. A fenotípusos plaszticitás változatossága.....	39
4.4. A klimatikus adaptáció modellezésének korlátai.....	44
4.5. A megközelítés és az eredmények alkalmazhatósága.....	46
5. Összefoglalás.....	47
6. Tézisek.....	49
7. Köszönetnyilvánítás.....	51
8. Felhasznált irodalom.....	52
9. Ábra- és táblázatjegyzék.....	58
10. Mellékletek (CD).....	60

Összegzés

Éghajlati alkalmazkodóképesség és válaszreakció előrejelzése erdeifenyő (*Pinus sylvestris* L.) populációkon

Az erdeifenyő elterjedési területének jelentős részét lefedő, 37 kísérletből álló, 145 közép- és kelet-európai, valamint ázsiai erdeifenyő származást tartalmazó kísérlethálózatban mért növekedési adatok felhasználásával vizsgáltam a fafaj klimatikus adaptációjának kérdéskörét.

Elemzéseim során megerősítést nyertek e növényanyag korai értékelése során levont következtetések az adaptív bélyegek változatosságával kapcsolatban. A populációk között kimutatott klinális változatosság elsősorban hőmérsékleti faktorok által uralt, míg a csapadékviszonyok szerepe másodlagos. A klimatikus környezet hatása a populáción belüli változatosság alakulására nem volt kimutatható.

A származási kísérletek tényadatainak felhasználásával regressziós modelleket hoztam létre éghajlati változások által kiváltott adaptív válasz tanulmányozására. A származási helyről a kísérletbe való áttelepítés során fellépő változásra adott reakciók kialakításában is elsősorban hőmérsékleti jellegek domináltak. A csapadékviszonyok szimulált változásának hatása alárendelt, a megvilágítás hosszának változására adott reakció a vizsgált kísérletekben és növényanyagon nem volt kimutatható.

Bebizonyosodott, hogy az indukált válaszok a fajon belül nem egységesek. Egy adott hatásra populációk csoportjai egymástól gyökeresen eltérően reagálhatnak fenotípusos plaszticitásuk és alkalmazkodottságuk függvényében.

Hat, a hazai körülményekhez hasonló viszonyok között létesített kísérletben mért adatok alapján 15%-ot elérő növekedés-visszaesést becsültem egy 2 °C mértékű éves átlaghőmérséklet-emelkedés hatásaként az érintett erdeifenyő populációkra. Tekintve, hogy a származási kísérletek létesítésének eredeti koncepciójából következően szélsőséges termőhelyekre nem kerültek kísérletek, a toleranciahatár vizsgálatára nem nyílt lehetőség.

Az adaptív bélyegek változatossága körében végzett vizsgálatokkal analóg módon, éghajlati és növekedési adatokból képzett regressziós függvények segítségével tártam fel a vizsgált populációk fenotípusos plaszticitásának változatosságát, mutattam be annak földrajzi mintázatát és ökológiai meghatározottságát.

A hazai környezetben legjobban teljesítő, illetve a kívánatos mértékű plaszticitást hordozó populációk jellemzően mérsékelt kontinentális hatás alatt álló régiókban – az ukrán sztyepp- és erdősztyepp-vidéken, Dél- és Nyugat-Oroszországban – lelhetők fel.

Kulcsszavak: adaptáció, erdeifenyő, klímaváltozás, válaszregresszió, fenotípusos plaszticitás, toleranciahatár, származási kísérlet

Abstract

Climatic adaptability and plastic response to climate change in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations

Transfer analysis have been carried out in 37 Eurasian provenance tests with 145 populations covering the majority of the species distribution from Central Europe to East-Asia in order to assess the genetic potential of plastic response to the projected climate change.

The results supported the conclusions on variability of adaptive traits drawn using juvenile data sets. Clinal variability was detectable regarding between population variation of growth characters. The cline was primarily determined by thermal factors, while the role of precipitation was inferior. Within population variation did not follow climatic patterns.

Regression analyses based on common garden test data sets were conducted to assess the effect of climatic change and the induced response of populations. The growth traits of the populations in changed environments of the tests can be interpreted as a simulation of the projected climate change on the original site. The reactions of the populations were basically determined by changes in temperature factors. The influence of changes in precipitation remained moderate again, while the effect of light climate was not detectable.

The results indicated that the responses of populations in different parts of the species distribution range are divergent, as different climatic effects exert their selection pressure. Notable reduction of growth totalling up to 15% was estimated as a result of 2 °C change in mean annual temperature in drought stress sites. Due to the nature and the original concept of provenance experiments, the test sites do not cover extreme conditions, so the data set did not allow extending the investigations to the drought stress tolerance limits.

Joint regression analysis indicated remarkable variation in phenotypic plasticity between Scots pine populations. Low level of plasticity and special adaptedness to harsh conditions was found in case of boreal and East-Siberian provenances. Populations from moderate continental climate – South and West-Russia, The Ukraine – show favourable plasticity and adaptability to climatic changes.

Keywords: adaptation, climate change, response regression, plasticity, tolerance limits, common garden test, Scots pine

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉSEK

Az üvegház-hatású gázok növekvő légköri koncentrációjának valószínűsíthető globális hatásai széles körben ismertek. Az ebben a problémakörben felállított modellek az eddigi éghajlatváltozásokhoz képest jelentős ütemű felmelegedést, valamint a klimatikus anomáliák felerősödését és gyakoribbá válását jósolják globális szinten.

A kilencvenes évek végére elkészültek az első hazai, megfelelő felbontású, leskálázott modellek (MIKA – WANTUCHNÉ 1998, BARTHOLY – MATYASOVSKY 1998). Az előrejelzések szerint a változások a globális folyamatokkal azonos irányúak lesznek, azaz felmelegedés várható helyi szinten is. Ennek üteme legalábbis nem marad el a globális átlagtól, de nagy valószínűség szerint meghaladja azt az elkövetkező 70-100 évben (1. táblázat). A hőmérséklet emelkedését nem követi az éves csapadékmennyiség növekedése, ráadásul a csapadék-eloszlás a tenyészidőszaki csapadékmennyiség rovására változik. A jósolt folyamatokat tényadatokkal látszanak alátámasztani az 1901-2000. időszakra vonatkozó elemzések, amelyek az éves középhőmérséklet emelkedését, a csapadékmennyiség csökkenését (VARGA-HASZONITS 2003), a hőmérsékleti szélsőségek gyakoribbá válását (LAKATOS – SZALAI 2006) mutatták ki.

	Éves	Téli	Tavaszi	Nyári	Őszi
Középhőmérséklet-változás (°C)	1,4	1,3	1,1	1,7	1,5
szórás	0,3	0,3	0,3	0,4	0,5
Csapadékösszeg-változás (%)	-0,3	9,0	0,9	-8,2	-1,9
szórás	2,2	3,7	3,7	5,3	2,1

1. táblázat: 25 globális modell előrejelzése alapján valószínűsített hazai hőmérséklet- és csapadékváltozások a 2071-2100. időszakra, 1 °C globális változásra vetítve (BARTHOLY ET AL. 2006)

A hazai erdők jelentős része jelen viszonyaink között is a zárt erdőjellegetű vegetáció számára határhelyzetet jelentő éghajlati viszonyok között tenyészik az alsó erdőhatár közelében. Emiatt még egy csekély mértékű klímaingadozás – elsősorban a legfőbb hiánytényező, a vízellátottság tekintetében bekövetkező negatív változás – az erdei ökoszisztémát alkotó élőlények teljes körének létfeltételeit érintheti (FÜHRER – MÁTYÁS 2005, PARMESAN – YOHE 2003). Az utóbbi évtizedekben és napjainkban is tapasztalható tömeges erdőkárok előrevetítik azokat a nehézségeket, amelyekkel az erdőgazdálkodás szembesülhet a prognosztizált klímaváltozás hatására. A negatív hatások óhatatlanul kiterjedhetnek a

gazdálkodás biztonságára és jövedelmezőségére, alapvetően változtathatják meg annak eszköz- és feltételrendszerét.

Tekintve azt, hogy fafajaink evolúciós történetük leggyorsabban lezajló éghajlatváltozása előtt állnak, valamint hogy egy faj toleranciahatárai közelében élő populációi még akkor is jelentős klimatikus stressz alatt állnak, ha helyileg alkalmazkodottnak tekinthetők, a legfontosabb – ha nem egyedüli – természetes kompenzációs lehetőséget a fenotípusos plaszticitás jelenti (MÁTYÁS – NAGY 2005). E tényező szerepének várható felértékelődése szükségessé teszi a klímaadaptációs vizsgálatok kiterjesztését.

1.1. Előzmények

Az eurázsiai erdeifenyő-populációk klimatikus adaptációjának vizsgálata az alábbi, közelmúltban lezárult vagy éppen futó kutatási program témája vagy résztémája volt:

- Kelet-európai erdeifenyő-populációk adaptációs mintázatának vizsgálata hazai származási kísérletekben (FVM K+F 106-a/2001),
- Éghajlati bizonytalanság és a hazai erdőtakaró fenyegetettsége: hatás előrejelzés és felkészülés (Erdő-Klíma, NKFP 3B/0012),
- Stratégiák és technológiák az erdei ökoszisztémák és az erdőgazdálkodás klímaváltozáshoz alkalmazkodásának javítására (Erdő-Alkalmazkodás, NKFP 6-00047/2005).

Ezen programokban végzett munkám az erdeifenyő populációk adaptációs mintázatának feltárása, a mintázat létrejöttében szerepet játszó klimatikus faktorok vizsgálata, az éghajlatváltozás hatásának előrejelzése volt. E kutatásaimat disszertációm közvetlen előzményének, eredményeit disszertációm részének tekintem. A korábban (NAGY – MÁTYÁS 2001, MÁTYÁS – NAGY 2005, MÁTYÁS ET AL. 2007, 2009a, 2009b) közölt megállapításokat, eredményeket ezért helyenként az eredeti publikációra való hivatkozással közvetlenül a „4. Eredmények és megvitatásuk” fejezetbe átvesszem.

Fontos megjegyezni, hogy a korábbi kutatómunka során a populációk teljesítményére vonatkozó adatok nem, a vizsgálatokhoz használt klíma-adatbázis azonban több ízben módosításra – sajnos nem mindig fejlesztésre, javításra – került. Amennyiben korábbi adatot, illusztrációt változtatás nélkül használok fel, az éghajlati adatok forrását külön jelzem, minden ellenkező esetben a „3. Anyag és módszer” fejezetben ismertetett Worldclim adatbázis áll az elemzések mögött.

1.2. Célkitűzések

Munkám alapvető célja volt, hogy a származási kísérletekben mért adatok alapján

- vizsgáljam az erdeifenyő, mint teszt-fafaj fajon belüli adaptív változatosságát,
- feltárjam e változatosság földrajzi-ökológiai mintázatát,
- a tényadatokra építve meghatározom a változatossággal kapcsolatba hozható éghajlati tényezők körét és hatását,
- a feltárt összefüggések segítségével olyan, tényadatokra építő modellt dolgozzak ki, mely felhasználható a klímaváltozás hatásainak prognosztizálására;
- meghatározom azon populációk körét, amelyek fenotípusos stabilitásuk révén a kedvezőtlen irányú változásokat ésszerű mértékű veszteség mellett kompenzálni képesek.

Az adaptív tulajdonságok kontrolljának vizsgálatára – a származási kísérletekben mért adatok mellett – elvi lehetőséget kínál az alkalmazkodást szabályozó genetikai háttér molekuláris markerezési eljárásokkal történő feltárása. A rendelkezésre álló markerezési technológiák azonban ismeretlen, vagy legfeljebb korlátozott adaptív értékkel bíró, semleges markereket, vagy éppen erősen konzervatív nukleinsav-szekvenciákat céloznak. A vizsgált növényanyag egy részét, 20 származást mintáztam a közelmúltban ČELEPIROVIĆ ET AL. (2009) elemzése számára. A vizsgálat a kelet-európai erdeifenyő populációk mitokondriális DNS-ének nad1 B/C intronjában nem mutatott ki változatosságot.

Tekintve, hogy a vizsgált származásokat illetően további molekuláris genetikai elemzések eredményei nem álltak és állnak rendelkezésre, kutatásaimat csak a terepi kísérleti adatokra alapoztam. Megjegyzendő ugyanakkor, hogy a vizsgált növényanyag körében elvégzett esetleges jövőbeni molekuláris vizsgálatok eredményei azonnal összekapcsolhatók lennének munkám eddigi eredményeivel.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A klimatikus alkalmazkodás alternatívái

Fafajaink közismerten extrém hosszú élet- és generációs ciklusú, helyhez kötött élőlények. Időbeli és térbeli immobilitásuk következtében a kedvezőtlen hatások elől való kitérés lehetősége korlátozott. A környezeti inhomogenitás kezelésére szolgáló stratégiájuk nem is a gyors helyváltoztatáson, hanem az akár szélsőséges viszonyok tűrésén, az azokhoz való alkalmazkodáson alapul, aminek bázisát a fenntartott, kimagaslóan magas genetikai változatosság szolgáltatja.

A klímaingadozásra adott válasz ökoszisztéma- illetve fajszinten a pollen- és magterjedés által zajló migráción alapulhat. A posztglaciális migráció lefolyása, dinamikája öslényntani leletek alapján jól dokumentált számos faj esetében (DAVIS 1981, BRUBAKER 1986). HUNTLEY (1991) kimutatta, hogy az utolsó jégkorszakot követő hirtelen felmelegedés során a migrációs ráták általában elmaradtak az éghajlati változások ütemétől. Ez azt valószínűsíti, hogy a klímaváltozások során az adott faj, vagy annak populációi nem képesek lépést tartani annak a klimatikus környezetnek az áthelyeződésével, amihez alkalmazkodottnak tekinthetők. Tekintve, hogy a mérsékelt övi erdők jelentős része humán hatással érintett, fragmentálódott, az aktuális migrációs ráták a jégkorszak utániaktól minden bizonnyal elmaradnak (HONNAY ET AL. 2002). Fossilis pollenadatok alapján DAVIS – SHAW (2001) az erdeifenyő Észak-Európa felé irányuló visszatelepedésének sebességét évi 1,5 kilométerre becsüli és rámutat, hogy az előre vetített klímaváltozás ütemének követéséhez ennél gyorsabb migráció volna szükséges.

Populáció-szinten az adaptáció a szelekció révén zajlik. A klimatikus faktorok által hajtott szelekció hatékonyságát általában nem szokás vitatni, azonban esetenként lassúsága miatt alárendelt szerepet játszik az alkalmazkodottság elérésében. A változások jelenleg feltételezett üteme mellett egy generáció (jó közelítéssel 100 év) alatt beálló változásokhoz való alkalmazkodottság eléréséhez akár 10-15 generáció is szükséges lehet (BRADSHAW 1991, REHFELDT ET AL. 2002, SAVOLAINEN ET AL. 2004).

Az egyedszintű válaszreakció kialakításában főszerepet a fenotípusos plaszticitás – azaz egyazon genotípusból egymástól eltérő fenotípusok környezetfüggő expressziója – játssza. A szűkebb értelemben vett fenotípusos plaszticitás az adott genotípusból változó, vagy éppen változatos környezet hatására kifejeződő fenotípusok lehetséges terjedelmét fejezi ki (GAUSE 1947). A plaszticitás mértékétől függően a genotípus képes a környezetében beálló változásokhoz gyorsan, genetikai változások nélkül alkalmazkodni és eltérő fenotípusok

sorozatát kialakítani (reakciónorma, SCHMALHAUSEN 1949). A plaszticitás genetikailag meghatározott (ERIKSSON 1991), mértéke pedig kijelöli azokat a környezeti szélsőségeket, melyeken belül az adott egyed vagy populáció létezni képes. Az egyedszintű reakciók kialakítását epigenetikus hatások (after effects, genetic imprinting) befolyásolhatják. Boreális lucfenyő populációk esetében a korai egyedfejlődés (megporzás, embriogenezis) folyamán elszenvedett környezeti hatások a populáció adaptív tulajdonságait tartósan képesek voltak befolyásolni (SKRØPPA – JOHNSEN 2000).

A válasz kialakítását természetesen egyik mechanizmus sem önmagában végzi el, hiszen a változással szembesülő rendszer minden szerveződési szinten reagál. Stabil és/vagy optimumhoz közeli környezetben a plaszticitás szerepe alacsony. A generációs idővel egybevethető időskálájú, gyors változások esetén azonban a változásokkal sem a migráció – melynek lehetséges üteme még természetes, humán befolyástól mentes környezetben sem éri el a változások gyorsaságának nagyságrendjét –, sem a genetikai alkalmazkodás nem tart lépést, a plaszticitás evolúciós szerepe megnövekszik (BRADSHAW 1965) és gyakorlatilag az egyetlen természetes kompenzációs mechanizmus marad. Különösen igaz ez a toleranciahatárok közelében, erős klimatikus stresszhelyzetben tenyésző populációk esetén (MÁTYÁS – NAGY 2005).

2.2. Erdeifenyő származási kísérletek

Az erdészeti nemesítés klasszikus eszköztárába tartozó származáskutatás eredeti célja azon populációk, származási körzetek azonosítása, amelyekből a termesztési céloknak leginkább megfelelő, kedvező tulajdonságokat hordozó szaporítóanyag nyerhető. Ennek érdekében az eltérő földrajzi-ökológiai környezetből származó populációk teljesítményét közös kísérletben, homogénnek tekinthető termőhelyen hasonlítják össze. Tágabb értelemben a származási kísérletek célja az, hogy a fenotípusos változatosságot egymással kölcsönhatásban kialakító genetikai és környezeti faktorokat egymástól elkülönítve vizsgálhassuk. Ennek megfelelően a közös tenyészkeretekbe kiültetett származások viselkedése alapot nyújthat az adaptív tulajdonságok változatosságának vizsgálatára.

Az első erdeifenyő származási kísérletet 1820-ban létesítette Louis de Vilmorin mintegy 40 kezeléssel. Noha a kísérlet technikai szempontból közel sem volt tökéletes – nem tartalmazott ismétléseket, továbbá a maggyűjtés ellenőrizetlen, a származások dokumentálása hiányos volt –, eredményei előrevetítettek egy, azóta többször igazolt megállapítást, a balti származások fölényét növekedési tulajdonságok terén. A korai kísérletek már értékelhető

összefüggéseket mutattak ki: az atlantikus klímahatással érintett származások növekedése jónak, ellenállóképessége (akár abiotikus faktorokkal, akár gombafertőzésekkel szemben) gyengébbnek bizonyult a kontinentális származásokénál, illetve fordított arányosságot igazoltak a koronaméret és a faanyag sűrűsége között (GIERTYCH 1991).

Az első nemzetközi kísérlethálózat (IUFRO 1907) eredményei már kimutatták a közép-európai, síkvidéki származások fölényét, illetve a marginális populációk termőhelytől függetlenül nyújtott gyenge növekedését. A szintén jól teljesítő belga és holland származások vélhetőleg domesztikált populációk, eredeti származási helyük a Rajna-vidék vagy a Baltikum lehet (GIERTYCH 1979). Az 1910-1916. között létesített, ún. Ogievskij-kísérletek még mindig ismétlés nélküliek voltak, de már lefedték az erdeifenyő áréájának jelentős részét, annak ellenére, hogy a mintázás csak Oroszországra terjedt ki. Az eredetileg 42 származást és 20 kísérletet tartalmazó hálózatból fennmaradt 8 kísérlet adatai alapján elmondható, hogy a helyi származások mindenhol a legjobb növekedésűek között vannak. A Minszk, Csernyigov, Mogiljev környékéről származó, valamint a balti populációk teljesítménye kimagasló volt, a boreális populációk csak származási helyük környékén mutattak elfogadható növekedést. A stabil teljesítményt nyújtó populációk Nyugat-Oroszországból, valamint a tajga és az erdőssztyepp között Moszkvától Szamara környékéig húzódó lombegyes erdővből származtak. (GIERTYCH – OLEKSYN 1981, OLEKSYN – GIERTYCH 1984).

A fenti megállapításokat alátámasztják az 1938-as IUFRO széria eredményei is. A legjobb növekedést a kontinentális hatás alatt álló közép-európai, síkvidéki populációk nyújtották, különösképpen jól teljesítettek minden termőhelyen a lengyel származások. A hegyvidéki származások tőlük elmaradó növekedést mutattak. A boreális övet reprezentáló kezelések jelentősek elmaradtak az átlagtól, 2 szélességi fokot meghaladó déli irányú áttelepítés esetében már rendre elmaradtak a többi származás növekedésétől (GIERTYCH 1979, HARKAI – MÁTYÁS 1981, DANUSEVIČIUS 2001).

A fenti eredményeket már figyelembe vették az E. P. Prokazin vezetésével létesített kísérlethálózat tervezése során. Tekintve, hogy munkám alapját e kísérletek adták, részletes ismertetésüket a későbbi fejezetekre hagyom.

Bialobok és Mátyás javaslatára ismét egy kontinentális léptékű mintázásra került sor 1981-ig bezárólag. Az eredeti koncepció szerint a mintázandó származások hozzávetőlegesen a 20. hosszúsági, valamint az 58. szélességi fokra illeszkedő egy-egy transzektből kerültek volna ki. Sajnálatos módon az észak-déli szélsőségeket képviselő finn és spanyol minták végül nem kerültek begyűjtésre. Az 1986-ban telepített kísérletek egyikének (Bensheim, Németország) korai értékelését közli STEPHAN – LIESEBACH (1996). Eredményeik bemutatják,

hogy a helyi és a lengyel származások teljesítménye eléri a domesztikált populációkét (Groenendaal, Pornóapáti). A növekedési erély a földrajzi hosszúsággal, a *Brachyderes incanus*-károsítás a földrajzi szélességgel negatívan korrelált.

A klimatikus adaptáció vizsgálatának igénye fokozottan merül fel, ha egy gazdaságilag fejlett régióban, egy gazdaságilag fontos faj egy jelentős terjedelmű klin mentén közel kerül toleranciahatáraihoz vagy eléri azokat. Nem véletlen, hogy a kérdéssel foglalkozó klasszikus, inspiráló hatású munkák (pl. LANGLET 1936, 1963), valamint az utóbbi idők összegző jellegű publikációi (SAVOLAINEN – HURME 1997, ERIKSSON 2009, de akár korábban is: LANGLET 1971) skandináv szerzőktől láttak napvilágot. Az ottani áttelepítési kísérletek alapvetően az elterjedés hideg oldala speciális problémáinak – fagyűrűs, termőképesség alakulása, a magas szélességeken fokozottan jelentkező fotoperiodikus hatás – vizsgálatát célozták, így számunkra másodlagos jelentőségűek (CAMPBELL 1974).

2.3. A klímaváltozás hatásainak becslése származási kísérletek adatai alapján

Viszonylag korai a felismerés, miszerint a feltételezett klímaváltozás a boreális öv erdeinek fatermőképességének növekedését, azaz a gazdasági potenciál bővülését idézheti elő (VAN KOOTEN – ARTHUR 1989). A későbbi, áttelepítési kísérletek adatain alapuló vizsgálatok azonban kimutatták, hogy a pozitív hatások által érintett populációk köre eléggé korlátozott lehet.

Huszonhat, jórészt skandináv származás felhasználásával létesített erdeifenyő kísérlethálózat adatainak elemzése kimutatta, hogy az extrém északi populációk esetében a hőmérsékleti paraméterek javulásával (növekedésével) mind a magassági, mind pedig az átmérő-növekedés egyértelműen fokozódott. Ugyanakkor a növekedés gyorsulásának korlátozottsága is kimutatható volt: a változás mértéke a déli irányú áttelepítés távolságával arányosan csökkent, azaz a környezeti feltételek javulását a szélsőséges viszonyokhoz alkalmazkodott populációk csak egy bizonyos határig képesek kihasználni (PERSSON – BEUKER 1997, PERSSON 1998). BEUKER (1994) lucfenyő és erdeifenyő kísérletekben folytatott vizsgálatai hasonló eredményre vezettek. Az éves hőmérséklet-összeg növekedésének jótékony hatása az elterjedés északi határáról származó populációk esetében volt a legnagyobb, ugyanakkor egyes, Finnország déli részét reprezentáló származások esetében már a magassági növekedés visszaesését is megfigyelte.

PERSSON – BEUKER (1997) elemzései kimutatták, hogy a földrajzi szélesség hatása egyértelműen a hőmérsékleti faktorokon keresztül érvényesül. A hőmérséklet-összeget nem

érintő populáció-áthelyezés nem befolyásolja a teljesítményt, a fotoperiodikus hatás pedig elenyésző még az északi származások, kísérletek esetében is.

A klímaváltozás hatásának regressziós modellek segítségével történő elemzésének közvetlen előzménye volt MÁTYÁS (1987) és MÁTYÁS – YEATMAN (1987) által bevezetett és használt „ökológiai távolság” definiálása, mely a származási hely és a kísérlet helye közötti klimatikus eltérés egy paraméterrel való kifejezését tette lehetővé. Az így alkotott független változó és több kísérletben mért kezelésenkénti átlagos magasságok lehetővé tették klímaspecifikus regressziós felületek létrehozását, melyeket eredetileg a nemesítési és származási körzetek objektív lehatárolásához tartottak alkalmasnak. MÁTYÁS – YEATMAN (1992) eredményei rávilágítottak arra, hogy a magassági növekedés populációk közötti változatossága erős távolsági génáramlásra utaló, nem túl határozott klin jellegűt mutat és elsősorban hőmérsékleti faktorok által meghatározott. A csapadékelátottság szerepe alárendelt. Hasonlóan gyenge, tengerszint feletti magassággal összefüggő klinről számol be *Larix occidentalis* esetében REHFELDT (1995). A származások közötti változatosságot e fafaj esetében is elsősorban hőmérsékleti paraméterek határozzák meg, csakúgy, mint további vörösfenyő fajok (*Larix sukaczewii*, *L. sibirica*, *L. gmelinii*) áttelepítési kísérleteiben (REHFELDT ET AL. 1999).

Fraxinus americana származási kísérletekben egyértelmű észak-déli differenciálódást mutattak ki a mintázott populációk között mind a stabilitás, mind pedig az áttelepítésre adott válasz mértéke tekintetében. A teljesítmények stabilitása a származási hely földrajzi szélességével fordított arányban csökkent, azaz a déli ökotípus teljesítményét az áttelepítés kevésbé befolyásolta, mint az északiét (ROBERDS ET AL. 1990).

Az ökotávolság-koncepció alkalmazásának, kiterjesztésének tekinthető MÁTYÁS (1994) – és ezzel időben nyilván nem véletlenül egybeeső SCHMIDTLING (1994) – felismerése, miszerint a származási helyről a kísérletbe áttelepített populáció tulajdonképpen egy nagyon gyors klímaváltozást él át, melynek eredője a két helyszín ökológiai távolsága, valamint ez a változás felhasználható egy, a származási helyen bekövetkező klímaváltozás szimulációjára.

MÁTYÁS (1994), majd később MÁTYÁS ET AL. (2007) kimutatta, hogy a banks-, erdei- és lucfenyő populációk reakciója nem egyöntetű, függ a populáció elterjedési területen belül elfoglalt helyétől. Az utóbbi tanulmány a hazai viszonyok között feltételezett 2 °C-os felmelegedés esetén 10%-ot elérő visszaeséssel számol.

SCHMIDTLING (1994) *Pinus taeda* és lucfenyő kísérletek adatai alapján az éves középhőmérséklet 4 °C-os emelkedése esetére 5-10 %-os veszteséget prognosztizált a magassági növekedés tekintetében.

CARTER (1996) 5-5 észak-amerikai fenyő- és lombos fajra kiterjedő vizsgálatai feltárták, hogy a hőmérsékleti faktorok hasonlóan befolyásolják a populációk magassági növekedésének alakulását eltérő szaporodási stratégiájú és termőhely-igényű fajok esetén is. Nyolc faj esetében az éves átlagos minimum-hőmérséklet növekedésével a helyi származásokhoz viszonyított, relatív magassági növekedés csökkenése volt kimutatható.

A koncepció felé az ezredforduló után fordult újra jelentős érdeklődés, mikor a valószínűsített klímaváltozás hatásainak tárgyalása széleskörű tudományos és médiafigyelmet kapott. Hazai körökben 3 tesztfafajra, az erdeifenyőre, a lucfenyőre, később a bükkre készültek el regressziós modellek (NAGY – MÁTYÁS 2001, MÁTYÁS – NAGY 2005, MÁTYÁS ET AL. 2007, MÁTYÁS ET AL. 2009c).

REHFELDT ET AL. (2002, 2003) által közölt modell szerint a klímaváltozás rövidtávon negatív hatásokkal jár az erdeifenyő-populációk döntő többségére, ez alól csak az északi elterjedési határon élők jelentenek kivételt. Azonban a klímaoptimum több száz kilométeres, északkeleti irányú áthelyeződése, valamint a megváltozott körülményekhez történő alkalmazkodás révén hosszabb távon a változások eredője pozitív lehet. A változások üteme és az alkalmazkodás feltételezett sebessége közötti különbség miatt az alkalmazkodottság eléréséhez azonban a szerzők szerint akár 10-15 generáció is szükséges lehet, amennyiben az alkalmazkodás csak a természetes folyamatokra alapul.

Picea glauca kísérletekben a populáció származási helyétől függő reakciót mutatott ki RWEYONGEZA ET AL (2007). Alberta északi és középső, kontinentális hatással érintett régióiban létesített kísérletekben, ahol a hiánytényezőt a vízellátottság jelenti, a hőmérséklet emelkedése a túlélés és a növekedés drasztikus visszaesését eredményezi, míg a Sziklás-hegységben, az alacsony hőmérséklet által limitált termőhelyeken ugyanez a változás jelentős növekedésgyorsulással jár.

REICH – OLEKSYN (2008) eredményei megerősítik a korábbi következtetéseket. 1-4 °C-os hőmérséklet-emelkedés az észak-európai erdeifenyő-populációk esetében – ahol a populáció származási helyének éves átlaghőmérséklete nem haladta meg a 2 °C-ot – kis mértékben fokozta magassági növekedést és jelentősen csökkentette a mortalitást, míg a többi származás esetében a teljesítmény visszaesését eredményezte.

THOMSON – PARKER (2008) banksfenyőre kidolgozott modellje szerint a 40-60 éven belül bekövetkező felmelegedés a populációk klimatikus optimumának 2°-os, északi irányú eltolódását idézheti elő. Ez az északi, optimum alatti hőmérsékleti körülmények között tenyésző populációk esetében növekedésgyorsulást eredményezhet, míg az optimum közelében élő állományok esetén a hatás minden bizonnyal ellentétes irányú lesz. A déli

származások hűvösebb klímába telepítve teljesítettek jobban, a hőmérséklet emelkedése esetén drasztikus visszaesés, jelentős pusztulások valószínűsíthetők.

Az elemzések közös vonása, hogy (1) tesztfafajként kiterjedt areával rendelkező, az erőteljes génáramlás miatt nem túl határozott klin jellegű változatosságot mutató, (2) genetikai-nemesítési szempontból jobban kutatott fajokat alkalmaznak, (3) azok körében alapvetően hőmérsékleti paraméterek által meghatározott genetikai mintázatról számolnak be, ugyanakkor (4) a csapadékviszonyok hatását az előbbiekhöz képest mérsékeltnek ítélik, valamint (5) a válaszreakciók mértékében és irányában olykor jelentős fajon belüli változatosságot tárnak fel.

A hazai kutatás súlypontja az alsó erdőhatár közelében végbemenő adaptációs folyamatok és a fenotípusos stabilitás jelentőségének vizsgálata felé tolódott el érthető okokból (MÁTYÁS ET AL. 2009b, c), ugyanakkor az eredmények sikerrel oldották fel a klímaváltozás hatásainak egymással ellentétes irányú prognosztizálása (boreális régió: növekedésgyorsulás, szárazsági erdőhatár: jelentős teljesítmény-csökkenés, esetenként jelentős mortalitás bekövetkezése) közötti ellentmondást.

2.4. A fenotípusos stabilitás értékelése regressziós modellekben

A közvélekedés szerint a fenotípusos stabilitás regressziós, több kísérlet adatának együttes értékelését YATES – COCHRAN (1938) alapozta meg, ugyanakkor kevésbé közismert, hogy elsőként MOOERS (1921) javasolt lineáris regresszió alapuló megoldást, ami nem különbözött a fentitől: a kísérletek főátlagának függvényében vizsgálta a kezelések teljesítményét, majd egy, azokra illesztett regressziós egyenes meredekségét használta a stabilitás jellemzésére. A $b=1$ értéket kellően közelítő meredekséget – azaz azt az esetet, amikor egy adott kezelés teljesítménye a termőhely minőségét jellemző kísérleti főátlagokkal megegyezően változik kísérletről kísérletre – a széleskörű, jó adaptációs képesség indikátorának tekintették. Az ez alatti értékek magas stabilitást és a gyengébb termőhelyekhez való alkalmazkodottságot jeleznek: az adott kezelés a termőhely változására kevésbé érzékeny, ugyanakkor a környezeti feltételek javulását mérsékelttel képes csupán kihasználni. A $b>1$ értéket a kedvező termőhelyekhez való speciális alkalmazkodottságra utal, azaz a kezelés a termőhely változására fokozott mértékben reagál. Az ilyen genotípus vagy populáció okszerűen, magas hozamok mellett természetű számára kedvező termőhelyen, azonban a környezeti feltételek romlására fokozott érzékenységgel reagál, jelentős veszteségeket szenved.

Ugyanezt a technikát MANDEL (1961) gyökeresen eltérő kontextusban, laboratóriumok mérési eredményei megbízhatóságának tesztelésére használta. WRICKE (1962) bevezetette az ökovalencia értéket, amely a $b=1$ egyenestől való eltérések négyzetösszegeként határozott meg. FINLAY – WILKINSON (1963) a linearitástól való eltérés kezelésére, a regressziós kapcsolat linearizálása céljából a teljesítményadatok logaritmizációját javasolta, emellett az önmagában nem túl informatív stabilitás-indexet kiegészítette egy teljesítményre vonatkozó mutatóval, mégpedig az adott származás összes kísérletben nyújtott teljesítményének átlagával. A két stabilitás-paraméter alapján értelmezett optimális genotípus legalább átlagos teljesítményű és jó alkalmazkodóképességet mutat a vizsgált termőhelyeken.

Ezt a megközelítést finomította EBERHART – RUSSELL (1966) a fenti modell gyengéinek orvoslásával. A környezet – genotípus kölcsönhatás nemlineáris komponensének eltüntetése helyett az interakciót felbontották lineáris és nemlineáris hatásra. Az előbbit a már szokványosnak tekintett b érték, az utóbbit Wrickéhez hasonlóan a linearitástól való eltérések négyzetösszegével határozták meg, így kettő helyett három stabilitásparamétert kaptak. A linearitástól való eltérést a kezelés viselkedésének meghatározhatóságaként értékelték, alacsony σ^2 érték jól prognosztizálható teljesítményt sejtet. A teljesítményre vonatkozó paramétert a könnyebb értékelhetőség érdekében az adott kezelés összes kísérletben nyújtott átlagos teljesítményének és a kísérlet-sorozat főátlagának különbségeként határozták meg.

A széles körben elfogadásra és alkalmazásra került módszerhez VERMA ET AL. (1978) az optimális genotípus fogalmának átértelmezése kapcsán tett hozzáfűzést. Véleményük szerint a gazdasági szempontból kívánatos genotípus az átlagosnál gyengébb termőhelyeken magas stabilitást mutat, azaz a feltételek romlására kevésbé érzékeny. Az átlagosnál jobb termőhelyeken azonban képes az azokhoz való speciális alkalmazkodásra, azaz a körülmények javulását jól kihasználja. Ennek megfelelően a regressziót nem egyetlen egyeneshez, hanem két, egymást a $b=1$, $T_{\text{átlag}}$ pontban elérő félegyeneshez végezték. SILVA – BARRETO (1985) és CRUZ ET AL. (1989) ez utóbbi modellt javította azzal, hogy kidolgozta az alacsony elemszámú rész-elemzéseket is lehetővé tevő modellt.

MÁTYÁS (1987) származási kísérletek vizsgálata során használt fenotípusos stabilitás indexét a magassági növekedést leíró kétváltozós felülettől, mint modelltől való szórással standardizált eltérések összegét határozza meg. Noha az indexet az általam is vizsgált erdeifenyő-kísérletek adataira alapozta, eredményeink nehezen összevethetők, ugyanis a regressziós modellek független változói nem a kísérlet termőképességére vonatkozó főátlagok, hanem a termőhely klimatikus környezetére utaló paraméterek voltak.

OWINO (1977) *Pinus taeda* utódsorok fenotípusos stabilitását vizsgálta FINLAY-WILKINSON (1963), EBERHART-RUSSELL (1966) és WRICKE (1962) módszerével. Eredményei a vizsgált családok körében a jó termőhelyekhez való specifikus alkalmazkodást mutatnak, mindhárom módszer használatával.

Az általam vizsgált külföldi kísérletekben SHUTYAEV – GIERTYCH (1997, 2000) már közölt adatokat a fenotípusos plaszticitás mértékéről. Elemzéseik során azonban FINLAY – WILKINSON (1963) és EBERHART – RUSSELL (1966) módszereinek sajátos kombinációját használták. Az előbbiből az összefüggések linearitásának biztosítása – azaz a nemlineáris komponens eltüntetése – érdekében a növekedési adatok kétszeres logaritmizációját átvették, a transzformált adatokból határozták meg a b_i stabilitás-paramétereket. Szintén a logaritmizált, nem pedig az alapadatokból számolták az utóbbi módszer szerinti V_d értékeket, ami viszont épp a genotípus-környezet kölcsönhatás nemlineáris komponensének nagyságát lenne hivatott kimutatni. Véleményem szerint a linearításra „optimalizált” adatok felhasználásával képzett V_d paraméterek használhatóságát a fenti eljárás megkérdőjelezhetővé teszi. A fenotípusos stabilitás elemzésének megismétlését e bizonytalanság, valamint a vizsgálatba vont hazai kísérletek adatainak felhasználása indokolja.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

A származási kísérletek eredeti koncepciója, célja az egy adott termőhelyen legjobban teljesítő genotípus, populáció, szaporítóanyag-forrás felkeresése volt, azaz a származáskutatás elsősorban az alkalmazkodottság maximumát kereste. A hatékonyabb nemesítési módszerek és kutatási technikák elterjedésével jelentősége csökkent. A meglévő kísérlethálózat ugyanakkor jól használható, nagy mennyiségű adatot nyújthat ahhoz, hogy egy feltételezett klímaváltozás erdei fafajainkra gyakorolt hatásait felmérhessük. Az eredeti koncepciótól csak egy kicsit eltérve, a várható hatások modellezése során a vizsgálatok elsősorban az alkalmazkodóképesség keresésére, jellemzésére irányul.

3.1. Erdeifenyő származási kísérletek

3.1.1. Mintavétel

J. P. Prokazin koncepciója alapján és vezetésével az Össz-Szovjet Erdészeti és Meliorációs Kutatóintézet (VNIILM, Puskinó) a volt Szovjetunió teljes területére – azaz a korábbi származási kísérletekből rendre kimaradó szibériai erdeifenyő-populációkra is –

kiterjedő mintázást hajtott végre 1974-75-ben. A mintavételi hálózat meghatározása során fontos szempont volt, hogy a kiválasztott állományok

- feltételezhetően természetes eredetűek, autochtonok legyenek,
- fatermésük és minőségük legalább a környező állományok átlagát érje el,
- termőhelyük megfelelően reprezentálja a helyi viszonyokat.

A mintavételi hálózat sűrűsége nem volt egyenletes. Nyugat-Oroszország, Ukrajna és a Baltikum területén egy-egy magtétel által képviselt régió kiterjedése 2 szélességi fok és 4-5 hosszúsági fok, Oroszország európai részének északi-északkeleti oldalán 2-3 szélességi fok és 6-7 hosszúsági fok, míg Ázsiában 5-6 szélességi fok és 10-12 hosszúsági fok. A program során a tervezett 126 helyett csupán 113 minta begyűjtésére került sor. A mintázásra kiválasztott állományok egy részét kitermelve, döntött fákról folyt a maggyűjtés. Az eredeti kutatási koncepciónak megfelelően a visszamaradó állományt a kísérletek élettartamának megfelelően tartják fent referenciaként. Egyes mintavételi helyeken a begyűjtött mag egy részéből utódállományt létesítettek (SHUTYAEV – GIERTYCH 1997).

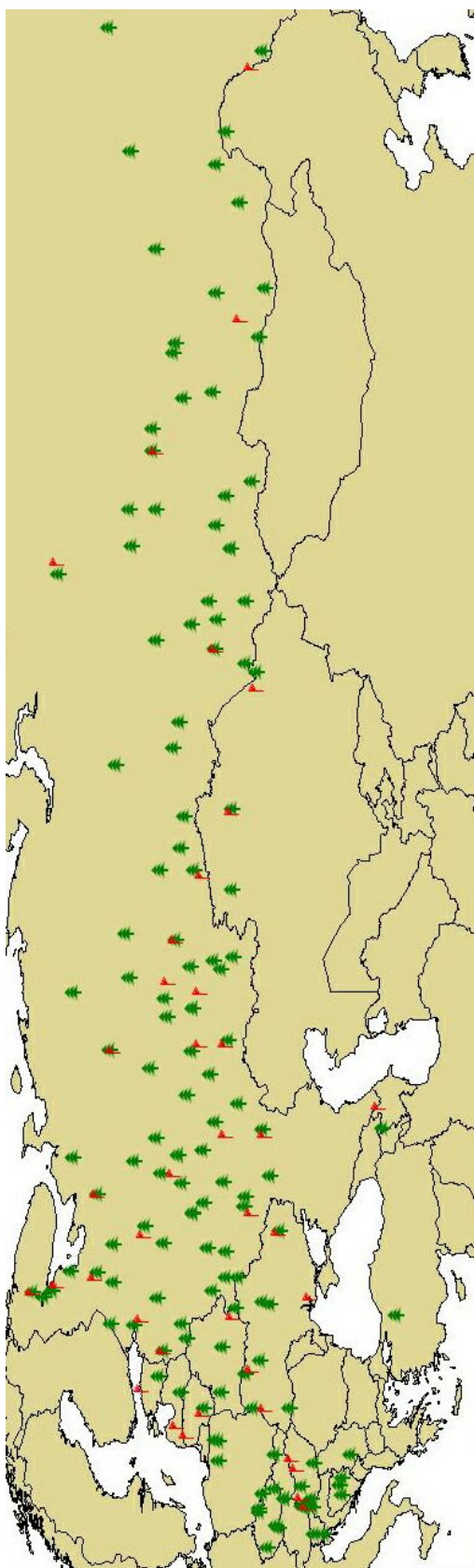
A két intézet közötti együttműködésnek köszönhetően VNIILM az Erdészeti Tudományos Intézettel 64 származás magmintáit osztotta meg kísérletek létesítése céljából. A hazai kísérletekben a szovjet anyagon kívül kihelyezésre kerültek keletnémet, belga, cseh, szlovák, lengyel, horvát, szlovén, bosnyák, török, illetve hazai származások is (HARKAI – MÁTYÁS 1981, MÁTYÁS 1981). Ennek köszönhetően elmondható, hogy a vizsgált hazai kísérletek nemzetközi összehasonlításban is kiemelkedően gazdag anyagot tartalmaznak. A vizsgált származások listáját terjedelmi okokból az 1. mellékletben közlöm.

3.1.2. A vizsgált kísérletek

A begyűjtött magtégeket felosztva a kísérletek létesítéséhez szükséges csemetét a kísérletek helyéhez közeli csemetekertekben nevelték meg. A kísérletek helyének (2. táblázat és 1. ábra) kiválasztásakor törekedtek arra, hogy a kísérlethálózat megfelelően fedje le az erdeifenyő állományok termőhelyi változatosságát. A talajelőkészítés és az ültetési technológia nem volt egységes. Ugyancsak nem egységesek a kísérletek a felhasznált származások tekintetében sem. Nincs olyan kísérlet, amely az összes populációmintát tartalmazza, sem olyan minta, ami teszterként mindegyik kísérletbe kiültetésre került. Az egyes kísérletek tervezése során előzetes információk alapján határozták meg a kísérletbe elhelyezendő származások körét (PROKAZIN 1972 cit. in: SHUTYAEV – GIERTYCH 1997), így a populációminták megoszlása nem tekinthető véletlenszerűnek. Az ültetési hálózat 2,5x0,75 m,

ID	Ország	Régió	Település	X	Y	ALT	DI	ND	KorD	HI	NH	KorH
Re	HUN		Recsk	20,12	47,93	203	5,75	64	16	442,68	64	16
Eh	HUN		Egyházashetye	17,12	47,17	134	5,48	84	16	395,88	84	16
Is	HUN		Isaszeg	19,40	47,58	212	5,42	84	23			
Ke	HUN		Kerkafalva	16,49	46,77	202	5,57	89	17	446,53	89	17
1	RUS	Murmanszk	Moncssegorszk	20,12	47,93	203	5,75	64	16	442,68	64	16
2	RUS	Arhangelszk	Pleszeck	17,12	47,17	134	5,48	84	16	395,88	84	16
3	RUS	Vologda	Cserepovec	19,40	47,58	212	5,42	84	23			
4	RUS	Komi	Korkerosz	16,49	46,77	202	5,57	89	17	446,53	89	17
5	RUS	Karélia	Csupa	32,95	67,85	131				33,39	35	14
6	RUS	Karélia	Medvezsjegorszk	40,40	62,90	105	2,89	26	15	189,67	26	15
7	RUS	Szentpétervár	Liszino	37,33	59,25	117	4,01	35	15	326,29	35	15
8	RUS	Pszkov	Pszkov	51,52	61,68	139	1,77	23	15	163,39	23	15
9	EST		Jarva	33,50	65,95	96				125,19	16	13
10	LTU		Kaziu-Ruda	34,05	63,00	145				92,56	45	13
11	BLR	Gomel	Lenino	25,50	59,52	25				91,13	45	11
12	UKR	Kerszon	Csurupinszk	23,58	54,75	74				71,95	41	5
13	UKR	Harkov	Izjum	37,50	49,00	137	90,52	42	15	361,27	42	15
14	UKR	Lvov	Szambor	24,00	50,00	259	5,29	33	20	258,76	33	11
15	RUS	Zsitomir	Olevszk	27,00	51,00	190	5,01	37	15	326,49	37	15
16	RUS	Vladimir	Kovrov	42,00	57,00	129	5,71	90	17	288,46	90	17
17	RUS	Voronyezs	Davidovka	39,00	51,00	127	3,98	86	17	244,41	86	17
18	RUS	Pjenza	Lunino	45,00	53,00	260	3,98	55	17	349,09	55	17
21	RUS	Volgograd	Kaminsin	45,00	50,00	107	6,20	32	18	323,51	32	18
22	RUS	Tatársztán	Zeljenodolszk	52,00	55,00	226	5,86	38	17	457,63	38	17
23	RUS	Baskíria	Ufa	56,00	55,00	94				244,27	38	17
24	RUS	Perm	Kungur	56,75	57,43	175	5,04	32	17	338,42	32	17
25	RUS	Jekaterinburg	Revda	59,97	56,83	315	4,92	34	17	357,27	34	17
26	RUS	Kurgan	Zverinogolovszkoje	64,97	54,78	76	6,59	32	17	391,99	32	17
27	RUS	Szamara	Buzuluk	52,00	53,00	97				390,09	38	17
29	RUS	Novoszibirszk	Szuzun	82,33	53,77	146	5,35	35	20	405,57	35	20
30	RUS	Krasznojarszk	Bogucsani	97,50	58,35	365	2,70	73	17	211,05	73	17
31	RUS	Krasznojarszk	Turukhanszk	89,00	66,00	81				163,67	15	10
32	RUS	Burjátia	Zaudinszk	107,67	51,83	534				110,13	51	15
34	RUS	Amur	Szvobodnij	127,00	51,00	191				117,14	10	7
35	KAZ	Kokcsetav	Urunkai	69,83	52,50	439				96,24	7	9
36	KAZ	Szemipalatyinszk	Dolon	79,33	50,67	169				269,09	11	10
37	AZE		Sekinszkij	47,20	41,28	1415	2,15	35	12	204,40	35	12

2. táblázat: A vizsgált kísérletek (ID azonosító, X, Y földrajzi koordináták, ALT tengerszint feletti magasság, DI az átlagos éves átmérőnövedék kísérletre vonatkozó főátlaga mm-ben, ND a rendelkezésre álló átmérő-adatsorok száma, HI az átlagos magasságnövedék kísérletre vonatkozó főátlaga mm-ben, NH a rendelkezésre álló magasság-adatsorok száma, KorD és KorH a vizsgált növényállomány kora)



1. ábra: A teljes mintavételi (zöld) és kísérleti (piros) hálózat

a parcellaméret 0,15 vagy 0,25 hektár volt. A kísérletek véletlen blokk elrendezésűek, háromszoros ismétléssel. A randomizálást követően az elrendezést utólag módosították a várható kompetíciós hatás csökkentése céljából. A litvániai kísérlet ismétlései három, különböző helyszínen kerültek elhelyezésre, így ennek adatai a klimatikus adaptáció vizsgálata szempontjából korlátozottan használhatók.

A hazai kísérletek létesítéséhez kapott magminták 1976, illetve 1977 tavaszán kerültek vetésre. A megnevelt csemetékből 1978-ban Egyházashetye, Isaszeg és Kerkafalva, 1979-ben Recsk községhatárban létesítettek származási kísérleteket összesen 7,75 hektáron, illetve hoztak létre a Kámoni Arborétumban egy 0,5 hektáros bemutató állományt Harkai Lajos és Mátyás Csaba irányításával (3. táblázat). Az 1978-ban létesített kísérletek véletlen blokk elrendezésűek, hatszoros ismétléssel. A recski kísérletbe a lassabb növekedésű északi és az erőteljesebb déli származásokat elkülönítve helyezték ki, 3-3 ismétlésben, véletlen blokk elrendezésben, a két kísérlet-fél mindegyikében 4-4, teszterként használható származással.

Erdőrészlet	Egyházashetye 5 C	Isaszeg 3 B	Kerkafalva 10 D	Recsk 15 F
Klíma	gyertyános-tölgyes	cseres-tölgyes	gyertyános-tölgyes	gyertyános-tölgyes
Hidrológia	többletvízhatástól független	többletvízhatástól független	többletvízhatástól független	többletvízhatástól független
Talajtípus	agyagbemosódásos barna erdőtalaj	humuszos homok	pszeudoglejes barna erdőtalaj	agyagbemosódásos barna erdőtalaj
Fizikai talajféleség	vályog	homok	agyag	vályog
Termőréteg	mély, igen mély	középmély	mély	középmély, mély
Kitettség	sík	sík	nyugati	változó
Hálózat	2 x 1 m	1,6 x 1,2 m	1,4 x 1	1,8 x 1,6

3. táblázat: A vizsgált hazai kísérletek termőhelyi jellemzői

Az isaszegi kísérlet a telepítést követő második évben kisebb foltokban erős vadkárosítást szenvedett. Az érintett parcellákban a tőszám lecsökkent, a növétér megnövekedése miatt a megmaradt törzsek kompetíciós előnybe kerültek, méreteik meghaladják az érintetlen, azonos származású parcellák egyedeiét. Annak érdekében, hogy az ebből eredő hiba ne terhelje eredményeinket, az alacsony tőszámú parcellákat a további értékelésből kizártuk.

3.1.3. *Növekedési adatok*

A külföldi kísérletek fenntartását, az adatfelvételezést és -kiértékelést regionális kutatási és/vagy oktatási feladatot ellátó intézmények látták, látják el. Ebből kifolyólag az adatfelvételi módszerek nem voltak egységesek, kisebb törzsszámú kísérletekben teljes felvételt végeztek, míg a nagyparcellás kísérletekben a teljes parcella negyedét-ötödét mérték fel.

A külföldi kísérletekben mért adatokat, illetve az azokat közlő publikációkat SHUTYAEV – GIERTYCH (1997, 2000) foglalta össze, ezeket elemzéseim számára változatlan formában átvettem.

A fenti források kizárólag származásonkénti átlagos mellmagassági átmérőt, átlagmagasságot, megmaradást és törzsmínőséget közölnek, így e paraméterek populációkon belüli változatosságának vizsgálatára nem nyújtanak lehetőséget. Tekintve a meglehetősen heterogén felvételi módszereket és a relatíve kis parcellaméreteket, faterméstani kiértékelésre az adatokat nem tartom alkalmasnak. Az egyes kísérletek telepítésének kezdeti sikerességéről, későbbi kezeléséről információim nincsenek. Ezek hiányában a megmaradás-adatok megbízhatósága kérdéses, az áttelepítés által kiváltott mortalitás vizsgálatára nem alkalmasak. A továbbiakban ezért a származásonkénti átlagos átmérő és magasság vizsgálatával foglalkozom.

A hazai kísérletek értékeléséhez jelentősebb adatmennyiség állt rendelkezésemre az Erdészeti Tudományos Intézet adattárában. A származások teljesítményének bemutatásához az egyházashetyei, isaszegi és recski kísérletekre vonatkozó első olyan, a kísérletek teljes területére kiterjedő, törzsenkénti felvételi adatsorokat használtam, amelyek mérésénél személyesen is közreműködtem. Ezek az adatsorok 22-23 éves korra vonatkoznak. A kerkafalvai kísérlet esetén a felhasznált adatok 17 éves korban kerültek felvételre, személyes közreműködésem nélkül. Az isaszegi és kerkafalvai adatokat a 2., a recskieket a 3., az egyházashetyeieket pedig az 4. melléklet tartalmazza.

Mivel a külföldi adatsorok többsége 15-17 éves korra vonatkozik, a teljes kísérlethálózat együttes értékelése során a hazai kísérletek rendelkezésre álló adatsorai közül az ehhez a korhoz legközelebbi, teljes felvétel adatait dolgoztam fel. Az együttes értékeléshez felhasznált adattáblázat a 2. mellékletben található.

3.2. Éghajlati adatok

3.2.1. Alapadatok

Az elemzések során az WORLDCLIM adatbázis (www.worldclim.org) magas felbontású globális felületmodelljeinek adatait használtam. A jelenkori klímára vonatkozó felületek a WMO CLINO adatbázis (WMO 1996) és a FAOCLIM 2.0 globális klíma-adatbázis (FAO 2001) 1961-1990. közötti időszakra vonatkozó adatainak, valamint a Global Historical Climate Network (GHCN) 2.0 verziószámú, 1951-2000. közötti időszakra vonatkozó adatainak (PETERSON – VOSE 1997, www.ncdc.noaa.gov/pub/data/ghcn/v2) felhasználásával készültek. A havi csapadékösszeg adatok több mint 27 000, a havi átlaghőmérsékletek közel 21 000, a havi hőmérsékleti minimum- és maximum-adatok közel 12 000 szárazföldi mérőállomásról származnak (HUIJANS ET AL. 2005). A fedvények legnagyobb felbontása 0,5 ívperc, ami az Egyenlítő környékén közel 1 km-es raszterméretnek felel meg.

A rendelkezésre álló koordináták alapján a felületmodellekből a DIVA-GIS térinformatikai alkalmazás segítségével meghatároztam a vizsgált populációk származási helyére, valamint a kísérletekre vonatkozó havi maximum-, minimum- és középhőmérséklet, valamint havi csapadékösszeg-értékeket az 1951-2000. időszakra vonatkozóan.

3.2.2. Származtatott adatok

A felületmodellekből nyert adatok alapján több, jelentős éghajlati paraméter közvetlenül számítható. Ilyenek az időszaki középhőmérsékletek és csapadékösszegek, a szélsőségek értékei és az általuk meghatározott terjedelem, valamint a csapadék- és hőmérséklet-adatok egyenletességének becslésére felhasznált variancia, illetve szórás. Napi adatok hiányában a hőmérséklet-összeg jellegű mutatók durva közelítéssel számíthatók csak, nap-fok helyett hónap-fok összegek képezhetők. Az alapadatok felhasználásával meghatároztam az alábbi paramétereket:

- havi középhőmérsékletek, T_n
- havi átlagos maximum hőmérséklet, $Tmax_n$
- havi átlagos minimum hőmérséklet, $Tmin_n$
- éves középhőmérséklet, T
- havi középhőmérsékletek szórása, Tsd
- éves átlagos maximum hőmérséklet, $Tmax$
- éves átlagos minimum hőmérséklet, $Tmin$

- havi közepes hőingás, $Thh = \frac{\sum T_{\max_n} - T_{\min_n}}{12}$
- éves hőingás, $T_{cont} = T_{max} - T_{min}$
- izotermalitás, $T_{iso} = \frac{100Thh}{T_{cont}}$
- évszaki középhőmérsékletek, $T_{win}, T_{spr}, T_{smm}, T_{aut}$
- vegetációs időszak középhőmérséklete, $T_{veg} = \frac{\sum T_n}{6}$, n = IV-IX.
- pozitív hőösszeg a havi középértékek alapján, $T_{pos} = \sum T$, ha $T > 0$
- negatív hőösszeg a havi középértékek alapján, $T_{neg} = \sum T$, ha $T < 0$
- 5 °C feletti hőösszeg a havi középértékek alapján, $T_{5sum} = \sum (T - 5)$, ha $T > 5$
- legmelegebb ($TmWaQ$), leghidegebb ($TmCoQ$), legcsapadékosabb ($TmWQ$), legszárazabb ($TmDQ$) negyedév középhőmérséklete,
- havi csapadékösszegek varianciája,
- éves átlagos csapadékösszeg, P
- havi csapadékösszegek maximuma, P_{max}
- havi csapadékösszegek minimuma, P_{min}
- legmelegebb ($PWaQ$), leghidegebb ($PCoQ$), legcsapadékosabb (PWQ), legszárazabb (PDQ) negyedév csapadékösszege,
- a vegetációs időszak csapadékösszege, $P_{veg} = \sum P_n$, n = IV-IX.
- fő felhasználási időszak (május-július) csapadékösszege, $P_{ff} = \sum P_n$, n = V-VII.
- tárolási időszak (november-április) csapadékösszege, $P_t = \sum P_n$, n = I-IV., XI-XII.
- a fő felhasználási időszak csapadékösszege az éves csapadékösszeg százalékában, $P_{fr} = 100 \frac{P_{ff}}{P}$
- évszaki csapadékösszegek, $P_{win}, P_{spr}, P_{smm}, P_{aut}$
- Pálfai-féle aszályindex, $PAI = \frac{100 \frac{T_{IV} + T_V + T_{VI} + T_{VII}}{4}}{\sum p_n P_n}$ (PÁLFAI 1987)
- $FAI = \frac{\sum T_n}{P_{VIII} + \sum P_m}$, ahol n=VI-VIII., m=V-VIII. (FÜHRER – JAGODICS 2007)

- Ellenberg-klímahányados, $EQ = \frac{1000T_{\max}}{P}$ (ELLENBERG 1988)
- Szeljanyinov-féle hidrotermális együtttható a nyári hónapokra, illetve a vegetációs időre, $HTK_{smm} = \frac{10P}{T_{smm}}$, $HTK_{veg} = \frac{10P}{T_{veg}}$ (SZELJANYINOV 1928)
- Emberger-hányados, $Q_{Emb} = \frac{2P}{(T_{\max} + T_{\min})(T_{\max} - T_{\min})}$ (EMBERGER 1955)
- Thornthwaite-féle aszályindex $A_{Th} = \frac{1,65P}{T + 12,2}$ (THORNTHWAITE 1948)

Az aszályindexek kiszámítása, vizsgálatba vonása mellett szólt, hogy a hőmérsékleti és csapadék-paramétereket szintetizáló jellegük miatt jó leírói lehetnek a szárazsági erdőhatár közelében tenyésző populációk növekedését alapvetően meghatározó vízellátottságnak vagy hiánynak. A kísérletek és származási helyek éghajlati adatsorait az 5. melléklet tartalmazza.

3.3. Statisztikai feldolgozás

A rendelkezésre álló adatok nem azonos korra vonatkoznak, így a populációátlagok közvetlenül nem hasonlíthatók össze. Törekedtem arra, hogy a kísérletek és származások lehető legszélesebb körét vonjam vizsgálatba, így az átlagos átmérő (D) és magasság (H) helyett az egy évre adódó időszaki átlagnövedékek (DI, HI) értékével számoltam. A továbbiakban az egyszerűség kedvéért a növedék-adatokra átmérőként és magasságként hivatkozom. A növekedési adatokat egyes modellekben és vizsgálatok céljára EBERHART – RUSSELL (1966) javaslatának megfelelően relatív alakban, fenotípusos indexként használtam:

$$PiD = DIx - DIy \text{ és } PiH = HIx - HIy, \text{ ahol}$$

PiD, PiH az adott származás fenotípusos indexe DI, illetve HI-re

DIx, HIx az adott származás éves átmérő-, illetve magasság-növedéke,

DIy, HIy az adott kísérlet főátlaga DI-re, illetve HI-re.

A Statistica 6.0 programcsomag General Linear Models, General Linear Regression, Multiple Regression és Nonlinear Estimation moduljai segítségével, regressziós modellek felállításával

- meghatároztam a kísérletek termőképességét legjobban jelző mutatót;
- meghatároztam a növekedési tulajdonságokat leginkább befolyásoló klímátényezőket,
- számszerűsítettem hatásukat;
- vizsgáltam a fenotípusos plaszticitás populációk közötti változatosságát, valamint

- ennek összefüggését a klimatikus környezettel.

3.3.1. A kísérletek termőképességének meghatározása

Tekintve, hogy a kísérlet-hálózat nem komplett, azaz a kiültetett kezelések kísérletenként eltérőek, teszterként használható származást vagy származásokat nem alkalmaztak, továbbá a helyi származásokat sem mindegyik kísérletben helyezték el, a termőhely minőségének jellemzésére közelítő megoldást kellett találni. Ebből a célból képeztem a kísérletek főátlagait, majd lineáris modellben vizsgáltam a főátlagok és a helyi származások átlagainak viszonyát azokban a kísérletekben, ahol helyi, vagy helyinek tekinthető populációminta kiültetésre került. DIGBY 1979 hiányos kísérlet – kezelés adatsorok együttes regressziójára adott módszere alapján vizsgáltam annak lehetőségét, hogy a magas fenotípusos plaszticitást mutató populációk teljesítményére alapozva határozzuk meg a kísérlet termőhelyének minőségét.

3.3.2. Válaszregressziók

Az áttelepítés eredményeként fellépő klímaváltozás mértékét a kísérlet helyének, valamint a populáció származási helyének különbsége (ökológiai távolsága, MÁTYÁS 1987) adja, például:

$$dT = sT - T, \text{ ahol}$$

dT az éves középhőmérséklet változása,

sT a kísérlet helyének éves középhőmérséklete,

T a származás helyének éves középhőmérséklete.

A vizsgált 90 éghajlati paraméter mindegyikére, származás-kísérlet páronként kiszámított különbségek adták a regressziók független, a növekedési adatok (DI, HI, PiD, PiH) a függő változóit. A vizsgált összes elemszám átmérő-adatok esetén $ND = 1216$, magasság esetén $NH = 1483$ volt. Ez az összes lehetséges elemszám (származások száma \times kísérletek száma = 5254) 23, illetve 28 százaléka. Az adatmátrix ilyen mértékű hiányossága, illetve kiegyensúlyozatlansága gyakran követelt eltérést standard elemzési módszerektől.

Az adatokat korreláció- és többszörös lineáris regresszió-analízisbe vontam, hogy meghatározzam, mely faktorok befolyásolják leginkább a populációk válaszreakcióit. A statisztikusan szignifikáns és oksági szempontból is magyarázható összefüggéseket – már nem szükségszerűen lineáris modellekben – számszerűsítettem. Jelen kísérleti adatoktól független olyan adatkészlet, amely a fafaj elterjedési területének és ökológiai

szórásmezejének hasonlóan nagy részét lefedi, nem áll rendelkezésemre, ezért a meglévő adatokon kellett az összefüggéseket validálnom. A származás-kísérlet adatpárok kétharmadát a modellek kidolgozására, egyharmadát a kidolgozott modellek validálására használtam fel. Vizsgáltam továbbá egyes populáció-csoportok viselkedését a klímaspecifikus válaszok tekintetében az esetleges ökológiai-földrajzi mintázat kimutatása érdekében.

3.3.3. Teljesítmény-elemzés, a fenotípusos stabilitás vizsgálata

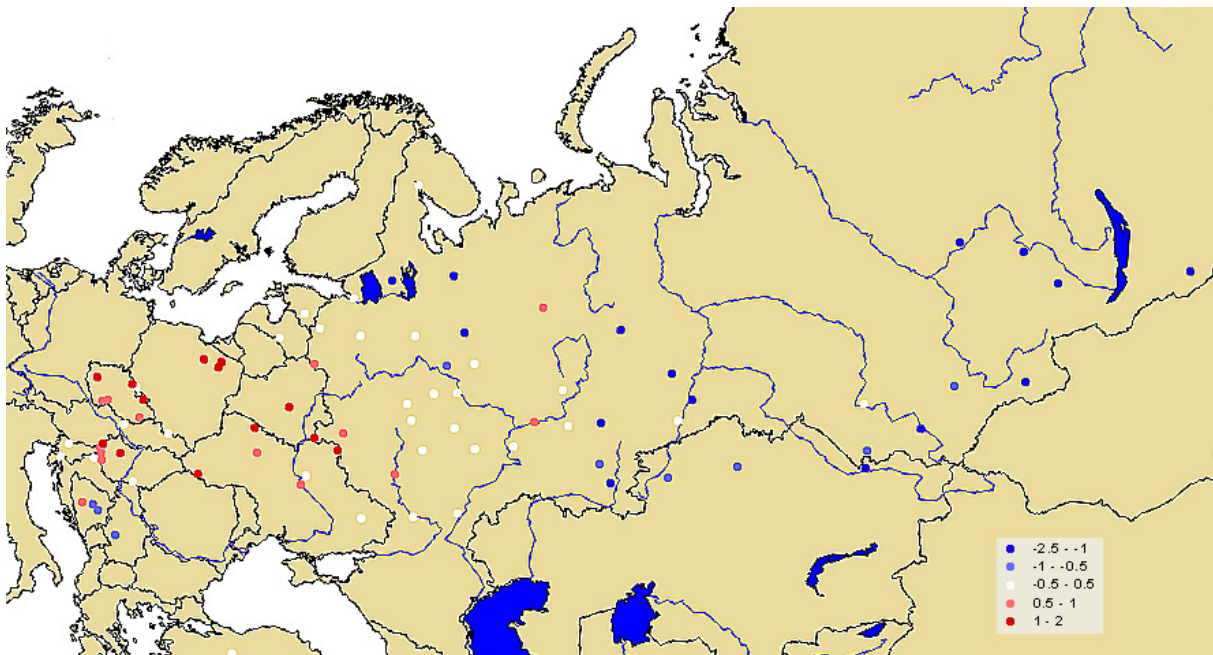
Mivel a fenotípusos stabilitás főkomponens-analízisen és cluster-analízisen alapuló módszerei nehezen tűrik a hiányos adatomatixot, továbbá SHUTYAEV – GIERTYCH (1997, 2000) elemzése alapján valószínűsíthető volt, hogy a környezet – genotípus kölcsönhatás nemlineáris komponense rendre alacsony marad, BAJPAI – KUMAR (2005) javaslatát figyelembe véve regressziós elemzés elvégzése mellett döntöttem. Tekintve, hogy a nemlineáris komponens kimutatása és elemzése fontosabb, mint annak statisztikai-technikai kezelése, az Eberhart–Russell-modellt használtam a vizsgálatok céljára, melyet egy ponton módosítottam. Az általuk a regressziótól való eltérés (nemlineáris komponens) megadására használt σ_i érték helyett a b_i együtthatóra vonatkozó becslés standard hibáját vizsgáltam, amely a σ_i -vel ellentétben független a regressziós egyenlet paramétereinek nagyságától. A fenotípusos stabilitást jellemző paraméterek (P_i , b_i , SE_b magasságra és átmérőre) vizsgálatával meghatároztam azokat a populációkat, amelyek egy kedvezőtlen irányú klimatikus változással szemben nem, vagy kevésbé érzékenyek. Végül vizsgáltam a fenotípusos stabilitás és az éghajlati paraméterek közötti összefüggést többváltozós regresszió-analízissel.

4. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

4.1. Növekedési tulajdonságok változatossága

A közép- és kelet-európai származási kísérletek (IUFRO-szériák: GIERTYCH 1979, MÁTYÁS 1987, lengyel: OLEKSYN – GIERTYCH 1984, orosz, illetve ex-szovjet kísérletek: HARKAI – MÁTYÁS 1981, GIERTYCH – OLEKSYN 1981, MÁTYÁS – HARKAI 1982, MÁTYÁS 1987, ABRAITIS – ERIKSSON 1996) egybehangzó eredményei a négy hazai kísérlet alapján visszaigazolhatóak. A 16-17 éves, valamint (ahol az rendelkezésre állt) a 23 éves korban mért adatok jelentős újdonsággal nem szolgálnak, a korai értékelések (összefoglalás: MÁTYÁS 1987) alapján levont következtetéseket erősítik meg.

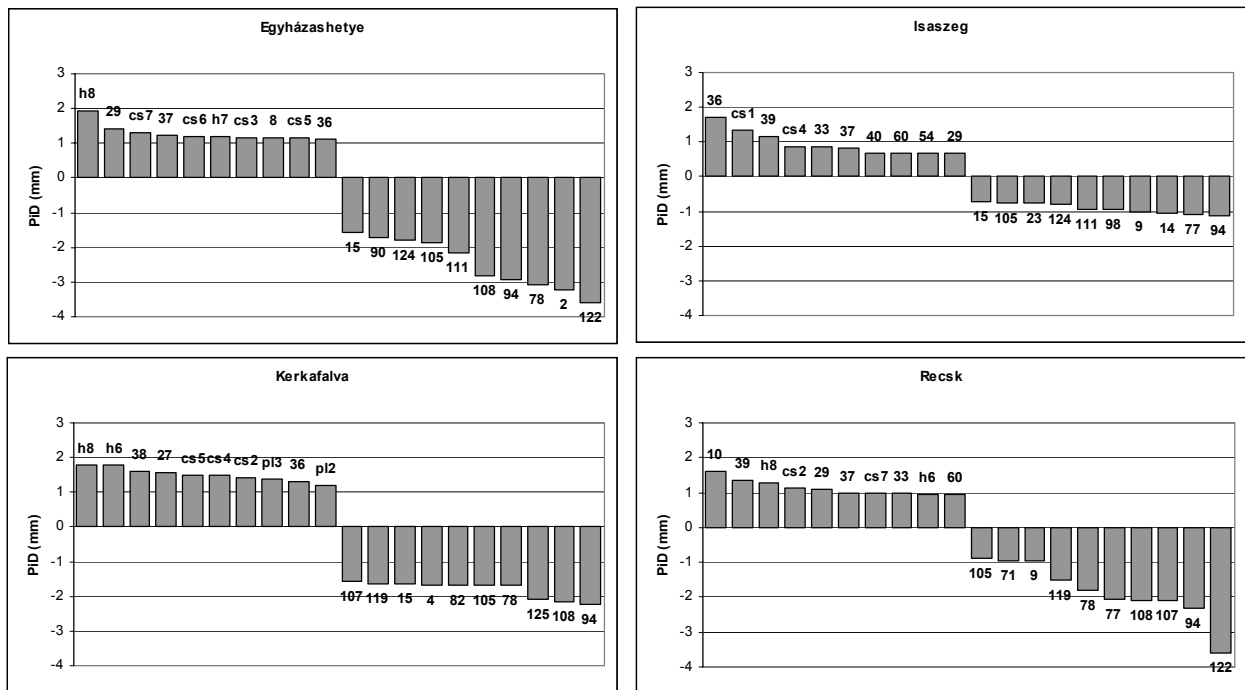
Hazai viszonyok között jó teljesítményt nyújtanak a mérsékelt kontinentális hatással érintett területeket, az ukrainai erdőssztyepp- és sztyepp-régiót, a Don-vidéket és Nyugat-Oroszországot képviselő, alapvetően sík- vagy alacsony dombvidéki (50-220 m tszfm.) származások és a lengyel populációk. Ezek növekedése gyakran eléri vagy felülmúlja a legjobb közép-európai származásokét, köztük a kontrollként kísérletbe helyezett „Pornói” fajtáét. Ezekkel ellentétben az átlagostól jelentősen elmaradtak egyes uráli, észak-orosz és kelet-szibériai populációk (2-3. ábra).



2. ábra: Az éves átmérőnövekedésre vonatkoztatott fenotípusos index (PiD, mm) nagyságának alakulása a kerkafalvai kísérletben. A kísérlet főátlagától jelentősen elmaradnak az északi, a szibériai populációk, míg az ukrán és lengyel származások elérik, vagy meghaladják a helyi származások teljesítményét is.

4.2. A kísérletek termőhelyének minősége

A kísérletekbe helyezett populációk reakciójának, valamint a fenotípusos plaszticitás vizsgálata céljából szükség van a kísérletek termőképességének meghatározására. Konkrét, talajadottságokra vonatkozó információk és oksági összefüggések ismeretének hiánya miatt a termőhelyet leíró komplex rendszer helyett annak eredőjeként jelentkező termőképesség alkalmazható a kísérletek „jóságának” meghatározására.

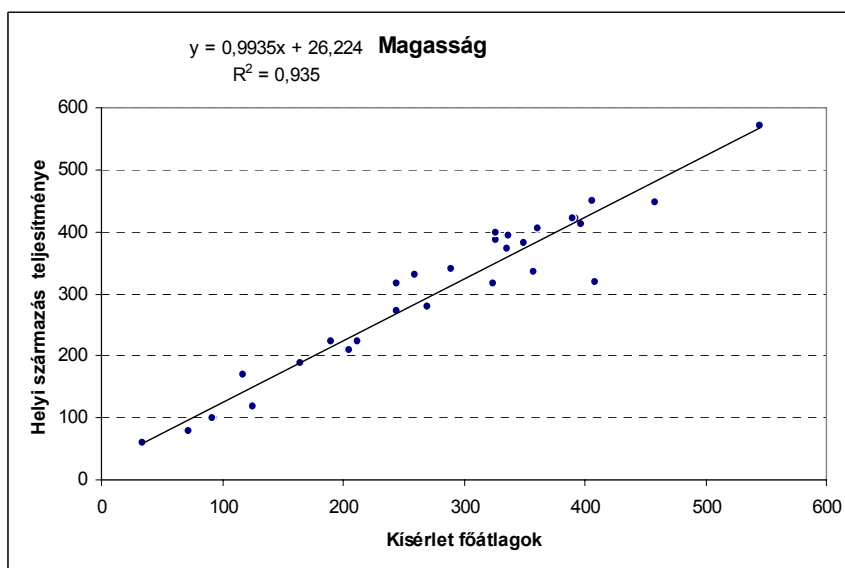
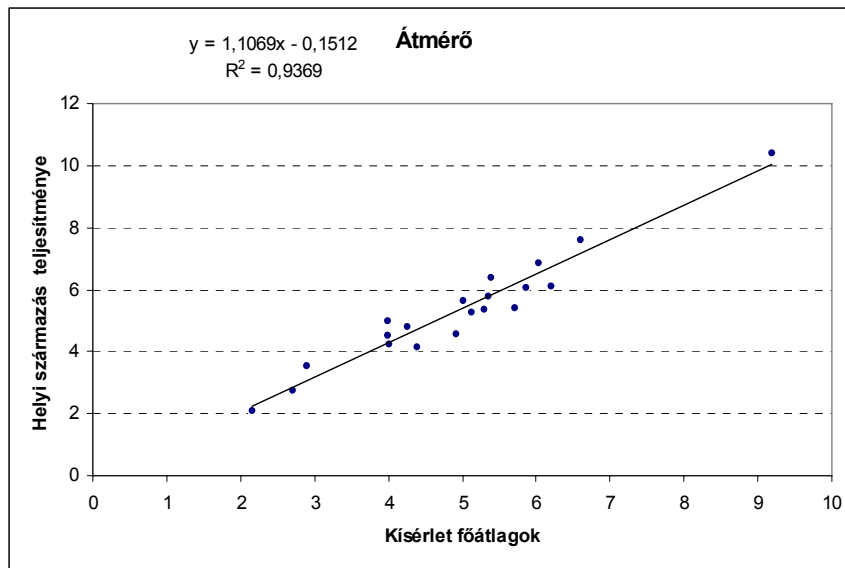


3. ábra: A legjobb és leggyengébb teljesítményű származások a négy hazai kísérletben (PiD: a származások éves átmérőnövekedékének eltérései a kísérletek átlagától, mm).

A produkció – növekedés, termésmennyiség – e célra történő felhasználása bevett eljárás, legyen szó akár az összevethetőség céljából a kísérletbe helyezett standard kezelések, teszterek, vagy épp a helyi körülményekhez megfelelően alkalmazkodott populációk teljesítményének viszonyítási alapként való felhasználásáról, akár a kísérlet főátlagának figyelembe vételéről. A vizsgált származási kísérletek együttes értékelését megnehezíti az a sajátos körülmény, hogy a származások egyenetlen megoszlása miatt a fenti szokványok egyike sem alkalmazható fenntartások nélkül. Korábbi elemzéseink során (NAGY – MÁTYÁS 2001, MÁTYÁS – NAGY 2005, MÁTYÁS ET AL. 2009a,b) viszonyítási alapként a helyi származások teljesítményét használtuk. A helyi populáció mintáját nem tartalmazó kísérletek értékelése érdekében emiatt virtuális helyi származások képzésére volt szükség a közeli származások növekedési adatainak felhasználásával, ami a regressziós modellek eredményeinek értelmezésében okozott bizonytalanságot.

Jelen elemzés során vizsgáltam azt, hogy a kísérletek főátlagra használható alapot ad-e a kísérletek termőképességének elbírálására. A főátlagot képző kezelések száma kísérletenként tág határok között változik, továbbá ismert, hogy az egyes kísérletekbe kihelyezett populációk körét előzetes információk alapján határozták meg, azaz a kísérletekbe kerülő származások még csak az összes származást megfelelően reprezentáló, véletlen mintának sem tekinthetők. Azokban a kísérletekben, ahol a helyi, vagy ahhoz elég közeli (400 m tengerszint feletti

magasságig bezárólag $\pm 1,5$ szélességi és hosszúsági fokon belülrre eső) származás kiültetésre került, összevettem a kísérlet főátlagát a helyi származás teljesítményével (4. ábra).



4. ábra: A helyi, vagy ahhoz kellően közeli származásokat tartalmazó kísérletekben a helyi származások teljesítménye szoros összefüggést mutat a kísérletekben elhelyezett összes származás átlagos teljesítményével éves átmérő- és magasságnövedék tekintetében (adatok mm-ben).

A kapcsolat szorossága azon túlmenően, hogy a főátlagok a helyi populációk teljesítményével egyenértékűen használhatók az elemzésekben, arra enged következtetni, hogy a kísérletek tervezésekor a populációk várható teljesítményét jól mérték fel és törekedtek arra, hogy egy-egy kísérleten belül is kiegyensúlyozzák a jó és gyenge teljesítményű származások arányát.

DIGBY (1979) a kísérlet termőképességének jellemzésére iterációs eljárást javasolt. Meggondolásának alapját az adta, hogy a környezet – genotípus kölcsönhatás elemzése során az alacsony plaszticitást mutató kezelések magáról az interakcióról több információt szolgáltatnak, mint a stabil teljesítményt nyújtó kezelések, ugyanakkor ez utóbbiak teljesítménye a termőhelyet pontosabban jellemzi. Az iterációs eljárás lényege, hogy a b_i stabilitás-paraméterek regressziós úton történő meghatározása után a kísérletek főátlagát b_i -k szerint súlyozva újrakalkulálja, majd a regressziót újra és újra elvégzi a konvergencia-kritériumok eléréséig. A vizsgált kísérletekben jelentős azon – jellemzően északi és kelet-szibériai – származások száma, amelyek következetesen gyengén teljesítenek a kísérletek nagy részében, illetve a stabil teljesítményt nyújtó származások között magas a rossz növekedésűek aránya. Ez azt eredményezte, hogy a fent ismertetett közelítéses eljárás az átlagosnál gyengébb produkciót nyújtó származásokat túltreprezentálta, a termőhelyek minőségét ezáltal rendre alábecsülte.

A fenti vizsgálatok alapján a további elemzésekhez a kísérletek főátlagait használtam, mint a kísérletek termőképességére utaló paramétert. Ezzel a megoldással a helyi származásokat nem tartalmazó kísérletek adatainak közvetlen értékelésére is lehetőség nyílt.

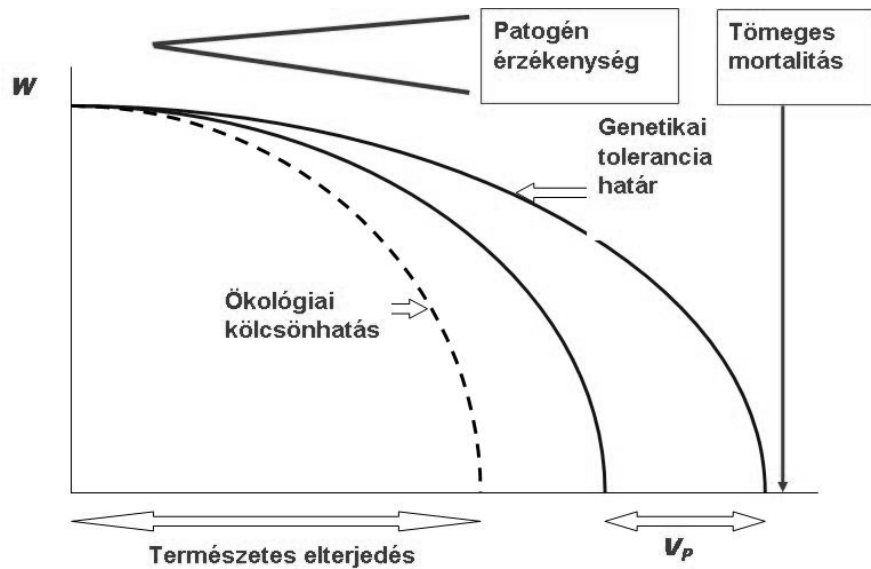
4.2. Az adaptív válasz és a klimatikus tényezők kapcsolata

Az adaptív tulajdonságok és az éghajlati tényezők közötti kapcsolat vizsgálatának munkahipotézise MÁTYÁS (2006) alapján az alábbiakban foglalható össze:

- a kiterjedt, széles ökológiai változatosságot lefedő elterjedési területtel rendelkező, zonális, állományalkotó fafajok esetében megfigyelhető genetikai differenciálódásban a klimatikus alkalmazkodás kimutatható szerepet játszik, illetve az elterjedési terület határait is elsődlegesen éghajlati tényezők jelölik ki;
- a származási kísérletekbe vont, azaz az eredeti környezetükből áthelyezett populációk környezetváltozására adott reakciói alkalmasak lehetnek a klímaváltozás hatásainak prognosztizálására;
- egy adott mértékű és irányú klímaváltozásra adott reakció fajszinten vélhetően nem uniform, hanem az adott populáció áréán belül elfoglalt helyétől, alkalmazkodottságától függ;

- a klimatikus feltételek romlásával a populációk rátermettsége romlik, majd a genetikai adottságok és ökológiai kölcsönhatások által kijelölt toleranciahatár elérésekor mortalitás lép fel (5. ábra).

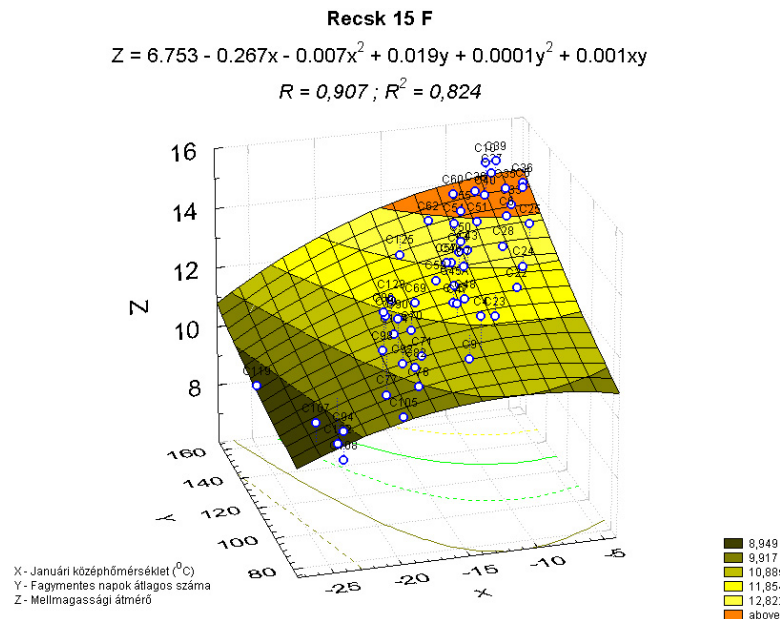
A vizsgált származási kísérletekkel kapcsolatos korábbi eredmények (MÁTYÁS 1987, NAGY – MÁTYÁS 2001, MÁTYÁS – NAGY 2005, MÁTYÁS ET AL. 2005, 2007, 2009a, 2009b, REHFELDT ET AL. 2002, 2003) a hipotézis első pontjával összhangban kimutatták, hogy az eltérő éghajlati feltételekhez alkalmazkodott erdefenyő populációk közös tenyészkertben, egységes termőhelyi feltételek között mutatott válaszreakciója klímaspecifikus és egyszerű regressziós függvényekkel leírható.



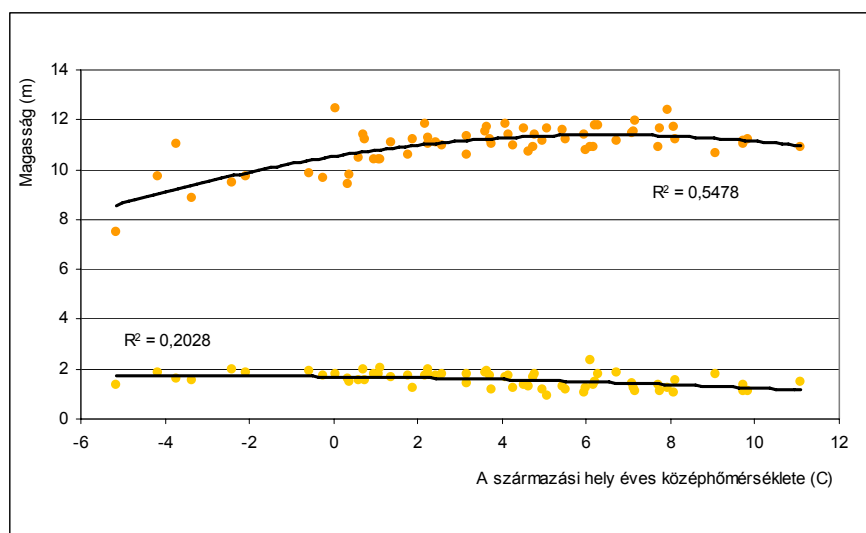
5. ábra: A rátermettség és a tolerancia csökkenése a környezeti feltételek romlásával, a szelekciós nyomás erősödésével (MÁTYÁS 2006)

A származásonkénti átlagátmérő és -magasság alakulása jó összefüggést mutat a származási helyek éghajlati – elsősorban hőmérsékleti – mutatóival. Az 6-7. ábrán példaként bemutatott recski kísérletben a 16 éves kori átlagátmérőkre, illetve -magasságokra illesztett másodfokú regressziós függvények a populációk közötti változatosság jelentős hányadát magyarázzák. A szórással jellemzett populáción belüli változatosság ezzel szemben nem mutat határozott tendenciát, közel konstans. A 7. ábrán bemutatott eset a hazai kísérletekben általam mért legszorosabb összefüggés, a többi kísérletben, illetve Recskén az átmérő-szórásokra vonatkoztatott R^2 -értékek ettől rendre elmaradnak. A regressziós függvény $6,45\text{ °C}$ -os hőmérséklet közelében kulminál, optimuma közel 3 °C -kal elmarad a kísérlet

helyének éves középhőmérsékletétől. Hasonló összefüggést mutatott ki a nyírjesi lucfenyő származási kísérlet (IUFRO 1964/68) adatain Ujváriné Jármy Éva (MÁTYÁS ET AL. 2007).



6. ábra: A recski kísérletben mért, 16 éves kori átlagos mellsőmagassági átmérők (Z, cm) két, termális paraméter – a januári középhőmérséklet (X, °C) és a fagymentes napok átlagos száma (Y) függvényében. A klímaadatok meghatározása LYDOLPH (1977) alapján történt (NAGY – MÁTYÁS 2001).



7. ábra: A magassági növekedés populációk közötti és populációkon belüli változatossága a származási hely éves középhőmérsékletének függvényében a recski kísérletben, 16 éves korban (MÁTYÁS ET AL. 2007, klímaadatok: WMO 1996)

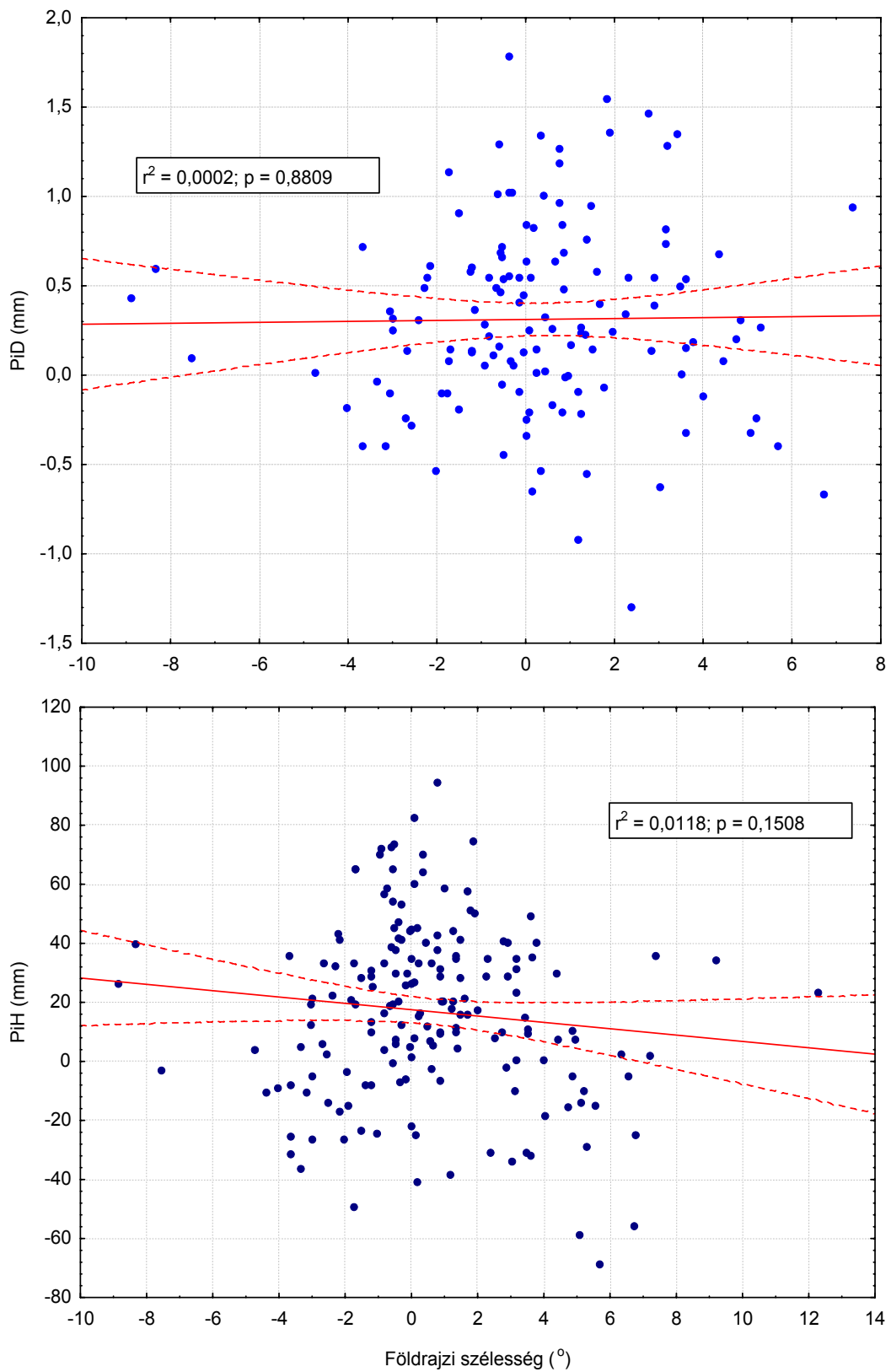
A prognosztizált klímaváltozás hatásának előrejelzése szempontjából azonban a környezeti feltételek megváltozására adott válaszreakció az elsődleges. Az áttelepítéssel okozott változás (a származás és a kísérlet helyének ökológiai távolsága) és az ezzel kiváltott reakció (a növekedési mutatók megváltozása) összefüggéseit leíró regressziós függvények paramétereit részletezi a 6. melléklet táblázata.

Mind a magasságra, mind az átmérőre vonatkoztatott fenotípusos index (azaz a származás átlagának eltérése a kísérlet főátlagától) esetében megfigyelhető, hogy a hőmérsékleti faktorokban beállt változás szorosabb kapcsolatot mutat a produkció megváltozásával, ezzel szemben a csapadékparaméterek hatása jóval kisebb. A hőmérsékleti szélsőségeket leíró paraméterek közül elsősorban a tavaszi és őszi időszakra vonatkozóak, azaz a vegetációs periódus hosszát alapvetően befolyásoló hangúlyosak.

Az észak-déli irányú áttelepítés következtében fellépő fotoperiódus-változás esetleges hatását több publikáció említi, azonban kevés vizsgálja. Elemzéseim során bebizonyosodott, hogy a populációk latitudinális áthelyezése elsősorban a hőmérsékleti tényezők megváltozásán keresztül fejt ki hatását a növekedési tulajdonságokra. A 8. ábra pontfelhői a hőmérsékleti szempontból semleges, legfeljebb 0,5 °C-os változást eredményező szélességi áthelyezésre adott reakciókat mutatják. Felfedezhető, statisztikailag szignifikáns trend hiányában elmondhatjuk, hogy a fotoperiódus megváltozásának a hőmérsékleti tényezőktől függetlenül is megmutatkozó hatása gyakorlatilag kimutathatatlan a vizsgált növényanyagon és kísérlethálózaton. Hasonló következtetésre jutott PERSSON – BEUKER (1997) skandináv erdeifenyő-kísérletek vizsgálata során.

A teljes mintán elvégzett elemzésben a hőség- és szárazságstresszre utaló tényezők hatása nem számottevő. A hazai erdőgazdálkodás jelenlegi klimatikus viszonyai és jövőbeli kilátásai szempontjából azonban fontos, hogy az área alsó, szárazsági határán lejátszódó folyamatokról is képet kapjunk, ezért a klímaadaptációs vizsgálatok rétegezése szükséges.

MÁTYÁS – NAGY (2005) korábbi vizsgálata során hat olyan kísérlet adatai kerültek feldolgozásra, amelyekben az alsó erdőhatár környékén élő populációk jól reprezentáltak, illetve a kísérlet helyének ökológiai viszonyai a hazai körülményekhez hasonlóan jelentős kontinentális hatással érintettek. A kísérletek azonosítója a 2. táblázat szerint 17, 18, 22, 24, 25, 26. A vizsgált kísérletek 95 származásából a származási hely vegetációs periódusának hőösszege alapján képzett csoportonként (4. táblázat) elvégzett elemzés kimutatta, hogy a válaszreakció fajszinten nem tekinthető egyöntetűnek, az egyes populációk viselkedése szorosan összefügg az áréán belül elfoglalt helyzetükkel. A válaszreakciók a boreális régiót és

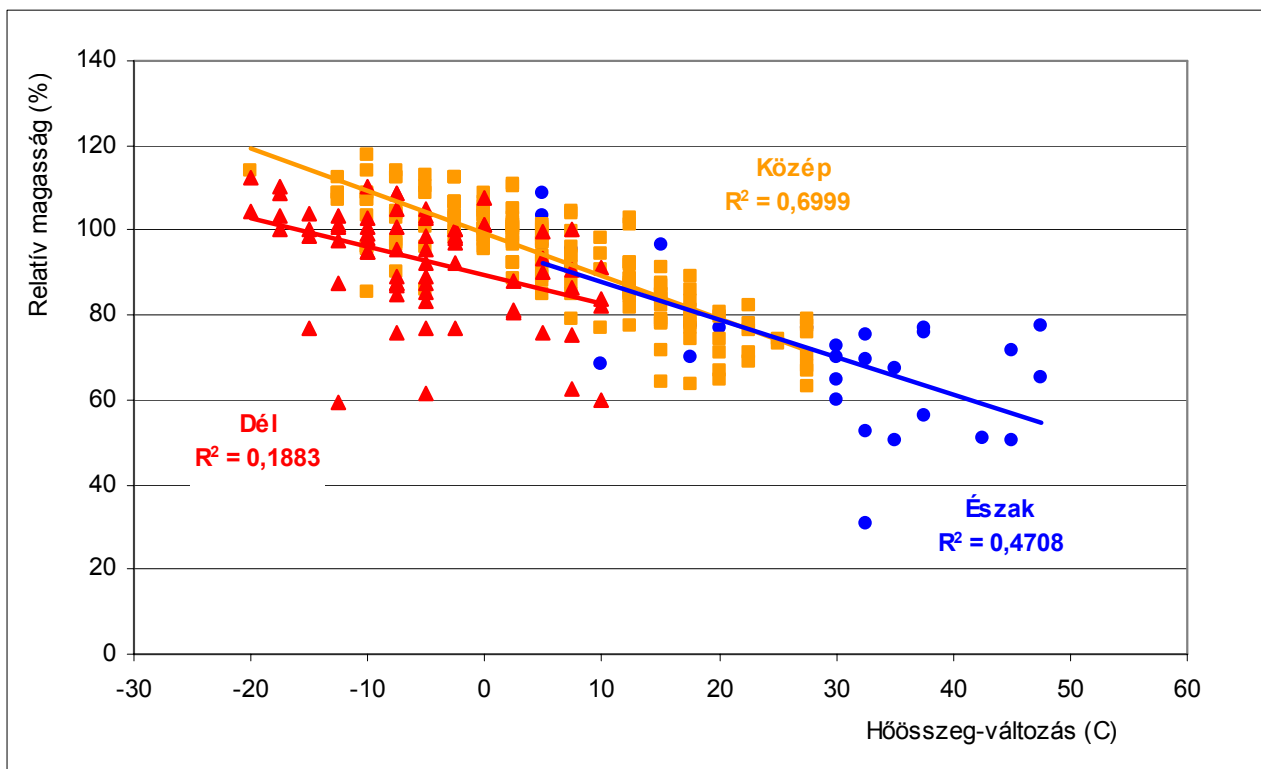


8. ábra: Csekély mértékű, 0,5 °C-ot nem meghaladó éves középhőmérséklet-változással járó észak-déli irányú áttelepítés esetén az áttelepítés távolsága és a növekedés alakulása között nincs statisztikailag igazolható összefüggés sem átmérő-, magasságnövedék tekintetében.

az elterjedési terület centrumát képviselő származások esetében hasonlóak voltak, a szárazsági határ környékén élő populációk a hőmérséklet megváltozására eltérően reagálnak (9. ábra). Érzékenyséjük alacsonyabb, azaz egységnyi változásra mutatott reakciójuk arányaiban elmarad a másik két csoport esetében tapasztalttól.

Csoport	Elemsszám	Átlagos dSTVEG	a	b	R ²
Észak (A)	29	27,5	96,6	0,88	0,471
Közép (B)	176	5,54	99,1	1,00	0,700
Dél (C)	72	-5,14	89,6	0,68	0,188

4. táblázat: A vegetációs idő hőmérséklet-összege változásának (dSTVEG, hónap-fok) hatása a relatív teljesítményre 6 orosz kísérletben (a, b a regressziós egyenes tengelymetszete és meredeksége, R² a korrelációs együttható)



9. ábra: Az egyes populáció-csoportok eltérő reakciója a vegetációs időszak hőmérséklet-összegének megváltozására. A növekedési adatok relatív alakban, a helyi származás magasságának százalékában szerepelnek, napi adatok hiányában a hőmérsékletösszeget hónap-fokok adják (MÁTYÁS – NAGY 2005, klímaadatok: WMO 1996).

Az áttelepítés aszimmetriájából adódóan a déli csoport tagjai gyakrabban kerültek jobb (hűvösebb, jobb vízellátottságú) termőhelyekre, mint kedvezőtlenebbekre. A kedvező változások azonban kisebb mértékű választ váltottak ki, mint a másik két csoport esetében. Az északi határ közelében élő populációk esetében hasonló jelenségről számolt be PERSSON – BEUKER (1997), valamint PERSSON (1998). Mindez arra enged következtetni, hogy a toleranciahatár közelében élő populációk a javuló klimatikus feltételeket nem képesek olyan hatékonyan kihasználni, mint az área centrumában élők. Növekedésükben hőmérsékleti szempontból semleges áthelyezéskor mintegy 10 százalékkal elmaradnak a középső csoporttól (és a feltételek javulásával a különbség növekszik), azt mutatva, hogy a déli határ környékén élő, a szárazabb, klímához alkalmazkodottnak tekinthető populációk jelenleg is erős klimatikus stressz alatt tenyésznek.

A regressziós egyenesek meredeksége alapján irányadó, számszerű becslést tehetünk a felmelegedés következtében beálló veszteség mértékére. Tekintve, hogy a hazai, leskálázott klímaszcenáriók egy vágásfordulón belül mintegy 2 °C melegedést – azaz az 5 °C feletti középhőmérsékletű hónapok hőmérséklet-összegében 14-16 hónap-fok emelkedést – jósolnak, a kontinentális hatás alatt álló kísérletekben kimért összefüggések alapján a növekedés visszaesése meghaladhatja a 15%-ot. A déli populáció-csoport esetében az áttelepítés iránya jellemzően északi volt, esetükben a további melegedés hatásairól korlátozott ismereteink lehetnek. Figyelembe véve azonban azt, hogy az összefüggés a tartomány egészén meglehetősen monoton és lineáris, továbbá a toleranciahatárok környezetében nem mutatkozik nyoma sem kompenzációs mechanizmusoknak, a fenti becslés még csak pesszimistának sem nevezhető.

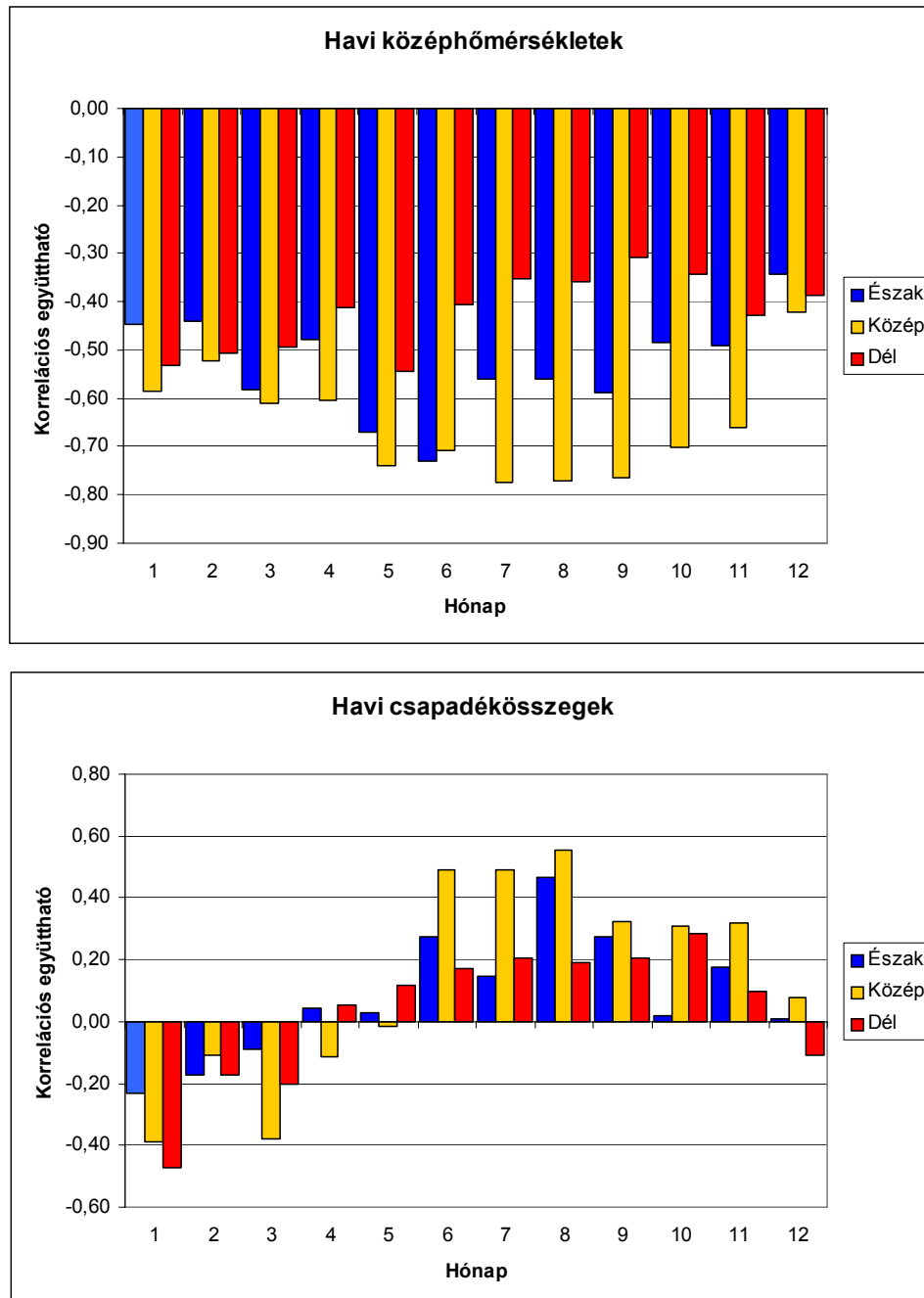
Hasonló mértéket elérő, bár populációnként nagy eltérésekkel meghatározott értékeket jósol REHFELDT ET AL. (2002, 2003) az eurázsiai erdeifenyőre, míg REICH – OLEKSYN (2008) a skandináv kísérletek alapján visszafogottabb, 10% körüli veszteségeket valószínűsít.

MÁTYÁS ET AL. (2007) lucfenyő modellen a Mátrában 10 százalék alatti, a faj szempontjából kedvezőtlenebb, nyugat-magyarországi helyszíneken 10-15 százaléknyi juvenilis növedékvesztéssel számol ilyen mértékű felmelegedés következményeként.

A hazai kísérletekben jelentős mértékű, áthelyezésből adódó mortalitás csak kelet-ázsiai populációk esetében volt megfigyelhető, a fenti elemzésben vizsgált hat kísérletben pedig nem volt a változással kapcsolatba hozható mortalitás-különbség. Így a szárazsági toleranciahatár vizsgálatára nem nyílt lehetőségem.

A havi felbontású adatok vizsgálata kimutatta, hogy bár különböző mértékben, de minden hónap és minden csoport esetében a felmelegedés hatása kifejezetten negatív. A kapcsolat

szorossága a középső csoport esetében mutatkozik legnagyobbnak, a vegetációs időben a korrelációs együttható rendre meghaladja a 70%-ot. A déli csoport ugyanakkor jelentősen alacsonyabb érzékenységet mutat. A havi csapadékösszeg megváltozásának hatása ritkábban szignifikáns, a középső csoport és nyári hónapok kivételével kisebb mértékű a hőmérsékletváltozásnál (10. ábra, adattábla: 7. melléklet).



10. ábra: A havi középhőmérsékletek és csapadékösszegek változásának hatása a magassági növekedésre. A függőleges tengelyen az összefüggés szorosságát ábrázoltuk (MÁTYÁS – NAGY 2005 nyomán, klímaadatok: WMO 1996).

Az eddigiek megfelelően demonstrálják, hogy létezik, és egyes tényezők esetén igen kifejezett a populáció-csoportok közötti változatosság az adaptív válasz tekintetében. Ennek megfelelően az előrevetített felmelegedés az áréán belül elfoglalt helyzettől függően az egyes populációkra különbözőképpen fog hatni. A termális (északi) határ közelében tenyésző állományok – egy bizonyos határig legalábbis – szabadulnak a klimatikus stressz alól, míg a szárazsági (déli) határon a létfeltételek kritikus leromlása következhet be. Az utóbbi években közreadott tanulmányok (pl. REICH – OLEKSYN 2008, THOMPSON – PARKER 2008) rendre a vizsgált fajok áréájának nagyobb részén negatív hatásokkal számolnak, amit a termális (akár magassági, akár szélességi) elterjedési határ szűk környezetében bekövetkező feltételjavulás nem fog ellensúlyozni. Ebben a kontextusban a hosszú távú pozitív hatásokat prognosztizáló REHFELDT ET AL. (2002) annak ellenére is kimondottan optimistának tűnik, hogy az általa felvázolt időskála évezredes nagyságrendű.

A 7. ábrán bemutatott, a helyi klíma és a reakciónorma optimuma közötti eltérés arra enged következtetni, hogy a helyi viszonyokhoz alkalmazkodott populációk jelenleg is klimatikus stresszhelyzetben vannak. Ujváriné dr. Jármay Éva lucfenyő származási kísérletek adatain elvégzett elemzése során a reakciónorma-optimum eltolódását tapasztalta a kísérlet helyszínétől függően. Ugyanazon 300 származás 3 kísérletben lefolytatott vizsgálata során kimutatta, hogy a kísérlet helyszínének átlaghőmérséklete és a reakciónorma optimuma közötti különbség előjelet vált: egy lappföldi kísérletben az enyhébb klímából, a nyírjesi kísérletben pedig a helyinél hűvösebb termőhelyről származó populációk mutatták a legjobb teljesítményt (MÁTYÁS ET AL. 2007).

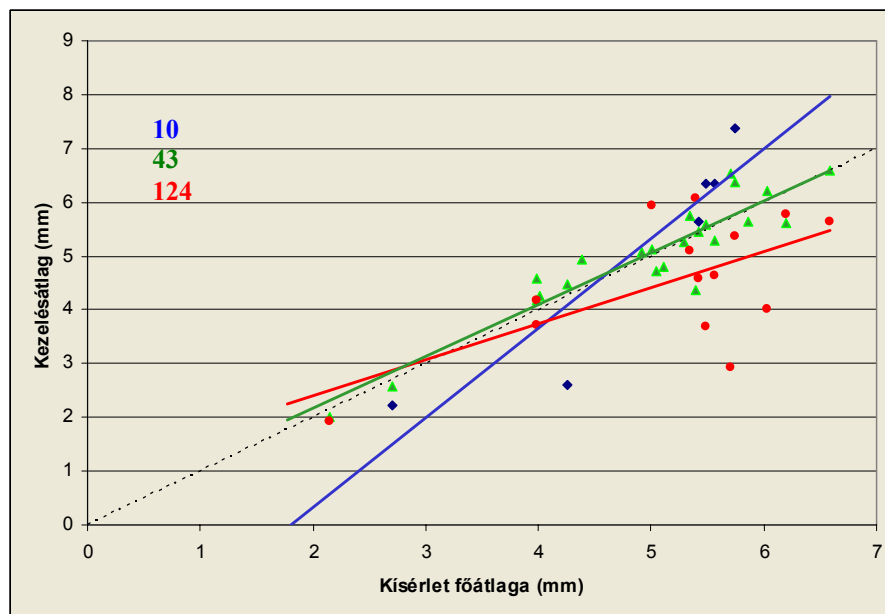
E jelenség egyrészt utal arra, hogy az adaptív válasz kialakításában a természetes szelekció által hajtott genetikai alkalmazkodás, valamint a fenotípusos plaszticitás egyaránt közreműködik, másrészt igazolja, hogy a klimatikus határhelyzetek felé közeledve ez utóbbi jelentősége növekszik.

4.3. A fenotípusos plaszticitás változatossága

Gyors és befolyásolhatatlan környezeti változások, valamint hosszú ciklusú és extenzív gazdálkodási tevékenység szerencsétlen, elkerülhetetlennek tűnő találkozása esetén értelemszerűen megnő az igény a termelésbiztonságot erősítő preventív eszközök iránt. Ekképpen értékelődik fel a növényállomány fenotípusos plaszticitásának szerepe a gyorsan változó környezethez való alkalmazkodás lehetőségeként.

Az eddigiekben ismertetett vizsgálatok az adaptációs folyamatok klimatikus vonatkozásain, az adaptív válasz tekintetében feltárt változatosságon keresztül vezettek a plaszticitás jelentőségének bemutatásáig. Lehetőség van ugyanakkor arra, hogy a plaszticitás mértékét, valamint klimatikus meghatározottságát közvetlenül vizsgáljuk, ráadásul az eddigiekben használt adatok alapján és az eddig használt módszerekkel analóg módon.

A módosított Eberhart – Russell-modell alkalmazásával elvégzett elemzés a fenotípusos plaszticitás terén jelentős populációk közötti változatosságot tárt fel. Az elemzés során az egyes származások teljesítménye és a kísérletek főátlagai közötti lineáris regresszió került kiszámításra. A regressziós egyenes meredeksége szolgáltatja a b_i stabilitás-paramétert, amely megmutatja, hogy egy adott kezelés milyen mértékben reagál a termőhelyi feltételek megváltozására (11. ábra).



11. ábra: A b_i és a SE_b stabilitás-indexek értelmezése három származás éves magasságnövedéke példáján. A 43-as populáció trendvonala közel tökéletesen illeszkedik a $b_i=1$ egyenesre, a 10-es ($b_i= 1,763$) populáció fokozott érzékenységet mutat a változásokkal szemben. A 124-es származás ($SE_b= 0,243$) mért értékei az egyik legmagasabb eltérést mutatják a lineáris modelltől.

Jó általános alkalmazkodóképességet mutató populációk esetén $b_i=1$, azaz a kísérlet főátlagával jellemzett termőhelyi potenciálban bekövetkező egységnyi változásra egységnyi produkció-változással reagálnak. A $b_i>1$ értékek esetében az adott populációk a kedvező termőhelyekhez való speciális alkalmazkodottságot mutatnak. A környezet megváltozására fokozottabban reagálnak: a jó termőhelyeken kiváló produkciót nyújtanak, azonban egy kedvezőtlen irányú változás esetén előnyük gyorsan elvész. Ezzel szemben a stabilabb ($b_i<1$)

populációk esetében a gyenge termőhelyekhez való alkalmazkodottság mutatható ki. Teljesítményük kevésbé érzékeny a változó környezetre, ebből kifolyólag a kedvező változásokat kevésbé használják ki, a kedvezőtleneket kevésbé szenvedik meg. A kapcsolat lineáristól való eltérése (SE_b) egy következő stabilitás-paramétert ad, mely a teljesítmény előrejelzésének megbízhatóságára utal. $SE_b=0$ esetben a kezelés viselkedése tökéletesen követi a lineáris modellt.

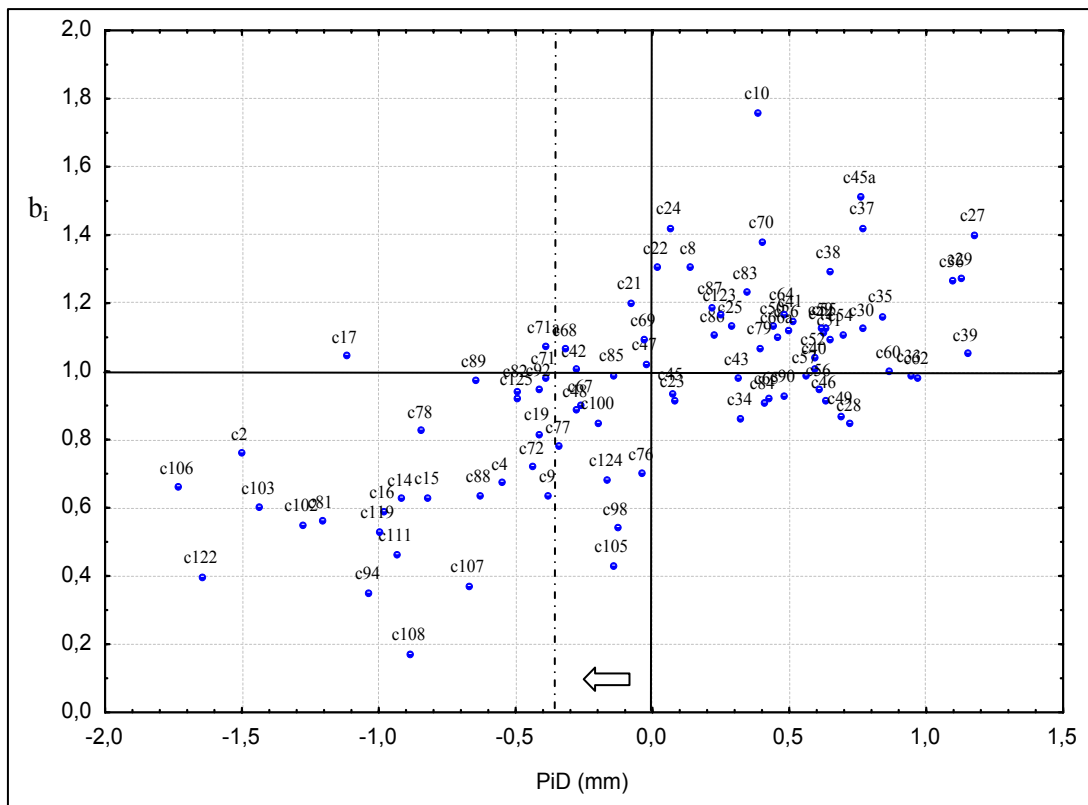
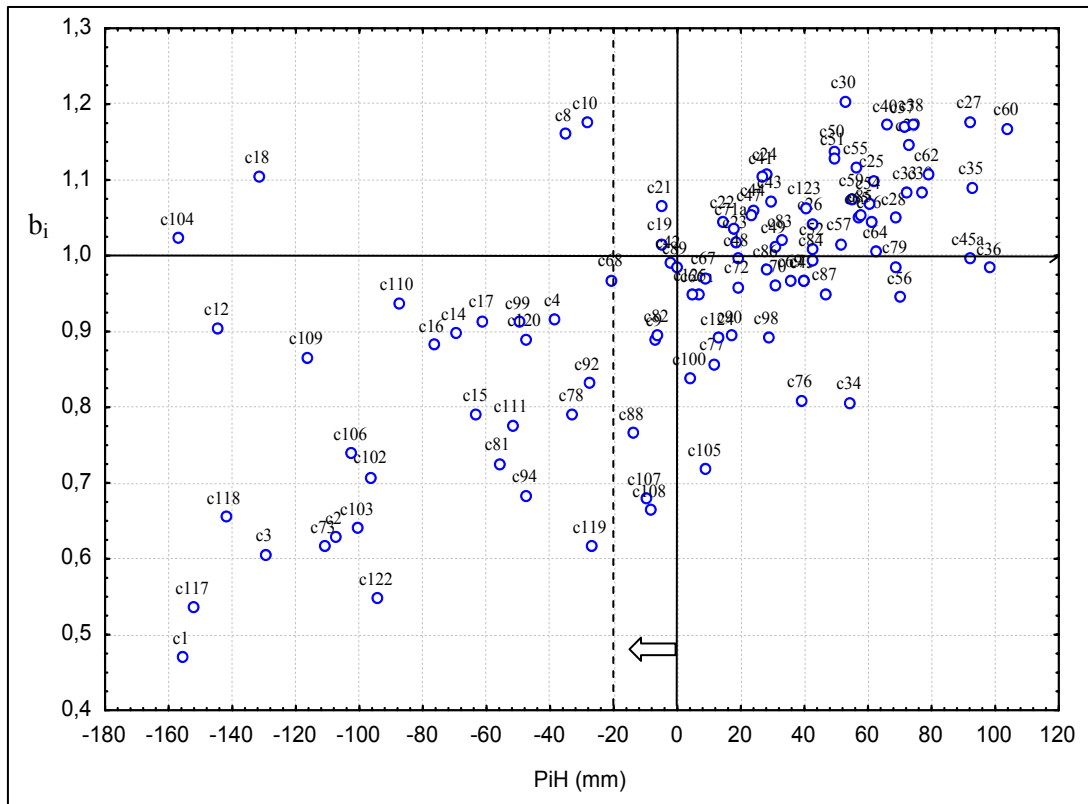
E két paraméter csak a produkció alakulásáról ad tájékoztatást, mértékéről nem. A stabilitás elemzésekor ezért további paraméterként figyelembe kell venni a növekedési mutatókat is, azaz a magasság- és átmérő-növedékre vonatkoztatott fenotípusos indexet (PiH , PiD) is. Az elemzés részletes eredményeit a 8. melléklet tartalmazza.

Az eredmények értékelése elsősorban attól függ, hogy az optimális típust miképp karakterizáljuk. A lassú generációváltás, hosszú életkor és termelési ciklus mellett, a gyors környezeti változásokra való tekintettel az alkalmazkodottság, a produkció kockázatot jelentő maximalizálása helyett a megfelelő alkalmazkodóképességet hordozó növényanyag felhasználása volna indokolt. Ugyanakkor nem hagyhatók figyelmen kívül a hozamtulajdonságok sem. Maximalista, elvi megközelítésként az ideális típustól egyszerre várjuk el, hogy kellő stabilitást mutasson kedvezőtlené váló feltételek között is (azaz legyen $b_i \leq 1$), ugyanakkor növekedése se maradjon el az átlagostól (tehát $Pi \geq 0$ teljesüljön). A mindkét feltételt kielégítő típusok a 12. ábra grafikonjain a jobb alsó térrészben helyezkednek el.

További kikötés tehető a nemlineáris komponens eltűrt maximális mértékét illetően. Tekintve azonban, hogy az SE_b értékek az első két feltételt kielégítő származások esetén a lineáris komponenseknél általában nagyságrenddel kisebbek, esetünkben elhanyagolhatóak.

Figyelembe véve azt, hogy a fentiekben változatlan gazdálkodási irányelvek (= be nem avatkozás) esetén 15%-ot meghaladó veszteséget valószínűsítettünk, az optimális típus hozamával szemben támasztott elvárásokból engedményt tehetünk. A vállalható veszteség mértékétől függően a keretfeltételként meghatározott $Pi \geq 0$ enyhítésével az okszerűen hasznosítható populációk száma megnövekszik.

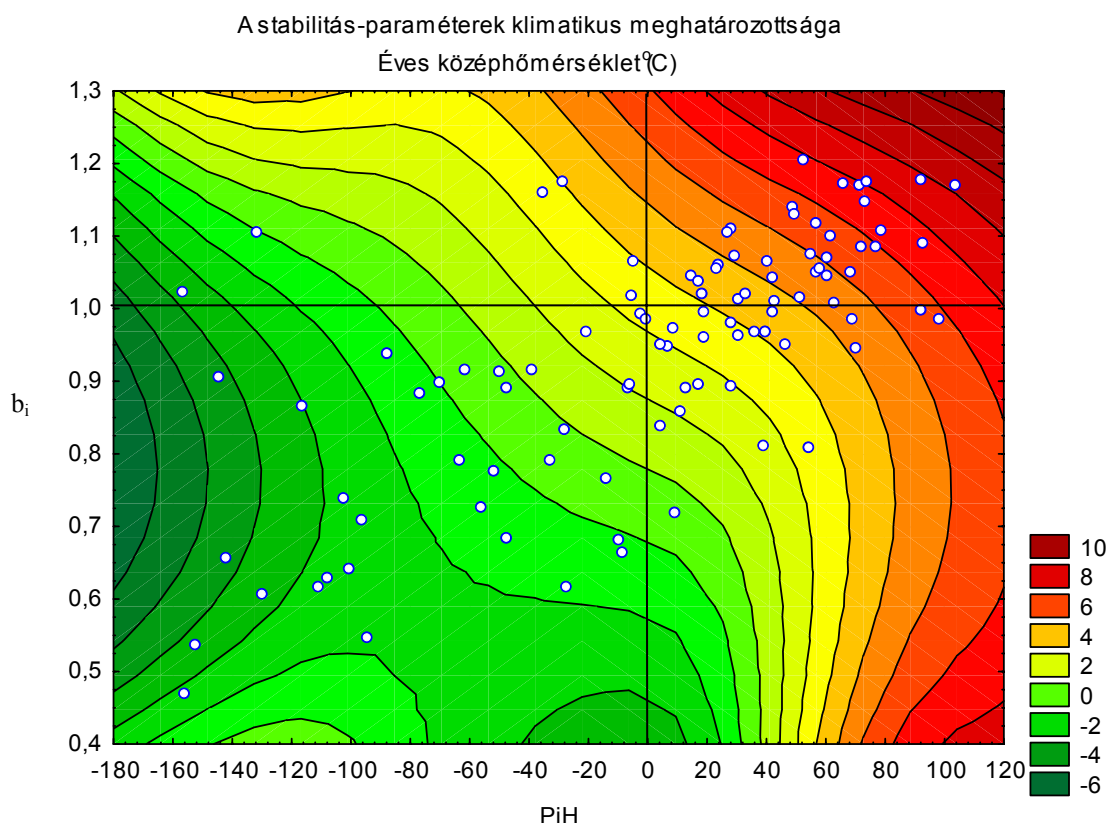
A válaszreakciók 4.2. pontban részletezett elemzésével analóg módon, többváltozós regresszióanalízissel vizsgáltam a fenotípusos plaszticitás klímátényezők általi meghatározottságát. A b_i indexek tekintetében a termális paraméterek hatása túlsúlyban van a csapadékjellemzőkéhez képest. Az éghajlati tényezők változatossága a plaszticitás változatosságának több mint felét magyarázza. A linearitástól való eltérés esetében az éghajlati jellemzők hatása kevésbé kifejezett. Az extrém nagy nemlineáris komponens az



12. ábra: A vizsgált populációk stabilitása (felül éves magasság-, alul átmérőnövekedék) jelentős eltéréseket mutat. Az optimálisan magas stabilitással bíró, de még jó hozamú populációk köre a $Pi \geq 0$ feltétel enyhítésével bővíthető. A szaggatott vonal a kísérletek főátlagánál 7,5%-kal gyengébb növekedést jelez.

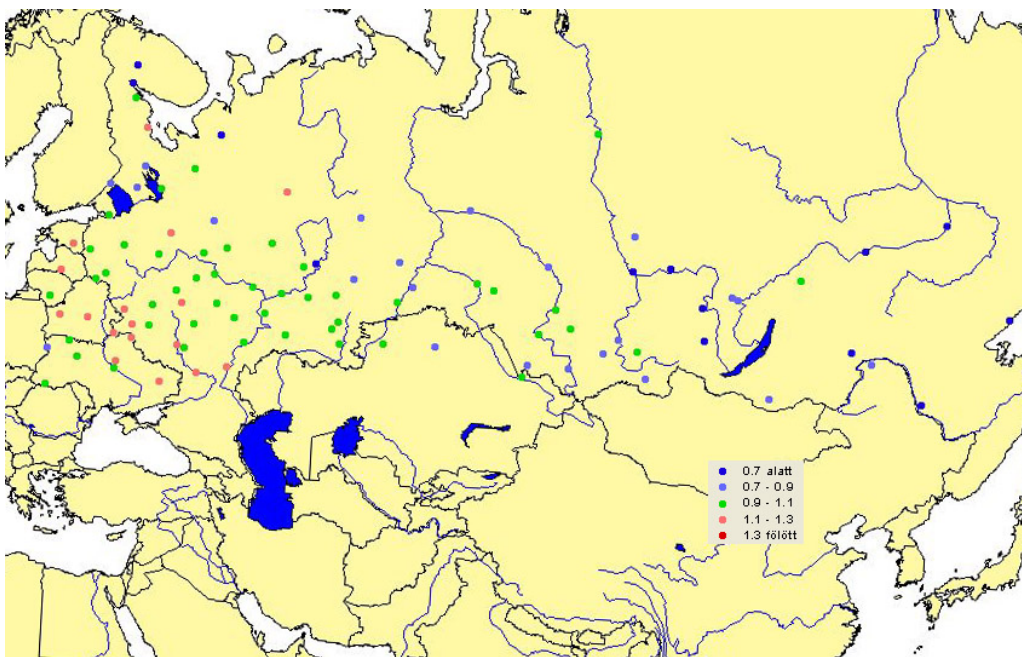
esetek többségében a rossz növekedésű, északi vagy kelet-szibériai származások esetében jelentkezik, ez azonban gyakran párosul alacsony elemszámmal, statisztikailag bizonytalanná téve az összefüggést. A fenotípusos indexek alakulása mutatja – nem meglepő módon – a legszorosabb éghajlati tényezők általi meghatározottságot ($R^2 \approx 0,81$ mindkét növekedési tulajdonságra). A többváltozós regresszió független változói között már megjelennek ez utóbbi esetekben a nedvességellátottságra vagy aszályra utaló indexek (FAI, HTK, EQ) is. Önmagukban azonban a változatosság csak kis hányadát képesek magyarázni. Az elemzés részleteit a 9. melléklet tartalmazza.

Az összevetések megmutatták, hogy az ária boreális régióiban a vizsgált származások speciálisan alkalmazkodtak a hűvös klímához, a számukra kedvező irányú klímaváltozás hatásait vélhetően kevésbé képesek kihasználni. Az elterjedés meleg oldalán élő populációk produkciója rendre a legmagasabbak közé esik, de a magas b_i -k a számukra már kedvezőtlen változásokra való fokozott érzékenységet jelzik. Kielégítő növekedésű és stabil populációk a 2-5 °C középhőmérséklettel jellemezhető középső zónában élnek (13. ábra).



13. ábra: Stabilitás- és teljesítmény-paraméterek (éves magasságnövedék PiH, mm), valamint a származási hely éves középhőmérsékletének összefüggése

A stabilitás-indexek földrajzi megoszlása (14. ábra) alapján elmondható, hogy jó általános alkalmazkodóképességet mutató populációk a mintavételi hálózat szinte teljes terjedelmén előfordulnak, súlypontot Nyugat-Oroszországban képeznek. A produkció szempontjából kiváló ukrán származások jelentős része szintén kívánatos mértékű stabilitással rendelkezik. A hőmérsékleti szempontból kedvezőbb termőhelyekhez való speciális alkalmazkodóképességet mutató származások döntő többsége a Baltikum területére, valamint az orosz-ukrán határ környékére esik. Az Uralon túli populációk b_i -értékei rendszerint ritkán haladják meg az egységet.



14. ábra: A magassági növekedésre vonatkozó stabilitás-indexek (b_i) földrajzi megoszlása

A fenti és a korábban bemutatott 2. ábra összevetéséből levonhatjuk azt a következtetést, hogy a hazai kísérletekben mutatott teljesítmény maximuma és az általános alkalmazkodóképesség maximuma földrajzilag nem esik egybe. Ez utóbbi súlypontja keletebbre fekszik, átfedést az orosz-ukrán határvidéken mutat az előbbivel.

4.4. A klimatikus adaptáció modellezésének korlátai

Az előzőekben ismertetett elemzés eredményeinek interpretálása során nem szabad figyelmen kívül hagyni, hogy a kidolgozott, bemutatott modellek mind technikai, mind értelmezési szempontból korlátozottak.

A kísérlethálózatban nincsenek extrémnek tekinthető kísérleti helyszínek. Ez azt eredményezi, hogy épp a szélsőséges helyzetben, vélhetően toleranciahatárok közelében tenyésző populációk esetében az áttelepítés aszimmetrikus, az áttelepítéssel majd' minden esetben ezek a származások az éghajlati stressz alól szabadulnak. Következésképpen jelenlegi viszonyaink között a vizsgált kísérlethálózat és növényanyag nyújtotta információ a toleranciahatárok pontos helyét nem tisztázta, csak sejtette.

A mért növekedési adatokhoz az esetek többségében nem kapcsolódik a származási és/vagy kísérleti helyeken mért éghajlati adatsor. Az erdeifenyőre jellemző, kontinentális léptékű, nagy ökológiai szórásmezőn átívelő klinális változatosság elemzése esetében ez vélhetőleg kevesebb bizonytalanságot okoz, mint a lokális jellegű változatosságot felmutató, csapadékérzékenyebb vagy talajjal szemben igényesebb fafaj (bükk, MÁTYÁS ET AL. 2009c), illetve komplex topográfijú régiók (lucfenyő, MÁTYÁS ET AL. 2007) hasonló vizsgálata, ahol az interpolált felületmodellekből származtatott éghajlati adatok jelentős bizonytalanságot hordozhatnak.

Ugyancsak technikai oldalról jelentett korlátozást munkám során a napi felbontású éghajlati adatok, illetve az ezekből származtatott hőmérséklet-összegek hiánya. Napi felbontású adatok ismeretében az elemzésbe közvetlenül bevonható lett volna a vegetációs időszak pontos hosszára, valamint a szélsőségek gyakoriságára vonatkozó mutató. Az előbbi fontosságát sejteti, hogy az őszi és tavaszi időszaki adatok majd' minden esetben jó összefüggéseket adtak a növekedési bélyegekkel, az utóbbinak pedig a szárazságstressz hatásának és a toleranciahatár hollétének vizsgálatában lehetett volna jelentősége.

Az áttelepítések során a populációk a származási és kísérleti hely ökológiai távolságának megfelelő klímaváltozást gyakorlatilag pillanatok alatt élik át, az erre adott válaszokat viszont egy relatíve gyors, de ennél azért lényegesen lassabb, fokozatos felmelegedés modellezésére használjuk fel. A szélsőséges reakciók a nagy távolságot átfogó áttelepítések esetén növelhetik a bizonytalanságot épp ott – a toleranciahatáron –, ahol a modell több tényező miatt egyébként is érvényessége határára ér.

A kísérletek létesítése során a mintázott populációk domesztikált környezetbe kerülnek. A csemetenevelés, ültetés, a kísérletek ápolása feltételezhetően egy sor, természetes körülmények között jelentkező, főképp juvenilis állapotban ható faktort kiküszöböl. Kedvező feltételeket teremt a növényanyag számára, vélhetőleg a természetes szelekció ellen hat.

A fiatalkori értékelések esetén a kor-korreláció, az állományok záródása után pedig az óhatatlanul meginduló kompetíció statisztikai kezelése jelent modellezési problémát.

Az elemzések során a klimatikus adaptáció genetikai korlátaival foglalkoztam, ugyanakkor a fajok közötti ökológiai kölcsönhatások az elterjedés potenciális határait szűkítik (5. ábra). Jelen kísérletekben nem volt, és várhatóan nem is nyílik mód a kapcsolt fajok teljes köre klimatikus adaptációjának kérdését vizsgálni, így a kölcsönhatások esetleges átrendeződése, a fogyasztó szervezetek fajösszetételének és fenológiájának megváltozása, illetve ezek visszahatása a teszt-fafajra ismeretlen maradt.

4.5. A megközelítés és az eredmények alkalmazhatósága

A meglévő kísérleti hálózat és adatok kreatív újrahasznosítása lehetőséget nyújt arra, hogy az éghajlati változások hatását *in vivo*, közvetlenül, terepi adatokra támaszkodva vizsgálhassuk. A vizsgálatok során kapott eredmények rámutatnak arra, hogy a növekedési tulajdonságok, illetve azok plaszticitása tekintetében a klimatikus meghatározottság jelentős.

A feltárt klímaadaptációs mintázat és változatosság létezése lehetőséget jelent arra, hogy a jósolt változások negatív hatásait célzott emberi közreműködéssel csökkentjük, legyen szó akár fatermesztésről, akár természetvédelmi célú génmegőrzési tevékenységről.

A fentiekben közölt vizsgálatok, a dolgozatban ismertetett lucfenyő-modell, valamint a közelmúltban közreadott bükk-elemzés (MÁTYÁS ET AL. 2009c) alapján javasolható, hogy az erdészeti szaporítóanyag-gazdálkodás gyakorlatában az ökológiai-genetikai alapokon megfogalmazott irányelvek váltsák fel vagy egészítsék ki a jelenlegi, inkább földrajzi megközelítésről árulkodókat.

Az erdeifenyő kontinentális hatás alatt tenyésző populációi esetében – a faj viszonylagosan tág ökológiai tűrőképessége ellenére is – jelentős éghajlati stresszt mutattam ki. A másik két, klímaérzékenyebb modell-fafaj esetében jelentős területre kiterjedő, a klimatikus stressz fokozódásában gyökerező rovarkárosítás zajlott le a közelmúltban (MOLNÁR – LAKATOS 2007), jelezve, hogy e fajok hazai körülmények között toleranciahatáraik közelébe kerültek.

Tekintve, hogy a klímaváltozásra adott válasz fajszerint nem uniform, hanem az egyes populációk eltérően reagálnak, a szárazsági határ közelében pedig már csekély mértékű változások is súlyos következményekkel járhatnak, ha az alkalmazkodóképességet kimerítik vagy meghaladják, indokolható és szükséges a származási körzetek szűkebb lehatárolása, a szaporítóanyag-kereskedelem és minőségbiztosítás szigorú felügyelete, valamint az irányított migráció ('human aided migration') hazai elveinek kidolgozása és gyakorlatba vonása.

5. ÖSSZEFOGLALÁS

A kelet-európai erdeifenyő populációk klimatikus adaptációjának kérdéskörét több kutatási program résztvevőjeként, 2000. óta tanulmányozom. Vizsgálataim bázisát elsősorban az Erdészeti Tudományos Intézet kezelésében álló származási kísérletek, valamint a volt Szovjetunió területére kiterjedő VNIILM-kísérlethálózat adatai képezték.

Eddigi munkám során:

1.

A hazai kísérletek korai értékelésének, illetve külföldi kísérletek eredményeivel egybehangzóan jelentős populációk közötti változatosságot mutattam ki az adaptív bélyegek tekintetében. A tapasztalt változatosság földrajzi mintázata gyakorlatilag megegyezik a korai, 5-9 éves korban elvégzett értékelések során kimutatottal, miszerint a hazai, jelentős kontinentális hatással érintett termőhelyeken az ukrán sztyepp- és erdőssztyepp-vidéket, Nyugat-Oroszországot és Kelet-Lengyelországot reprezentáló populációk teljesítménye rendszerint eléri vagy meghaladja a helyi származásokét. A legjobb kezelések növekedése mintegy 10-15 százalékkal haladta meg a kísérleti főátlagokat.

2.

Éghajlati adatbázisok fejlesztésében vettem részt abból a célból, hogy a tapasztalt földrajzi változatosság ökológiai-klimatikai szempontú, részletes feltárását elvégezhessem.

3.

Igazoltam, hogy a vizsgált eurázsiai származások körében a populációk közötti változatosság klin jellegű és az éghajlati tényezőkkel szoros kapcsolatot mutat. A mintázat kialakításában hőmérsékleti faktorok játszanak főszerepet, a csapadékviszonyok hatása csupán másodlagos. Tekintve, hogy a hasonló elvi alapokon felépített, klímaérzékeny tesztfajokat (bükk, lucfenyő) alkalmazó modellek esetén a csapadékviszonyok hatása jelentősebbnek bizonyult, az egyes klimatikus tényezők általános hatását illetően csak óvatos általánosítások tehetők.

Az área mintavétellel és kísérletekkel lefedett területén az adaptív tulajdonságok befolyásolásában a fotoperiódus hatása elhanyagolható. A hazai kísérletek adatai alapján a klimatikus környezet hatása a populáción belüli adaptív változatosságra szintén nem volt kimutatható.

4.

Kimutattam, hogy a vizsgált kísérletek termőhelyének jellemzésére a helyi származások teljesítménye és a kísérletekben mért teljesítmények főátlaga módszertani szempontból egyenértékűnek tekinthető.

5.

Az erdeifenyő elterjedési területének jelentős hányadát reprezentáló, 37 kísérletet és 145 származást tartalmazó kísérlethálózat adatainak és a klimatikus adatbázisok felhasználásával regressziós modellekben vizsgáltam a populációk áttelepítése – mint egy, a származási hely és a kísérlet helyének ökológiai távolságával megegyező mértékű klímaváltozás – által kiváltott adaptív választ. A 3. ponthoz hasonlóan a változás által kiváltott reakciók is elsősorban hőmérsékleti jellegek által uraltak.

Az indukált válaszok a fajra nézve nem egységesek. Egy adott hatásra populációk (vagy populáció-csoportok) egymástól gyökeresen eltérően reagálhatnak alkalmazkodottságuk és fenotípusos plaszticitásuk függvényében.

Hat, a hazai körülményekhez hasonlóan számottevő kontinentális hatásnak kitett kísérlet adatai alapján becsültem a hazai, középtávú éghajlati forgatókönyvek által valószínűsített klímaváltozás hatását az erdeifenyő-populációkra. Eredményeim arra utalnak, hogy egy 2 °C mértékű éves átlaghőmérséklet-emelkedés mintegy 15 százaléknyi növekedés-visszaeséssel járna az elterjedési terület déli határa mentén. Tekintve, hogy a vizsgált kísérletekben jelentős, nem technológiai okokra visszavezethető mortalitás nem került feljegyzésre, a toleranciahatár számszerű meghatározására nem nyílt lehetőség.

Kimutattam, hogy a szárazsági határ közelében a helyi körülményekhez alkalmazkodott populációk is jelentős éghajlati stressz alatt tenyésznek. A stresszfeltételek alól szabadulva azonban a javuló környezeti feltételeket csupán korlátozottan képesek kihasználni.

6.

Az adaptív bélyegek változatossága körében végzett vizsgálatokkal analóg módon, éghajlati és növekedési adatokból képzett regressziós függvények segítségével tártam fel a vizsgált populációk fenotípusos plaszticitásának változatosságát, mutattam be annak földrajzi mintázatát és ökológiai meghatározottságát.

Eredményeim arra utalnak, hogy a hazai viszonyok között jó teljesítményű közép-európai származások jelentős része speciális alkalmazkodóképességet mutat a melegebb, szárazabb ökológiai viszonyokhoz, azonban egy viszonylag csekély méretű kedvezőtlen változás

könnyen kimerítheti adaptációs készségüket. Jó általános alkalmazkodóképességű populációk az elterjedési terület teljes vizsgált hányadán fellelhetők, előfordulások súlypontot Nyugat-Oroszországban képez. A hazai kísérletekben mutatott jó növekedéssel ez a tulajdonság leggyakrabban az orosz-ukrán határvidéken élő populációk esetében párosul.

7.

Az ismertetett erdeifenyő-, valamint a rendelkezésre álló lucfenyő- és bükk-modellből levonható következtetések arra utalnak, hogy a hazai, számos fafaj szempontjából határhelyzetet jelentő éghajlati körülmények között a klimatikus alkalmazkodás kérdéskörének fokozott jelentőséget kell tulajdonítanunk, az erdészeti szaporítóanyag-gazdálkodás szabályozásában fokozott figyelemmel és szigorral, gyakorlatában pedig fokozott óvatossággal és mértékletességgel kell eljárunk.

6. TÉZISEK

I.

Az eurázsiai erdeifenyő populációk körében jelentős mértékű, ökológiai tényezőkkel kapcsolatba hozható változatosság mutatható ki mind alkalmazkodottság, mind alkalmazkodóképesség tekintetében. Az adaptív tulajdonságok populációk közötti változatossága klinális jellegű, a teszt-fafaj ökológiai igényeivel összhangban döntően – és gyakran determinisztikusan – hőmérsékleti jellemzők által meghatározott. A csapadékviszonyok és a fotoperiódus hatása a változatosság szempontjából alárendelt.

II.

Ezen összefüggések szorossága és jellege lehetővé teszi, hogy kísérletekben mért, tényszerű adatokra támaszkodva előrejelzést adjunk a várható klímaváltozás hatásaira.

III.

Egy 2 °C mértékű éves középhőmérséklet-emelkedés a szárazsági határ környékén, erőteljes klimatikus stressz alatt tenyésző erdeifenyő populációk körében 15%-ot meghaladó növekedés-vesztést okozhat.

IV.

A klímaváltozás negatív hatásának ellensúlyozására a fenotípusos plaszticitás kiaknázása okszerű alternatívát kínál. A plaszticitás mértéke genetikailag meghatározott, elsősorban éghajlati paraméterek által uralt. A növekedési tulajdonságok változatosságához hasonlóan a tapasztalt változatosság hőmérsékleti paraméterekkel hozható összefüggésbe. Az alkalmazott modell segítségével a plaszticitás földrajzi-ökológiai változatossága feltárható volt. Jó általános alkalmazkodóképességet mutató populációk Nyugat-Oroszországban képeznek súlypontot, a hazai körülmények között kiemelkedő produktív régióval az orosz-ukrán határvidéken kerülnek átfedésbe.

V.

A hazai klimatikus forgatókönyvek által felvázolt perspektíva alapján a szaporítóanyagforrások értékelésénél az alkalmazkodottság (azaz fatömeg-produkció) maximalizálása helyett a gyors környezeti változásokat jobban toleráló, plasztikus populációk felkeresését és használatát, azaz az alkalmazkodóképesség maximalizálását szükséges hangsúlyozni.

7. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ehelyütt szeretném megköszönni mindazoknak a segítségét, akik – akár akarva, akár akaratlan, akár szép, akár őszinte szóval, akár kérve, akár lökdösve – munkám során előremozdítottak. A történeti hűség és az Olvasó kedvéért megjegyzem: nem volt könnyű dolguk.

Külön köszönetem

Dr. Mátyás Csabának, ötletgazdának, témavezetőnek az inspirációtól kezdve a türelemig bezárólag mindenért;

Ujváriné dr. Jármái Évának a lelkesedésért és azért, hogy ezt bennem is élesztgette, ha kellett;

munkatársaimnak a technikai és szakmai segítségükért;

barátaimnak a biztatásért;

bírálóimnak, Dr. Bordács Sándornak és Dr. Frank Norbertnek, hogy nem udvariaskodtak;

Dr. Borovics Attilának és Dr. Csóka Györgynek azért, mert tudták, hogy a fentiek közül mikor kinek kell lenniük;

Rasztovits Ervinnek, Móricz Norbertnek a klimatikus adatbázisok terén nyújtott segítségükért.

Maradt a végére egy köszönet, amit nem szükséges kimérnem vagy felcímkézni. Szüleimnek szól. Köszönöm.

Sárvár-Sopron, 2010. március 14.

Nagy László

8. FELHASZNÁLT IRODALOM

- [1.] ABRAITIS, R., ERIKSSON, G. (1996): *Pinus sylvestris* L. East European populations: growth and behaviour in one Lithuanian field trial. *Baltic Forestry* **2** (2): 28-35.
- [2.] BAJPAI, P. K., KUMAR, R. (2005): Comparison of methods for studying genotype x environment interaction in sugarcane. *Sugar Tech* **7** (4): 129-135.
- [3.] BARTHOLY J., MATYASOVSKY I. (1998): A Kárpát-medence hőmérsékleti és csapadék viszonyainak alakulása a globális éghajlatváltozások tükrében. In: DUNKEL Z. (szerk.) (1998): *Meteorológiai Tudományos Napok 1997: Az éghajlatváltozás és következményei*. Országos Meteorológiai Szolgálat, Budapest, p. 117-125.
- [4.] BARTHOLY J., PONGRÁCZ R., TORMA CS., HUNYADY A. (2006): Regional climate projections for the Carpathian Basin. *Impacts and Responses in Central and Eastern European Countries, Conference Proceedings*, Pécs, 55-62.
- [5.] BEUKER, E. (1994): Long-term effects of temperature on the wood production of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) Karst. in old provenance experiments. *Scandinavian Journal of Forest Research* **9**: 34-45.
- [6.] BRADSHAW, A. D. (1965): Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* **13**: 115-155.
- [7.] BRADSHAW, A. D. (1991): Genostasis and the limits of evolution. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* **333**: 289-305.
- [8.] BRUBAKER, L. B. (1986): Responses of tree populations to climate change. *Vegetatio* **67**: 119-130.
- [9.] CAMPBELL, R. K. (1974): A provenance-transfer model for boreal regions. *Reports of the Norwegian Forest Research Institute* **31** (10): 543-566.
- [10.] CARTER, K. K. (1996): Provenance tests as indicators of growth response to climate change in 10 north temperate tree species. *Canadian Journal of Forest Research* **26**: 1089-1095.
- [11.] ČELEPIROVIĆ, N., IVANKOVIĆ, M., GRADEČKI-POŠTENJAK, M., NAGY L., BOROVICS A., AGBABA, S. N., LITTVAY, T. (2009): Review of investigation of variability of nad1 gene intron B/C of mitochondrial genome in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Periodicum Biologorum* **111** (4): 453-457.
- [12.] CRUZ, C. D., TORRES, R. A. DE A., VENCOVSKY, R. (1989): An alternative approach to the stability analysis proposed by Silva and Barreto. *Revista Brasileira Genética* **12** (2): 567-580.
- [13.] DANUSEVIČIUS, J. (2001): Use of introduced provenances to increase genetic diversity in local Scots pine populations. *Biologija* **1**: 59-61.
- [14.] DAVIS, M. B. (1981): Quaternary history and the stability of forest communities. In: WEST, D. C., SHUGART, H. H., BOTKIN, D. B. (szerk.): *Forest succession: Concepts and applications*. Springer Verlag, New York, p. 132-153.
- [15.] DAVIS, M. B., SHAW, R. G. (2001): Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* **292**: 673-679.
- [16.] DIGBY, P. G. N. (1979): Modified joint regression analysis for incomplete variety x environmental data. *Journal of Agricultural Science* **93**: 81-86.

- [17.] EBERHART, S. A., RUSSEL, W. A. (1966): Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science* **6**: 36-40.
- [18.] ELLENBERG H. (1988): *Vegetation ecology of Central Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, Nagy-Britannia
- [19.] EMBERGER, L. (1955): Afrique du nord-ouest. In: *Plant Ecology: Review of Research. Arid Zone Research VI.*, UNESCO, Párizs, 219-249.
- [20.] ERIKSSON, G. (1991): Challenges for forest geneticists. *Silva Fennica* **25**: 257-269.
- [21.] ERIKSSON, G. (2009): Recent advances in *Pinus sylvestris* genetics. Kézirat, http://vaxt.vbgs.slu.se/forgen/P-sylvestris_Rec_Res.pdf
- [22.] FAO (2001): FAOCLIM 2.0 A world-wide agroclimatic database. FAO, Róma
- [23.] FINLAY, K. W., WILKINSON, G. N. (1963): The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. *Australian Journal of Agricultural Research* **14**: 742-754.
- [24.] FÜHRER E., JAGODICS A. (2007): A klímátényezők és a klímajelző fajok szervesanyag-képzése közötti ökológiai összefüggés. In: MÁTYÁS Cs. – VIG P. (szerk.) *Erdő - Klíma V.* Nyugat-magyarországi Egyetem, Sopron, p. 269-280.
- [25.] FÜHRER E., MÁTYÁS Cs. (2005): A klímaváltozás hatása a hazai erdők szénmegkötő képességére és stabilitására. *Magyar Tudomány* **7**: 837-841.
- [26.] GAUSE, G. F. (1947): Problems of evolution. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* **37**: 17-68.
- [27.] GIERTYCH, M. (1979): Summary results on Scots pine height growth in IUFRO provenance experiments. *Silvae Genetica* **28** (4): 136-152.
- [28.] GIERTYCH, M. (1991): Provenance variation in growth and phenology. In: GIERTYCH, M., MÁTYÁS Cs. (szerk.): *Genetics of Scots pine*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 87-101.
- [29.] GIERTYCH, M., OLEKSYN, J. (1981): Summary of results on Scots pine volume production in Ogievskij's pre-revolutionary Russian provenance experiments. *Silvae Genetica* **30** (2-3): 56-74.
- [30.] HARKAI L., MÁTYÁS Cs. (1981): A hazai erdeifenyő állományok minőségének megjavítása idegen származások alkalmazásával. *Agrártudományi Közlemények* **40**: 345-347.
- [31.] HIJMANS, R. J., CAMERON, S. E., PARRA, J. L., JONES, P. G., JARVIS, A. (2005): Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**:1965-1978.
- [32.] HONNAY, O., VERHEYEN, K., BUTAYE, J., JACQUEMY, H., BOSSUYT, B., HERMY, M. (2002): Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters* **5**: 525-530.
- [33.] HUNTLEY, B. (1991): How plants respond to climate change: migration rates, individualism and the consequences for plant communities. *Annals of Botany* **67**: 15-22.
- [34.] LAKATOS M., SZALAI S. (2006): Effect of climate change on the return period of heat waves. *Impacts and Responses in Central and Eastern European Countries, Conference Proceedings*, Pécs, 135-143.

- [35.] LANGLET, O. (1936): Studier över tallens fysiologiska variabilitet och des samband med klimatet. Meddelanden från Staten Skogsförsöksanstalt **29**: 219-470.
- [36.] LANGLET, O. (1963): Patterns and terms of intraspecific ecological variability. *Nature* **200**: 347-348.
- [37.] LANGLET, O. (1971): Two hundred years of gen-ecology. *Taxon* **20**: 653-722.
- [38.] LYDOLPH, P. E. (1977): *Climates of the Soviet Union*. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York, pp. 443
- [39.] MANDEL, J. (1959): The measuring process. *Technometrics* **1**: 251-267.
- [40.] MÁTYÁS Cs. (1981): Kelet-európai erdeifenyő származások fenológiai változékonysága. *Erdészeti Kutatások* **74**: 71-80.
- [41.] MÁTYÁS Cs. (1987): Adaptációs folyamatok erdei fák populációiban. Tud. Doktori értekezés, MTA, Budapest, 175 pp.
- [42.] MÁTYÁS Cs. (1994): Modeling climate change effects with provenance test data. *Tree Physiology* **14**: 797-804.
- [43.] MÁTYÁS Cs. (2006): Migratory, genetic and phenetic response potential of forest tree populations facing climate change. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* **2**: 33-46.
- [44.] MÁTYÁS Cs., BOŽIČ, G., GÖMÖRY, D., IVANKOVIĆ, M., RASZTOVITS E. (2009c): Transfer analysis of provenance trials reveals macroclimatic adaptedness of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* **5**: 47-62.
- [45.] MÁTYÁS Cs., HARKAI L. (1982): Szovjet erdeifenyő populációk fiatalkori értékelése. *Agrártudományi Közlemények* **41**: 541-548.
- [46.] MÁTYÁS Cs., NAGY L. (2005): Genetic potential of plastic response to climate change. In: KONNERT, M. (szerk.): *Tagesberichte Forum Genetik und Wald*, Teisendorf, 2004. 55-69.
- [47.] MÁTYÁS Cs., NAGY L., UJVÁRINÉ JÁRMAY É. (2007): Klimatikus stressz és a fajok genetikai válaszreakciója az elterjedés szárazsági határán: elemzés és előrejelzés, In: MÁTYÁS Cs., VIG P. (szerk.): *Erdő és klíma V.*, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron, p. 241-255.
- [48.] MÁTYÁS Cs., NAGY L., UJVÁRINÉ JÁRMAY É. (2009a): Klimatikus stressz és a fajok genetikai válaszreakciója az elterjedés szárazsági határán: elemzés és előrejelzés. *Klíma-21 Füzetek* **56**: 57-65.
- [49.] MÁTYÁS Cs., NAGY L., UJVÁRINÉ JÁRMAY É. (2009b): Genetic background of response of trees to aridification at the xeric forest limit and consequences for bioclimatic modelling. In: STŘELCOVÁ, K., MÁTYÁS Cs., KLEIDON, A., LAPIN, M., MATEJKA, F., BLAŽENEC, M., ŠKVARENINA, J., HOLÉCY, J. (szerk.): *Bioclimatology and natural hazards*. Springer, p. 179-196.
- [50.] MÁTYÁS Cs., YEATMAN, C. W. (1987): A magassági növekedés adaptív változatosságának vizsgálata banksfenyő (*Pinus banksiana* Lamb.) populációkban. *Az Erdészeti és Faipari Egyetem Tudományos Közleményei* **37**: 191-197.
- [51.] MÁTYÁS Cs., YEATMAN, C. W. (1992): Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) populations. *Silvae Genetica* **41** (6): 370-376.

- [52.] MIKA J., WANTUCHNÉ DOBI I. (1998): Kis globális klímaváltozások térbeli és időbeli leskálázása hatásvizsgálati célokra. IN: DUNKEL Z. (szerk.) (1998): Meteorológiai Tudományos Napok 1997: Az éghajlatváltozás és következményei. Országos Meteorológiai Szolgálat, Budapest, p. 105-116.
- [53.] MOLNÁR M., LAKATOS F. (2007): A bükkpusztulás Zala megyében – klímaváltozás? In: MÁTYÁS CS., VIG P. (szerk.): Erdő és klíma V., Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron, p. 257-268.
- [54.] MOOERS, C. A. (1921): The agronomic placement of varieties. Journal of the American Society of Agronomy **13**: 337-352.
- [55.] NAGY L., MÁTYÁS CS. (2001): Modellierung der phänotypischen Variation von eurosibirischen Kieferherkünften. Nachhaltige Nutzung forstgenetischer Ressourcen, SLAF, Graupa, p. 233-234.
- [56.] OLEKSYN, J., GIERTYCH, M. (1984): Results of a 70 years old Scots pine provenance experiment in Pulawy, Poland. Silvae Genetica **33** (1): 22-27.
- [57.] OWINO, F. (1977): Genotype x environment interaction and genotypic stability in loblolly pine. Silvae Genetica **26** (1): 21-26.
- [58.] PÁLFAI I. (1987): Aszályos évek Magyarországon. Vízügyi Közlemények **69** (4): 507-524.
- [59.] PARMESAN, C., YOHE, G. (2003): A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature **421**: 37-42.
- [60.] PERSSON, B., BEUKER, E. (1997): Distinguishing between the effects of changes in temperature and light climate using provenance trials with *Pinus sylvestris* in Sweden. Canadian Journal of Forest Research **27**: 572-579.
- [61.] PERSSON, B. (1998): Will climate change affect the optimal choice of *Pinus sylvestris* provenances? Silva Fennica **32** (2): 121-128.
- [62.] PETERSON, T. C., VOSE, R. S. (1997): An overview of the Global Historical Climatology Network temperature data base. Bulletin of the American Meteorological Society **78**: 2837-2849.
- [63.] PROKAZIN, J. P. (1972): Izucsenie imejusikszia novih gyeograficseszkih kultur (programa i metodika rabot). Össz-Szovjet Erdészeti és Meliorációs Kutatóintézet (VNIILM), Puskinó, 53 pp.
- [64.] REHFELDT, G. E. (1995): Genetic variation, climate models and the ecological genetics of *Larix occidentalis*. Forest Ecology and Management **78**: 21-37.
- [65.] REHFELDT, G. E., TCHEBAKOVA, N. M., BARNHARDT, L. K. (1999): Efficacy of climate transfer functions: introduction of Eurasian populations of *Larix* into Alberta. Canadian Journal of Forest Research **29**: 1660-1668.
- [66.] REHFELDT, G. E., TCHEBAKOVA, N. M., PARFENOVA, E. I., WYKOFF, W. R., KUZMINA, N. A., MILYUTIN, L. I. (2002): Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. Global Change Biology **8**: 912-929.
- [67.] REHFELDT, G.E., TCHEBAKOVA, N.M., MILYUTIN, L.I., PARFENOVA, E.I., WYKOFF, W.R., KUZMINA, N.A. (2003): Assessing population responses to climate in *Pinus sylvestris* and *Larix* spp. of Eurasia with climate transfer models. Eurasian Journal of Forest Research **6** (2): 83-98.

- [68.] REICH, P. B., OLEKSYN, J. (2008): Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north. *Ecology Letters* **11**: 588-597.
- [69.] ROBERDS, J. H., HYUN, J. O., NAMKOONG, G., RINK, G. (1990): Height response functions for white ash provenances grown at different latitudes. *Silvae Genetica* **39** (3-4): 121-129.
- [70.] RWEYONGEZA, D. M., YANG, R-C., DHIR, N. K., BARNHARDT, L. K., HANSEN, C. (2007): Genetic variation and climatic impacts on survival and growth of white spruce in Alberta, Canada. *Silvae Genetica* **56** (3-4): 117-127.
- [71.] SAVOLAINEN, O., BOKMA, F., GARCÍA-GIL, R., KOMULAINEN, P., REPO, T. (2004): Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of *Pinus sylvestris* to climatic changes. *Forest Ecology and Management*, **197**: 79-89.
- [72.] SAVOLAINEN, O., HURME, P. K. (1997): Conifers from the cold. In: BIJLSMA, R., LOESCHCKE, V. (szerk.) *Environmental Stress, Adaptation and Evolution*. Birkhäuser, Bázél, 43-62.
- [73.] SCHMALHAUSEN, I. I. (1949): *Factors of Evolution*. Blakiston, Philadelphia.
- [74.] SCHMIDTLING, R. C. (1994): Use of provenance tests to predict response to climatic change: loblolly pine and Norway spruce. *Tree Physiology* **14**: 805-817.
- [75.] SHUTYAEV, A. M., GIERTYCH, M. (1997): Height growth variation in a comprehensive Eurasian provenance experiment of *Pinus sylvestris* L. *Silvae Genetica* **46** (6): 332-349.
- [76.] SHUTYAEV, A. M., GIERTYCH, M. (2000): Genetic subdivisions of the range of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) based on a transcontinental provenance experiment. *Silvae Genetica* **49** (3): 137-151.
- [77.] SILVA, J. G. C., BARRETO, J. N. (1985): Aplicação da regressão linear segmentada em estudos da interação genótipo x ambiente. In: *Resumos de Simpósio de Experimentação Agrícola 1*, Piracicaba. Fundação Cargill, Campinas, p. 49-50.
- [78.] SKRØPPA, T., JOHNSEN G. (2000): Pattern of adaptive variation in forest tree species: the reproductive element as an evolutionary force. In: MÁTYÁS Cs. (szerk.): *Forest Genetics and Sustainability*. Kluwer Academic, Dordrecht, 49-58.
- [79.] STEPHAN, B. R., LIESEBACH, M. (1996): Results of the IUFRO 1982 Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) provenance experiment in southwestern Germany. *Silvae Genetica* **45** (5-6): 342-349.
- [80.] SZELJANYINOV, G. T. (1928): On agricultural climate valuation. *Proceedings of Agricultural Meteorology*, **20**: 165–177.
- [81.] THOMSON, A. M., PARKER, W. H. (2008): Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change. 1. Jack pine. *Canadian Journal of Forest Research* **38**: 157-170.
- [82.] THORNTHWAITE, W.C. (1948): An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review* **39** (1): 55-94.
- [83.] VAN KOOTEN, G. C., ARTHUR, L. M. (1989): Assessing economic benefits of climate change on Canada's boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* **19**: 463-470.

- [84.] VARGA-HASZONITS Z. (2003): Az éghajlatváltozás mezőgazdasági hatásainak elemzése, éghajlati scenáriók. *Agro-21 Füzetek* **31**: 9-28.
- [85.] VERMA, M. M., CHACAL, G. S., MURTY, B. R. (1978): Limitations of conventional regression analysis: a proposed modification. *Theoretical and Applied Genetics* **53**: 89-91.
- [86.] WMO (1996): Climatological Normals for the period 1961-1990. World Meteorological Organization, Genf
- [87.] WRICKE, G. (1962): Über eine Methode zur Erfassung der ökologischen Streubreite in Feldversuchen. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* **47**: 92-96.
- [88.] YATES, F., COCHRAN, W. G. (1938): The analysis of groups of experiments. *Journal of Agricultural Science* **28**: 556-580.

www.ncdc.noaa.gov/pub/data/ghcn/v2

www.worldclim.org

9. ÁBRA- ÉS TÁBLÁZATJEGYZÉK

1. ábra: A teljes mintavételi és kísérleti hálózat	20
2. ábra: Az éves átmérőnövedékre vonatkoztatott fenotípusos index nagyságának alakulása a kerkafalvai kísérletben	28
3. ábra: A legjobb és leggyengébb teljesítményű származások a négy hazai kísérletben	29
4. ábra: A helyi származások teljesítménye és a kísérleti főátlag összefüggése	30
5. ábra: A rátermettség és a tolerancia csökkenése a környezeti feltételek romlásával, a szelekciós nyomás erősödésével (MÁTYÁS 2006)	32
6. ábra: A recski kísérletben mért, 16 éves kori átlagos mellmagassági átmérők (Z, cm) két, termális paraméter – a januári középhőmérséklet (X, °C) és a fagymentes napok átlagos száma (Y) függvényében. A klímaadatok meghatározása LYDOLPH (1977) alapján történt (NAGY – MÁTYÁS 2001)	33
7. ábra: A magassági növekedés populációk közötti és populációkon belüli változatossága a származási hely éves középhőmérsékletének függvényében a recski kísérletben, 16 éves korban (MÁTYÁS ET AL. 2007, klímaadatok: WMO 1996)	33
8. ábra: Csekély mértékű, 0,5 °C-ot nem meghaladó éves középhőmérséklet-változással járó észak-déli irányú áttelepítés esetén az áttelepítés távolsága és a növekedés alakulása között nincs statisztikailag igazolható összefüggés sem átmérő-, magasságnövedék tekintetében.	35
9. ábra: Az egyes populáció-csoportok eltérő reakciója a vegetációs időszak hőmérséklet-összegének megváltozására (MÁTYÁS – NAGY 2005, klímaadatok: WMO 1996)	36

10. ábra: A havi középhőmérsékletek és csapadékösszegek változásának hatása a magassági növekedésre (MÁTYÁS – NAGY 2005 nyomán, klímaadatok: WMO 1996)	38
11. ábra: A b_1 és a SE_b stabilitás-indexek értelmezése három származás éves magasságnövedéke példáján	40
12. ábra: A vizsgált populációk stabilitása (felül éves magasság-, alul átmérőnövedék) jelentős eltéréseket mutat	42
13. ábra: Stabilitás- és teljesítmény-paraméterek (éves magasságnövedék PiH , mm), valamint a származási hely éves középhőmérsékletének összefüggése	43
14. ábra: A magassági növekedésre vonatkozó stabilitás-indexek (b_i) földrajzi megoszlása	44
1. táblázat: 25 globális modell előrejelzése alapján valószínűsített hazai hőmérséklet- és csapadékváltozások a 2071-2100. időszakra, 1 °C globális változásra vetítve (BARTHOLY ET AL. 2006)	6
2. táblázat: A vizsgált kísérletek (ID azonosító, X, Y földrajzi koordináták, ALT tengerszint feletti magasság, DI az átlagos éves átmérőnövedék kísérletre vonatkozó főátlaga mm-ben, ND a rendelkezésre álló átmérő-adatsorok száma, HI az átlagos magasságnövedék kísérletre vonatkozó főátlaga mm-ben, NH a rendelkezésre álló magasság-adatsorok száma, KorD és KorH a vizsgált növényállomány kora)	19
3. táblázat: A vizsgált hazai kísérletek termőhelyi jellemzői	21
4. táblázat: A vegetációs idő hőmérséklet-összege változásának ($dSTVEG$, hónap-fok) hatása a relatív teljesítményre 6 orosz kísérletben (a, b a regressziós egyenes tengelymetszete és meredeksége, R^2 a korrelációs együttható).....	36

10. MELLÉKLETEK (CD)

1. melléklet: A vizsgált populációk származási adatai
2. melléklet: A vizsgált populációk növekedési adatai
3. melléklet: Származásonkénti növekedési adatok a recski kísérletben, 23 éves korban
4. melléklet: Származásonkénti növekedési adatok az egyházashetyei kísérletben, 23 éves korban
5. melléklet: Az elemzéshez használt éghajlati adatok (Worldclim)
6. melléklet: A válaszregressziós függvények paraméterei
7. melléklet: A havi csapadékösszeg és középhőmérséklet hatásának analízise hat, kontinentális klímahatás alatt álló kísérletben
8. melléklet: A fenotípusos plaszticitás elemzésének részletes eredményei
9. melléklet: A stabilitás-indexek és a klimatikus paraméterek összefüggésének regressziós elemzése