

Doktori (PhD) értekezés tézisei

**ASZIMMETRIKUS *PRIMULA* HIBRID ZÓNÁK SAJÁTOSSÁGAI,
A HIBRIDEK TERMÉSZETVÉDELMI ÉS GYAKORLATI
JELENTŐSÉGE**

Cservenka Judit

Szegedi Tudományegyetem Természettudományi Kar
Növénytani Tanszék és Fűvészkert
2004

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS

A növényvilágban számos példát találunk arra, hogy két közel rokon taxon areájának átfedése esetén kialakul – a szülőfajok mellett kisebb-nagyobb egyedszámban hibrideket is tartalmazó – ún. *hibrid zóna*, amelyben sajátos adaptációs és speciációs folyamatok zajlanak. Egyre több kutató vállalkozik e folyamatok tisztázására és leírására. Az utóbbi évtizedben gyors fejlődésnek indult molekuláris technikákkal lehetővé vált a hibrid zónák genetikai szerkezetének megismerése is, amely jelentős lépés a szemünk előtt zajló mikroevolúciós folyamatok megértéséhez.

A világon jelenleg a leírt növényi hibrid zónák száma néhány száz, azonban – néhány genushoz tartozó taxon kivételével (pl. *Helianthus*, *Iris*, *Eucalyptus*, *Geum*, *Ipomopsis*, fűszárúak közül *Picea*, *Pinus*, *Quercus*, *Populus*) – kevésnek ismerjük a szerkezetét.

Tágabb értelemben azt a földrajzi régiót nevezzük hibrid zónának, amelyben a szülőfajok átfedő elterjedési areáin belül irodalmi adatok alapján előfordulnak hibridek. Ilyen megközelítésben a *Primula veris* x *P. vulgaris* hibridek esetében Írországtól kezdődően Skócián, Anglián, Franciaországon, Olaszországon, Alsó-Ausztrián és Stájerországon keresztül a Keleti-Bakonyig húzódna a hibrid zóna (Lüdi in Hegi 1926, Meusel et al. 1978). A hibridek nagyobb egyedszámban speciális adottságú habitatokban jelennek meg. A hibridizációs jelenségek tanulmányozására ezek az általában átmeneti jellegű habitatok a legalkalmasabbak. *Szűkebb értelemben* ezek tekinthetők hibrid zónának, ahol lokális speciációs és adaptációs folyamatok zajlanak.

A növények között gyakran előforduló hibridek közül olyan taxon, a *Primula veris* x *P. vulgaris* áll vizsgálataim középpontjában, amely az eltérő termőhelyi igényű szülőfajok együttes előfordulásának kis valószínűsége miatt a természetben ritka, tömeges előfordulása pedig nagyon ritka jelenség.

Magyarországon csak a Bakonyvidék területéről ismertek a *Primula veris* L. és *P. vulgaris* Huds. kereszteződésével létrejött – *P. brevistyla* DC., *P. austriaca* Wettst. – hibridalakok. Megvizsgáltam ezek előfordulási körülményeit a Bakonyban és a Keszthelyi-hegység területén. 1997-től folytatott kutatásaim során felmértem a mintaterületen a hibridpopulációkat, erdészeti üzemtervek adataiból kiindulva első közelítésként meghatároztam a hibridek legjellemzőbb előfordulási körülményeit (vegetációtípus, lombkorona-záródás, talajtípus), illetve predikciós térképezés során a hibridek előfordulását meghatározó domborzati tényezők (kítettség, lejtőszög, felszín-görbület) súlyát állapítottam meg. Az előfordulásokat tipizáltam, meghatároztam azokat a vegetációtípusokat, amelyekben hibridek előfordulnak, és amelyekben előfordulásuk valószínűsíthető. Részletesen tanulmányoztam a hazánkban legjelentősebb, közel ezres egyedszámú zörög-hegyi hibrid előfordulás jellegzetességeit.

A Zörög-hegyen a *Primula* hibridek nagy egyedszámban jellegzetes domborzati viszonyok között, mintegy 1,5-2 km hosszú, 50-60 m széles sávban fordulnak elő; szüleikétől eltérő, jól körülhatárolható és definiálható területen élnek, ezért alkalmaztam a zörög-hegyi populációra a *hibrid zóna* fogalmát (Cservenka 2000).

A szülőfajok és hibridjük eltérő élőhelyén készített cönológiai felvételek indikációs spektrumainak kiértékelésén keresztül a hibrid zóna közvetlen elterjedési viszonyokat meghatározó sajátosságait tártam fel (fajspektrum, borítás, kompetíció).

A populációk morfológiai és genetikai szerkezetének, változatosságának vizsgálata során képet kaptam a *Primula* hibrid zónában zajló mikroevolúciós folyamatok irányáról.

Régóta ismert gyógynövényekről lévén szó, a kémiai anyagaikban megnyilvánuló hibridjelleg is vizsgáltam.

Kutatásaim során az alábbi kérdésekre kerestem választ:

Milyen körülmények között, milyen jellegzetes élőhely-típusokban fordulnak elő *Primula* hibridek Magyarországon?

Melyek a zörög-hegyi *Primula* hibrid zóna kialakulásában és fenntartásában szerepet játszó környezeti tényezők?

Fitocönológiai szempontból hogyan jellemezhető a fenti zónában megjelenő hibridek sajátos (extrémhez közelítő) élőhelye, az ökológiai indikátor értékek felhasználásával meghatározott élőhely preferenciája.

Milyen morfológiai tulajdonságok alapján különíthetők el egyértelműen a hibridek?

Milyen a hibridek és a szülőfajok genetikai mintázata? Milyen a fenotípusban megjelenő variabilitás és a genetikai mintázat kapcsolata? Egységesek (stabilak)-e a szülőfajok, vannak-e introgresszióra utaló jelek?

Milyen a szülőfajok flavonoidspektruma, megjelenik-e a hibrid jelleg a flavonoid-összetételben?

A megfigyelt sajátosságok alapján a *Primula* hibrid zónában zajló folyamatokat melyik hibrid zóna modell írja le legjobban, és melyek az ebből levonható következtetések?

Hogyan értékelhetők a *Primula* hibridek és a hibrid zóna természetvédelmi szempontból?

2. ANYAG ÉS MÓDSZER

2.1. A *Primula* hibridek előfordulásainak vizsgálata a Dunántúli-középhegységben; a Zörög-hegy

A tavaszi kankalin (*Primula veris* L.) eurázsiai, a szártalan kankalin (*Primula vulgaris* Huds.) atlanti-mediterrán elterjedésű faj (Soó 1970). A szülőfajok areái Európában nagy területen átfednek (Meusel et al. 1978), és ebben a zónában a két faj helyenként hibridizálódik. A Keszthelyi-hegységből Nagy és Dános (1979), Szabó (1987), Óvári és Bérces (1999), az Északi-Bakonyból és a Bakonyaljáról Polgár (1935), Rédl (1942), Nagy és Dános (1979), Mészáros és Simon (1999) illetve Bauer (2001) munkáiban található adatai.

A *Primula* hibrid előfordulások termőhelyi körülményeinek összehasonlítása végett felkerestem a Nagy és Dános (1979) cikkében szereplő, és az azóta leírt termőhelyeket (Szabó 1987, Mészáros és Simon 1999, Bauer 2001, Bauer ex verb.).

Részletes morfológiai és genetikai vizsgálatokhoz a bejárások során megfigyelt hibrid egyedszámok alapján európai szinten is unikális zörög-hegyi előfordulás bizonyult alkalmasnak. A vizsgálati terület – a bakonyi Cuha-völgy és a Zörög-hegy – botanikai kutatásának kezdetei Kitaibel nevéhez fűződnek, aki az 1799-1802. években érintette Csesznek térségét. Florisztikai adatokat 1799-ben jegyzett fel a Cuha-völgyből (Gombocz 1945). Pillitz (1908, 1910) Veszprém vármegyei flóraművében szintén található adatok a Cuha-völgy és térségére vonatkozóan. A Bakony-hegység flóraműve 1942-ben jelent meg (Rédl), melyben Polgár adatai révén a Cuha-völgyre vonatkozóan igen gazdag adatsor található. Polgár (1935) hívta fel a figyelmet a két kankalin faj között létrejött hibridek előfordulására a Cuha-völgyben.

Megfigyelése szerint a *P. vulgaris* a völgyben, a *P. veris* a naposabb lejtőkön fordul elő, és hogy " a völgyből a lejtőn felfelé haladva gyakran találkozhatunk a két kankalin kereszteződéséből származó hibriddel". A terület növényföldrajzi képének megismeréséhez jelentősen hozzájárultak Fekete et al. (1961), Fekete és Komlódi (1962), Fekete (1963, 1964, 1988), valamint Fekete és Zólyomi (1966) munkái. Az utóbbi évek kutatási eredményei (Bölöni és Király 1997, Bölöni et al. 1997, Bauer 2001, Galambos 2001) főleg florisztikai adatokkal gazdagították a terület növényvilágával kapcsolatos ismereteket.

2.2. Lokális elterjedési térképek, a populációk előfordulási súlypontjainak meghatározása erdészeti üzemtervi adatok alapján

A munka kezdetén a Zörög-hegyen felmértük a hibridpopulációk előfordulását és nagyságát, és elkészítettük az anyanövény *Primula veris* és a hibridfaj előfordulási folttérképét. A predikciós térképezés során ezt használtuk. A *Primula vulgaris* térképezését nem tartottuk szükségesnek, mivel a Kis-Zörög oldal déli meredek oldalai és a Kis-Zörög oldal zárt nyugati felén található bükkösök kivételével mindenhol előfordul, állományaiban sűrűsödések és ritkulások azonban szintén megfigyelhetők.

A populációk előfordulási súlypontjainak meghatározásához első megközelítésben az erdészeti üzemtervek adataiból ArcView 3.1 térinformatikai szoftver segítségével digitális fedvényeket, majd GARMIN eTrex Vista kézi GPS készülék segítségével részletes ponttérképet készítettünk.

A felmérés során a hegy déli nyúlványán megfigyelhető legsűrűbb előfordulásban, mintegy egy hektáros területen nagy pontosságú módszerrel, Trimble GeoExplorer II típusú professzionális GPS-vevővel határoztuk meg a *Primula* hibrid zóna egyedeinek térbeli helyzetét. A mérési módszer első lépése az volt, hogy bemértük 8 olyan pont EOV-koordinátáit, amelyek a vizsgált területen egyenletesen helyezkedtek el, és azokból a területen előforduló összes *Primula* egyedét látni lehetett. Ezt követően a területet felosztottuk a bemért pontok körül 8 részterületre, és az egyes kiindulási pontoktól irányszöget és távolságot mértünk minden egyes tő irányába. Az irányszög méréséhez 0,5° pontosságú, deklinációs kalibrációval rendelkező Silva Eclipse Pro tájoló, a távolság méréséhez pedig ±2 mm pontosságú Leica DISTO Classic⁵ lézeres távolságmérőt használtunk. Feljegyeztük, hogy mely értékekhez milyen taxonhoz tartozó és ezen belül milyen típusú egyedek tartoznak. A terepi adatgyűjtést követően a fent említett, „nyers” koordinátákat az ELTE TTK permanens GPS referenciaállomásról letöltött bázisállományok segítségével ún. differenciális korrekcióval pontosítottuk, így azok – legalábbis x, y irányban – immár deciméteres pontossággal adták meg a pontok térbeli helyzetét. Az egyes *Primula* egyedek úgy kaptak önálló koordinátát (és további, vizsgálatunk szempontjából lényeges attribútumokat), hogy a kiindulási pontok koordinátáit tartalmazó állományokból másolatokat készítettünk, és azok koordinátáit a jegyzőkönyvben rögzített ún. külpontossági (offset = irányszög, távolság) értékekkel módosítottuk Trimble GPS Pathfinder Office alkalmazás segítségével.

2.3. A *Primula* hibridek zörög-hegyi élőhelyének vizsgálata a domborzat alapján

A fajok előfordulását ábrázoló térképeket és a Zörög-hegy területét (11 km²-t) lefedő 1:10000-es méretarányú szabványos (EOTR) topográfiai térképet bedigitalizáltuk. A *Primula* fajokra és a domborzatra vonatkozó adatok további kezelését és analízisét a GRASS 4.2-es térinformatikai szoftverrel végeztük. A terület digitális terepmodelljét a digitalizált szintvonalakból, block-krigeléses interpolációval hoztuk létre. A létrehozott térinformatikai adatbázis tartalmazta a digitális terepmodellt, az ebből származtatott domborzati változókat és a *Primula* fajok előfordulásait. Az adatbázishoz tartozó térképek 10 x 10 méteres felszint reprezentáló cellákból álltak, melyekben a térképen ábrázolt változó értéke található.

A teljes mintaterület 11 km²-t fed le, tehát minden térképet egy 110.000 cellát tartalmazó raszteres térkép írt le.

A domborzatot leíró változókat a digitális terepmodellből származtattuk. A változók létrehozásához szükséges alapalgoritmusokat a GRASS 4.2-es szoftver biztosította, de az égtáj szerinti kitétségek és a felszíngörbület kiszámolásakor ezeket az algoritmusokat átírtuk (Aszalós 1997).

A domborzati és előfordulási térképek egységes térinformatikai adatbázisban való kezelése lehetővé tette, hogy a hibridek előfordulásának pontos domborzati viszonyait megállapítsuk. Az ún. összemetszéses eljárásokkal két (esetleg több) térkép összes cellájának adatait vizsgálhatjuk a két térképen azonos helyhez tartozó cellák páronkénti összevetésével. Ilyen eljárással állítottuk elő a faj előfordulásának eloszlásait (hisztogramok), illetve átlagait, középértékeit, legkisebb és legnagyobb értékeit, szórásait (statisztikák) az öt domborzati változó függvényében.

2.4. A *Primula* hibridek élőhelypreferenciájának vizsgálata cönológiai felvételek alapján

A Zörög-hegy déli nyúlványának nyugati lejtőjén a taxonok élőhelyválasztásának vizsgálatához cönológiai felvételeket készítettünk. A három különböző erdőtípus felvételezésével, és a kapott minták taxonjaira megállapított relatív ökológiai mutatószámok (Borhidi 1993, 1995) elemzésén keresztül kerestük a hibrid zóna kialakulásában és fennmaradásában legnagyobb szerepet játszó ökológiai tényezőket.

Az egyes felvételek és a mintacsoportok összehasonlításához ökológia érték-spektrumokat készítettünk. A vizsgálat módját indokolja, hogy az élőhelyében elkülönülő két szülőfaj együttes előfordulása már magában is utal a szűkebb terület – Zörög-hegy nyugati lejtője – különleges, átmeneti jellegére. Borhidi et al. (2000) felhívják a figyelmet arra, hogy az átmeneti jellegű termőhelyeken, az egyes fajok toleranciájának határterületein indikációs értékük megnő. A felvételek ökológiai értékspektrumát csak a gyepszintre – mint gyorsan változó, s ember által közvetlenül kevésbé befolyásolt szintre (Morschhauser 1995) – végeztük el csoportrészesedés, és csoporttömeg számításával egyaránt.

2.5. Morfológiai variabilitás vizsgálata

A Zörög-hegy déli nyúlványán 1998-ban jelöltem ki *Primula vulgaris*, *P. veris* és hibrid egyedeket, ott, ahol mindhárom populáció egyedei nagyobb számban egymás közelében fordultak elő. A kijelölt *Primula vulgaris* populáció egyedeit a vizsgálat három éve alatt szinte hiánytalanul nyomon tudtam követni. Ugyanez nem mondható el a hibridekről és a *P. veris*-ről, mivel a hibridek a meredek, erózió által érintett gerincen és a platón erősen ki voltak téve a vadak taposásának, azonban a populációk helyzete és változása így is követhető volt.

A zörög-hegyi hibridpopulációt morfológiai tulajdonságai alapján szülőpopulációival, valamint az utóbbiakat egy-egy más termőhelyről származó "tisztá" *P. vulgaris* (Büdöskúti-völgy, Keszthelyi-hegység) és *P. veris* (Veszprémfajsz) populációval hasonlítottam össze.

Vegetatív és generatív jellemzők: mindhárom zörög-hegyi populáció egyedeiről begyűjtöttem a legnagyobb levelet. Megmértem a levéllemez hosszát, szélességét, valamint a nyélbe keskenyedő levéllemez szélei által bezárt szöveget. A levélepidermisz függelékeinek vizsgálatához kézzel nyúzatot készítettünk, a preparátumokat vizes glicerinnel fedtük, és azonnal értékeltem Image Pro Plus 3.0 (*Media Cybernetics, USA*) program segítségével.

Mindhárom populációból feljegyeztem a párta átmérőjét, a szíromlevél szélességét, a virágzati tengely, a virágkocsány, a csészefog és a pártacsó hosszát, értékeltem a párta színét és a torok mintázatát.

Meghatároztam a virágzati tengelyen fejlődő tokok számát a tokokban található magok számát, és a virágzatonkénti átlagos magszámot. A magvak méretét COLIM képanalizáló program segítségével határoztam meg.

2.6. Genetikai variabilitás vizsgálata

A Szegedi Biológiai Központ Genetikai Intézetében folytattam genetikai vizsgálatokat RAPD-PCR módszerrel (Williams et al. 1990). A DNS-t fiatal levélből és néhány esetben sziromból nyertem Doyle és Doyle (1990), valamint Lin és Ritland (1995) kisebb változtatásokkal alkalmazott eljárása szerint. A szülő- és a hibrid taxon populációi genetikai variabilitásának vizsgálatához 57 oligonukleotid primert (*Operon Alameda Technologies Inc., USA*) teszteltünk, melyek közül 29 volt értékelhető. Az elővizsgálatok alapján legjobb három primerrel (OPAA4, OPAA10 és OPF20) végeztük el a *Primula veris*, *P. vulgaris* és hibridjük zörög-hegyi populációiból származó egyedei genotípusának analízisét.

2.7. Kémiai anyagok (flavonoid-összetétel) vizsgálata

A hibridek jellegzetes átmeneti színe a virágokban levő színanyagok eltérő összetételére utal, ezért vizsgáltuk, hogy a hibrid jelleg a flavonoid-összetételben miképpen jelenik meg. A flavon-glikozidok és fenolsavak minőségi és mennyiségi vizsgálata vékonyréteg-kromatográfiával történt (Wagner és Bladt 1996). Az értékelést rutin (Rf~0.4) standard alapján végeztük.

3. EREDMÉNYEK, KÖVETKEZTETÉSEK

3.1. A szülőfajok és hibridek előfordulási körülményei

A *P. vulgaris* a hűvösebb, páradúsabb bükkösök, gyertyános-tölgyesek gyakori növénye, de előfordul napfényesebb, zavart élőhelyeken is: vágásterületeken, erdei utak, ösvények mentén. A *P. veris* elsősorban a délies fekvésű, naposabb, nyitottabb cseres-tölgyesekben, melegkedvelő tölgyesekben fordul elő. Soó (1970) szerint az erdei ökotípus *P. veris subsp. inflata* élőhelyi igényeit tekintve közelít a *P. vulgaris*-hoz. Gyertyános-tölgyesben valóban találkoztam elszigetelt állományaival, de bükkösben eddig még nem.

Megfigyelésem szerint a szülőfajok a Dunántúli-középhegységben jellegzetes domborzati viszonyok között található meg együtt. A sziklakibúvásos – dolomitos – felszín, a viszonylag nagyobb tengerszint feletti magasság és a nyugatias kitettség meghatározó a *Primula* hibridek elterjedésében. A Keszthelyi-hegységben és a Keleti-Bakonyban a *Primula veris* fordul elő szigetszerűen a *P. vulgaris* areájában, míg a déli-bakonyi és a bakonyaljai előfordulásokra inkább ennek fordítottja jellemző. A korábban leírt és az általam megfigyelt nagy egyedszámú hibrid előfordulások hegységperemi területekre esnek. A zörög-hegyihez hasonló – bár attól egyedszámukat tekintve jóval elmaradó – előfordulást két helyen észleltem, a Nagyvázsonytól északra fekvő Mina-völgyben, és a Keszthelyi-hegységben, a Láz-tetőn. Olyan helyeken, ahol a domborzatnak nincs kitüntetett szerepe, a hibridek szórványosan, egymástól elszigetelt kis egyedszámú populációkban figyelhetők meg.

A *P. veris* atipikus, erdei habitatokban előforduló populációinak életviszonyait a rendelkezésre álló fény határozza meg, amelynek mennyisége a kutatási területen a lombkorona záródásával hozható összefüggésbe. A hibrid populációk azonban szélesebb árnyéktoleranciával rendelkeznek mint a *P. veris* populációi, jobban záródott erdőkben is előfordulnak. A hibrid előfordulások csoportosításánál az anyanövény *Primula veris* tipikus élőhelyének tekintettem a nyitott, füves (vö. Woodell 1965), illetve a vegetációs periódus későbbi szakában is fényben gazdag ligetes élőhelyeket.

Nem tipikusnak tekintettem a *Primula veris* zártabb, a vegetációs periódus későbbi szakában 70-100%-os záródású erdőkben való megjelenését.

A hibridek előfordulása a szülőfajok átfedő elterjedési areáján belül leginkább a következő növénytársulásokhoz (Borhidi 2003) köthető, illetve megjelenésük ezekben várható:

- Dolomittörmelékletjtő-erdő (*Primulo veris-Tilietum platyphyllae* (Isépy 1968) Borhidi 1996): Bakony, Keszthelyi-hegység
- Elegyes karszterdő (*Fago-Ornetum* Zólyomi (1950) 1958) : főleg Keszthelyi-hegység
- Bakonyi tetőerdő (*Veratro-nigrae-Fraxinetum orni* Kevey & Borhidi 2001): főleg Keleti-Bakony
- Hegyvidéki gyertyános-tölgyes (*Carici pilosae-Carpinetum* Neuhäusl & Neuhäuslova-Novotná 1964 em Borhidi 1996): Bakony, Keszthelyi-hegység
- Középhegységi cseres-tölgyes (*Quercetum petraeae-cerris* Soó 1963): Bakony
- Genyőtés cseres-tölgyes (*Asphodelo-Quercetum roboris* (Borhidi & Járαι-Komlódi 1959) Borhidi 1996): Keszthelyi-hegység, Bakonyalja
- Középhegységi mészkedvelő molyhos tölgyes (*Vicio-sparsiflorae-Quercetum pubescentis* Zólyomi ex Borhidi et Kevey 1996): Keszthelyi-hegység
- Cserszömörccs karsztbokorerdő (*Cotino-Quercetum pubescentis* Soó (1931) 1932): Keszthelyi-hegység
- Podagrafüves égerliget (*Aegopodio – Alnetum* V. Kárpáti, I. Kárpáti & Jurko 1961): Bakonyalja

3.2. A *Primula* hibridek előfordulásának domborzattól való függése

A predikciós térképezés alkalmával végzett kutatás feltételezése az volt, hogy a *Primula* hibridek terepi előfordulásai a domborzat változóival jól leírhatók, és előfordulásuk nem térképezett helyei – a domborzat ismeretében – megbecsülhetők. A hibrid populációk a Cuha-völgyben viszonylagosan nagy tengerszint feletti magasságú letörések és gerincek kiritkult tölgyeseiben élnek, ezért a vizsgálat hipotézise szerint a tengerszint feletti magasságnak és a felszín-gömbületnek nagy prediktív ereje van előfordulásuk meghatározásában. A vizsgált változók közül legfontosabbnak a tengerszint feletti magasság és a kitétség kelet-nyugat komponense adódott a hibrid *Primula* populációk előfordulásainak meghatározásában. A letörések – nagy felszín-gömbületű területek – a nyitott tölgyesek, így a *P. veris* és a hibridek előfordulási helyei. A tengerszint feletti magasság hatása ehhez képest másodlagos, szerepe mégis azért lett kiemelt ebben az esetben, mert a vizsgált területen nagy magasságon van a letörés. Könnyebben érthető és elfogadható a kitétség kelet-nyugat komponensének kiemelt szerepe: a modellezett előfordulások súlypontja – a terepi előfordulásokkal egyezően – a nagy besugárzás miatt esett a nyugatias oldalakra (Cservenka et al. 2000, Aszalós 2003).

A *Primula veris* elsősorban a száraz tölgyesek növénye, populációinak fennmaradásához a nyílt lomberdők lombosra alá bejutó többletfény szükséges. Ha a hibridek nagyobb árnyék-toleranciával is rendelkeznek mint anyanövényük, előfordulásuk térben mégis ez utóbbihoz kötött, azaz a hibrid zóna a szülőfajok megjelenése tekintetében aszimmetrikus. A különböző mértékben záródott lombkoronával párhuzamosan térben elkülönült *P. veris* populációk mozaikja figyelhető meg a Zörög-hegyen. A foltok demográfiája a lombkorona záródással összefüggésben változik; az erdő regenerációs ciklusának megfelelően halad előre. Feltételezésem szerint a *P. veris* keleti és déli irányból települhetett tarvágás, vagy egyéb erdőnyitási mód következtében a hegyre, és az erdő felnövekvésével párhuzamosan szorulhatott a hegy gerincére, illetve a platóra. Jelenleg azokon a helyeken perzisztál, ahol elegendő fény áll rendelkezésre. Itt valamilyen – jelen esetben edafikus – okok miatt nem tudott záródni teljesen az erdő.

Ha összevetjük az előfordulási folttérképet és a terület geológiai térképét azt tapasztaljuk, hogy a foltok helyei nagymértékben egybeesnek a plató szélein és a gerinceken húzódó felső triász dolomitformációk helyeivel.

3.3. A hibrid zóna élőhelyi körülményei, sajátosságai

A hibridek élőhelyein végzett megfigyeléseink tapasztalatai lényegében egybeesnek Clifford (1958), Mowat (1961) és Woodell (1965) korábbi megfigyeléseivel, miszerint a hibrid populációk létrejöttének egyik feltétele, hogy valamelyik szülőfaj "kimozduljon" tipikus élőhelyéről, és olyan helyre települjön, ahol lehetséges a hibrid magoncok szaporodóképes egyedekké való fejlődése. Erre akkor van lehetőség, ha a *Primula veris* "vonul be" az erdőbe, mégpedig olyan élőhelyre, ahol a gypesztű borítása valamilyen oknál fogva kicsi. Ez szinte az összes előfordulásra igaz, de a Zörög-hegy meredek, sziklás, plató közeli, vadjárta oldalai tipikusan ilyen helyek. A száraz hegygerincen kialakult, xerotherm tölgyes és dolomit törmelékletű közötti átmenetet képező sziklás erdőben a közeli cseres-tölgyesekben közönséges *Primula veris* még szép számmal megjelenik, hőmérséklet és fény szempontjából kedvező élőhelyet talál. Kisebb számban ugyan, de a nyugati lejtő meredek oldalain, a zártabb erdőben is előfordul a kedvező élőhelyet jelentő gerinctől mindössze néhány tíz méteres távolságban. Különösen sok egyed található nyugatra néző dolomittömbök alatt, ezek mintegy refúgiumként szolgálnak a *Primula veris* számára (ilyen helyeken nem tud záródni az erdő, nagyobb a besugárzás, mikroklímájuk kedvező a faj számára). Az atlanti-mediterrán *Primula vulgaris* az Északi-Bakony mezofil erdeiben (és irtásokon, nyiladékok mentén) igen elterjedt, élőhely-választását tekintve itt kevésbé specialista. Ennek köszönhetően találkozhat a két szülőfaj viszonylag nagy gyakorisággal a Zörög-hegy nyugati lejtőjének felső harmadában, megteremtve ezzel a hibridizáció lehetőségét.

A hibridmagok lassú csírázása a magoncok túlélése ellen hat (Woodell 1959), így a szülőfajok találkozása önmagában nem elegendő hibrid populációk kialakulásához és stabil fennmaradásához. A Zörög-hegy meredek nyugati lejtőjén egy fajszegény gyertyános-tölgyes erdőben található a hibridek előfordulásának súlypontja. A köztes helyzetű gyertyános-tölgyes minimális borítási értékei következtében a nagy egyedszámban fellépő *Primula* hibridek számára a legkedvezőbb feltételeket nyújtja. A lombfakadás előtt meglehetősen száraz, jó fényellátottságú termőhely a vegetációs periódus későbbi szakaszán, az erősen záródó lombkoronaszint következtében szinte nudum jellegű marad, a gypesztű növényei szálanként fordulnak elő, nem jelentve kompetíciós hátrányt a szülőfajok tipikus élőhelyein rosszabb adaptációs képességű *Primula* hibridekre (Cservenka és Bauer 2002).

Korábbi megfigyelésekkel (Clifford 1958, Woodell 1965) egybeesik az is, hogy a hibridek túltreprezentálódhatnak a hibrid élőhelyeken (zónákban), amely részben hosszabb életükkel, a hosszú virágzási idő nyújtotta visszakereszteződési lehetőségekkel, és nem kis mértékben a speciális körülményekhez való jobb alkalmazkodóképességükkel magyarázható. Ezt mutatják a Zörög-hegy nyugati lejtőin a *Primula* hibridek magas relatív gyakoriság-értékei, illetve ezen értékek és a gypesztű összborítása között kimutatott szignifikáns negatív korreláció. Ezzel magyarázható az is, hogy vannak olyan területek a hibrid zónán belül, ahol csak hibridek fordulnak elő.

3.4. Morfológiai variabilitás

A bakonyi Zörög-hegyen élő populációk feltérképezése során megállapítottam, hogy a vizsgálati területen az anyanövény *Primula veris* egyedei nagy alakgazdagságban fordulnak elő. Véleményem szerint a hazánkban leírt *Primula veris* alfajok morfológiai bélyegei a területen összemosódnak, ezek morfológiai alapon nem különíthetők el. Leveleik többnyire tojásdadok, szíves vállúak, hirtelen nyélbe keskenyedők. A csésze a pártacsóval többnyire közel azonos hosszúságú.

A pártaátmérő, szíromlevél-szélesség, a csészehossz és a virágkocsány-hossz változókéony bélyegeknél bizonyultak. A pollendonor *P. vulgaris* lényegesen kisebb fenotípusos változatosságot mutatott. A hibridek elkülönítésére legalkalmasabb bélyegeknél a levélalak, a virágmorfológiai tulajdonságok közül a virágszín, a pártaátmérő, a szíromlevél-szélesség, a csészefog-hossz, a virágzati tengely hossza és a virágkocsány-hossz bizonyult.

A hibrid zónában a két szülőfaj között minden átmeneti alak előfordul. A hibrid egyedek – a várákosnak megfelelően – nagyon változatosak: a virágzati tengely léte, illetőleg hossza alapján elkülöníthettünk “tipikus” és “*vulgaris* típusú”, valamint “vegyes” alakokat. Ez utóbbiak két változatban jelennek meg: vagy egy egyeden belül, vagy külön jelennek meg a rövid virágzati tengelyen ülő virágzat(ok) és magánosan álló virágok. A “*vulgaris* típusú” és a “vegyes” egyedek részaránya a hibridpopulációban kb. 2-3 %.

A populáción belüli heterogenitás következtében a hibridpopulációról nagyon nehéz egzakt morfológiai leírást adni. Sokszor a fenotipikus bélyegek nem győznek meg bennünket arról, hogy vajon tényleg hibrid egyeddel állunk-e szemben. Ez az átmeneti sor szélén álló, a szülőfajoktól vizuálisan csak nagyon kevésbé – általában a virágok színében és méretében – különböző egyedekre vonatkozik. A taxonómiai irodalom szerint a *Primula veris* L. x *P. vulgaris* Huds. = x *P. variabilis*, *P. brevistyla*, *P. intermedia*, *P. x austriaca* formák a *P. veris*-hez állnak közelebb, virágzati tengellyel rendelkeznek. A virágzati tengellyel nem rendelkező „*vulgaris* típusra”, és az alapi és tengelyen ülő virágokat egyaránt tartalmazó „vegyes” töre nem találtam egyértelmű utalást a vonatkozó taxonómiai irodalomban azoknál a *P. veris* alfajoknál, amelyek hazánkban előfordulnak. Soó (1970), valamint Wright Smith és Fletcher (1947) munkáiban azonban a *P. veris* x *P. vulgaris* hibridek leírásánál a Nagy (1978) és Cservenka (2000) által megfigyelt, *P. vulgaris*-ra jobban hasonlító egyedekre található utalás. Az Oszák-Magyar Monarchia területéről leírt x *P. radiceiflora* és a x *P. sanctae coronae* Lange et Mortensen típusok egyértelműen közelebb állnak a *P. vulgaris*-hoz. Wright Smith és Fletcher (1947) említést tesz arról, hogy e típusok főként a csésze fogazottságában különböznek egymástól, de nem esik szó a virágzati tengelyről. A x *P. flagellicaulis* Kerner többé-kevésbé a két szülő közti átmenetet mutatja; a levelekkel azonos hosszúságú virágzati tengellyel és a virágzati tengellyel azonos hosszúságú, vagy annál hosszabb virágkocsánnyal rendelkezik.

A *Primula x austriaca* Wettst. név alatt felsorolt hibridtípusok, a x *P. gaisbergensis* Pax (*P. veris* subsp. *canescens*-hez közel álló forma, virágai kicsik és félig bókolók, kizárólag olyan virágzati tengelyen található, amely hosszabb a leveleknél), a x *P. richteri* Pax (a virágok virágzati tengelyen található, a levélfonák hamvasszürkés) és a x *P. wiesbaurii* Pax (a levélfonák hamvasszürke, a virágok vagy rövid kocsányon ülnek vagy alapiak) leírása viszont jobban ráillik a *P. veris*-sel visszakereszteződött egyedekre. Ez a leírás ráillik az általam megtalált (Cservenka 2001) „vegyes” tő egyik típusára, azonban a másik, alapi és tengelyen ülő virágokat egyaránt tartalmazó változatról sehol nem találtam utalást (Cservenka és Mihalik 2001). A hibrid zónában felfigyeltem olyan alakra is, amely *Primula vulgaris* var. *caulescens*-nek tekinthető (vö. Miller Christy 1922). Annyiban különbözött ez az egyed a tipikus *P. vulgaris*-tól, hogy az alapi virágok mellett egy rövid virágzati tengely jelent meg, amelyen hosszú virágkocsányokon 3 virág fejlődött. Ez a sajátság nem tapasztalható a tiszta *P. vulgaris* populációban, szegregálódott tulajdonságról lehet szó. E forma és a „vegyes” (*P. x wiesbaurii*?) hibridek közötti különbséget az utóbbira jellemző átmeneti virágmorfológiai bélyegek adják, míg az előbbi rövid virágzati tengelyétől eltekintve teljesen *P. vulgaris* fenotípusú.

A *Primula veris* alfajok megkülönböztetése terén tapasztalt taxonómiai bizonytalanságok miatt munkáimban a hibrideket az *Primula x brevistyla* néven említem. Átmeneti alaksorozatról lévén szó a hibridfaj *notospecies*ként, a különböző hibrid alakok pedig *notomorf*ként is kezelhetők (Szabó T. ex verb.).

A szülőfajok közötti átmeneti alaksorozat a fentiek alapján a következőképpen írható le:

Primula vulgaris → *P. x radiceiflora* → *P. vulgaris* var. *caulescens* → *P. x wiesbaurii*
(*P. x sanctae-coronae*?)

→ *P. x flagellicaulis* → *P. x brevistyla* → *P. x richterii* → *P. x gaisbergensis* → *Primula*
P. x austriaca *veris*

Az, hogy a hibrid zónában mindkét *P. veris* alfajnál leírt hibrid alakok előfordulnak, szintén azt sugallja, hogy a területről korábban leírt *Primula veris* ssp. *veris* és ssp. *inflata* alfajok egymástól nem különíthetők el (Länger és Saukel 1993).

A brit kutatók (Mowat 1961, Woodell 1965) által faji bélyegnek tartott torokmintázat alapján sem a vizsgált szülőfajok, sem a hibridpopulációk nem válnak el egymástól élesen.

A tokokban fejlődő magok számát és méretét tekintve szignifikáns különbség van a fajok között (Mihalik et al. 2001, Kálmán et al. 2003). A tokokban fejlődő hibrid magok száma mintegy harmada a szülőfajokénak. Legtöbb mag (átlagosan 38) a *Primula veris* tokjaiban fejlődik, a *P. vulgaris* tokokban ennél valamivel kevesebb található (átlagosan 32). A hibrideken és a *P. veris* egyedeken fejlődő tokok számában nincs lényeges különbség, hasonló a magot nem tartalmazó léha tokok aránya is.

A *Primula veris* magok túlnyomó többsége (84,8 %) a 0,5-1,0 mm² felület-kategóriába esett, míg a *P. vulgaris* és a hibridek magjai 55 és 43,4 %-ban az eggyel nagyobb, 1,0-1,5 mm²-es kategóriába kerültek. A hibridmagok mérete a másik két szülőfajhoz viszonyítva nagy, majdnem kétszeres szórás mutat. A 2,0 mm²-nél nagyobb felületű magok aránya a hibridek között mintegy 10 %, míg a szülőfajok esetén ez az érték 1 % alatti (0,9 és 0,6 %). A nagy magvak többnyire kör alakúak és laposak, ezek valószínűleg terméketlenek (vö. Valentine 1955).

A zörög-hegyi szülőpopulációk sok tulajdonságban szignifikánsan különböznek más termőhelyekről származó „tisztá” *P. veris* és *P. vulgaris* populációktól. A *Primula vulgaris* esetében valószínűleg ez az eltérő környezeti körülmények hatása (fenotipikus plaszticitás) lehet, viszont – mivel a hibridek gyakran a *P. veris*-sel keveredve, vagy annak közvetlen közelében fordulnak elő – a *P. veris* zörög-hegyi populációja esetében valószínűsíthető, hogy introgresszió jelenségével állunk szemben. Ez magyarázatot adna a zörög-hegyi *P. veris* populáció nagy morfológiai variabilitására és a „tisztá” veszprémfajsi populációtól való jelentős morfológiai különbségeire. (A *Primula veris* sokkal változékonyabb faj, lehet, hogy genetikailag plasztikusabb is!?).

3.5. Genetikai variabilitás

Morfológiai és genetikai vizsgálataim eredményei alapján csak részben értek egyet Clifforddal (1958), akinek megítélése szerint a hibridizáció és az introgresszió a *Primulák* esetében inkább az átmeneti alak stabilizálása felé hat mintsem a szülők modifikációja felé.

A zörög-hegyi *Primula veris* populációban a fenotipikus bélyegek alapján a korábban csak feltételezett introgresszió (Clifford 1958, Mowat 1961) a genetikai vizsgálatok során megerősítést nyert (Cservenka és Mihalik 2003). A természetes hibrid *Primula veris* x *P. vulgaris* notomorfák és a szülőfajok populációinak egyedei közötti genetikai különbségeket RAPD (*random amplified polymorphic DNA*) molekuláris markerekkel vizsgáltam. 208 fragmentum közül 167 mutatott polimorfizmust (80 %). Míg a pollendonor *Primula vulgaris* az esetek 44 % -ában elkülönült a hibridektől, addig klaszter analízis a *P. veris*-t az esetek többségében (87,5%-ban) a hibridekkel egy csoportba sorolta. A fentiek azt mutatják, hogy a hibridek genetikailag az anyanövénnyhez, a *Primula veris*-hez állnak közelebb. A „*vulgaris* típusok” a többi hibridtől az esetek többségében elkülönültek, és a *Primula vulgaris*-sal kerültek egy csoportba. Ezek feltételezésem szerint visszakereszteződött alakok.

A fajok közeli rokonságáról tanúskodik, hogy 13 vizsgált primerrel 186 csíkot kaptam, melyből 74 volt közös mindkét fajban (40%). Ez kifejeződik a genetikai hasonlóságot tükröző Nei-Li (1979) indexek magas átlagértékében (1,53) is. A populációkon belüli és a populációk közötti variabilitás vizsgálatához a RAPD-PCR-reakciót az előzetes vizsgálatok alapján legmegfelelőbbnek tűnő 3 primerrel (OPAA4, OPAA10 és OPF20) végeztük el.

A három primerrel 42 értékelhető fragmentumot kaptunk, melyek közül 32 volt polimorf (76,2%).

Bár morfológiai bélyegek alapján hibridek szülőfajaiktól jól elkülönülnek, genetikailag sokkal közelebb állnak az anyanövényhez (Cservenka et al. 2002). E *genetikai aszimmetria* tükröződik a hibridpopuláció és a *P. veris* populáció közötti kis genetikai diverzitási értékekben.

A pollenadó *Primula vulgaris* populációjában a hibrid zónán belül sokkal kisebb mintázat diverzitást tapasztaltam, ami részben adódhat a hibrid zónán belüli alacsony egyedszámból, illetve abból, hogy a *Primula vulgaris* számára kevésbé optimális, száraz élőhelyhez csak bizonyos genotípusok tudtak adaptálódni, és ezek vesznek részt a hibrid zóna fenntartásában. A *Primula veris* populációt érintő introgresszió jelenlétére utalnak a *P. vulgaris* populációénál kapott lényegesen magasabb genetikai diverzitási értékek is.

A hibrid zónából származó egyedek mintázat diverzitása és genetikai diverzitása kisebb hibridpopulációból származó egyedekénél magasabbnak bizonyult.

3.6. Flavonoid-összetétel

Vékonyréteg-kromatográfiával kimutattuk, hogy a hibridekben mindkét szülőfajra jellemző flavonoidok, flavonglikozidok jelen vannak, azonban azoknál lényegesen nagyobb mennyiségben (20-40 %-ban) tartalmaznak hiperoxidot (Cservenka és Sztefanov 2002). A hibridek flavonoid-mennyiségüket és összetételüket tekintve a *P. vulgaris*-hoz állnak közelebb.

3.7. A *Primula veris* és *P. vulgaris* közötti hibridizáció és a hibrid zóna értékelése

A hibridizáció evolúciós hatása központi jelentőségű a fajok és speciációjuk szempontjából. A növényhibrideken keresztül a szülőfajok korlátai jobban megismerhetők. A hibrid zónák vizsgálatán keresztül a génbeolvadás (introgresszió) gyakorisága és adaptációs jelentősége becsülhető. Az összes *Primula* hibrid-előfordulásra jellemző, hogy közvetlen környezetében az egyik szülőfaj kis egyedszámban van jelen, így értelemszerűen nagyobb a valószínűsége annak, hogy másik faj által termékenyül meg. A hibrid zóna *aszimmetrikussága* nemcsak a szülőfajok egyenlőtlen térbeli eloszlásából, hanem abból is adódik, hogy a hibridek alapvetően nem reciprok kereszteződés eredményei, mint azt az 1950-es években brit kutatók bebizonyították (Valentine 1955, Woodell és Valentine 1961-62). Másrésztől nagyarányú egyedszám-eltolódás figyelhető meg a *P. veris* irányába. Bár a hibrid zóna környezetében tömeges a pollenadó *P. vulgaris*, magában a zónában egyedszámuk a másik szülőfajhoz képest nagyon alacsony. A szülőfajok és a hibridek aránya 1:3:10-12 (*vulgaris*:hibridek:*veris*), ami a *Primula* hibrid zóna genetikai egyensúlytalanságára utal (*genetic disequilibrium*).

A környezetfüggő hibrid felsőbbrendűség, a tenziós zóna és a mozaik modell sajátosságait ötvöző „evolúciós újdonság” hibrid zóna modellel (Arnold 1997) jól le lehet írni a *Primula* hibrid zónában zajló folyamatokat is. Adott tengerszint feletti magassághoz való kötődés (klinalitás), a heterogén, mozaikos genetikai és térbeli szerkezet (külső szelekció) mellett a hibrid populációban tapasztalt nagy genetikai variabilitási értékek, a folyamatban levő introgresszió, és az alacsony, de stabil egyedszámban előforduló visszakereszteződött egyedek (belső szelekció) azt sugallják, hogy lokális adaptációs folyamatok mennek végbe az élőhelyen. A végeredményt azonban még nem ismerjük, evolúciósan új genotípusok kialakulásához hosszabb időléptékre van szükség.

A hibrid zónában azonban bizonyos, hogy az extrémhez közelítő, átmeneti élőhelyeken a hibrid genotípusok rendelkeznek nagyobb fitnessszel. A *Primula* hibridek is alátámasztják Rieseberg (1997) azon megállapítását, hogy a homoploid hibrid fajok kivétel nélkül idegentermékenyülők, jellemzően évelők, élőhelyeik inkább extrémek s nem a szülőfajok élőhelyei közötti átmenetet mutatók.

Az, hogy többnyire önállóan nem találkozunk hibridekkel, és hogy a szülőfajokéhoz hasonló élőhelyeken megjelenő hibridek sosem nagy egyedszámban fordulnak elő, alapvetően ezekben a habitatokban gyengébb adaptációs képességükről tanúskodik.

A nagyobb hibrid előfordulások (hibrid zónák) esetében mindenhol valami átmenetiségről van szó. Egy dolog lényeges: ekkor mindkét szülőfaj szuboptimális szituációba kerül, „megnyílik”, ami valószínűleg egy kisebb genetikai variabilitásban gyökerezik (szuboptimális helyzetben az allélgyakoriság valószínűleg változik, csak bizonyos genotípusok tolerálják, stb.). A hibridizáció tulajdonképpen „peremjelenség”, amely topográfiai értelemben hegységperemi területeken, kisebb léptékben a lokális elterjedések határán, még kisebb léptékben az átmeneti élőhelyeken - vagyis az ökotonok (Zólyomi 1987) területén - realizálódhat leginkább. Az átmeneti, gyakran extrém meredek és vadak taposása révén zavart élőhelyeken a gypesztint borítása és a hibridek relatív gyakorisága közötti szignifikáns negatív korreláció a kompetíció hiányára, mint a hibridek fennmaradásában fontos tényezőre hívja fel a figyelmet. *Genetikai értelemben* is peremjelenség, mely az élőhely szuboptimális volta miatt valósulhat meg eltérő genotípus-gyakoriságokban. A hibrid zónában élő és „tisztá” szülőfaj populációk sok morfológiai tulajdonságban különböztek egymástól szignifikánsan. Ez a különbség feltehetően a genetikai szerkezetben is megjelenik. A lokális elterjedés határán, szuboptimális körülmények között élő szülőfaj populációk valószínűleg „plasztikusabb”, „beengedő hibridizációra hajlamosabb” genotípussal rendelkezhetnek. Különösen igaz ez a hibrid előfordulások környezetében az anyanövénnyel *Primula veris* kis populációira, melyek génkészlete az introgresszió következtében „felhígul”. A szülőfajok számára szuboptimális környezet viszont optimális feltételeket nyújt a hibrideknek. A nagy egyedszámok és a hibridpopulációban tapasztalt nagy genetikai variabilitás azt sugallják, hogy stabilis (esetleg növekvő egyedszámú) hibrid populáció él a Zörög-hegyen, ahol az élőhelyi körülmények elméletileg lehetővé teszik a környezethez jól adaptálódott, hosszú távon stabil, új vonalak kialakulását.

3.8. Gondolatok a *Primula* hibridek védelméről

A ritkaság tömegességi, földrajzi, ökológiai kritériumainak felhasználásával Rabinowitz et al. (1986) besorolták a Brit-szigetek 160 növényfaját. Ez a csoportosítás kiválóan alkalmas a természetvédelmi prioritások kijelölésére (Standovár és Primack 2001). Ha a hibrideket besoroljuk ebbe a rendszerbe, azt mondhatjuk, hogy a lokális populációméretük (tömegességük) – néhány kivételtől eltekintve – kicsi, földrajzi elterjedésük inkább széles mint szűk (bár ez relatív, attól függ, hogy az anyanövénnyel *Primula veris* faji, vagy alfaji szinten kezeljük), élőhely-igény szempontjából viszont egyértelműen specialista taxon(ok)ról van szó. Ezt támasztják alá a kutatás során elvégzett indikációs elemzések (Cservenka és Bauer 2002, Bauer és Cservenka 2002) és a predikciós térképezés is (Cservenka et al. 2000, Aszalós 2003). Ha *Primula* hibrid zónák földrajzi elterjedését tekintem, akkor az elterjedés szűknek is tekinthető. Standovár és Primack (2001) szerint „a szűk elterjedésű specialisták élőhelyei azonnali védelmet, esetenként célzott kezelést igényelnek még akkor is, ha helyenként nagyobb populációval rendelkeznek”. A hibridekre általánosságban igaz az, hogy kisméretű populációik léteznek, ezek mérete többnyire csökkendő tendenciát mutat, rosszul terjedő és speciális élőhelyigényű taxon(ok)ról van szó. A hibrid zónában élő egyedek hosszú idő alatt adaptálódtak extrém, jelentős bolygatástól mentes élőhelyekhez, és általában csak idősebb korokban válnak szaporodóképpé, valamint (hibrid létüknél fogva is) kevés utódot hoznak létre, ezért a *Primula veris* x *P. vulgaris* hibridek K-stratégistának tekinthetők.

Homoploid fajok hibridizációjából más nemzetségekben is keletkeznek részben termékeny F1 hibridek és visszakereszteződött generációk, de ezek esetében is ritka természeti jelenségről van szó (*Aster* (Avers 1953), *Vaccinium* (Ritchie 1955), *Gossypium* (Hutchinson et al. 1947). A *Primula* hibridek és a visszakereszteződött egyedeket is tartalmazó hibrid zóna védelmének alátámasztására talán elegendő ennyi indok.

A „beolvasztó hibridizáció” negatív vagy pozitív voltát csak körültekintéssel lehet megítélni. Hogy nem egyértelműen negatív folyamat, azt bizonyítja az „evolúciós újdonság modell” koncepciója. Introgresszióknak a természetes hibridizációs folyamat során az a faj, illetőleg annak populációja van kitéve, amelyik kisebb egyedszámban van jelen, mivel közel rokon fajok esetén sokkal nagyobb a valószínűsége annak, hogy a másik, nagy egyedszámban jelenlevő (általában közönséges) – közel rokon - faj egyedei által termékenyül meg. A hibridizációra hajlamos védett- és fokozottan védett növényfajok előfordulásainak tágabb környezetében jellemzően a közönséges(ebb) faj van jelen kisebb egyedszámban, tehát valóban negatív hatásról van szó. Ha csak az egyik szülőfaj védett, és a másik „közönséges”, akkor már nehezebb a megítélés, és ekkor jönnek elő a fent említett „rossz” hibridek okozta természetvédelmi (és genetikai) problémák. Más a helyzet azonban a *P. veris* x *P. vulgaris* hibridek esetén, melyeknél a közönségesnek tekintett faj van jelen kis egyedszámban és a pollenadó a védett faj. Ilyen esetben inkább pozitívként kell értékelni ezt a hatást, tehát ezek a hibridek „jó” hibrideknek tekinthetők.

Hiába védett a *Primula vulgaris* (eszmei értéke 2000 Ft), a hibrid is csak ennyit ér elviekben, noha tudományos jelentősége és ritkasága miatt ennél sokkal nagyobb eszmei értékkel bír. Elgondolkodtató, hogy a jogi védelem alatt álló egyedeket nagy számban tartalmazó hibrid zónák és a kis hibrid populációk fenntartásában a nem védett anyanövény *Primula veris*-nek sokkal hangsúlyosabb szerepe van. A fent említett *térbeli és genetikai aszimmetria* miatt a hibridek előfordulása szorosabban kötődik az anyanövényhez, ezért a *P. veris* lombkorona-záródás következtében izolálódott populációinak fennmaradása a hibridek szempontjából létkérdés.

A *Primula vulgaris*-hoz hasonlóan valószínűleg a *P. veris*-re is igaz az, hogy nem egyesületi metapopulációkat alkot, azaz a foltok extinkciós-kolonizációs dinamikája instabil, ami magyarázat lehet a fajok Nyugat-Európa egyes régióiban megfigyelhető visszaszorulására (Grime 1978, Harrison 1991, Endels 2002) is. A zörög-hegyi *P. veris* populációk esetén a „mentési effektust” a speciális domborzat idézheti elő, mely lokálisan meggátolja a lombkorona teljes záródását a gerinceken. A félárnyék és fényigényes védett és veszélyeztetett fajok foltdinamikájának fenntartásában természetvédelmi szempontból a megfelelő erdőművelési eljárásoknak nagy szerepük van. A cseres-tölgyes típusú, fokozatosan záródó élőhelyeken a rendelkezésre álló foltok mérete és izoláltsága jelentősen befolyásolja a faj perzisztenciáját a kolonizáció valószínűségének megváltozása és a kis populációk csökkent reprodukciós sikerének következtében (Kery et al. 2000). Valverde és Silvertown (1997) *Primula vulgaris*-ra kialakított metapopulációs modelljükben úgy számolták, ha a populáció mérete 5 egyed alá süllyed, a kihalás valószínűsége nagyon nagy. A dunántúli hibrid előfordulások többségében a *P. veris* egyedeinek száma nincs messze ettől az értéktől.

A lombkorona-záródással összefüggésben megfigyelhető a *Primula veris* populációk hanyatlása, ezért természetvédelmi szempontból elengedhetetlenek az időben elvégzett erdészeti beavatkozások. A gyérítéseket a teljes záródás bekövetkezése előtt kell végrehajtani. A felújítási időszakot ki kell tolni, hogy a fajok számára a kedvezőbb feltételeket folyamatosan biztosítani lehessen. Megfelelő számú hagyásfa, illetve hagyásfacsoportok meghagyásával a kedvező állapot tovább is segíthető.

Nagy és Dános (1979) már húsz évvel ezelőtt aggodalommal tekintettek a jövőbe, bízva abban, hogy a zörög-hegyi hibrid zóna és az itt élő hibrid populációk „megérik” a Magas-Bakony 1990-ig történő védetté nyilvánítását. Az akkori tervek szerint úgy volt, hogy a Cuha-völgy is védelem alá kerül (Kopasz 1976). A Magas-Bakony Tájvédelmi Körzetet 1991-ben

hozták létre, de a kérdéses terület nem került védelem alá. Ma sem késő a védelem kiterjesztése, hiszen a hibridek még szép számban jelen vannak. Előrelépés, hogy – ugyan nem a *Primula* hibridek előfordulása miatt – a Zörög-hegy az Északi-Bakony részeként szerepel a felterjesztett európai uniós, ún. Natura 2000 területek között.

A populációkon belüli genotípusok térbeli eloszlásának és ökológiai tényezőkkel való összefüggésük elemzése által bepillantást nyerhetünk a hibrid zónák fenntartásáért felelős (mikro)evolúciós folyamatokba. Vizsgálataimmal szeretnék hozzájárulni a hibrid zónákkal kapcsolatos ismeretekhez, és nem titkolt szándékom az is, hogy egyediségük miatt védelmük fontosságára felhívjam a figyelmet.

4. IRODALOM

- Arnold, M. L. (1997): Natural Hybridization and Evolution. Oxford University Press
- Aszalós R. (1997): Térinformatikai vegetáció - mintázat modellezése domborzati változók alapján. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót
- Aszalós R. (2003): Növényzeti mintázatok predikciója középhegységi tájban, statisztikai modellekkel. Doktori értekezés. MTA ÖBKI, Vácrátót.
- Avers, C. J. (1953): Biosystematic studies in Aster. Crossing Relationships in the Heterophyllii. Amer. Jour. Bot., 40, pp. 669.
- Bauer N. (2001): Florisztikai adatok a Bakonyból és a Bakonyaljáról. Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis 17: 21-35.
- Borhidi A. (1993): A magyar flóra szociális magatartás típusai, természetességi és relatív ökológiai értékszámai. (Social behaviour types of the Hungarian flora, its naturalness and relative ecological indicator values.) Janus Pannonius Tud. Egy. Kiadványai, Pécs, 95 pp.
- Borhidi A. (1995): Social behaviour types, their naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants of the Hungarian Flora. Acta Bot. Hung. 39: 97-182.
- Borhidi A. (2003): Magyarország növénytársulásai. Akadémiai Kiadó
- Borhidi A., Csete S., Csiky J., Kevey B., Morschhauser T., Salamon-Albert É. (2000): Talaj és természetes növényzet. Bioindikáció és természetesség a növénytársulásokban. – In: Virágh K., Kun A. (szerk.): Vegetáció és dinamizmus. A 70 éves Fekete Gábort köszöntik tanítványai, barátai és munkatársai. MTA ÖBKI, Vácrátót, pp. 159-194.
- Böloni J., Király G. (1997): A Bakony florisztikai feltárásának részeredményei. Kitaibelia 2(2): 210-212.
- Böloni J., Király G., Szmorad F., Tímár G. (1997): Új adatok az Északi-Bakony flórájának ismeretéhez. Kitaibelia 2 (1): 13-19.
- Clifford, H.T. (1958): Studies in British Primulas. VI. On introgression between primrose (*Primula vulgaris* Huds) and cowslip (*P. veris* L.). New Phytol, 57, pp. 1-10.
- Doyle, J. J., Doyle, J. L. (1990): Isolation of plant DNA from fresh tissue. Focus 12: 13-15.
- Endels, P. (2002): Relic plant populations along small landscape elements: from habitat characteristics analysis to dynamic modelling. PhD thesis. Catholic University of Leuven
- Fekete G. (1963): Die Schluchtwälder des Bakony-Gebirges. Die Phytozönosen des Bakony-Gebirges II. Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hung. 55: 215-231.
- Fekete G. (1964): A Bakony növénytakarója (A Bakony növényföldrajzi képe). A Bakony természettudományi kutatásának eredményei I. Resultationes investigationis rerum naturalium Montium Bakony I. Veszprém
- Fekete G. (1988): Természetes növénytakaró (A Bakony). In: Ádám L., Marosi S., Szilárd J. (szerk.): A Dunántúli középhegység B, Magyarország tájféldrajza 6. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Fekete G., Járainé Komlódi M. (1962): Die Schuttabhangwälder der Gerecse und Bakonygebirge. Ann. univ. Budapest, S. biol. 5: 115-129.
- Fekete G., Majer A., Tallós P., Vida G., Zólyomi B. (1961): Angaben und Bemerkungen zur Flora und zur Pflanzengeographie des Bakonygebirges. Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. 53: 241-253.
- Fekete G., Zólyomi B. (1966): Über die Vegetationszonen und pflanzengeographische Characteristic des Bakony-Gebirges. Ann. Hist.-Nat. Mus. Natn. Hung. 58: 197-205.
- Galambos I. (2001) Adatok a Bakony-hegység flórájához II. Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis (Zirc) 17: 7-20.
- Gombocz E. (1945): Diaria Itinerum Pauli Kitaibelii I-II. Term. Tud. Múzeum kiadása, Budapest.
- Grime, J., Hodgson, G., Hunt, R. (1986): Comparative Plant Ecology. A functional approach to common British species. Unwin Hyman, London. pp. 464-465, 625.
- Harrison, S. (1991): Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. Biol. Journal of the Linn. Soc., 42: 73-88.
- Hutchinson, J. B., Silow, R. A., Stephens, S. G. (1947): The Evolution of *Gossypium*. O. U. P., London.

- Kálmán K., Medvegy A., Mihalik E. (2003): Characteristics of infrutescence and seed yield in a *Primula* hybrid zone. *Acta Bot. Hung.* 45 (3-4), pp. 323-338.
- Kery, M.; Matthies, D.; Spillmann, H.-H. (2000): Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology*, Vol. 88, No.1, pp.17-30.
- Kopasz M. (1976): Védett természeti értékeink. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Länger, R.; Saukel, J. (1993): Systematics of *Primula veris* (*Primulaceae*). *Plant Systematics and Evolution*, Vol.188, No. 2, pp. 31-55.
- Lin, J-Z., Ritland, K. (1995): Flower Petals Allow Simpler and Better Isolation of DNA for Plant RAPD Analyses. *Plant Molecular Biology Reporter* 13 (3), pp. 210-213.
- Lüdi, W. (1926): *Primulaceae*. In: Hegi, G (ed.). *Illustrate Flora von Mittel-Europa* 5. (3). Lehmanns, J. F. Verlag, München.
- Mészáros, A. Simon, P. (1999): Adatok a Déli-Bakony flórájához I. *Kitaibelia* 4. No. 1. pp. 113-120. Debrecen.
- Meusel, H., Jäger, E., Rauschert, S., Weinert, W. (1978): Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. – VEB Gustav Fischer Verlag Jena, Karten, Band II, pp. 336-337.
- Miller Christy, F. L. S. (1922): The origin of the hybrid *Primula elatior x vulgaris* demonstrated experimentally in the field, with notes on other British *Primula* hybrids. *New Phytol.*, 21: 293-300.
- Morschhauser T. (1995): A flóra és vegetáció indikációja és térinformatikai elemzése a Budai-hegységben, Kandidátusi disszertáció, JPTE, Pécs.
- Mowat, A. B. (1961): An investigation of mixed populations of *Primula veris* and *P. vulgaris*. *Trans. and Proc. of the Bot. Soc. of Edinburgh*, Vol. 39. pp. 206-211.
- Nagy J. (1978): Hazai *Primula* fajok farmakobotanikai vizsgálata. Gyógyszerészdoktori értekezés, Veszprém-Budapest
- Nagy J., Dános B. (1979): A *Primula veris* L. em. Huds. és a *Primula vulgaris* Huds. együttes előfordulása, hibridjeik gyakorisága a Bakonyban és a Keszthelyi-hegységben. *Herba Hungarica*, Tom. 18. No. 1: 7-18.
- Nei, M., Li, W. H. (1979): Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proc Natl Acad Sci. USA* 76, 5269-5273.
- Óvári M., Bérces S. (1999): Élőhely-térképezés (Á-NÉR) a Keszthelyi-hegység déli részén a T5x5_075 (XM78C2; XM78D1; XM78C4; XM78D3) számú 25 km²-es mintaterületen. Jelentés, Balaton-felvidéki Nemzeti Park Igazgatóság
- Pillitz B. (1908) Veszprém vármegye növényzete. 1. Közlemény. Veszprém, Krausz ny.
- Pillitz B. (1910) Veszprém vármegye növényzete. 2. Közlemény. Veszprém, Krausz ny.
- Polgár S. (1935): A Cuha-völgy növényzeti viszonyai. *Györi Szemle* (1935): 149-160.
- Rabinowitz, D., Cairns, S., Ditton, T. (1986): Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In: *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity* (Ed. Soulé, M. E.), pp. 182-204. Sinauer Associates, Sunderland MA
- Rédl R. (1942): A Bakony-hegység és környékének flórája. (Magyar Flóraművek V.) Egyházmegyei Könyvnyomda, Veszprém.
- Rieseberg, L. H. (1997): Hybrid origins of plant species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 359-89.
- Ritchie, J. G. (1955): A Natural Hybrid in *Vaccinium*, II. Genetic studies in *Vaccinium intermedium* Ruthe. *New Phytol.*, 54, pp. 320.
- Soó R. (1970): A magyar flóra és vegetáció rendszertani növényföldrajzi kézikönyve IV. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 424-429.
- Standovár T., Primack, R. B. (2001): A természetvédelmi biológia alapjai. Egyetemi Tankönyv, Tankönyvkiadó, Budapest
- Szabó I. (1987): A Keszthelyi-hegység növényvilágának kutatása. *Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis. A Bakonyi Természettudományi Múzeum Közleményei* 6, Zirc, 86. old.
- Valentine, D.H. (1955): Studies in British Primulas. IV. Hybridization between *Primula vulgaris* Huds and *P. veris* L. *New Phytol.*, 54, 70-80.
- Valverde, T., Silvertown, J. (1997): An integrated model of demography, patch dynamics and seed dispersal in a woodland herb, *Primula vulgaris*. *Oikos*, 80: 1, 67-77.
- Wagner, H., Bladt, S. (1996): *Plant Drug Analysis - A Thin Layer Chromatography Atlas*, Springer pp. 199-217.
- Williams, J.G.K., Kubelik, A.R., Livak, K. J., Rafalski, J. A., Tingey, S. V. (1990): DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*, Vol. 18, No.22., 6531-6535.
- Woodell, S. J. R. (1965): Natural hybridization between the cowslip (*Primula veris* L.) and the primrose (*P. vulgaris* Huds.) in Britain. *Watsonia* 6 (3), 190-202.
- Woodell, S. J. R., Valentine, D.H. (1961-62): Studies in British Primulas. IX. Seed incompatibility in diploid-autotetraploid crosses. *New Phytol.*, 60-61, 282-295.
- Woodell, S.R.J.(1959): Studies in British Primulas. VII. Development of normal seed and of hybrid seed from reciprocal crosses between *Primula vulgaris* Huds and *P. veris* L. *New Phytol.*, 58, 302-313.

- Wright Smith, W., Fletcher, H. R. (1947): The Genus *Primula*: Section *Vernales* Pax. Trans. Bot. Soc. Edin., Vol. XXXIV., 1946-47. 402-468.
- Zólyomi B. (1987): Coenotone, ecotone and their role in the preservation of relic species. Acta Bot. Hung. 33, pp. 3-18.

5. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMÁJÁHOZ KAPCSOLÓDÓ TUDOMÁNYOS KÖZLEMÉNYEK ÉS ELŐADÁSOK (*tézisekben hivatkozott publikációk)

5.1. Tudományos cikkek:

- *Bauer N., Cservenka J. (2002): Habitat preference of *Primula x brevistyla* in the Cuha-valley (Bakony Mountains, Hungary). *Acta Botanica Hungarica* 44(3-4), pp. 209-222.
- *Cservenka J., Bauer N. (2002): Egy bakonyi *Primula* hibrid populáció természetvédelmi szempontú vizsgálata – Gondolatok a természetes hibridek konzervációjáról. *Kitaibelia* VII. évf. 2. szám. pp.:257-266. Debrecen
- *Cservenka J., Mihalik E., Endre G. (2002): Phenotypic and genetic pattern of the populations of *Primula veris* L., *Primula vulgaris* Huds. and their hybrids (*Primula x brevistyla* DC.). Proceedings of the International Conference on Medicinal and Aromatic Plants. Possibilities and Limitations of Medicinal and Aromatic Plant Production in the 21st Century. *Acta Horticulturae* No. 576. pp. 75-81.
- *Mihalik E., Kálmán K., Medvegy A., Gocs K., Cservenka J., Németh A. (2001): Studies on some seed traits of *Iris pumila* L., *Adonis vernalis* L., *Primula veris* Huds., and *Alkanna tinctoria* (L.) Tausch. *Int. Journal of Hort. Science*. Vol. 7, Number 2, pp. 36-40.
- *Cservenka J., Aszalós R., Bráz E., Petőházi A., Rossmann Z. (2000): *A Primula x brevistyla* DC. hibrid kankalinfaj előfordulásának predikciós térképezése a bakonyi Cuha-völgyben. *Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis*. A bakonyi Természettudományi Múzeum közleményei. Zirc, 15-1996 (2000); 17-30.

5.2. Posztterek:

- *Cservenka J., Sztefanov A. (2002): Természetes *Primula* populációk flavonoidösszetételének vizsgálata, Gyógynövények Kutatása és Felhasználása 2002 Konferencia, Kecskemét, 2002. november 13-15. Abstract P-6, 89. és 190 old.
- *Bauer N., Cservenka J. (2002): *A Primula x brevistyla* DC. élőhely-preferenciájának vizsgálata a Cuha-völgyben (Bakony-hegység). Aktuális flóra-és vegetációkutatások a Kárpát-medencében V. 2002. március 8-10. Pécs, Összefoglalók p. 87.
- *Cservenka J., Mihalik E. (2001): Phenotypic and genetic pattern of the populations of *Primula veris* L., *Primula vulgaris* Huds. and their hybrids (*Primula x brevistyla* DC). World Conference on Medicinal and Aromatic Plants. Budapest, Hungary, 8-11th July 2001. Abstracts, p. 103.
- Aszalós R., Cservenka J. (2000): *A Primula x brevistyla* DC. hibrid kankalinfaj előfordulásának predikciós térképezése a bakonyi Cuha-völgyben. *Acta Biologica Debrecina. Supplementum Oecologica Hungarica* Fasc. 11/1, 2000. 183. old.
- *Cservenka J. (2000): *Primula* fajok (*P. veris* L. és *P. vulgaris* Huds.) és hibridjeik zörög-hegyi populációinak struktúrája. *Acta Biologica Debrecina. Supplementum Oecologica Hungarica* Fasc. 11/1, 2000. 206. old.
- Mihalik E., Kálmán K., Medvegy A., Angyalné-Kovács A., Cservenka J. (1999): Seed production, seed size, and ornamentation of seed coat in two *Primula veris* populations. X. Hungarian Symp. of Plant Anatomy. Abstracts p. 109.

5.3. Előadások

- *Cservenka J., Mihalik E. (2003): Aszimmetrikus *Primula* hibrid zónák sajátosságai, a hibridek természetvédelmi és gyakorlati jelentősége. Előadás a VI. Magyar Ökológus Kongresszuson. Gödöllő, 2003. augusztus 27-29. Előadások és poszterek összefoglalói, 65. o.
- Cservenka J. (2001): *Primula x brevistyla* populációk morfológiai és genetikai variabilitása, a hibrid predikciós térképezése. Előadás a Magyar Biológiai Társaság Botanikai Szakosztálya 1371. szakülésén. 2001. április 23.
- Mihalik E., Nagy E., Kálmán K., Medvegy A., Cservenka J. (1998): Gyógynövények gombafertőzöttségének korai felismerése. Előadás az MGYT Gyógynövény Szakosztálya és a SZAB Farmakognózia Munkabizottsága által szervezett "A gyógynövénykutatás aktuális kérdései: terpenoidkémia, kemotaxonómia" c. szimpóziumon. 1998. szeptember 21-22. Szeged.
- Kálmán K., Cservenka J., Medvegy A., Mihalik E. (1998): *Primula* fajok generatív szaporodásának sajátosságai. Lippay János - Vas Károly Nemzetközi Tudományos Ülésszak összefoglaló kiadványa 136. o. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem, Budapest 1998. szeptember 16-18.
- Kálmán K., Lukovics K., Neumayer É., Cservenka J., Mihalik E. (1997): Reprodukzív szervek variabilitása néhány *Primula* populációban. Előadás a IV. Magyar Ökológus Kongresszuson, 1997. június 26-28. Pécs.